





**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**SYNCHRONIE ENTRE LA REPRODUCTION ET  
L'ABONDANCE DES RESSOURCES: EFFET SUR LE  
SUCCÈS REPRODUCTEUR D'UN INSECTIVORE 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

© CATHERINE DOUCET

**Août 2014**



**Composition du jury :**

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

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

**Marc Bélisle, examinateur externe, Université de Sherbrooke**

Dépôt initial le 1<sup>er</sup> Mai 2014

Dépôt final le 21 Août 2014



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.





*Dimidium facti qui coepit  
habet: sapere aude*

Horace (Épîtres, 1,2,40)



## REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à remercier mon superviseur Joël Bêty pour m'avoir offert cette belle opportunité et m'avoir accordé sa confiance. Ses conseils judicieux, son enthousiasme permanent et sa façon unique de m'amener toujours plus loin dans ma réflexion font de lui un superviseur des plus appréciés et de qui j'ai beaucoup appris.

Un merci particulier également à Nicolas Casajus et Alain Caron pour leur support scientifique ainsi qu'à Pierre Legagneux et Gilles Gauthier pour leurs commentaires pertinents. Merci également à tous mes collègues des labos Bêty-Berteaux pour les discussions d'érudits, de sages ou de bouffons, bref pour cette belle complicité durant ces années de maîtrise.

Toute ma gratitude bien sûr à mes acolytes de terrain, Jean-François Lamarre, Josée-Anne Otis, Marie-Christine Frenette, Pascal Royer-Boutin et tous les autres « troopers » de Bylot qui ont su récolter des données hors pair et faire de mon expérience nordique une aventure mémorable.

Je ne saurais passer sous silence mes remerciements à la Coloc Drewitt, mon auberge espagnole qui a été là durant les bons comme les mauvais jours de cette périπέtie et qui a su apporter un peu de folie dans mon quotidien. Un gros merci à Christine Chicoine pour cette merveilleuse entraide, on a réussi! Toute ma reconnaissance également envers mes parents, Francine et Michel ainsi qu'à ma fratrie Marie-France et Pierre-Olivier pour m'avoir toujours encouragée dans mes projets malgré la distance et d'avoir écouté patiemment mes innombrables histoires d'oiseaux et de « R ».

Finale­ment, ce projet n'aurait pu être possible sans le support logistique et financier du Centre d'études nordiques, du Programme du plateau continental polaire, des Affaires indiennes du Nord et du Canada, de Parcs Canada, de l'Université du Québec à Rimouski et de l'Université Laval. Merci aussi au Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG) pour la bourse Alexander Graham-Bell, aux Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) pour la bourse de recherche ainsi qu'à la Fondation W. Garfield Weston pour la bourse W. Garfield Weston pour recherches nordiques versées pour mes études de maîtrise.

## RÉSUMÉ

Dans les habitats saisonniers, la période de reproduction des animaux doit être adaptée aux conditions locales pour maximiser l'aptitude phénotypique. Les individus devraient planifier le moment de leur reproduction pour être en synchronie avec la phénologie des niveaux trophiques inférieurs. Face au réchauffement accéléré dans l'Arctique et aux réponses phénologiques différentes des taxa, certains décalages multitrophiques sont déjà recensés. Nous avons étudié l'effet de la synchronie avec les ressources alimentaires sur différentes composantes du succès reproducteur du plectropane lapon, un insectivore nichant sur l'île Bylot, NU, Canada. Si les oiseaux sont capables d'ajuster la phénologie de leur reproduction en fonction des conditions environnementales actuelles, la majorité des nids devraient éclore en synchronie avec le pic d'arthropodes, la principale ressource utilisée pour l'élevage des jeunes. Une forte disponibilité en arthropodes devrait favoriser la croissance des jeunes et le succès reproducteur des parents. Entre 2005 et 2012, nous avons effectué un suivi de la phénologie des nids, de la croissance des juvéniles, du succès reproducteur et de la disponibilité en arthropodes. Durant cette période, la nidification semblait bien synchronisée avec le pic des ressources pour la majorité des nids. Moins de jeunes étaient produits lorsque l'éclosion était tardive par rapport à la date du pic des ressources, ce qui découlait essentiellement du déclin saisonnier de la taille de couvée. Ceci suggère un ajustement parental effectué tôt en saison afin de moduler la demande énergétique totale durant la période d'élevage des jeunes en fonction des ressources alimentaires disponibles. En effet, nous avons observé un faible effet de la synchronie avec le pic des ressources sur la croissance des jeunes avant l'envol et aucun effet significatif sur leur masse post-envol. La forte variation interannuelle du succès reproducteur moyen dans la population semblait principalement reliée aux échecs totaux de nidification, causés par la prédation, et semblait indépendante du mésappariement avec les ressources alimentaires. La synchronie n'apparaît pas être, présentement, un facteur clé pour expliquer les variations de productivité de la population étudiée. Comme d'autres espèces nichant sur la toundra, la reproduction des passereaux pourrait être principalement influencée par la variation dans la pression de prédation.

Mots-clés: *Calcarius lapponicus*, Arctique, Phénologie, Synchronie, Succès reproducteur, Croissance, Abondance des ressources, Arthropodes



## ABSTRACT

In seasonal habitats, reproduction must be adapted to local conditions in order to maximize fitness. Individuals should time their reproduction to closely match the phenology of lower levels of the food chain. As a consequence of global warming and differential phenological responses among taxa, multi-trophic mismatches are already occurring in natural ecosystems. We studied the effect of synchrony with food resources on various breeding components of the Lapland longspur, an insectivorous bird nesting on Bylot Island, NU, Canada. If birds are able to adjust the timing of reproduction to follow current environmental conditions, most nests should hatch in synchrony with the peak in arthropods, the principal food resource used to rear the young. High arthropod availability should positively influence juvenile growth and reproductive success of the parents. Between 2005 and 2012, we monitored nest phenology, juvenile growth, reproductive success and arthropod seasonal availability. During this period, Lapland longspur nesting phenology seemed well synchronized with the peak in food resources for most nests. The number of young fledged tended to decrease in nests that hatched later relative to the date of peak food resources. This result follows the seasonal decline in initial clutch size which suggests a strategic adjustment by the parents in the early breeding season to balance the total energy demand during brood rearing. Indeed, the degree of synchrony with peak arthropod availability weakly influenced chick growth prior to fledging and we found no evidence of mismatch effect on post-fledging mass. Strong inter-annual variation in average breeding success seemed mostly related to total nest failures, caused by predation, and appeared independent of mismatch with food resources. We conclude that synchrony with food resources is currently not the key driver of variation in breeding productivity in the study population. Fluctuations in predation pressure might have a stronger effect on Lapland longspur reproduction, as seen in other tundra ground nesters.

Keywords: *Calcarius lapponicus*, Arctic, Phenology, Synchrony, Reproductive success, Growth, Resource abundance, Arthropods





## TABLE DES MATIÈRES

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>IX</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>XIII</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES .....</b>	<b>XV</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX .....</b>	<b>XVII</b>
<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>XIX</b>
<b>LISTE DES APPENDICES.....</b>	<b>XXI</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>	<b>1</b>
<b>Phénologie de la reproduction et abondance des ressources: importance de la synchronie .....</b>	<b>1</b>
<b>Changements climatiques et modification de la phénologie.....</b>	<b>3</b>
<b>Le plectropane lapon: nicheur insectivore du Haut-Arctique .....</b>	<b>7</b>
<b>Objectifs de l'étude et hypothèses de travail.....</b>	<b>9</b>
<b>CHAPITRE 1 SYNCHRONIE ENTRE LA REPRODUCTION ET L'ABONDANCE DES RESSOURCES: EFFET SUR LE SUCCÈS REPRODUCTEUR D'UN INSECTIVORE NICHANT DANS L'ARCTIQUE .</b>	<b>11</b>
<b>1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....</b>	<b>11</b>
<b>1.2 SYNCHRONY BETWEEN BREEDING PHENOLOGY AND FOOD RESOURCES IN AN ARCTIC-NESTING INSECTIVORE: INVESTIGATING THE EFFECT OF MISMATCH ON REPRODUCTIVE SUCCESS .....</b>	<b>14</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>14</b>
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>15</b>
<b>MATERIALS AND METHODS.....</b>	<b>17</b>
<b>RESULTS.....</b>	<b>23</b>

<b>DISCUSSION</b> .....	<b>25</b>
<b>References</b> .....	<b>30</b>
<b>CHAPITRE 2 CONCLUSION</b> .....	<b>53</b>
<b>Contributions et limites de l'étude</b> .....	<b>53</b>
<b>Perspectives futures</b> .....	<b>56</b>
<b><i>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</i></b> .....	<b>59</b>

## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Variables, number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta$ AIC), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL) of all candidate models explaining pre-fledging growth residuals for the intra-annual analysis from 2008-2012. Growth residuals were divided in three categories according to chick age: A) 0-2 days old, B) 3-6 days old, and C) 7-10 days old. All models include the nested effect of the chick within its nest and the year as a random effect (only factor included in the null model). BS, brood size; SYNC, synchrony value; EXPres, exposition index residuals. ....39
- Table 2.** Results of the model selection for post-fledging mass for the intra-annual analysis (2010-2012) showing number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta$ AIC), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL). All models include the year and the nested effect of the chick within its nest as a random effect. SYNC, synchrony value; EXP15, exposition index at 15 days old.....41
- Table 3.** Results of the model selection for the considered reproductive parameters testing the effect of synchrony value and exposition index (2005-2012) showing number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta$ AIC), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL). SYNC, synchrony value; EXP, exposition index. ....42



## LISTE DES FIGURES

### Introduction générale

**Figure 1.** Schéma conceptuel décrivant les deux objectifs principaux de l'étude. En **C**, la courbe représente la croissance optimale des jeunes et en **D**, les courbes de croissance a) en l'absence d'effet de l'asynchronie sur la croissance, b) en présence d'un effet d'asynchronie non-compensée par les parents..... 10

### Chapitre 1

**Figure 1.** Map showing the study area on Bylot Island, Nunavut, Canada. The enlargement shows the 4.5 km<sup>2</sup> study grid in the Qalikturvik valley. ....36

**Figure 2.** Variation in arthropod biomass (mg·trap<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>) and breeding phenology (laying and hatching dates) of Lapland longspurs nesting on Bylot Island (2005 to 2012). ....37

**Figure 3.** Relationship between growth residuals and the synchrony value ( $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) for chicks aged between 3-6 days old (2008-2012) ( $\beta_1 = 0,25 \pm 0,09$  unconditionnal SE;  $\beta_2 = -0.01 \pm 0.005$  unconditionnal SE). Circles are proportional to the sample size, bigger circles showing overlapping data. Dotted lines represent the unconditionnal 95% confidence intervals. ....40

**Figure 4.** Relationship between synchrony value ( $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) and A) clutch size ( $\beta = -0.02 \pm 0.02$  SE,  $n = 302$  nests), and B) number of young fledged ( $\beta = -0.05 \pm 0.03$  SE,  $n = 266$  nests). Circles are proportional to the sample size, bigger circles showing overlapping data. Dotted lines represent the unconditionnal 95% confidence intervals. ....43

**Figure 5.** A) Annual mean synchrony value (SYNC:  $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) and exposition index (EXP: cumulative daily arthropod biomass from hatch date to day of highest energy demand), B) Annual variation in mean clutch size (light grey bars  $\pm$  SE), mean number of young fledged (dark grey bars  $\pm$  SE) and nest success (probability to produce at least one fledging) (black dots  $\pm$  SE), where SE = Standard error..... 44

## LISTE DES APPENDICES

**Figure A1.** Arthropod emergence and development is closely linked to environmental conditions (e.g. temperature, snow and radiation) (Tulp & Schekkerman, 2008; Bolduc *et al.*, 2013). These conditions can vary spatially (Hoye & Forchhammer, 2008). As the Lapland longspur forages within its territorial boundaries, it is possible that nesting couples do not have access to the same temporal variation in food abundance according to the location of their territory. However, a high correlation in the main environmental conditions affecting arthropod emergence coupled with arthropod movements can lead to a strong spatial synchrony in the fluctuation of abundance on a small scale. In 2012, six transects made of three traps each were added and equally distributed in both wet and mesic habitat (3 transects each) to investigate spatial synchrony in arthropod availability. All transects were at least 500 m apart to achieve a good representation of the 4.5 km<sup>2</sup> study area. Temporal synchrony in terms of abundance between stations was verified using Pearson's correlation coefficient comparing all possible combinations of paired stations. A high correlation was observed between paired transects. No relationship between inter-station temporal synchrony and distance between pairs of stations was noted ( $\beta = -4.2e-05 \pm 5.9e-05$  SE;  $p = 0.48$ ), which indicates a high degree of spatial synchrony. ....45

**Figure A2.** Annual growth models for mass by age for pre-fled chicks. Raw data are represented along with the type 2 Weibull growth curves. Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks. ....46

**Figure A3.** Example illustrating the method used to divide the growth residuals into three categories. A line was fit between the minimum and maximum mass according to the growth model for each year. The maximum positive and negative amplitude between

this line and the growth curve was calculated. The corresponding age was used as the breaking point between categories: 1 = [0-2 days], 2 = [3-6 days] and 3 = [7-10 days].  
 ..... 47

**Figure A4.** Relationship between the exposition index and chick age showed by the raw data from all years combined (2008-2012). Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks..... 48

**Figure A5.** Best fitting growth model for mass by age for pre-fledged chicks, all years combined (2008-2012). Raw data are represented along with the type 2 Weibull growth curve. Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks.  
 ..... 49

**Figure A6.** Relationship between mass and chick age including data from post-fledging mass for all chicks in all years (2008-2012) Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks..... 50

**Table A1.** a) Parameterization of the best fitting growth model all years combined (2008-2012) (W2.4 = 4-parameter Weibull type 2) b) Parameter estimate of the model testing for the effect of year on growth rate. The linear mixed-effects model included growth residuals as the response variable, year as the fixed variable and the chick within its nest as the nested random effect. SE, standard error..... 51

**Table A2.** Pearson's correlation matrix for various breeding parameters and index of synchrony with food resources in Lapland longspurs nesting on Bylot Island: CL = clutch size, BS = brood size, YFLED = number of young fledged, INIT = laying date, HATCH = hatching date, EXP = exposition index and SYNC = synchrony value. Bold numbers are considered highly correlated ( $r > 0.6$ ). Sample size (number of nests) are indicated in parentheses..... 52



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Phénologie de la reproduction et abondance des ressources: importance de la synchronie**

Le cycle annuel des animaux est fortement dicté par le passage des saisons et cette interaction entre l'environnement et les événements d'histoire de vie des espèces peut influencer les comportements. Étroitement liée aux conditions environnementales, la phénologie réfère à l'apparition de phénomènes périodiques ou temporels tels que la floraison chez les végétaux ou la migration et la reproduction chez les animaux (Walther *et al.*, 2002). Il est notoire que le moment choisi pour le déroulement de ces activités répond à des signaux précis. Par exemple, les rythmes circadiens et circannuels guident les oiseaux migrateurs pour entreprendre leur voyage vers leur aire de nidification (Gwinner, 1996).

Les signaux, qu'ils soient abiotiques ou biotiques, directs ou indirects, peuvent fortement influencer la phénologie et l'investissement des individus dans la reproduction (Dunn *et al.*, 2011). La phénologie d'une espèce a normalement évolué par sélection naturelle en adaptation à l'environnement local (Roff, 1992; Futuyma, 2009). La plasticité phénotypique de la date de reproduction est la capacité d'un génotype à modifier la phénologie de la reproduction lorsque les conditions environnementales varient (Pigliucci, 2005). La date d'initiation de la reproduction peut donc être variable et liée à la décision des individus en fonction du contexte environnemental (Visser *et al.*, 2012). Globalement, la plasticité des traits d'histoire de vie des espèces leur offre normalement une certaine possibilité de s'ajuster aux changements environnementaux.

Afin de maximiser le succès reproducteur, la synchronie entre le moment de la reproduction et la période d'abondance maximale des ressources est généralement essentielle (Lack, 1950; Martin, 1987; Post *et al.*, 2003). Le terme synchronie peut être

défini comme le degré de chevauchement temporel entre deux événements «interreliés» (Miller-Rushing *et al.*, 2010). Dans ce contexte, une forte synchronie fait référence à une reproduction durant la période d'abondance élevée des ressources alimentaires, soit lorsque la quantité et l'accessibilité à la nourriture sont optimales (Durant *et al.*, 2007). C'est le cas chez le caribou (*Rangifer tarandus*) en Alaska et au Groenland occidental, dont la saison de vêlage est fortement synchronisée avec la période de forte densité des plantes de fourrage (Post *et al.*, 2003). On retrouve cette stratégie chez de nombreux mammifères, oiseaux, poissons et insectes puisqu'une forte abondance et un accès adéquat à la nourriture durant la période de reproduction maximisent la croissance et la survie des juvéniles et favorisent le recrutement (Boutin, 1990; Durant *et al.*, 2007; Gaston *et al.*, 2009; Dänhardt & Becker, 2011). Par exemple, dans le cas du papillon *Operophtera brumata*, l'éclosion des œufs avant l'apparition des bourgeons de chêne entraîne la mort des chenilles (Visser & Holleman, 2001). À l'opposé, une éclosion trop tardive, soit après la période de bourgeonnement, implique une alimentation basée sur des feuilles riches en tanins qui sont peu digestibles pour les chenilles et donc nuisibles pour leur croissance. L'hypothèse du « match/mismatch » mis de l'avant par Cushing (1969) propose justement que la variabilité temporelle en termes d'abondance de proies nuise à la survie et au recrutement des jeunes prédateurs. Bien que son système d'étude portait sur la production de zooplanctons et son influence sur la mortalité des larves de morue, cette hypothèse a été testée et supportée à de nombreuses reprises en milieu terrestre et aquatique (e.g. Visser *et al.*, 1998; Brander *et al.*, 2001). Un tel principe requiert néanmoins deux conditions, soit un minimum de variabilité saisonnière en termes de disponibilité de ressources et que le système soit davantage contrôlé de manière ascendante, c'est-à-dire limité par les proies. Dans de telles conditions, il devient intéressant d'évaluer les effets sur le succès reproducteur advenant une désynchronisation entre la reproduction des consommateurs et l'abondance des ressources.

L'atteinte d'une bonne synchronie peut, en effet, devenir un défi important pour certaines espèces, entre autres pour la faune aviaire migratrice habitant des environnements saisonniers. Chez les oiseaux, il est généralement avantageux d'éclore légèrement avant ou

au moment de la période d'abondance maximale des ressources pour s'assurer d'une forte disponibilité alimentaire durant la période critique de croissance, c'est-à-dire lorsque la demande en énergie est la plus élevée (Lack, 1950; Perrins, 1970; Tulp & Schekkerman, 2008). La demande énergétique des jeunes dépend souvent de leur type d'éclosion, de leur taux de croissance et de leur taille de nichée (Martin, 1987). Pour les oiseaux nidicoles, entre autres, le taux de croissance est lié à l'approvisionnement alimentaire des parents d'où la nécessité pour les adultes de bien synchroniser la reproduction avec les ressources du milieu (Martin, 1987). La date de ponte optimale peut donc varier d'une année à l'autre en fonction de la disponibilité de la nourriture dans le temps (Visser, 2008). Or, dans les habitats avec une saisonnalité marquée, la période offrant les conditions propices à la reproduction et à l'élevage des jeunes est de courte durée (Van Noordwijk *et al.*, 1995; Lepage & Reed, 1998; Visser & Both, 2005). Dans les landes, par exemple, les pluviers dorés (*Pluvialis apricaria*) n'ont que deux à trois semaines pour bénéficier de la profusion de tipules (Tipulidae) (Pearce-Higgins & Yalden, 2004; Visser & Both, 2005). Cette étroite distribution temporelle des ressources peut accentuer les risques de perte de synchronie entre la phénologie des consommateurs et de leurs proies (Dickey *et al.*, 2008a; Miller-Rushing *et al.*, 2010).

### **Changements climatiques et modification de la phénologie**

Les changements climatiques en cours et anticipés affecteront grandement les écosystèmes et sont susceptibles d'induire une désynchronisation de la reproduction par le biais d'une modification de la phénologie des espèces (Visser *et al.*, 2006; Gaston *et al.*, 2009). En effet, une variation du régime climatique peut entraîner d'importantes modifications au niveau du réglage temporel des activités saisonnières (e.g. Parmesan, 2006; Hoye *et al.*, 2007). Une phénologie plus hâtive est déjà observée dans certains cas suite au réchauffement (Parmesan & Yohe, 2003; Menzel *et al.*, 2006). Root *et al.* (2003) ont estimé un avancement moyen de 5,1 jours sur 10 ans avec des variations pouvant aller, par exemple, de 24 jours (*Uria aalge*) à 6,3 jours (*Anaxyrus fowleri*) chez une même espèce ou groupe d'espèces. On retrouve un devancement de la phénologie printanière, entre

autres, chez quelques espèces de grenouilles en Angleterre (Beebee, 1995), chez les hirondelles bicolores (*Tachycineta bicolor*) en Amérique du Nord (Dunn & Winkler, 1999) et pour la date d'émergence de plusieurs papillons britanniques (Roy & Sparks, 2000). Toutefois, chaque espèce peut réagir différemment aux perturbations climatiques en fonction de la plasticité de ses traits d'histoire de vie (Charmantier *et al.*, 2008; Durant *et al.*, 2007; Both & Visser, 2005; Matthysen *et al.*, 2011). Malgré quelques exceptions, Visser et Both (2005) ont mis de l'avant que la majorité des réponses phénologiques observées chez plusieurs espèces d'animaux en lien avec les changements climatiques demeurent insuffisantes pour assurer une bonne synchronie. La phénologie de la reproduction des proies, entre autres, peut éventuellement être décalée de celle des prédateurs (Stenseth *et al.*, 2002). Quelques exemples de décalages multitrophiques existent déjà dans la littérature dont l'un des plus connus réfère au cas du gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) en Europe (Visser & Both, 2005). Malgré l'avancement de sa date d'éclosion, la période de reproduction de ce passereau insectivore demeure décalée par rapport à l'émergence des chenilles qui constituent sa principale ressource alimentaire.

Un mésappariement entre la reproduction et l'abondance des ressources dû au réchauffement global est généralement mal-adaptatif et peut entraîner des conséquences négatives sur le succès reproducteur des individus (e.g. Dickey *et al.*, 2008; Post & Forchhammer, 2008; Gaston *et al.*, 2009; Reed *et al.*, 2012) Toutefois, il est difficile de prévoir la sensibilité des espèces face à un éventuel décalage du lien consommateur-ressource (Miller-Rushing *et al.*, 2010) et plusieurs résultantes sont envisageables. Le concept de « adaptive phenological mismatch » véhicule l'idée que les coûts sur l'aptitude phénotypique associés à une initiation tôt en saison ne compensent pas les coûts liés à un mésappariement avec les ressources, plus tard en saison (Visser *et al.*, 2012). Dans certains cas, il est donc favorable d'être décalé si le prix à payer pour, par exemple, initier dans des conditions plus froides de début de saison n'est pas compensé par les bénéfices associés à la synchronie avec les ressources. Par ailleurs, certains changements de la phénologie en lien avec le réchauffement global entraînent, au contraire, une meilleure correspondance entre la

reproduction des prédateurs et de leurs proies. Par exemple, en Finlande, la synchronie entre le pic d'abondance des chenilles et la reproduction des mésanges boréales (*Poecile montanus*) s'est améliorée avec la hausse des températures (Vatka *et al.*, 2011). Néanmoins, la majorité des cas répertoriés démontrent un effet négatif des changements climatiques sur la synchronie. Avec un printemps plus hâtif, Reed *et al.* (2012) ont observé de plus petites tailles de couvées, une plus faible propension à produire une seconde couvée et moins de jeunes à l'envol, chez les nicheurs asynchrones d'une population de mésanges charbonnières (*Parus major*) aux Pays-Bas. Dans le nord de la Baie d'Hudson, la débâcle de la glace de mer se fait plus tôt en saison et contribue à la réduction de la disponibilité en poisson pour les guillemots de Brünnich (*Uria lomvia*) incapables de s'ajuster à ce changement (Gaston *et al.*, 2009). Avec un taux d'approvisionnement moindre, les jeunes de ces derniers ont alors un taux de croissance plus faible que les individus en meilleure synchronie. C'est aussi le cas chez la mésange boréale et la mésange bleue (*Parus caeruleus*) dont les jeunes sont de plus petites tailles dans un contexte d'asynchronie induite par le réchauffement (Thomas *et al.*, 2001; Vatka *et al.*, 2011). Ces effets sur le succès reproducteur mènent souvent à un plus faible recrutement au sein de la population bien que ce ne soit pas toujours le cas (Pearce-Higgins *et al.*, 2010; Reed *et al.*, 2012). Toutefois, chez plusieurs espèces d'oiseaux migrants, les populations aux prises avec les plus grands décalages de phénologie avec leurs ressources alimentaires subissent les plus grands déclin démographiques (Both *et al.*, 2006; Jones & Cresswell, 2010).

### ***Mécanismes compensatoires des parents***

Dans le cas de la faune aviaire, plusieurs mécanismes peuvent être utilisés par les parents pour tenter de pallier les effets néfastes d'une désynchronisation de la phénologie de la reproduction par rapport aux ressources alimentaires. Sachant que la taille de couvée est souvent limitée par la capacité d'approvisionnement parental, si les oiseaux nidicoles nichent trop tardivement, une réduction de la taille de couvée peut permettre une bonne croissance des jeunes malgré une abondance plus faible des ressources (Godfray *et al.*, 1991; Daan & Tinbergen, 2003). À l'inverse, les parents peuvent conserver la même taille

de couvée, mais augmenter leur taux d’approvisionnement alimentaire au nid malgré les coûts énergétiques supplémentaires qui y sont associés (Thomas *et al.*, 2001). Finalement, la femelle peut modifier l’intervalle de temps entre la ponte de chaque œuf d’une même couvée, réduire le temps d’incubation ou devancer la date de ponte pour maximiser ses chances de synchronie avec la disponibilité des ressources alimentaires (Cresswell & McCleery, 2003; Parmesan & Yohe, 2003; Both & Visser, 2005; Matthysen *et al.*, 2011). Évidemment, l’usage de ces stratégies dépend du degré de mésappariement puisqu’un écart trop prononcé par rapport à la disponibilité des ressources pourrait engendrer un effort parental au-delà des capacités individuelles et ultérieurement une diminution de la survie des adultes (Thomas *et al.*, 2001). De plus, la capacité des parents à ajuster la date d’initiation de la ponte peut dépendre de leur capacité à arriver plus tôt sur leur aire de nidification, ce qui peut être particulièrement difficile pour les espèces migrant sur de longues distances.

### ***Vulnérabilité des oiseaux migrateurs nichant en Arctique***

Les oiseaux migrateurs nichant dans les hautes latitudes sont particulièrement vulnérables à une perte de synchronie avec leurs ressources alimentaires étant donné les contraintes associées à leur déplacement sur de longues distances durant leur cycle annuel. De plus, l’Arctique est reconnu pour son réchauffement accéléré. Cette région connaît dans les faits un taux de réchauffement deux fois supérieur comparativement au reste du monde (ACIA, 2005; Stocker, 2013). Or, de nombreux oiseaux nichant dans la toundra dépendent principalement des arthropodes dont l’émergence est fortement associée à la température et à la fonte de la neige (Høye & Forchhammer, 2008; Tulp & Schekkerman, 2008; Bolduc *et al.*, 2013). Selon des simulations et des données à long terme, la date d’émergence et la période de forte abondance d’arthropodes ont été devancées de sept jours entre 1973 et 2005 en Sibérie et même jusqu’à 15 jours entre 1996 et 2005 au Groenland (Høye *et al.*, 2007; Tulp & Schekkerman, 2008). Toutefois, il est difficile pour les oiseaux migrateurs de prédire les conditions environnementales sur leur aire de nidification, ces dernières étant généralement indépendantes des conditions rencontrées à leur site d’hivernage (Both &

Visser, 2001). Les oiseaux font alors face à une dissociation entre les signaux locaux versus ceux retrouvés à plus grande échelle spatiale (Durant *et al.*, 2007). La date d'initiation de la migration printanière peut donc rapidement devenir mal adaptée et occasionner un décalage dans la phénologie de la reproduction entre les prédateurs migrateurs et les proies résidentes (Durant *et al.*, 2007).

### **Le plectrophane lapon: nicheur insectivore du Haut-Arctique**

Les oiseaux insectivores représentent une importante proportion des oiseaux migrateurs nichant dans le Haut-Arctique. Pourtant, peu d'études ont abordé la question du décalage multitrophique chez ces derniers, et de ses conséquences sur la reproduction, en particulier chez les passereaux. Parmi ceux-ci, le plectrophane lapon (*Calcarius lapponicus*) est très présent dans l'écosystème arctique estival étant donné sa forte abondance et sa distribution circumpolaire (Hussell & Montgomerie, 2002). En Amérique du Nord, ce petit passereau peut migrer sur une distance d'environ 5000 km entre son aire d'hivernage qui se situe dans les zones tempérées du sud du Canada et des États-Unis et son aire de reproduction dans la toundra arctique. La migration est généralement initiée vers la mi-mars et les premiers migrants arrivent dans le Haut-Arctique à la fin mai. La population aux sites de nidification nord-américains est estimée à environ 40 millions d'individus (Hussel & Montgomerie, 2002).

En période de reproduction, le plectrophane lapon se retrouve dans divers types d'habitats mésique ou humide. Néanmoins, il affectionne généralement les hummocks de la toundra arctique et évite les régions xériques et dénudées (Hussel & Montgomerie, 2002). Le nid en coupole est tressé à partir de graminées séchées et camouflé parmi la végétation dans une légère dépression creusée a priori par la femelle. Étant donné la courte durée de l'été arctique, une seule couvée de deux à huit œufs est généralement produite chaque année vers la mi-juin (Custer & Pitelka, 1977; Chapitre 1). Après une douzaine de jours d'incubation, les œufs éclosent de manière asynchrone (Hussel, 1972). Un maximum de quatre jours peut séparer le premier et le dernier éclos d'une même nichée, mais la moyenne

se situe entre vingt-quatre et quarante-huit heures (Hussel & Montgomerie, 2002). Nidicoles, les jeunes restent au nid pendant environ dix jours durant lesquels ils dépendent entièrement de l'approvisionnement parental (Hussell & Montgomerie, 2002). Ce n'est qu'à environ 23 jours qu'ils sont considérés comme totalement indépendants de l'alimentation par les parents (McLaughlin & Montgomerie, 1989). À la plupart des sites de nidification, la mortalité au nid est essentiellement due à la prédation. Le renard arctique (*Vulpes lagopus*), l'hermine (*Mustela erminea*), le corbeau (*Corvus corax*) et les labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*) et à longue queue (*Stercorarius longicaudus*) sont des exemples de prédateurs connus des passereaux dans la toundra (Custer & Pitelka, 1977).

Le régime alimentaire estival du plectrophane lapon comprend principalement des invertébrés bien qu'en mai et en août, il puisse comprendre aussi des graines (Gabrielson, 1924; Custer & Pitelka, 1978). Malgré cette diète mixte, les adultes nourrissent exclusivement les jeunes avec des arthropodes. Les larves de diptères (Diptera) et d'hyménoptères (Hymenoptera), les chironomides (Chironomidae), les tipules (Tipulidae), les mouches (Muscidae) et les araignées (Araneida) figurent parmi la liste connue des invertébrés consommés par les oisillons (Drury, 1961; Custer & Pitelka, 1978; Seastedt, 1980). La sélection des ressources dépend probablement de leur disponibilité temporelle et spatiale par opposition à une préférence alimentaire (Hussel & Montgomerie, 2002).

Sur l'île Bylot, au Nunavut, le plectrophane lapon constitue le plus abondant passereau insectivore (Gauthier *et al.*, 2013). Un suivi de nidification permettant de récolter des données quant à la phénologie de la reproduction, la taille de couvée, la taille de nichée et le succès de nidification a lieu depuis 1995 dans l'aire d'étude. Depuis 2008, un suivi de la croissance au nid des oisillons est aussi effectué annuellement. Le renard arctique constitue le principal prédateur des œufs et des jeunes plectrophanes lapons dans ce système (Bêty, données non publiées).



## **Objectifs de l'étude et hypothèses de travail**

L'objectif premier de l'étude était d'évaluer la synchronie entre la date d'éclosion des plectrophanes lapons et la période de forte abondance des arthropodes sur l'île Bylot. Les arthropodes correspondent ici aux araignées et insectes trouvés à la surface du sol et donc accessibles aux oiseaux insectivores à l'étude. Si les oiseaux ajustent leur date de reproduction en fonction des conditions environnementales actuelles, alors la majorité des nids devraient éclore quelques jours avant ou pendant la période de forte abondance d'arthropodes (Figure 1A). On parle alors d'une forte synchronie. À l'opposé, si la plupart des oiseaux n'ajustent pas convenablement leur date de reproduction en fonction des conditions environnementales actuelles et que la majorité des nids éclosent après la période de forte abondance d'arthropodes, il y a mésappariement ou asynchronie (Figure 1B).

En second lieu, l'étude visait à évaluer l'effet du moment de la reproduction sur le succès reproducteur des individus, notamment sur le nombre et la croissance des oisillons. En présumant que l'influence des ressources alimentaires sur le succès est prédominante, les nids initiés plus tôt en saison et en synchronie avec l'abondance des ressources devraient avoir une plus grande taille de couvée et plus de jeunes à l'envol comparativement aux nids plus tardifs, moins bien synchronisés. De plus, si l'on considère que la disponibilité des arthropodes durant l'élevage des jeunes influence leur taux de croissance et que l'ajustement de l'effort parental n'est pas présent ou est insuffisant pour compenser les variations d'abondance de ressources dans le milieu, alors les nichées de jeunes plectrophanes qui éclosent et croissent durant la période de forte abondance d'arthropodes devraient avoir un taux de croissance plus élevé que les autres (Figure 1D). Par contre, si la disponibilité des arthropodes durant l'élevage des jeunes n'influence pas leur taux de croissance, ce qui peut être causé par un ajustement de l'effort parental en fonction de l'abondance des ressources, peu importe la date d'éclosion, tous les jeunes plectrophanes auront un taux de croissance similaire (Figure 1C).

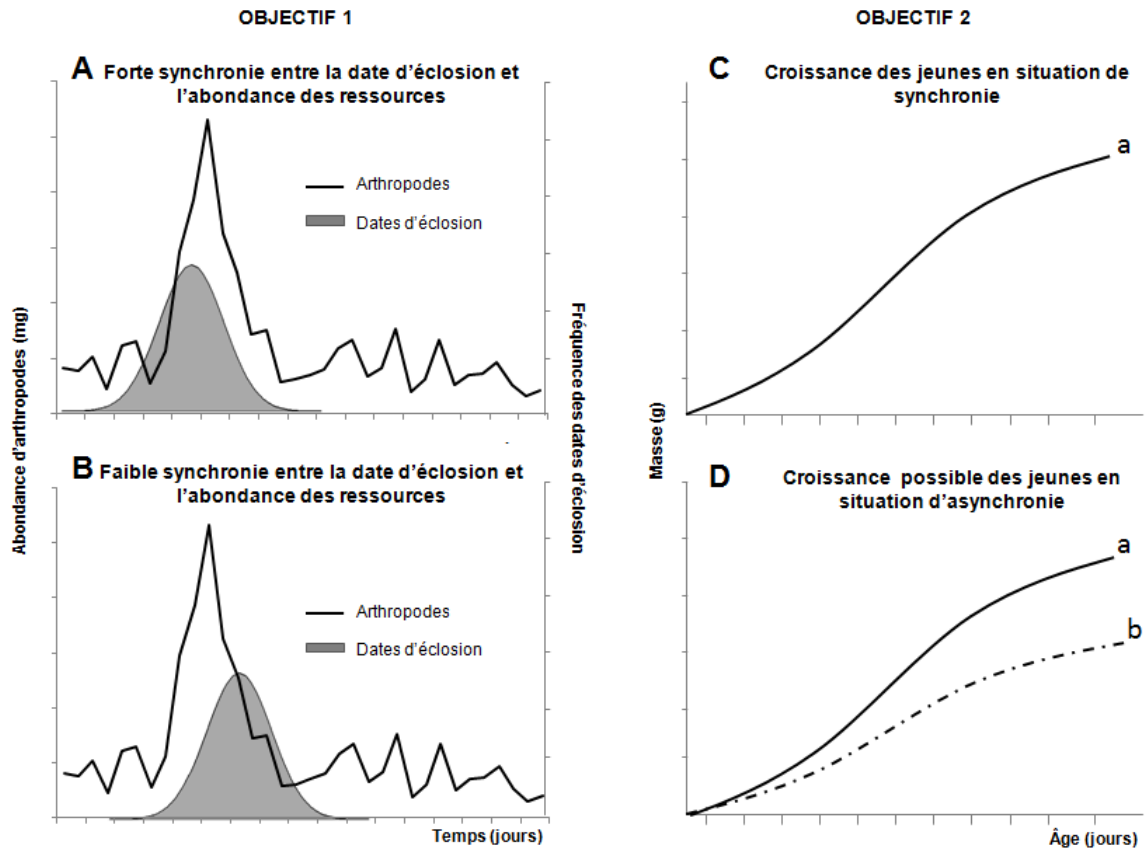


Figure 1. Schéma conceptuel décrivant les deux objectifs principaux de l'étude. En **C**, la courbe représente la croissance optimale des jeunes et en **D**, les courbes de croissance a) en l'absence d'effet de l'asynchronie sur la croissance, b) en présence d'un effet d'asynchronie non-compensée par les parents.

**CHAPITRE 1**  
**SYNCHRONIE ENTRE LA REPRODUCTION ET L'ABONDANCE DES**  
**RESSOURCES: EFFET SUR LE SUCCÈS REPRODUCTEUR D'UN**  
**INSECTIVORE NICHANT DANS L'ARCTIQUE**

**1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE**

Les animaux devraient planifier le moment de leur reproduction pour être en synchronie avec la phénologie des niveaux trophiques inférieurs afin de maximiser leur aptitude phénotypique. Avec le réchauffement global et les réponses phénologiques différentes des divers taxa, des mésappariements sont déjà recensés dans les écosystèmes naturels et peuvent avoir des conséquences négatives sur les populations sauvages. Les espèces nichant dans l'Arctique pourraient être particulièrement vulnérables à un mésappariement étant donné les changements rapides qui ont cours dans cet environnement fortement saisonnier. Nous avons étudié l'effet de la synchronie avec la disponibilité des ressources sur diverses composantes du succès reproducteur chez un passereau insectivore, le plectrophane lapon nichant sur l'île Bylot, NU, Canada. Cet écosystème toundrique du Haut-Arctique a connu un réchauffement rapide depuis les deux dernières décennies. Si les oiseaux sont capables d'ajuster la phénologie de leur reproduction en fonction des conditions environnementales actuelles, la majorité des nids devraient éclore en synchronie avec le pic d'arthropodes. Une forte disponibilité en arthropodes devrait aussi favoriser la croissance des jeunes et le succès reproducteur des parents. De 2005 à 2012, la phénologie de la reproduction de la plupart des nids de plectrophanes lapons était bien synchronisée avec les ressources alimentaires. Moins de jeunes avaient tendance à être produits pour les nids dont l'éclosion était plus tardive comparativement à la date du pic des ressources alimentaires. Cette diminution semblait essentiellement résulter du déclin saisonnier dans la

taille de couvée initiale. Ceci suggère que les parents font des ajustements stratégiques en début de saison de reproduction afin de moduler la demande énergétique totale durant la période d'élevage des jeunes. En effet, le degré de synchronie avec le pic de disponibilité des arthropodes n'influençait que légèrement la croissance des jeunes avant l'envol et aucun effet d'un mésappariement n'a été décelé sur la croissance post-envol. La forte variation interannuelle du succès reproducteur moyen semblait indépendante du mésappariement avec les ressources alimentaires et principalement déterminée par l'échec total des couvées/nichées causé par la prédation. En somme, la synchronie avec les ressources alimentaires ne semble pas être, présentement, un facteur clé expliquant la variation de la productivité chez la population étudiée. Comme pour plusieurs oiseaux nichant au sol dans l'Arctique, la reproduction des passereaux pourrait être principalement affectée par la variation de la pression de prédation.

Cet article, intitulé « *Synchrony between breeding phenology and food resources in an Arctic-nesting insectivore: investigating the effect of mismatch on reproductive success* », est en attente de soumission dans un journal scientifique. Il s'agit d'une collaboration avec mon directeur Joël Bêty, professeur au département de biologie, chimie et géographie à l'Université du Québec à Rimouski et Gilles Gauthier, professeur au département de biologie de l'Université Laval. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail fut d'élaborer les hypothèses, de récolter une partie des données sur le terrain, de faire les analyses statistiques et de rédiger l'article. Le professeur Gilles Gauthier, second auteur, a fourni une partie des données et a aidé à la révision de l'article. Le professeur Joël Bêty, dernier auteur, a proposé le sujet de recherche et a été impliqué dans toutes les étapes du processus menant à cet article. Il a aidé à la formulation de la question de recherche et des hypothèses, au développement de la méthodologie ainsi qu'à la révision de l'article. Une présentation portant sur le contenu de cet article a été faite à l'automne 2012 à Montréal dans le cadre du 37<sup>e</sup> congrès de la *Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQEBC)* de même qu'au congrès annuel du Centre d'études nordiques tenu à Québec en mai 2013. Une affiche sur le sujet a également été

présentée lors de la réunion scientifique annuelle d'ArcticNet à Vancouver en décembre 2012.

## **1.2 SYNCHRONY BETWEEN BREEDING PHENOLOGY AND FOOD RESOURCES IN AN ARCTIC-NESTING INSECTIVORE: INVESTIGATING THE EFFECT OF MISMATCH ON REPRODUCTIVE SUCCESS**

Catherine Doucet<sup>1\*</sup>, Gilles Gauthier<sup>2</sup> and Joël Bêty<sup>1\*</sup>

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

<sup>2</sup> Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, 1045 avenue de la Médecine, Québec, QC, Canada, G1V 06V

\* Corresponding authors: catherine.doucet@uqar.ca; joel\_bety@uqar.ca

### **Abstract**

Animals should time their reproduction to match the phenology of lower levels of the food chain to maximize their fitness. Due to climate warming and differential phenological responses between taxa, mismatches are already occurring in natural ecosystems and can have negative consequences on wildlife populations. Species breeding in the Arctic could be especially vulnerable to mismatch considering the rapid changes occurring in this highly seasonal environment. We studied the effect of synchrony of food resources with various breeding components of an Arctic-nesting passerine, the Lapland longspur, nesting on Bylot Island, Nunavut, Canada. This tundra ecosystem in the High-Arctic has experienced rapid warming over the past two decades. Under current environmental conditions, Lapland longspur nesting phenology appeared well synchronized with food resources for most nests tracked from 2005 to 2012. Fewer young tended to be produced in nests that hatched late relative to the date of peak food resources. This mostly resulted from the seasonal decline in initial clutch size, suggesting that parents make some strategic adjustment at the beginning of the breeding season to modulate total energy demand during brood rearing. Indeed, we only found weak evidence that the degree of synchrony with peak arthropod availability influenced chick growth prior to fledging and found no evidence of a mismatch effect on post-fledging mass. Strong inter-annual variation in average breeding success appeared mostly determined by total clutch/brood

loss due to predation, and was apparently independent of mismatch with food resources. Overall, we conclude that synchrony with food resources is not currently the key driver of variation in breeding productivity in the study population. Like many other ground nesting birds in the Arctic, passerine reproduction may be mostly affected by variation in predation pressure.

## INTRODUCTION

A good synchrony between resource availability and the high energetic requirements associated to reproduction is an important determinant of reproductive success in wild animals (Lack, 1950; Martin, 1987). Many mammals, birds, fishes and insects can maximize juvenile growth, survival and even recruitment when provided with adequate access to food during the breeding period (e.g. Boutin, 1990; Cushing, 1990, Durant *et al.*, 2007; Gaston *et al.*, 2009; Dänhardt & Becker, 2011). A good temporal overlap between reproduction and prey availability becomes even more essential in highly seasonal environments where the optimal rearing conditions only prevail for a short time (Van Noordwijk *et al.*, 1995; Lepage & Reed, 1998). Under these circumstances, the risk of a mismatch between reproduction and food availability is enhanced and may result in lower fitness and ultimately, population declines (Both & Visser, 2005; Both *et al.*, 2006).

Current and anticipated climate changes will greatly affect ecosystems and may lead to a multi-trophic mismatch through the modification of breeding phenology (Visser & Both, 2005; Gaston *et al.*, 2009). As species respond differently to environmental perturbations according to their life history traits, prey and predators may inconsistently shift their breeding period (Stenseth *et al.*, 2002; Both *et al.*, 2009). In temperate regions, such phenological mismatches have already been observed and documented (e.g. Both & Visser, 2005; Durant *et al.*, 2007; Both *et al.*, 2009). For instance, despite some adjustment in hatch date, European pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding period is still delayed compared to the advance in caterpillar emergence, its main food resource (Both & Visser, 2005). However, this phenomenon has gathered much less attention in the Arctic,

even though global warming at high latitudes is considered to be the most dramatic globally (ACIA, 2005; Stocker, 2013). Particularly, few studies have focused on Arctic-nesting insectivorous birds, despite their relatively high vulnerability due to their long spring migration, short breeding season and narrow window of peak resource availability (Høye *et al.*, 2007; Mckinnon *et al.*, 2012; Bolduc *et al.*, 2013).

Passerines, such as Lapland longspurs (*Calcarius lapponicus*), are amongst the most common high Arctic-nesting songbirds and depend entirely on arthropods to feed their young (Hussell & Montgomerie, 2002). Arthropod emergence and abundance is closely linked to summer temperatures and precipitations (Tulp & Schekkerman, 2008; Bolduc *et al.*, 2013). Earlier spring occurrence of arthropods over the past decade has already been noted in Greenland in response to warming (Høye *et al.*, 2007). On Bylot Island, in the Canadian high Arctic, recently documented changes include a warming trend in spring and summer temperatures as well as an increase in primary productivity (Gauthier *et al.*, 2013). However, no changes in the phenology of most vertebrates have been observed as of yet (Gauthier *et al.*, 2013). This apparent lack of response of wildlife to recent warming could lead to a mismatch between trophic levels. Negative effects of mismatches on bird reproduction have been shown in some years for geese and shorebirds nesting on Bylot Island (Doiron *et al.* unpublished data; Mckinnon *et al.*, 2012; Dickey *et al.*, 2008).

The main goal of our study was to investigate the role of synchrony of food resource availability with reproductive success for Lapland longspurs nesting on Bylot Island. Using data collected over eight breeding seasons, we first measured the annual synchrony between bird breeding phenology and food availability (arthropods). If the birds were able to adjust the timing of reproduction according to current environmental conditions then most of the eggs should hatch just before or during the period of highest food resource abundance (Visser *et al.*, 2006; McKinnon *et al.*, 2012). We then examined the effect of synchrony on various components of bird reproductive success, including pre-fledging and post-fledging juvenile growth, as well as the number of young fledged. We



hypothesized that arthropod availability during the rearing period should positively influence juvenile growth and fledging success.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Study area and study species**

The study was conducted within Sirmilik National Park, in the southwest plain of Bylot Island, Nunavut, Canada (73° 08' N, 80° 00' W) (Figure 1). Data were collected in the Qalikturvik valley, essentially within a 4.5 km<sup>2</sup> study area. Regional mean summer (June to August) temperature is 4.5°C and snow cover typically remains until mid-June (Gauthier *et al.*, 2011). The landscape is composed of both wet and mesic areas. Wetland habitats close to streams and polygons are dominated by grasses and sedges such as *Dupontia fisheri* and *Eriophorum* spp., and mosses whereas mesic tundra, found on plateaus and slopes, is characterized by shrubs (e.g. *Salix* spp.), forbs (e.g. *Cassiope tetragona*), grasses (e.g. *Poa arctica*) and mosses (Gauthier *et al.*, 2011).

This area experienced a warming trend over the last two decades in both spring and summer (from 0.3°C per decade in June to 1.1°C per decade in May and August) and the average annual cumulative thawing degree-days (sum of the daily mean temperature above 0°C) increased by almost 40% (Gauthier *et al.*, 2011, 2013). Primary production of wetland vascular plants more than doubled over the past two decades in response to the rapid warming (Gauthier *et al.*, 2013).

Lapland longspur is the most abundant insectivorous passerine nesting on Bylot Island (Gauthier *et al.*, 2011). Each year, it migrates from its wintering grounds located in the temperate areas of United States and southern Canada up to the Canadian high Arctic where it nests in tundra hummocks (Hussell & Montgomerie, 2002).

### Availability of arthropods

Seasonal change in summer arthropod availability was assessed using modified pitfall traps designed to capture crawling spiders and insects as well as low-flying arthropods. Traps were made of a 38 cm x 5 cm x 7 cm plastic pitfall trap with a 40 cm x 40 cm vertical mesh screen placed above. The mesh was oriented to be perpendicular to the prevailing winds. Two transects composed of three traps placed 20 m apart from each other were set yearly for the entire bird breeding period. One transect was in mesic tundra habitat while the other was in wetland habitat. These passive traps provide a measure of arthropod abundance and activity levels, which is considered a good indicator of resource availability for foraging insectivorous birds (Bolduc *et al.*, 2013). Data collected using such method have been correlated to Arctic-nesting shorebird chick growth rate (e.g. Schekkerman *et al.*, 2003; Mckinnon *et al.*, 2012).

Traps were sampled every two days from mid-June to mid-August. Collected arthropods were stored in ethanol (70%) until laboratory analysis. Butterflies (Lepidoptera) and bumblebees (*Bombus*) were removed from samples because adults of these taxa are not key items in the passerine diet and may have a strong influence on daily variation in total arthropod biomass (Bolduc *et al.*, 2013). All traps on every transect were analyzed. Daily arthropod biomass (mg/trap/day), which corresponds to the food availability, was obtained by dividing the total arthropod biomass (dry mass) by the number of traps sorted and by the number of days between sampling events. A general index of seasonal availability was obtained by pooling the biomass data from the two habitat types, since Lapland longspur broods are found both in wetland and mesic tundra during the brood-rearing period. Though arthropod abundance is slightly higher in wetlands, fluctuations are synchronized in both habitats (Figure A1). Indeed, climatic variables such as mean daily temperature and thaw-degree day had similar effects on the abundance and phenology of arthropods in wetland and mesic tundra (Bolduc *et al.*, 2013).

The summer diet of Lapland longspurs is mainly composed of Diptera and Hymenoptera (Drury, 1961; Custer & Pitelka, 1978). Chironomids (Chironomidae), spiders

(Araneae), flies (Muscidae) and tipulids (Tipulidae) have been confirmed as prey items through stomach content analysis and direct field observations (Custer & Pitelka, 1978; Doucet & Bêty, unpublished data). On Bylot Island, these families account respectively for 12%, 25%, 17% and 11% of the total yearly arthropod biomass sampled (Bolduc *et al.*, 2013). Based on the four years of sampling for which we had arthropod family data, spiders, flies, chironomids and tipulids contribute on average 77% (range: 62% to 91%) of the total biomass at the peak date.

### **Longspur breeding phenology and chick growth**

Opportunistic and systematic nest searches were conducted from the beginning of June until the end of July every summer from 2005 to 2012. Most nests were found during the laying or incubation period and revisited every 2-6 days, with more frequent visits closer to estimated hatching time. During each nest visit, information about the number of eggs/young was collected. Only one clutch is produced by an adult female in a given year (Custer & Pitelka, 1977). Clutch size was defined as the maximum number of eggs found in a nest and brood size as the maximum number of young hatched. Hatching within a brood can span a period of 1-4 days, but typically spans 1-2 days (Wynne-Edwards, 1952). At our study site, once hatching had started, monitored clutches always had full broods within the first 48 hours. Data on the onset of egg laying (lay date) and the first young hatched (hatch date) were retrieved from direct observations when possible or otherwise estimated. For nests found during incubation, lay dates were calculated using the observed hatch dates [Hatch date - (12 ± 1.27 + clutch size - 1)] whereas unknown dates of hatching were estimated using the known lay dates [Lay date + (12 ± 1.27 + Clutch size - 1)]. For nests found after hatching (11% of all nests), hatch dates were estimated from the physical development (feathers, length of hind claw, eyelid openness) and behaviour of juveniles (Grinnel, 1944; Drury, 1961). In 79% of cases, these nests were found within two days of the hatching date and excluding these nests from the growth analyses did not change any conclusions (results not shown). The total number of young fledged (maximum number of young leaving the nest) was recorded. Total clutch/brood loss is caused by predation

(mostly by Arctic foxes (*Vulpes lagopus*)) and partial nest predation is rarely observed in our study system (Royer-Boutin & Bêty, ms in preparation). Lapland longspur nest survival is thus closely linked to predation.

Chick growth monitoring took place during the summers 2008 to 2012. Juveniles are totally dependent on food provisioning by the parents for about ten days after hatching (called the pre-fledging period) and progressively start foraging by themselves during the post-fledging period (Hussell & Montgomerie, 2002). Juveniles within a given brood were marked by clipping a different claw for each individual. Nests were revisited every two days and body weights were recorded with an electronic scale ( $\pm 0.01$  g). A Pesola spring-slide scale ( $\pm 0.25$  g) was used throughout 2008 and occasionally in 2009-2012 for older young or during rainy conditions. At 6 or 7 days old, juveniles were marked with a metal band. Mist net capture sessions were done from mid-July to early August (2010-2012 only) to recapture fledged juveniles and collect data on post-fledging body mass ( $\pm 0.01$  g).

## **Data analysis**

### ***Synchrony between breeding phenology and arthropod availability***

Seasonal change in the availability of arthropods is best described by a short period of great abundance (peak) preceded and followed by lower availability (Bolduc *et al.*, 2013). To evaluate the synchrony between bird reproduction and arthropod availability, we calculated two indices for each nest. First, the synchrony value (SYNC) was defined as the difference between the day of highest energy demand by chicks and the day of the peak in resource availability, i.e. the highest daily arthropod biomass recorded in a given year. Energetic requirements for juvenile Lapland longspurs are the highest shortly before leaving the nest, at about 10 days old (McLaughlin & Montgomerie, 1989). Thus, nine days after hatching was used as the reference for the day of highest energy demand and the synchrony value was calculated as follow:  $SYNC = \text{hatch date} + 9 - \text{arthropod peak date}$  (adapted from Vatka *et al.*, 2011). The second index of synchrony refers to the exposition

index (EXP), which was the cumulative daily arthropod biomass recorded from hatch date to the day of highest energy demand (i.e., 9-day running total biomass).

### ***Effect of synchrony on chick growth***

To investigate the effect of arthropod availability on pre-fledging chick growth rate within a given year (intra-year variation), we generated annual growth curves for chicks aged between 0-10 days. We modeled pre-fledging growth using a 4 parameter Weibull type 2 growth model using the package "drc" in R (Ritz & Streibig, 2005; R Core Team, 2012; Figure A2). The type 2 Weibull was the best growth model applied to our data set according to a preliminary model selection (based on the Akaike Information Criterion (AIC)) using a series of growth models (Logistic, Log-logistic, Weibull Type 1, Weibull Type 2 and Gompertz 4 parameter) (Table A1). We first extracted growth residuals (observed - expected) from each annual growth models and combined them in one dataset. We divided these residuals in three categories corresponding to early (0-2 days), middle (3-6 days) and late (7-10 days) growth period (Figure A3) to investigate the effect of mismatch at different time as the effect of asynchrony might be more pronounced during the middle growth period, when growth rate is maximal. We used linear mixed-effects modeling with growth residuals as the response variable to test for the effect of synchrony and brood size. We included the nested effect of the chick within its nest and the year as random effects in these models. The year was used as a fixed variable in an a priori analysis. Since no interaction with synchrony indices was detected (results not shown), we kept year as a random variable in the final models. For this particular analysis, the exposition index was defined as the cumulative daily arthropod biomass from hatch to the date of body mass measurement for a given chick. We plotted the relationship between exposition index and chick age for each year separately (Figure A4), and then used the residuals (EXP<sub>res</sub>) from this linear model in the candidate models as an explanatory variable (to control for the positive linear relationship between exposition index and age). The non-linear synchrony value (SYNC<sup>2</sup>) effect was also tested as chicks born too early in the season (negative synchrony value) may have a lower growth rate. The model with the

lowest AIC score was defined as the best fitting and most parsimonious one (Burnham & Anderson, 2004). Models with less than 2  $\Delta$ AIC were considered as competitive (Burnham & Anderson, 2002).

To investigate variation in pre-fledging growth rate between years (inter-annual variation at the population level), we modeled growth (all years combined) using the 4 parameter Weibull type 2 growth model and extracted growth residuals from this single model (Figure A5). Using these specific growth residuals, we tested for the effect of year on growth variations in a separate linear mixed-effects analysis (see Table A1). The effect of mismatch on post-fledging growth (chicks >15 days old) was analysed using linear mixed-effects models, testing for the effect of synchrony indices on chick mass (not the residuals since mass tends to stabilize shortly after chicks leave the nest; Figure A6). Year and the nested effect of the chick in its nest were modeled as random effects. The exposition index used in this specific analysis was the cumulative daily arthropod biomass recorded from hatch date to age 15 (EXP15 = 15-day running total biomass). Models were ranked based on second-order Akaike's information criterion (AICc) to control for reduced sample size.

### ***Effect of synchrony on reproductive success***

To examine the relationship between timing of breeding relative to food resources and bird reproductive success, we ran linear mixed-effects models testing the effect of synchrony value (linear and quadratic) and exposition index (linear) on clutch size and number of young fledged, keeping year as a random variable (interaction between year as a fixed effect and other covariates was tested a priori and was non-significant). Nest success (probability to produce at least one fledging) was calculated using the logistic-exposure method developed by Shaffer (2004), which assumes constant daily survival throughout the nesting period.

At all times, when selecting models, we fitted them by the maximum likelihood method while the final model was refitted using restricted maximum likelihood method

(Zuur *et al.*, 2009). Pearson's correlation was used for all correlations. Variables included in the same model were not highly correlated ( $r < 0.2$ ) (Table A2). All linear models were validated graphically by assessing the spread of the residuals versus fitted values and normality of the residuals. All mixed-effect models were created using the package "lme4" in R (Bates *et al.*, 2012) and all graphics and statistical analysis were conducted in R v.2.15.1. (R Core Team, 2012). All field methods in this study were reviewed and approved by the Animal Care Committee of the Université du Québec à Rimouski.

## RESULTS

### *Availability of arthropods and breeding phenology*

The maximum value in daily arthropod availability (i.e. peak value) varied considerably across years from 2005 to 2012, ranging from 69 to 140 mg/trap/day. Moreover, the date of peak biomass varied from 30 June to 15 July, with 2008 having the earliest peak and 2005 and 2006 the latest (Figure 2).

From 2005 to 2012, 606 nests of Lapland longspurs were monitored (annual mean = 76 nests; range = 56-108). Annual median laying date varied from 16 June to 21 June and the laying period extended from 8 June to 6 July. Still, 75% of the nests were initiated within a span of two weeks. Annual median hatching date occurred between 2 July and 7 July. The hatching period (i.e. time length between the first and last hatching event in a year) was spread over 24 days (24 June to 18 July), but 75% of the eggs hatched within 12 days of each other.

Timing of breeding relative to food resources varied considerably among nests within a year as the spread of both the synchrony value (-10 to 28 days,  $n = 305$  nests) and the exposition index (98.3 to 985.9 mg,  $n = 302$  nests) was large. Few individuals began breeding exceptionally early during the breeding season: only 14% of the nests had a negative synchrony value, indicating that the peak in energy demand by chicks occurred during or after the peak in food resources for most nests. Half of the nests (51%) were

relatively well synchronized with food resources (i.e., synchrony values between -7 and 7 days). The exposition to resources (EXP) varied by a magnitude of 1.6- to 4.6-fold (3.3 on average) among nests within a given year (e.g. 2009: EXP varied from 319.2 to 519.3 mg and in 2011: from 193.6 to 897.4 mg).

### ***Effect of synchrony on juvenile growth***

Within years, pre-fledging growth residuals were best described by the quadratic effect of synchrony value (SYNC<sup>2</sup>) during the middle growth period (i.e., chicks aged between 3-6 days; Table 1B). Chicks associated to extreme synchrony values (i.e., hatched too early and too late relatively to peak food resources) tended to weigh less (Figure 3). For instance, 5 days old chicks with negative synchrony values weighed on average  $10.6 \pm 3.8$  SD g ( $n = 7$ ), whereas same-aged chicks born 12 to 16 days later (SYNC[8:12]) had an average mass of  $13.5 \pm 2.6$  g ( $n = 15$ ). Further synchrony indices did not explain variations in pre-fledging growth during the early and late growing period (age 0-2 days and 7-10 days respectively; Table 1A and C). In the early growing period, SYNC<sup>2</sup> ( $\beta_1 = 0.86 \pm 2.9$  SE  $\beta_2 = -4.35 \pm 2.8$  SE) and EXPres ( $\beta = 0.001 \pm 0.002$  SE) models competed with the null model, whereas for the late growing period, the best models containing synchrony parameters had coefficients of  $-0.004 \pm 0.03$  SE (SYNC) and  $0.001 \pm 0.001$  SE (EXPres). Finally, we did not find evidence that synchrony indices affected post-fledging chick mass measured between 15-34 days of age (Table 2).

### ***Effect of synchrony on reproductive success***

Over eight years, clutch size averaged  $5.3 \pm 1.0$  eggs (mean  $\pm$  SD, range =2-8,  $n = 333$  clutches) ranging from  $4.8 \pm 1.1$  eggs in 2012 to  $5.8 \pm 1.0$  eggs in 2009. Clutch size variation was best explained by a quadratic effect of synchrony value (SYNC<sup>2</sup>; Table 3). A reduction in clutch size was mostly apparent in nests associated with high synchrony values (i.e., increasing mismatch with peak food resources; Figure 4A). The number of young fledged per nest was also best described by the synchrony value, though many models including the null model were competitive (Table 3). Fewer young tended to be produced in



nests that hatched late relatively to the date of peak food resources (Figure 4B). The strength of this relationship increased slightly when excluding nests with total clutch/brood lost (from  $\beta = -0.05 \pm 0.03$  SE to  $\beta = -0.08 \pm 0.02$  SE).

The synchrony between timing of peak arthropod availability and bird hatching dates fluctuated across years (Figure 2) and hence mean synchrony values and exposition index varied substantially (Figure 5A). Mean clutch sizes were comparable between years while the number of young fledged was eight times higher in the most productive year compared with the least productive one; in 2012, only  $0.5 \pm 0.2$  young were fledged per nest on average compared to  $3.9 \pm 0.3$  young in 2011 (Figure 5B). Annual mean clutch size and number of young fledged were not correlated with mean synchrony values or exposition index ( $r < 0.35$   $p > 0.40$ ,  $n = 8$  years). The mean annual number of young fledged was however strongly correlated to the annual nest success ( $r = 0.93$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 8$  years; Figure 5B) indicating that it was mostly driven by total clutch/brood lost.

## DISCUSSION

In the high Arctic tundra of Bylot Island, which has experienced rapid warming over the past two decades (Gauthier *et al.*, 2013), Lapland longspur nesting phenology appears well synchronized with food resources for most nests tracked in the current environmental conditions. We only found weak evidence that the degree of synchrony with peak arthropod availability influenced chick growth prior to fledging and found no evidence of mismatch effect on post-fledging mass. The initial clutch sizes decreased with increasing asynchrony and hence fewer young tended to be produced in nests that hatched late relative to the date of peak food resources. It therefore suggests that parents make some strategic adjustments at the beginning of the breeding season to modulate total energy demand during brood rearing. The strong inter-annual variation in average breeding success observed over the eight-year study period appeared mostly determined by total nest/brood lost, which is mostly caused by predation (Royer-Boutin & Bêty, *ms in preparation*), and was apparently independent of a mismatch with food resources.

The positive effect of resource availability on chick growth rates has been reported in some northern bird species (e.g. Gaston *et al.*, 2009; Vatka *et al.*, 2011). A previous study conducted at our study site also showed that chick growth rate can be hindered by asynchrony between arthropod resources and insectivorous shorebirds (Mckinnon *et al.*, 2012). However, in Lapland longspurs, we found very little evidence that synchrony with the peak in food resources affects growth rate, even during the post-fledging period (although we recognize that our sample size was reduced to fully investigate this specific period). As we found a weak effect only during the middle growth period (when chicks were between 3-6 days old) and not in subsequent stages, it suggests that compensatory growth occurred and allowed mismatch broods to catch up quickly and reach similar mass at fledging. Such accelerated growth has been reported in other species and can be costly later in adult life (Metcalf & Monaghan, 2001). This pattern is often seen when environmental conditions improve during the rearing period and hyperphagia comes into play (Nicieza & Metcalfe, 1997; Metcalfe & Monaghan, 2001), which was not the case in our study system. Indeed, food availability tended to decrease throughout the rearing season for Lapland longspurs breeding on Bylot Island. Hence, mismatched broods generally did not have access to more resources during the final stages of the growing period. However, despite such seasonal decline in resource availability, the environment might still provide enough food to allow for maximal growth rate. Indeed, parental food provisioning could be maximal even if the arthropod availability is below the seasonal peak. Identifying the threshold in arthropod availability above which growth rate is constant would help explaining the apparent weak mismatch effect on chick growth in our study system.

The role and the investment of parents as food providers is crucial in altricial species like passerines (Garcia-Navas & Sanz, 2011). Parents facing a mismatch could gradually increase their foraging effort compared to well synchronized couples to provide a similar feeding rate to their young (Thomas *et al.*, 2001). In a mismatch context, smaller broods could also alleviate parental effort; fewer chicks to feed could allow parents to sustain a similar growth rate despite the less resourceful environment. This is consistent with our

observations of decreasing brood sizes with an increasing asynchrony. The negative effect of asynchrony on juvenile growth has been documented for some arctic insectivorous precocial species, in which clutch/brood size was mostly constant and independent of the timing of breeding (Pearce-Higgins & Yalden, 2004; Mckinnon *et al.*, 2012). In altricial species, the strategic adjustment of clutch size made by the parents at the beginning of the breeding season might be sufficient to avoid further adjustment in parental effort during the chick rearing period. In order to fully understand why mistimed broods do not suffer from the lack of synchrony with food resources, the role of parental adjustment and provisioning rates should be considered in future studies dealing with arctic passerines such as the Lapland longspur.

Recent studies suggested that decreased energetic demands through reduced thermoregulatory costs could mitigate negative effects of reduced food availability in arctic insectivores (McKinnon *et al.*, 2013a). Indeed, high ambient temperature can have a positive effect on chick growth by diverting energy from thermoregulation toward tissue development and maintenance (Meltofte *et al.*, 2007; Dickey *et al.*, 2008). Under increased temperature, such a physiological compensatory effect could maintain growth rate at a normal level for mistimed chicks and hide the impact of resources. Incorporating such climatic variables could help better understanding the combined role of resource availability and abiotic factors on bird growth rate.

Different definitions of phenological asynchrony with food abundance have led to the creation of many indices trying to best capture the effect of a temporal mismatch between trophic levels. Even though we did not find strong evidence that synchrony indices affected juvenile growth nor breeding success, we are confident that the two indices that we used captured the intensity of mismatch with resources actually experienced by birds. Our synchrony value (SYNC) is comparable to other studies (e.g. Vatka *et al.*, 2011, Reed *et al.*, 2012) and represents the temporal perspective in relation to the peak of food resources. Moreover, our exposition index (EXP) provides a quantitative measure of food availability for birds at a critical time (see also Lepage *et al.*, 1998). Compared to other studies which

often consider only the absolute height of the peak in food resources (e.g. Votka *et al.*, 2011), our index expresses the cumulative biomass accessible to a chick during the growing period. This longer time frame seems biologically relevant if we consider that the energy needed for a chick stretches out over the whole nesting period and thus goes beyond a discrete arthropod peak abundance. A brood not perfectly synchronized may still be exposed to enough resources. Indeed, a second peak in arthropod biomass of smaller amplitude is sometimes observed later in the season (Figure 2) and can be taken into account in our exposition index. Nevertheless, habitat types (i.e. wet and mesic), which were not considered in the present analysis, might be a source of variation to consider in future studies in order to better understand differences in growth rates. Indeed, since the index of resource availability was obtained by combining arthropod biomass from both wetland and mesic tundra habitats, this averaged estimate could have reduced our capacity to distinguish more subtle effects of resources on growth or even reproductive success.

A negative correlation between reproductive success and timing of breeding has already been reported for many bird species (e.g. Visser *et al.*, 2006, Reed *et al.*, 2012). Hussel (1972) reported that mean clutch size declined from six to four eggs from June 20 to July 6 in a Lapland longspur breeding population on Devon Island, though these results were not related to the synchrony with peak food resources. The range of clutch size and the general pattern we observed was similar, as clutch size decreased with increasing asynchrony, a pattern that mostly resulted from a decrease in the size of clutches laid late in the season. Hence, we also observed a reduction in the number of young fledged for nests that hatched after the peak in food resources. Such seasonal decline was mostly driven by initial clutch size and not due to seasonal variation in egg or chick mortality rate (Doucet & Bêty, unpublished data). Partial clutch/brood loss is rarely observed in our study system, but total nest failure caused by predation can be common (Royer-Boutin & Bêty, ms in preparation). These findings are consistent with other studies of passerines showing the influence of good phenological match on the fitness of individuals (e.g. Reed *et al.*, 2012). Early on, parents must anticipate the decrease in resources and reduce their clutch size to prevent a costly increase in efforts during the rearing period.

On Bylot Island, predation is the main cause of total nest and brood failures in Lapland longspurs. As mean clutch size was comparable between years, the average initial breeding investment was similar among years. The strong annual variation in mean number of young fledged was apparently mainly driven by total failures occurring during incubation or brood rearing, as indicated by the strong correlation between annual nest success and mean number of young fledged. We thus suggest that, under current conditions, predation might be a key driver of yearly productivity for Lapland longspurs. Previous studies conducted at our study site also confirmed the strong influence of predation on bird species, including geese and shorebirds (Bêty & Gauthier, 2001; Bêty *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2004; Mckinnon *et al.*, 2013b). The high Arctic tundra environment might then offer different limiting conditions for the songbirds compared to more southern human-influenced environments where matching with resources is often seen as the principal determinant of productivity in birds (e.g. Quinney *et al.*, 1986). Recent studies also highlighted that, except in the very high Arctic, predators are the main drivers of the tundra ecosystem (McKinnon *et al.*, 2010; Legagneux *et al.*, 2014).

Deepening our understanding of the relationship between breeding phenology and reproductive success should help evaluate the capacity of wildlife to cope with global warming. Despite a recent temperature increase, our study indicates that Lapland longspur nesting phenology was well synchronized with the peak in food resources for most nests under current environmental conditions in the Canadian high Arctic. It is important to continue tracking changes and potential consequences, as future climate change will likely continue to alter the synchrony between bird hatch dates and peak of food resources. A comprehensive study of the effect of predation and abiotic factors on reproductive success, as well as the role of parental effort on adult survival should be a priority in future studies.

### **Acknowledgements**

We are grateful to (alphabetical order): Philippe Bertrand, Élise Bolduc, Marie-Christine Frenette, Jean-François Lamarre, Josée-Anne Otis, Pascal Royer-Boutin, Marion Trudel and the 2005-2012 Bylot Island Teams for their hard work in the field. This study was supported by (alphabetical order): ArcticNet network of centre of excellence, Natural

Sciences and Engineering Research Council, Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), Polar Continental Shelf Program (PCSP), Université du Québec à Rimouski (UQAR), Université Laval. Field techniques were approved by UQAR Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit SIR-2011-8293). This study was partly funded by NSERC Alexander Graham-Bell Canada graduate scholarship, Master's scholarship in research from Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), and Garfield Weston scholarship for northern research granted to Catherine Doucet (2011-2013).

## References

- ACIA (2005) *Arctic climate impact assessment*. Cambridge, England.
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2012) lme4: Linear mixed-effects models using eigen and QR. R package version 0.999999-0.
- Bêty J, Gauthier G (2001) Effects of nest visits on predator activity and predation rate in a Greater Snow Goose colony. *Journal of Field Ornithology*, **72**, 573–586.
- Bêty J, Gauthier G, Korpimäki E, Giroux JF (2002) Shared predators and indirect trophic interactions : lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 88–98.
- Bolduc E, Casajus N, Legagneux P, McKinnon L, Gilchrist HG, Leung M, Morrison RIG, Reid D, Smith PA, Buddle CM, Bêty J (2013) Terrestrial arthropod abundance and phenology in the Canadian Arctic: modelling resource availability for Arctic-nesting insectivorous birds. *The Canadian Entomologist*, **145**, 155–170.
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, **411**, 296–298.
- Both C, Visser ME (2005) The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, **11**, 1606–1613.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, **441**, 81–83.
- Both C, van Asch M, Bijlsma RG, van den Burg AB, Visser ME (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *The Journal of Animal Ecology*, **78**, 73–83.

- Boutin S (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 203–220.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Burnham KP, Anderson DR (2004) Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, **33**, 261–304.
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, **26**, 249–293.
- Custer TW, Pitelka FA (1977) Demographic features of a Lapland Longspur population near Barrow, Alaska. *The Auk*, **94**, 505–525.
- Custer TW, Pitelka FA (1978) Seasonal trends in summer diet of the Lapland Longspur near Barrow, Alaska. *The Condor*, **80**, 295–301.
- Dänhardt A, Becker PH (2011) Herring and sprat abundance indices predict chick growth and reproductive performance of Common Terns breeding in the Wadden Sea. *Ecosystems*, **14**, 791–803.
- Dickey M-H, Gauthier G, Cadieux M-C (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, **14**, 1973–1985.
- Drury WH (1961) Studies of the breeding biology of Horned Lark, Water Pipit, Lapland Longspur, and Snow Bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *Bird-Banding*, **32**, 1–46.
- Dunn PO, Winkler DW, Whittingham LA, Hannon SJ, Robertson RJ (2011) A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology*, **92**, 450–461.
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, **33**, 271–283.
- Garcia-Navas V, Sanz JJ (2011) Seasonal decline in provisioning effort and nestling mass of Blue Tits *Cyanistes caeruleus*: experimental support for the parent quality hypothesis. *Ibis*, **153**, 59–69.

- Gaston AJ, Gilchrist HG, Mallory ML, Smith PA (2009) Changes in Seasonal Events, Peak Food Availability, and Consequent Breeding Adjustment in a Marine Bird: A Case of Progressive Mismatching. *The Condor*, **111**, 111–119.
- Gauthier G, Bêty J, Giroux J-F, Rochefort L (2004) Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 119–129.
- Gauthier G, Berteaux D, Bêty J, Tarroux A, Therrien J-F, McKinnon L, Legagneux P, Cadieux M-C (2011) The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience*, **18**, 223–235.
- Gauthier G, Bêty J, Cadieux M-C, Legagneux P, Doiron M, Chevallier C, Lai S, Tarroux A, Berteaux D (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**, 1–12.
- Grinnell L (1944) Notes on breeding Lapland longspurs at Churchill, Manitoba. *The Auk*, **61**, 554–560.
- Høye TT, Post E, Meltofte H, Schmidt NM, Forchhammer MC (2007) Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, **17**, R449–51.
- Hussel DJT (1972) Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecological Monographs*, **42**, 317–364.
- Hussell DJT, Montgomerie R (2002) Lapland Longspur (*Calcarius lapponicus*) (eds Poole A, Gill F). *The Birds of North America Online*.
- Lack D (1950) The breeding seasons of european birds. *Ibis*, **92**, 288–316.
- Legagneux P, Gauthier G, Lecomte N, Schmidt NM, Reid D, Cadieux M-C, Berteaux D, Bêty J, Krebs CJ, Ims RA, Yoccoz NG, Morrison RIG, Leroux SJ, Loreau M, Gravel D (2014) Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Cli*, **4**, 379–383.
- Lepage D, Reed A (1998) Seasonal variation in growth of greater snow goose goslings : the role of food supply. *Oecologia*, **114**, 226–235.
- Lepage D, Gauthier G, Desrochers A (1998) Larger clutch size increases fledging success and offspring quality in a precocial species. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 210–216.
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 453–487.



- McKinnon L, Smith P, Nol E, Martin JL, Doyle FI, Abraham KF, Gilchrist HG, Morrison RIG, Bêty J (2010) Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science*, **327**, 326–327.
- McKinnon L, Picotin M, Bolduc E, Juillet C, Bêty J (2012) Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Can. J. Zool.*, **90**, 961–971.
- McKinnon L, Nol E, Juillet C (2013a) Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Scientific Reports*, **3**, 1-6.
- McKinnon L, Berteaux D, Gauthier G, Bêty J (2013b) Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, **122**, 1042–1048.
- McLaughlin RL, Montgomerie RD (1989) Brood dispersal and multiple central place foraging by Lapland longspur parents. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 207–215.
- Meltofte H, Piersma T, Boyd H, McCaffery B, Ganter B, Golovnyuk VV, Graham K, Gratto-Trevor CL, Morrison RIG, Nol E, Rösner H-U, Schamel D, Schekkerman H, Soloviev MK, Tomkovich PS, Tracy DM, Tulp I, Wennerberg L (2007) Effects of climate variation on the breeding ecology of Arctic shorebirds. *Bioscience*, **59**, 1–48.
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 254–260.
- Nicieza AG, Metcalfe NB (1997) Growth compensation in juvenile Atlantic Salmon: Responses to depressed temperature and food availability. *Ecology*, **78**, 2385–2400.
- Pearce-Higgins JW, Yalden DW (2004) Habitat selection, diet, arthropod availability and growth of a moorland wader: the ecology of European Golden Plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis*, **146**, 335–346.
- Post E, Pedersen C, Wilmers CC, Forchhammer MC (2008) Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275, 2005-2013.
- Quinney TE, Hussell DJT, Ankney CD (1986) Sources of variation in growth of Tree Swallows. *The Auk*, **103**, 389–400.
- R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna.

- Reed TE, Jenouvrier S, Visser ME (2012) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 131–144.
- Ritz C, Streibig JC (2005) Bioassay Analysis using R. *Journal of Statistical Software*, **12**, 1–22.
- Schekkerman H, Tulp I, Piersma T, Visser GH (2003) Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia*, **134**, 332–342.
- Schaffer TL (2004) A unified approach to analyzing nest success. *The Auk*, **121**, 526–540.
- Shultz M, Piatt J, Harding A, Kettle A, Van Pelt T (2009) Timing of breeding and reproductive performance in murres and kittiwakes reflect mismatched seasonal prey dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, **393**, 247–258.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan K-S, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1296.
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Midgley PM (2013) *IPCC, 2013: Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Thomas DW, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, Speakman JR (2001) Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science*, **291**, 2598–2600.
- Tulp I, Schekkerman H (2008) Has prey availability for arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic*, **61**, 48–60.
- Van Noordwijk A, McCleery RH, Perrins CM (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 451–458.
- Vatka E, Orell M, Rytönen S (2011) Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine. *Global Change Biology*, **17**, 3002–3009.
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 2561–2569.

- Visser ME, Holleman LJ (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **268**, 289–294.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, **147**, 164–172.
- Visser ME, te Marvelde L, Lof ME (2012) Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, **153**, 75–84.
- Wynne-Edwards V (1952) Zoology of the Baird expedition (1950). The birds observed in central and south-east Baffin Island. *The Auk*, **69**, 353-391.
- Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

## Tables and figures

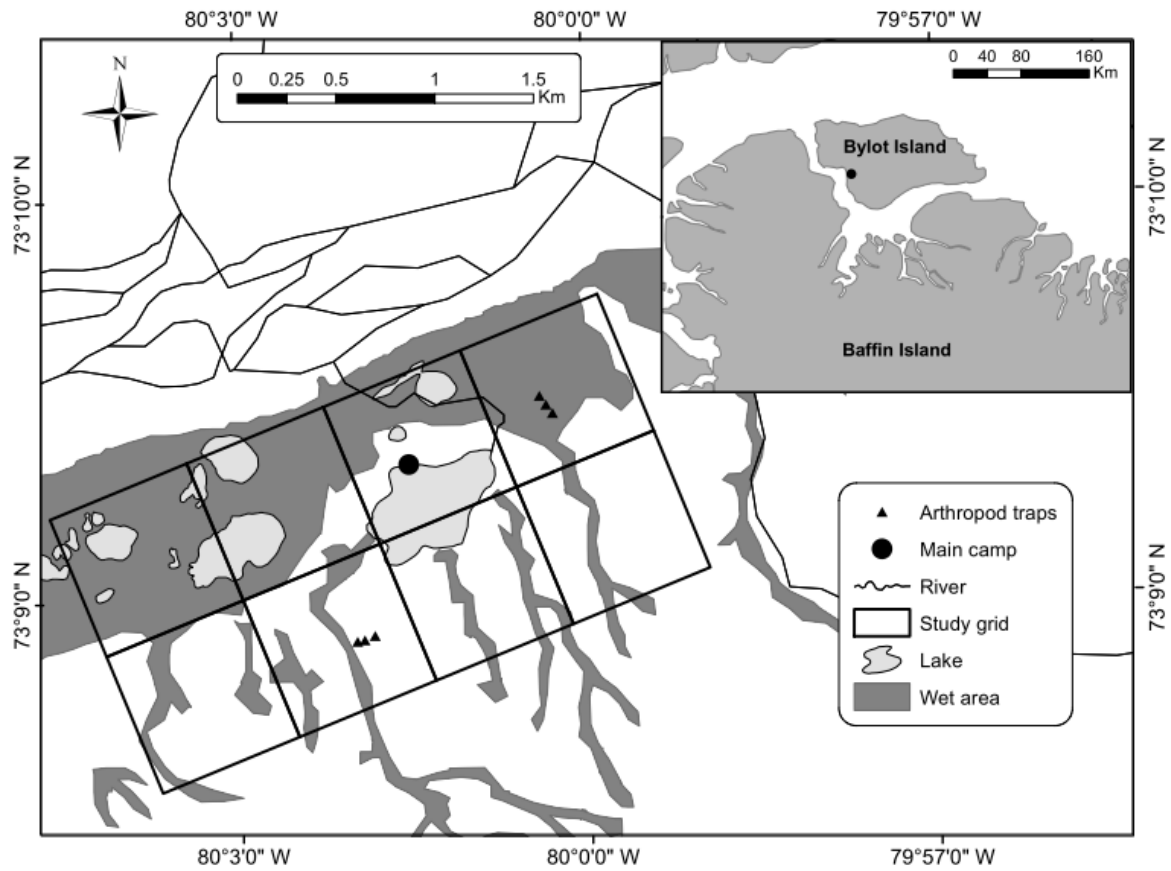


Figure 1. Map showing the study area on Bylot Island, Nunavut, Canada. The enlargement shows the 4.5 km<sup>2</sup> study grid in the Qalikturvik valley.

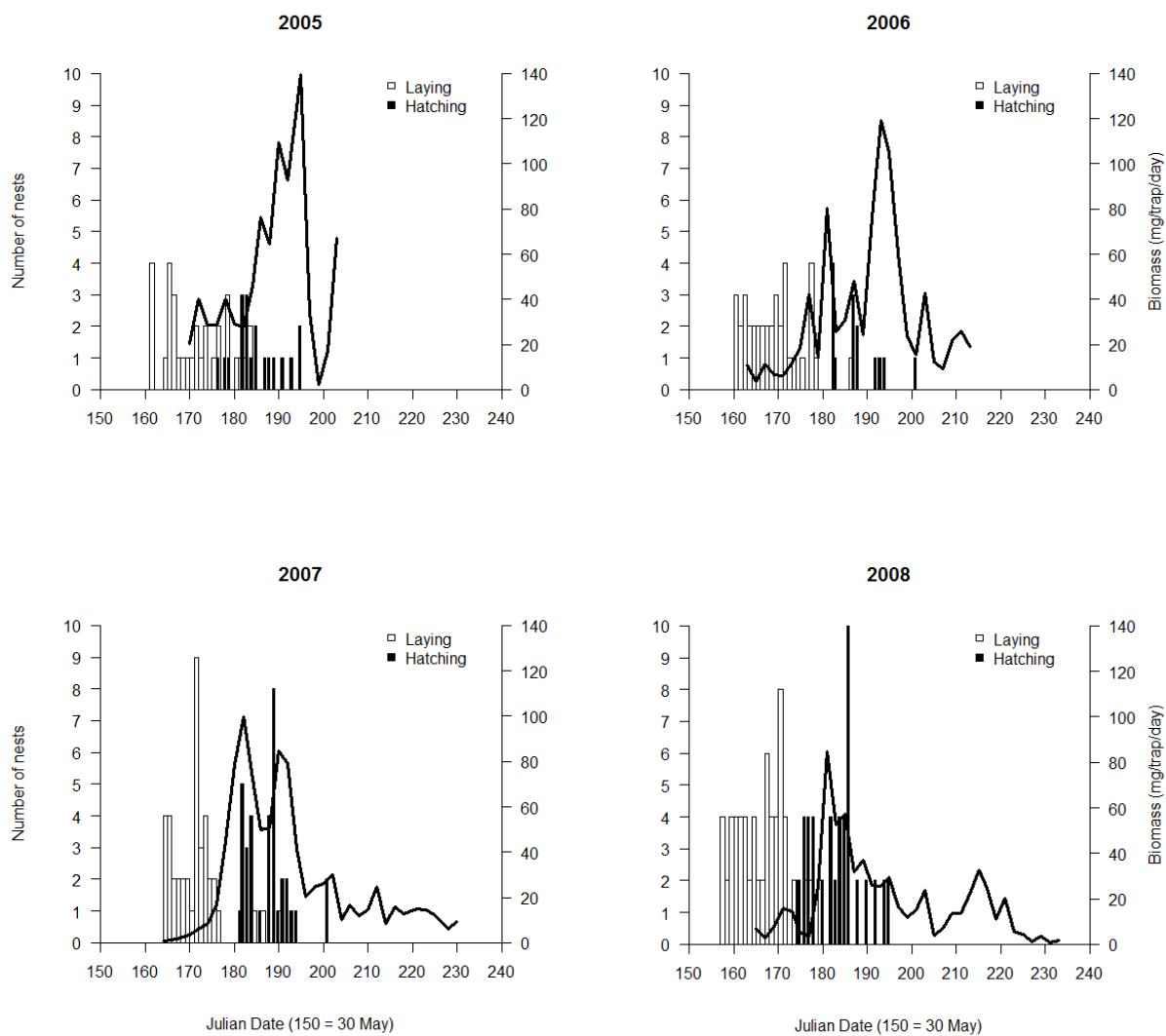


Figure 2. Variation in arthropod biomass ( $\text{mg}\cdot\text{trap}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ ) and breeding phenology (laying and hatching dates) of Lapland longspurs nesting on Bylot Island (2005 to 2012).

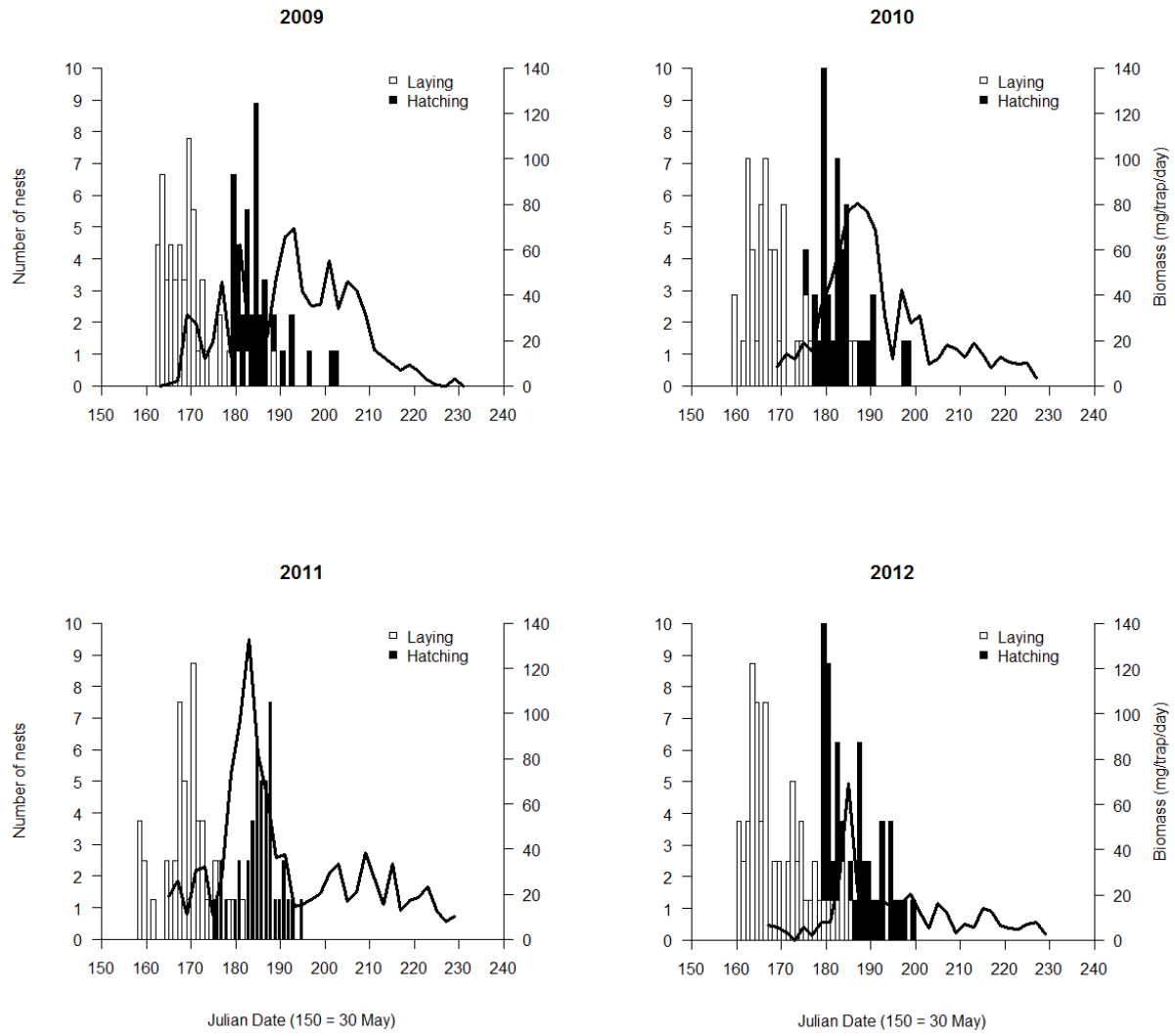


Figure 2. Continued

Table 1. Variables, number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta$ AIC), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL) of all candidate models explaining pre-fledging growth residuals for the intra-annual analysis from 2008-2012. Growth residuals were divided in three categories according to chick age: A) 0-2 days old, B) 3-6 days old, and C) 7-10 days old. All models include the nested effect of the chick within its nest and the year as a random effect (only factor included in the null model). BS, brood size; SYNC, synchrony value; EXPres, exposition index residuals.

Variable(s)	k	$\Delta$ AIC	AICWt	LL
A)				
<b>Null</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>0.33</b>	<b>-1060.67</b>
<b>SYNC + SYNC<sup>2</sup></b>	<b>7</b>	<b>1.53</b>	<b>0.16</b>	<b>-1059.43</b>
<b>BS</b>	<b>6</b>	<b>1.73</b>	<b>0.14</b>	<b>-1060.53</b>
<b>EXPres</b>	<b>6</b>	<b>1.76</b>	<b>0.14</b>	<b>-1060.55</b>
<b>SYNC</b>	<b>6</b>	<b>2.00</b>	<b>0.12</b>	<b>-1060.67</b>
BS + EXPres	7	3.56	0.06	-1060.45
BS + SYNC	7	3.67	0.05	-1060.51
B)				
<b>SYNC + SYNC<sup>2</sup></b>	<b>7</b>	<b>0</b>	<b>0.65</b>	<b>-2152.11</b>
EXPres	6	2.87	0.15	-2154.55
BS + EXPres	7	4.12	0.08	-2154.17
Null	5	5.05	0.05	-2156.63
SYNC	6	6.30	0.03	-2156.26
BS	6	6.53	0.02	-2156.38
BS + SYNC	7	8.09	0.01	-2156.16
C)				
<b>BS</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>0.33</b>	<b>-1336.09</b>
<b>BS + EXPres</b>	<b>7</b>	<b>1.01</b>	<b>0.20</b>	<b>-1335.59</b>
<b>Null</b>	<b>5</b>	<b>1.37</b>	<b>0.17</b>	<b>-1337.77</b>
<b>BS + SYNC</b>	<b>7</b>	<b>1.99</b>	<b>0.12</b>	<b>-1336.08</b>
SYNC	6	3.08	0.07	-1337.63
EXPres	7	3.10	0.07	-1337.64
SYNC + Sync <sup>2</sup>	6	3.80	0.05	-1336.99

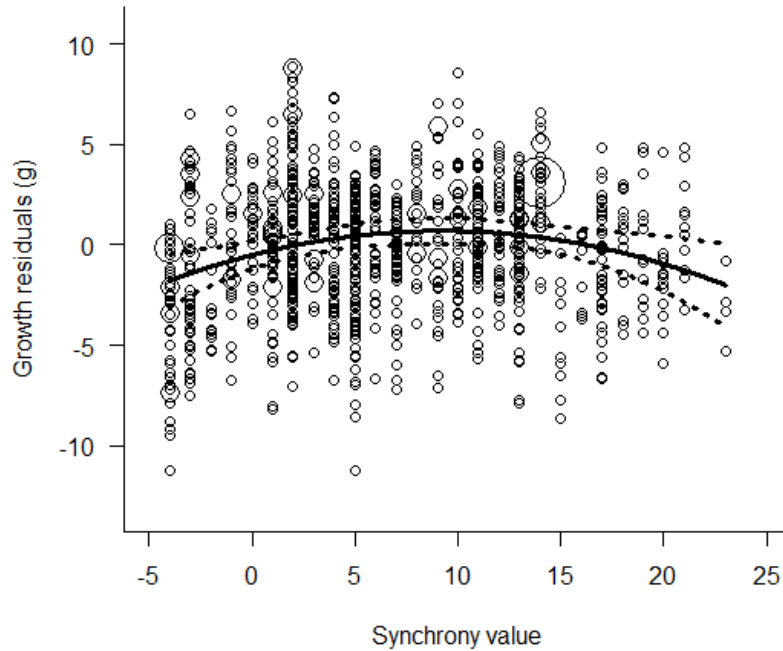


Figure 3. Relationship between growth residuals and the synchrony value ( $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) for chicks aged between 3-6 days old (2008-2012) ( $\beta_1 = 0,25 \pm 0,09$  unconditional SE;  $\beta_2 = -0.01 \pm 0.005$  unconditional SE). Circles are proportional to the sample size, bigger circles showing overlapping data. Dotted lines represent the unconditional 95% confidence intervals.



Table 2. Results of the model selection for post-fledging mass for the intra-annual analysis (2010-2012) showing number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta$ AIC), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL). All models include the year and the nested effect of the chick within its nest as a random effect. SYNC, synchrony value; EXP15, exposition index at 15 days old.

Variable	k	$\Delta$ AICc	AICcWt	LL
<b>Null</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>0.52</b>	<b>-73.99</b>
<b>SYNC</b>	<b>6</b>	<b>1.50</b>	<b>0.25</b>	<b>-73.27</b>
EXP15	6	2.12	0.18	-73.58
SYNC <sup>2</sup>	7	4.58	0.05	-73.24

Table 3. Results of the model selection for the considered reproductive parameters testing the effect of synchrony value and exposition index (2005-2012) showing number of parameters (k), delta AIC ( $\Delta AIC$ ), AIC weight (AICWt) and Log-likelihood (LL). SYNC, synchrony value; EXP, exposition index.

Predicted	Covariate	k	$\Delta AIC$	AICWt	LL
Clutch size	<b>SYNC<sup>2</sup></b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>0.99</b>	<b>-375.76</b>
	SYNC	4	9.29	0.01	-381.40
	EXP	4	50.10	0	-401.81
	Null	3	60.50	0	-408.01
Number of young fledged	<b>SYNC</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0.35</b>	<b>-607.57</b>
	EXP	4	0.04	0.34	-607.59
	Null	3	1.25	0.19	-609.20
	SYNC <sup>2</sup>	5	1.99	0.13	-607.57

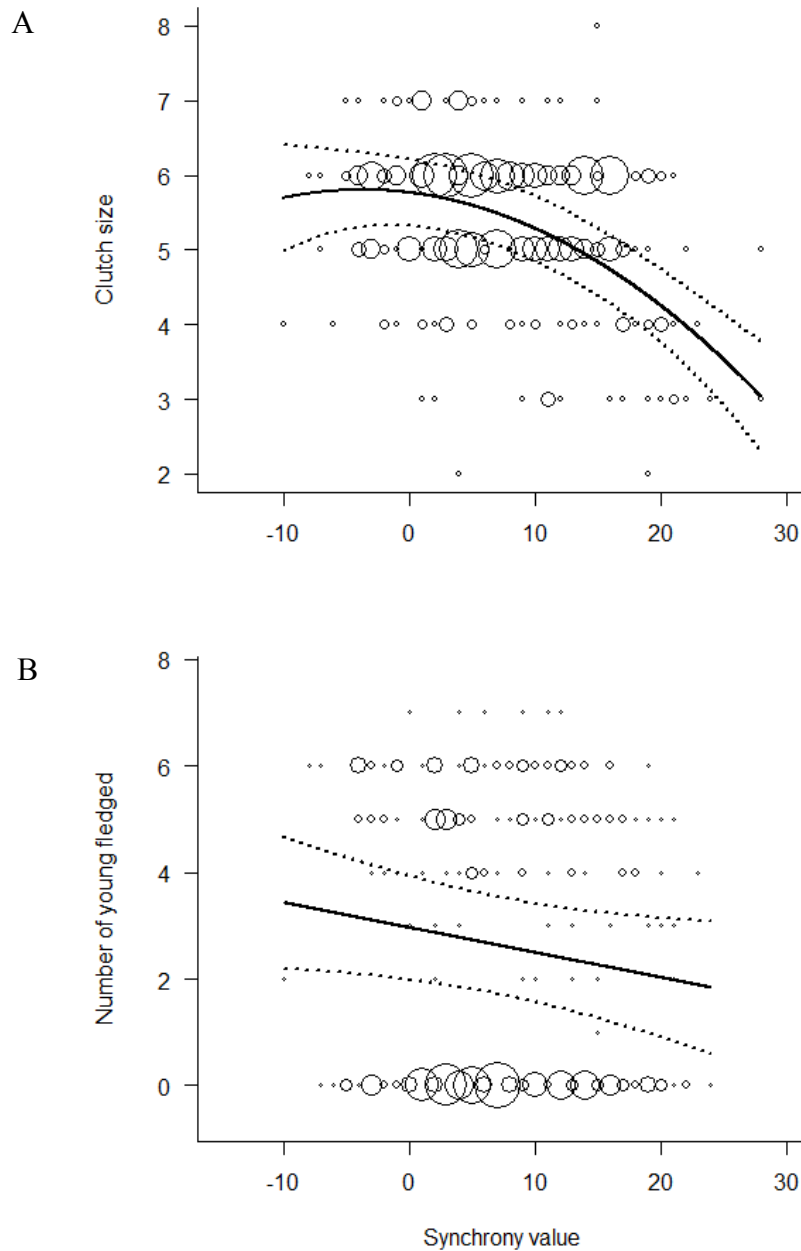
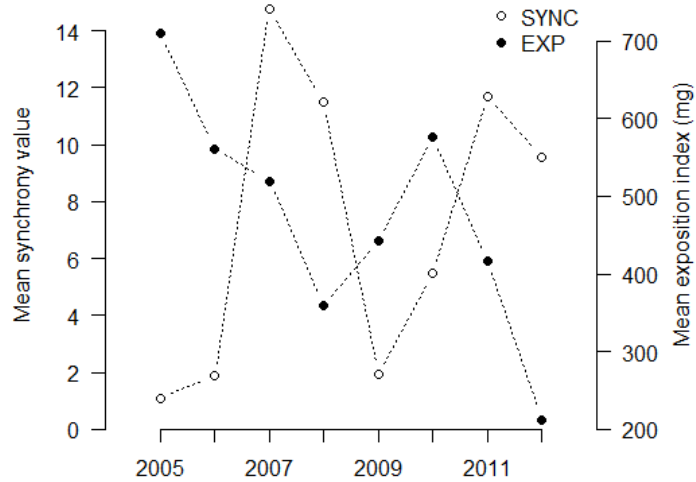


Figure 4. Relationship between synchrony value ( $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) and A) clutch size ( $\beta = -0.02 \pm 0.02$  SE,  $n = 302$  nests), and B) number of young fledged ( $\beta = -0.05 \pm 0.03$  SE,  $n = 266$  nests). Circles are proportional to the sample size, bigger circles showing overlapping data. Dotted lines represent the unconditional 95% confidence intervals.

A



B

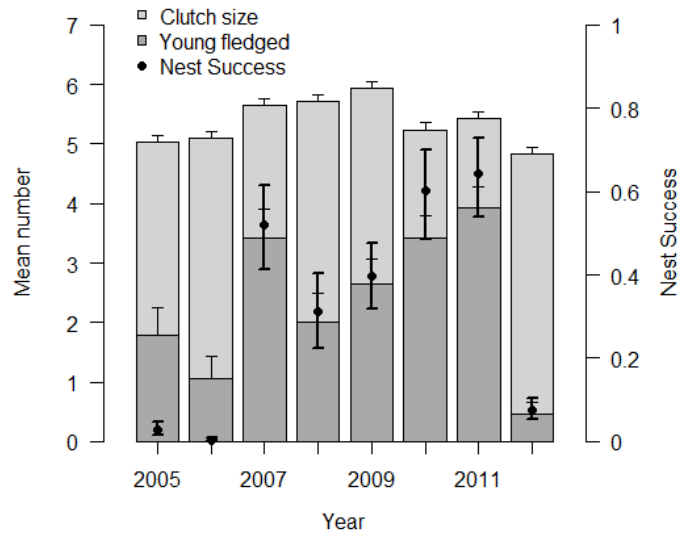


Figure 5. A) Annual mean synchrony value (SYNC:  $\Delta$  between day of highest energy demand for chicks and peak day in resource availability) and exposition index (EXP: cumulative daily arthropod biomass from hatch date to day of highest energy demand), B) Annual variation in mean clutch size (light grey bars  $\pm$  SE), mean number of young fledged (dark grey bars  $\pm$  SE) and nest success (probability to produce at least one fledging) (black dots  $\pm$  SE), where SE = Standard error.

## Appendixes

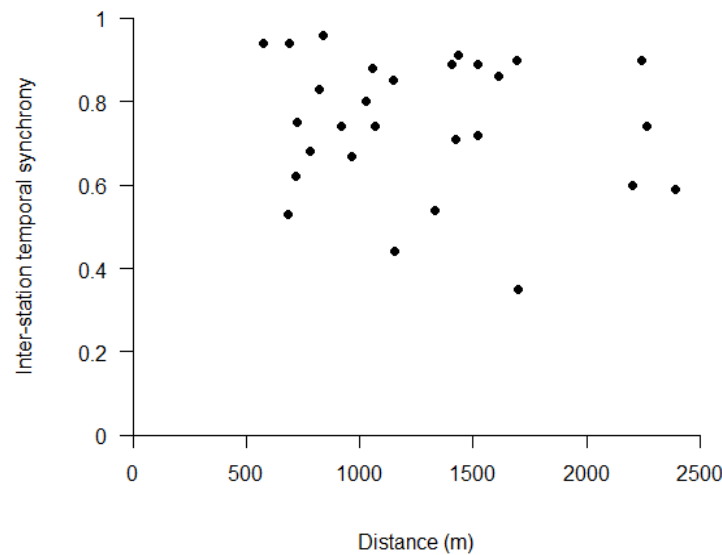


Figure A1. Arthropod emergence and development is closely linked to environmental conditions (e.g. temperature, snow and radiation) (Tulp & Schekkerman, 2008; Bolduc *et al.*, 2013). These conditions can vary spatially (Hoye & Forchhammer, 2008). As the Lapland longspur forages within its territorial boundaries, it is possible that nesting couples do not have access to the same temporal variation in food abundance according to the location of their territory. However, a high correlation in the main environmental conditions affecting arthropod emergence coupled with arthropod movements can lead to a strong spatial synchrony in the fluctuation of abundance on a small scale. In 2012, six transects made of three traps each were added and equally distributed in both wet and mesic habitat (3 transects each) to investigate spatial synchrony in arthropod availability. All transects were at least 500 m apart to achieve a good representation of the 4.5 km<sup>2</sup> study area. Temporal synchrony in terms of abundance between stations was verified using Pearson's correlation coefficient comparing all possible combinations of paired stations. A high correlation was observed between paired transects. No relationship between inter-station temporal synchrony and distance between pairs of stations was noted ( $\beta = -4.2e-05 \pm 5.9e-05$  SE;  $p = 0.48$ ), which indicates a high degree of spatial synchrony.

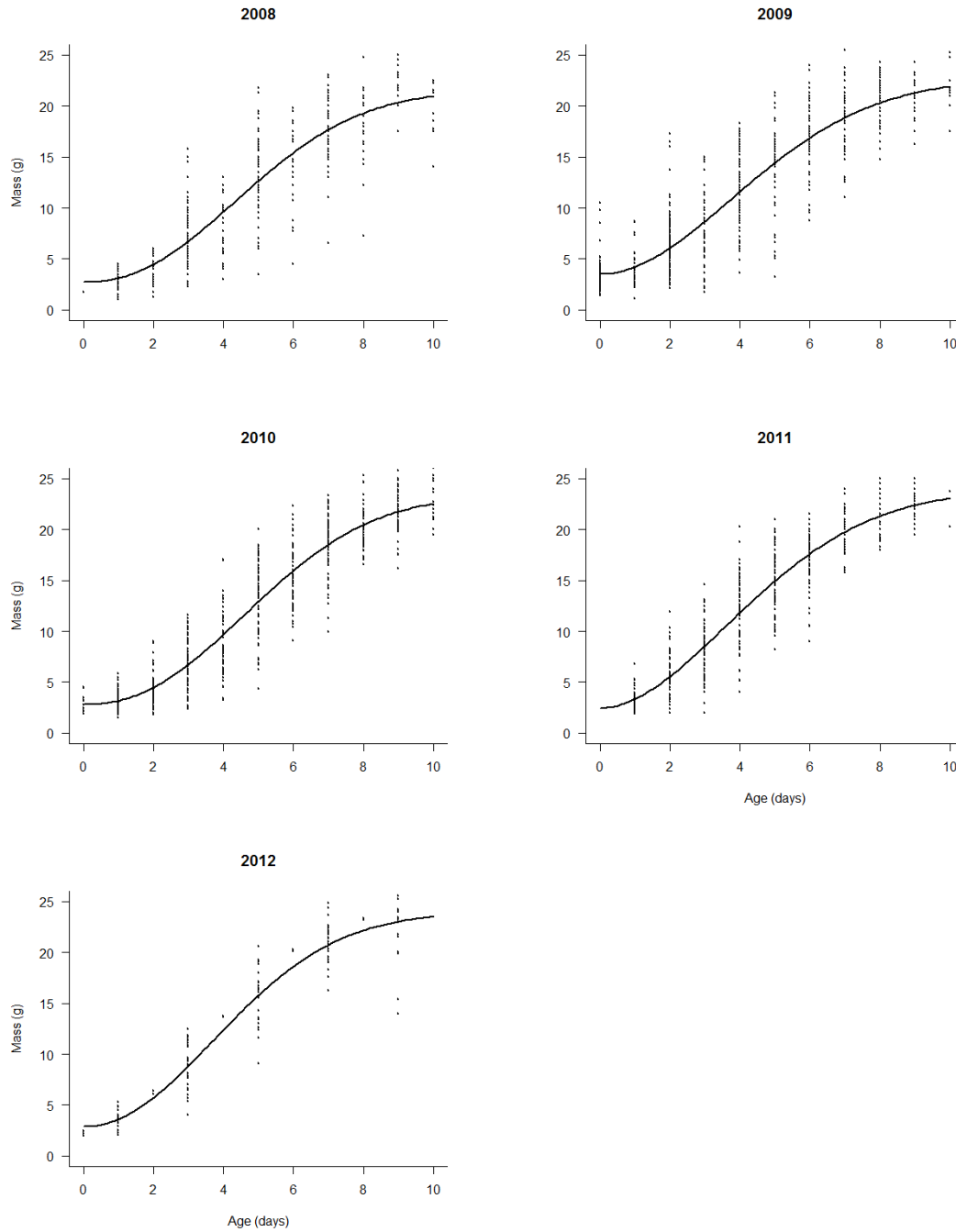


Figure A2. Annual growth models for mass by age for pre-fled chicks. Raw data are represented along with the type 2 Weibull growth curves. Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks.

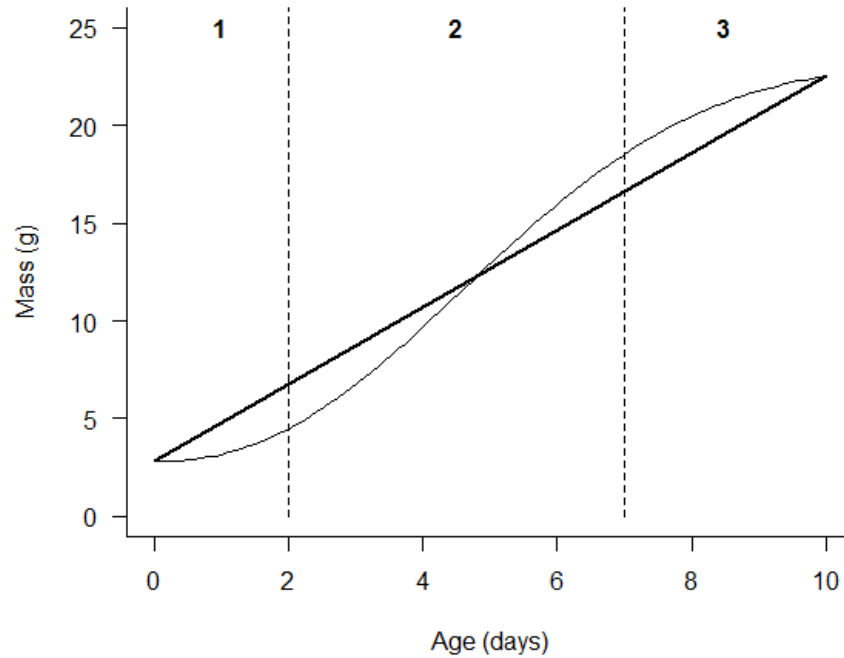


Figure A3. Example illustrating the method used to divide the growth residuals into three categories. A line was fit between the minimum and maximum mass according to the growth model for each year. The maximum positive and negative amplitude between this line and the growth curve was calculated. The corresponding age was used as the breaking point between categories: 1 = [0-2 days], 2 = [3-6 days] and 3 = [7-10 days].

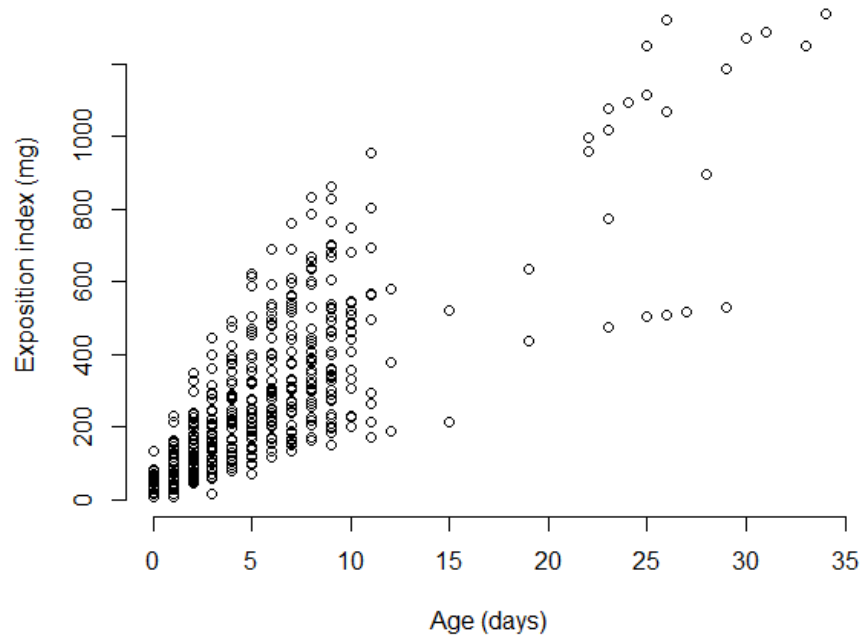


Figure A4. Relationship between the exposition index and chick age showed by the raw data from all years combined (2008-2012). Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks.



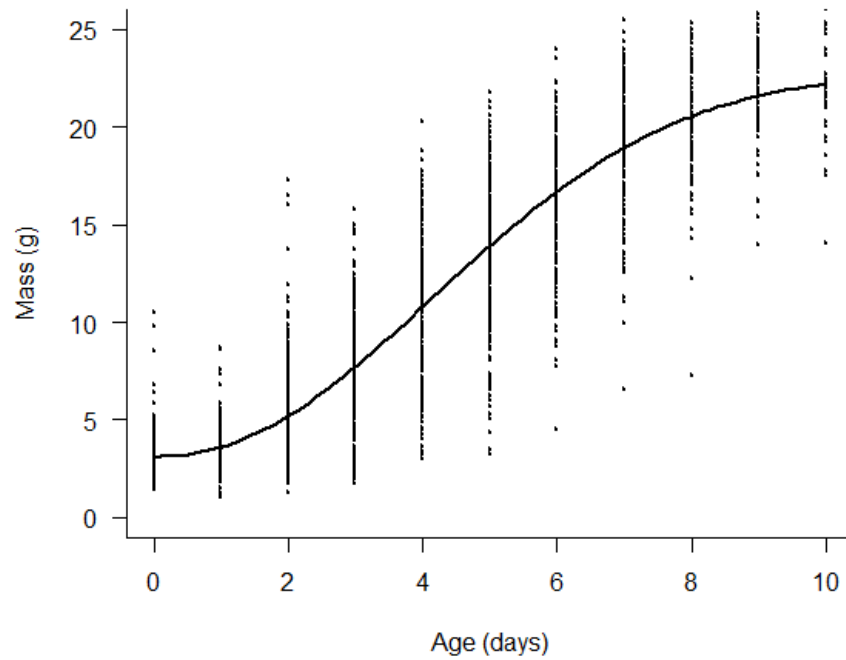


Figure A5. Best fitting growth model for mass by age for pre-fledged chicks, all years combined (2008-2012). Raw data are represented along with the type 2 Weibull growth curve. Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks.

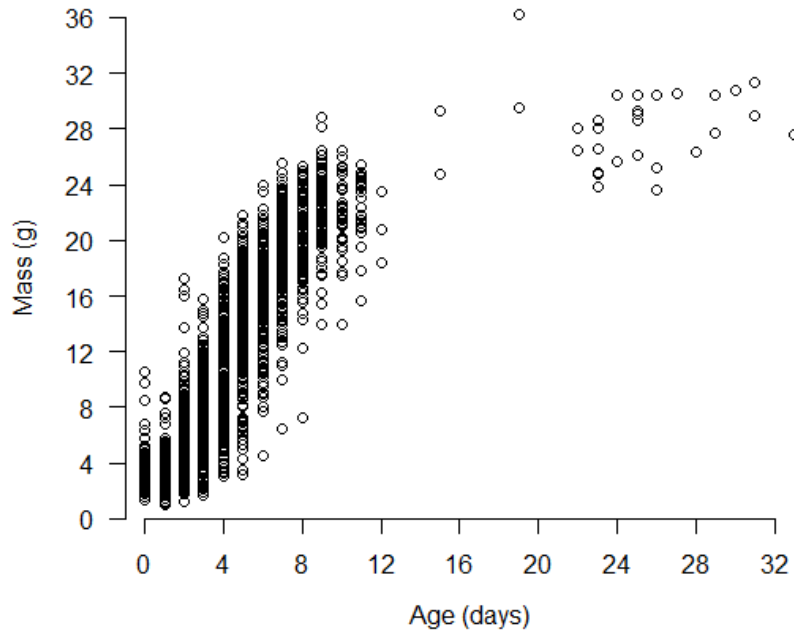


Figure A6. Relationship between mass and chick age including data from post-fledging mass for all chicks in all years (2008-2012) Year 2008 includes 24 nests, 123 chicks; 2009, 29 nests, 189 chicks; 2010, 36 nests, 167 chicks; 2011, 40 nests, 199 chicks and 2012, 47 nests, 171 chicks.

Table A1. a) Parameterization of the best fitting growth model all years combined (2008-2012) (W2.4 = 4-parameter Weibull type 2) b) Parameter estimate of the model testing for the effect of year on growth rate. The linear mixed-effects model included growth residuals as the response variable, year as the fixed variable and the chick within its nest as the nested random effect. SE, standard error.

a) Parameter	Estimate	SE	t-value	p-value
<b>MASS (W2.4)</b>				
b (slope)	2.13	0.080	26.55	< 0.001
c (intercept)	3.17	0.17	18.47	< 0.001
d (asymptote)	22.75	0.38	60.51	< 0.001
e (inflection point)	5.52	0.10	52.78	< 0.001
b) Parameter	Estimate	SE	t-value	p-value
2008	-1.10	0.56	-1.96	0.051
2009	1.52	0.66	2.31	0.023
2010	0.41	0.66	0.62	0.54
2011	1.77	0.65	2.71	0.0078
2012	2.21	0.95	2.32	0.022

Table A2. Pearson's correlation matrix for various breeding parameters and index of synchrony with food resources in Lapland longspurs nesting on Bylot Island: CL = clutch size, BS = brood size, YFLED = number of young fledged, INIT = laying date, HATCH = hatching date, EXP = exposition index and SYNC = synchrony value. Bold numbers are considered highly correlated ( $r > 0.6$ ). Sample size (number of nests) are indicated in parentheses.

	CL	BS	YFLED	INIT	HATCH	EXP	SYNC
CL	-	<b>0.72</b> (333)	0.32 (300)	-0.43 (333)	-0.33 (333)	0.22 (302)	-0.28 (302)
BS		-	0.54 (300)	-0.29 (333)	-0.23 (333)	-0.18 (302)	-0.17 (305)
YFLED			-	-0.19 (300)	-0.16 (300)	0.26 (266)	-0.06 (266)
INIT				-	<b>0.97</b> (333)	-0.35 (302)	<b>0.72</b> (305)
HATCH					-	-0.35 (302)	<b>0.74</b> (305)
EXP						-	-0.49 (302)
SYNC							-

## CHAPITRE 2

### CONCLUSION

#### Contributions et limites de l'étude

Afin de maximiser leur aptitude phénotypique, les animaux doivent synchroniser le moment de leur reproduction avec la disponibilité des ressources alimentaires (Martin, 1987). Or, en réponse au réchauffement global, une modification de la phénologie de la reproduction risque de se produire (Gaston *et al.*, 2009). Un effet négatif sur le succès des individus pourrait dès lors être induit advenant un décalage entre la reproduction des espèces d'une même chaîne trophique (e.g. Reed *et al.*, 2012). Nous avons étudié la phénologie de la reproduction d'une population de plectrophanes lapons, un passereau insectivore nichant dans le Haut-Arctique canadien, sur l'île Bylot. Nous nous sommes également intéressés aux effets de la synchronie avec les ressources sur le succès reproducteur, notamment le nombre de jeunes produits et leur croissance. Notre étude a mis en évidence que la synchronie avec le pic des ressources alimentaires n'est pas présentement le facteur prépondérant pour expliquer les variations de la productivité dans la population étudiée, bien qu'elle ait un léger effet. Au contraire, la pression de prédation serait potentiellement un élément clé à considérer pour la reproduction des passereaux en Arctique en ce moment.

En premier lieu, nos résultats indiquent une bonne synchronie de la phénologie de la nidification par rapport aux ressources alimentaires entre 2005 et 2012. Dans la plupart des cas, il semble que les oiseaux ajustent adéquatement le moment de leur reproduction en fonction des conditions environnementales actuelles. De plus, on observe un déclin saisonnier de la taille de couvée. Par conséquent, moins de jeunes sont également produits

dans les nichées dont l'éclosion est plus tardive par rapport à la date du pic des ressources alimentaires. Ces résultats corroborent de nombreuses recherches montrant que chez les oiseaux, une forte synchronie maximise la survie et le recrutement des jeunes (e.g. Visser *et al.* 2006; Reed *et al.* 2012). Afin de moduler la demande énergétique totale durant la période d'élevage, il semblerait que les parents optent pour un ajustement stratégique en début de reproduction. En effet, contrairement à certaines espèces nidifuges nichant dans la toundra dont la taille de couvée est constante et indépendante de la phénologie (Pearce-Higgins & Yalden, 2004; Mckinnon *et al.*, 2012), le plectrophane lapon peut avoir typiquement entre deux et huit œufs lors d'un même événement de reproduction (Custer & Pitelka, 1977). Pour un individu faisant face à un décalage avec les ressources, réduire le nombre d'œufs pondus peut devenir une option intéressante.

Nos résultats soulignent également que la synchronie avec les ressources n'a qu'une faible influence sur la croissance des jeunes au nid. Plusieurs évidences des effets bénéfiques de la synchronie en terme de croissance existent chez la faune aviaire (e.g. Durant *et al.*, 2007; Gaston *et al.*, 2009). En général, on observe que les jeunes issus de couvées asynchrones ont un taux de croissance moindre (Gaston *et al.*, 2009) et sont de plus petites tailles (Thomas *et al.*, 2001; Votka *et al.*, 2011) bien qu'ils soient souvent issus de couvées de plus petites tailles. La présente étude met en évidence que ce sont les individus fortement désynchronisés, c'est-à-dire trop tôt ou beaucoup trop tard par rapport au pic des ressources alimentaires qui ont tendance à avoir un taux de croissance plus faible, mais ce uniquement durant la période où les jeunes sont âgés de 3 à 6 jours. En effet, par opposition, aucune influence de la synchronie n'est décelée en début et fin de croissance ou sur la masse post-envol. Ces résultats suggèrent une forme de croissance compensatoire afin de quitter le nid avec une masse similaire (Metcalf & Monaghan, 2001). En tant qu'habitat saisonnier, notre système est soumis à un pic de ressources de courte durée suivi par une diminution de l'abondance en arthropodes plus la saison avance (Bolduc *et al.*, 2013). Par conséquent, les ressources demeurent faibles pour la plupart des couvées tardives. Dans notre cas, des jeunes désynchronisés dont la croissance fut retardée pourraient rattraper ce retard et sortir du nid sans déficit de poids grâce à une augmentation

du taux d'approvisionnement parental. Or, ces compensations peuvent être coûteuses à long terme, par exemple au niveau de l'aptitude phénotypique ou de la survie tant chez les jeunes que chez les adultes (Metcalfé & Monaghan, 2001; Thomas *et al.*, 2001). Toutefois, chez les espèces nidicoles, l'ajustement stratégique des parents en terme de taille de couvée en début de saison pourrait être suffisant afin d'éviter un ajustement supplémentaire de l'effort parental durant l'élevage des jeunes.

D'un point de vue interannuel, nous avons observé une grande variation du succès de nidification moyen. Ces fluctuations entre les années semblaient principalement déterminées par les échecs totaux des couvées/nichées. Or, le nombre moyen de jeunes produits une année n'est pas corrélé avec les indices moyens de synchronie, ce qui suggère que la productivité annuelle des plectrophanes lapons semble indépendante de la phénologie. Contrairement à nos résultats, certaines études effectuées sur des passereaux en milieu tempéré ont montré une réduction du nombre de jeunes à l'envol (Reed *et al.*, 2012) et un déclin des populations (Both *et al.*, 2006) dans un contexte d'asynchronie. Cependant, un mésappariement des dates d'initiation peut aussi avoir peu d'influence sur les tendances populationnelles récentes pour certaines espèces si l'on compare à d'autres aspects de l'écologie (Dunn & Møller, 2013). Dans notre système, d'ailleurs, la prédation est un moteur important qui pourrait contribuer aux variations interannuelles de la productivité chez les plectrophanes lapons.

En milieux tempérés, des exemples des conséquences d'un décalage multitrophique sur la reproduction sont déjà recensés (e.g. Both & Visser 2005). Or, les oiseaux nichant dans l'Arctique sont particulièrement vulnérables à une perte de synchronie étant donné, entre autres, leur contrainte de déplacement (Both & Visser, 2001) et la nature saisonnière des ressources disponibles pour nourrir les jeunes (Hoye & Forchhammer, 2008). À notre connaissance, il s'agit d'une des premières études évaluant l'impact de la synchronie sur le succès reproducteur chez un passereau insectivore de l'Arctique. Bien que quelques exemples tirés du même site d'étude abordent cette question chez la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) et les limicoles (Doiron *et al.* unpublished data; Mckinnon *et*

*al.*, 2012; Dickey *et al.*, 2008), peu d'études ont considéré spécifiquement une espèce nidicole de la toundra. De plus, malgré les limites souvent associées à la recherche dans le Haut-Arctique, notre étude repose sur une base de données intra-annuelle exhaustive nous permettant de dresser un bon portrait de la reproduction des plectrophanes lapons dans notre aire d'étude. Nos analyses et conclusions s'appuient donc sur un échantillon que l'on considère comme représentatif de la population locale.

L'usage de deux indices de synchronie, l'un temporel et l'autre relatif à la quantité totale d'arthropodes disponible durant la période au nid, offre deux approches afin de tester l'impact de l'intensité de la désynchronisation sur le succès de reproduction. Dans la littérature, l'indice de synchronie couramment utilisé est le nombre de jours d'écart entre le moment de la demande énergétique maximale et le pic d'abondance des ressources (e.g. Both *et al.*, 2009; Vatka *et al.*, 2011). Notre indice de valeur de synchronie (SYNC) est comparable à ce dernier. Toutefois, notre indice basé sur l'accès cumulatif en biomasse d'arthropodes avant l'envol permet de considérer la disponibilité des ressources sur une période de neuf jours et non plus relativement à une date fixe. De façon similaire, Mckinnon *et al.* (2012) avaient évalué la synchronie chez des limicoles en déterminant une période idéale d'éclosion basée sur une abondance maximale des ressources lorsque la demande énergétique des oisillons est la plus forte. Contrairement à certaines publications se basant principalement sur un seul indice de synchronie, nous avons confiance qu'explorer ces deux aspects de la synchronie nous donne la meilleure résolution possible pour tester l'effet de la synchronie sur le succès de reproduction.

### **Perspectives futures**

Étant donné que le réchauffement du climat est amené à s'intensifier dans le futur (Stocker, 2013), poursuivre la collecte de données en termes de phénologie, de succès reproducteur et d'abondance des ressources est essentiel. En effet, l'écart entre la période d'abondance des ressources et le moment de la demande énergétique maximale des jeunes pourrait se creuser davantage dans l'avenir. La recherche sur la phénologie et la



reproduction du plectrophane lapon sur le site d'étude de l'île Bylot a cours depuis 1995. Cependant, le suivi de croissance n'est opérationnel que depuis 2008 et nous récoltons un indice de la variation saisonnière en arthropodes depuis 2005. Les études s'intéressant aux tendances à long terme se basent en général sur plus d'une décennie (e.g. Votka *et al.*, 2011; Gauthier *et al.*, 2013). Une plus grande série temporelle pourrait permettre de documenter de façon plus approfondie l'existence de variations interannuelles, mais également de suivre la réponse populationnelle face aux perturbations environnementales.

Une prochaine étape dans la compréhension des mécanismes influençant le succès reproducteur serait d'inclure des indices de l'effort parental tel que le taux d'approvisionnement ou des informations sur la condition corporelle des parents. Ainsi, il serait possible de vérifier la présence de mécanismes compensatoires chez les adultes et d'évaluer l'importance de la condition du parent sur le succès de reproduction. De même, des données plus approfondies sur la prédation permettraient de confirmer la portée des prédateurs sur la réussite ou l'échec d'une couvée.

Dans le cas précis des plectrophanes lapons, une meilleure connaissance du régime alimentaire permettrait également de s'assurer de l'efficacité des méthodes et des indices utilisés pour estimer l'abondance des ressources. Par exemple, l'utilisation de la technique de la ligature afin de récolter le contenu d'une becquée (Mellott, 1980; Moreby & Stoate, 2000) pourrait grandement nous renseigner sur les familles d'arthropodes consommées par les jeunes tout comme leur proportion relative dans la diète au nid.

Finalement, il serait important d'étendre les analyses de l'effet de la synchronie sur différentes composantes du succès reproducteur à d'autres espèces du milieu arctique puisqu'il a été montré que la réponse phénologique face aux perturbations peut différer selon l'espèce (e.g. Charmantier *et al.*, 2008; Matthysen *et al.*, 2011). De plus, comme certaines espèces peuvent être contraintes, par exemple, par une taille de couvée constante (e.g. Mckinnon *et al.*, 2012), on peut croire que certaines différences pourraient en émerger. Dès lors, des études comparatives pourraient nous aider à mieux comprendre ces relations et à anticiper les conséquences d'un possible décalage sur les liens trophiques (relations

prédateurs-proies), c'est-à-dire les impacts sur le succès reproducteur et la dynamique de population.

## **RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- ACIA (2005) *Arctic climate impact assessment*. Cambridge, England.
- Beebee TJC (1995) Amphibian breeding and climate. *Nature*, **374**, 219.
- Bolduc E, Casajus N, Legagneux P, McKinnon L, Gilchrist HG, Leung M, Morrison RIG, Reid D, Smith PA, Buddle CM, Bêty J (2013) Terrestrial arthropod abundance and phenology in the Canadian Arctic: modelling resource availability for Arctic-nesting insectivorous birds. *The Canadian Entomologist*, **145**, 155–170.
- Both C, Visser ME (2001) Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, **411**, 296–298.
- Both C, Visser ME (2005) The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, **11**, 1606–1613.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, **441**, 81–83.
- Both C, van Asch M, Bijlsma RG, van den Burg AB, Visser ME (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *The Journal of Animal Ecology*, **78**, 73–83.
- Boutin S (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 203–220.
- Brander K (2001) Modelling the timing of plankton production and its effect on recruitment of cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **58**, 962–966.
- Charmantier A, McCleery RH, Cole LR, Perrins C, Kruuk LEB, Sheldon BC (2008) Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science (New York, N.Y.)*, **320**, 800–803.
- Cresswell W, McCleery R (2003) How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 356–366.

- Cushing DH (1969) The regularity of the spawning season of some fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration en Mer*, **33**, 81–92.
- Custer TW, Pitelka FA (1977) Demographic features of a Lapland Longspur population near Barrow, Alaska. *The Auk*, **94**, 505–525.
- Custer TW, Pitelka FA (1978) Seasonal trends in summer diet of the Lapland longspur near Barrow, Alaska. *The Condor*, **80**, 295–301.
- Daan S, Tinbergen JM (2003) Adaptation of life histories. In: *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, 4e edition edn. Wiley-Blackwell Publishing, Hoboken, New Jersey.
- Dänhardt A, Becker PH (2011) Herring and sprat abundance indices predict chick growth and reproductive performance of Common terns breeding in the Wadden Sea. *Ecosystems*, **14**, 791–803.
- Dickey M-H, Gauthier G, Cadieux M-C (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, **14**, 1973–1985.
- Drury WH (1961) Studies of the breeding biology of Horned lark, Water pipit, Lapland longspur, and Snow bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *Bird-Banding*, **32**, 1–46.
- Dunn PO, Møller AP (2013) Changes in breeding phenology and population size of birds. *The Journal of Animal Ecology*, **83**, 1–11.
- Dunn PO, Winkler DW (1999) Climate change has affected the breeding date of Tree swallows. *Proceedings: Biological Sciences*, **266**, 2487–2490.
- Dunn PO, Winkler DW, Whittingham LA, Hannon SJ, Robertson RJ (2011) A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology*, **92**, 450–461.
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, **33**, 271–283.
- Futuyma DJ (2009) Natural selection and adaptation. In: *Evolution*, pp. 279–301. Sinauer Associates.

- Gabrielson IN (1924) Food habits of some winter bird visitants. *U.S. Department of Agriculture Bulletin*, **1249**, 1–32.
- Gaston AJ, Gilchrist HG, Mallory ML, Smith PA (2009) Changes in Seasonal Events, Peak Food Availability, and Consequent Breeding Adjustment in a Marine Bird: A Case of Progressive Mismatching. *The Condor*, **111**, 111–119.
- Gauthier G, Bêty J, Cadieux M-C, Legagneux P, Doiron M, Chevallier C, Lai S, Tarroux A, Berteaux D (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**, 1–12.
- Godfray HCJ, Partridge L, Harvey PH (1991) Clutch size. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 409–429.
- Gwinner E (1996) Circadian and circannual programmes in avian migration. *The Journal of Experimental Biology*, **199**, 39–48.
- Hoye TT, Forchhammer MC (2008) Phenology of high Arctic arthropods : Effects of climate on spatial , seasonal , and inter-annual variation. *Advances in Ecological Research*, **40**, 299–324.
- Høye TT, Post E, Mølltofte H, Schmidt NM, Forchhammer MC (2007) Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, **17**, R449–51.
- Hussell DJT (1972) Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecological Monographs*, **42**, 317–364.
- Hussell DJT, Montgomerie R (2002) Lapland Longspur (*Calcarius lapponicus*) (eds Poole A, Gill F). *The Birds of North America Online*.
- Jones T, Cresswell W (2010) The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *The Journal of Animal Ecology*, **79**, 98–108.
- Lack D (1950) The breeding seasons of European birds. *Ibis*, **92**, 288–316.
- Lepage D, Reed A (1998) Seasonal variation in growth of greater snow goose goslings : the role of food supply. *Oecologia*, **114**, 226–235.
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 453–487.

- Matthysen E, Adriaensen F, Dhondt A (2011) Multiple responses to increasing spring temperatures in the breeding cycle of blue and great tits (*Cyanistes caeruleus*, *Parus major*). *Global Change Biology*, **17**, 1–16.
- Mckinnon L, Picotin M, Bolduc E, Juillet C, Bêty J (2012) Timing of breeding , peak food availability , and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, **90**, 961–971.
- McLaughlin RL, Montgomerie RD (1989) Brood dispersal and multiple central place foraging by Lapland longspur parents. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 207–215.
- Mellott RS (1980) An improved ligature technique for dietary sampling in nestling birds. *Journal of Field Ornithology*, **64**, 205–210.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasas A, Ahass R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavska O, Briede A, Chmielewsky FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatzcak K, Mage F, Mestre A, Nordli O, Penuelas J, Pirinen P, Remisova V, Sheifinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet AJH, Wielgolaski F-E, Zach S, Zust A (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969–1976.
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 254–260.
- Miller-Rushing AJ, Høye TT, Inouye DW, Post E (2010) The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **365**, 3177–3186.
- Moreby SJ, Stoate C (2000) A quantitative comparison of neck-collar and faecal analysis to determine passerine nestling diet. *Bird Study*, **47**, 320–331.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Pearce-Higgins JW, Yalden DW (2004) Habitat selection, diet, arthropod availability and growth of a moorland wader: the ecology of European golden plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis*, **146**, 335–346.

- Pearce-Higgins JW, Dennis P, Whittingham MJ, Yalden DW (2010) Impacts of climate on prey abundance account for fluctuations in a population of a northern wader at the southern edge of its range. *Global Change Biology*, **16**, 12–23.
- Perrins CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, **112**, 242–255.
- Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 481–486.
- Post E, Forchhammer MC (2008) Climate change reduces reproductive success of an arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **363**, 2369–2375.
- Post E, Boving PS, Pedersen C, MacArthur MA (2003) Synchrony between caribou calving and plant phenology in depredated and non-depredated populations. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1709–1714.
- Reed TE, Jenouvrier S, Visser ME (2012) Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 131–144.
- Roff DA (1992) *The evolution of life histories: theory and analysis*, Chapman edn & . New York.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.
- Roy DB, Sparks TH (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, **6**, 407–416.
- Seasted TR (1980) Diets of young Lapland longspurs in arctic and subarctic Alaska. *The Condor*, **82**, 232–233.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan K-S, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1296.
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Midgley PM (2013) *IPCC, 2013: Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.

- Thomas DW, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, Speakman JR (2001) Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science*, **291**, 2598–2600.
- Tulp I, Schekkerman H (2008) Has prey availability for arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic*, **61**, 48–60.
- Van Noordwijk A, McCleery RH, Perrins CM (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 451–458.
- Vatka E, Orell M, Rytönen S (2011) Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine. *Global Change Biology*, **17**, 3002–3009.
- Visser ME (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings. Biological sciences*, **275**, 649–659.
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 2561–2569.
- Visser ME, Holleman LJ (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings. Biological sciences*, **268**, 289–294.
- Visser ME, Van Noordwijk A, Tinbergen JM, Lessells CM (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings: Biological Sciences*, **265**, 1867–1870.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, **147**, 164–172.
- Visser ME, te Marvelde L, Lof ME (2012) Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, **153**, 75–84.
- Walther G, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.





