

IMPACT DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR L'EFFORT
PARENTAL, LA CROISSANCE ET LA SURVIE DES OISILLONS CHEZ
L'HIRONDELLE BICOLORE (*TACHYGINETA BICOLOR*)

Par

Stéphane Lamoureux

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, juillet 2010



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file *Votre référence*
ISBN: 978-0-494-65593-1
Our file *Notre référence*
ISBN: 978-0-494-65593-1

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.


Canada

Le 30 juillet 2010

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Stéphane Lamoureux
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marc Bélisle
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet
Membre
Département de biologie

Monsieur Dany Garant
Président rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

Depuis le milieu des années 1970, de nombreuses espèces d'oiseaux champêtres présentent un déclin important de leurs effectifs de population. On assiste également à des baisses considérables de plusieurs espèces d'oiseaux insectivores aériens. Étant survenue à la même période, l'intensification des pratiques agricoles est considérée comme étant le principal facteur du déclin de ces populations. L'influence de l'agriculture sur le succès de reproduction des oiseaux a ainsi fait l'objet de nombreuses études. De façon générale, la qualité de l'habitat n'a pas d'impact sur la ponte et sur l'éclosion des oeufs. Toutefois, le nombre d'oisillons atteignant l'envol est plus élevé dans les habitats considérés de meilleure qualité. La croissance des oisillons serait donc la période du cycle de reproduction la plus affectée par la qualité du paysage agricole. La présente étude vise à quantifier les mécanismes impliqués dans la survie et la croissance des oisillons d'une espèce insectivore aérienne, soit l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), le long d'un gradient d'intensification agricole situé dans le Sud du Québec. Pour ce faire, j'ai suivi la croissance de 1079 oisillons et analysé les comportements de quête alimentaire des parents en considérant la proportion de cultures intensives (maïs, blé et soya) et extensives (fourrages et pâturages) dans des rayons de 500 m et 5 km. L'abondance de diptères, source principale de nourriture chez l'espèce suivie, a également été considérée. Les résultats ont montré que peu importe leur milieu d'éclosion, les oisillons ayant survécus ont atteint la même masse asymptotique. Toutefois, le délai pour atteindre cette masse était plus long en milieux intensifs. Pour leur part, l'apparition et le développement de la neuvième primaire n'étaient aucunement influencés par la composition du paysage. L'intensification agricole exigeait un plus grand effort parental en milieux intensifs, pour un même nombre de visites au nid, les parents passaient moins de temps à l'intérieur du nichoir avec une augmentation des cultures intensives et une diminution de la biomasse de diptères. Toutefois, malgré les efforts de compensation parentale, la croissance des oisillons était plus lente en milieux intensifs. Les plus petits oisillons étant exposés à une mortalité plus élevée, le recrutement au sein de la population reproductrice serait davantage affecté en milieu intensif. Ceci contribuerait au déclin de la population d'Hirondelle bicolore.

REMERCIEMENTS

Mes plus sincères remerciements vont à Marc Bélisle, mon directeur de recherche, qui m'a accueilli au sein de son labo et m'a donné l'opportunité de développer un projet de recherche à la hauteur de mes intérêts. Merci pour tes judicieux conseils, tes explications claires et le super tableau dans le lab. Merci pour les encouragements dans les périodes sombres (c'est vrai qu'elles sont belles mes données). Merci pour ton ouverture d'esprit, tes valeurs et ta façon de penser. Prends bien soin du fauteuil brun.

Je tiens à remercier la Fondation de la faune du Québec, l'Ordre des agronomes du Québec, la société de Protection des Oiseaux du Québec et l'Université de Sherbrooke pour leur soutien financier. Viennent ensuite Marco Festa-Bianchet et Dany Garant pour leur disponibilité et leurs précieux commentaires visant l'amélioration de mon projet de recherche.

J'adresse également mes remerciements à toute la belle grande famille du labo de Marc : Arnaud, Audrey, Claudie, François, Geneviève, Louis, Ludovic, Marie-Claude, Renaud et Yanick. Vous côtoyer fût un bonheur. Merci pour vos conseils, votre support, mais avant tout... votre amitié. Désolé d'avoir péter des bulles, c'était pour votre bien! Un merci particulier à Arnaud « j'comprends pas » Ghilain qui a été en quelque sorte mon mentor de terrain, même s'il a perdu quelques plumes avec son $5 \times 6 = 31$. Ce fût un plaisir de m'obstiner avec toi. Quoiqu'on en dise, ces discussions auront fait éclore de belles innovations. Bonne chance avec l'extériorisation des silos en fusée. Merci à toutes les autres personnes qui ont participé à la collecte de données sur le terrain : Renaud, Mélody, Caroline, Céline, Charles, Francis, Jonathan, Léonie, Marie-Claude et Olivier. Merci d'avoir pris soin de mes 1079 oisillons (10035 fois merci). Merci à David et Luana de s'être attaqué au Monstre des insectes. Merci aux 40 producteurs impliqués dans le projet pour leur générosité.

Et sans oublier, un immense merci à Jennifer pour son soutien exceptionnel dans cette aventure et à notre petite Malie pour le soleil dans ses yeux. Vous êtes mes petites hirondelles.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES ANNEXES	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
<i>Impact de l'évolution de l'agriculture sur les oiseaux</i>	1
<i>Déclins des populations d'oiseaux insectivores aériens</i>	2
<i>Cas de l'Hirondelle bicolore</i>	3
1) <i>Abondance de nourriture</i>	4
2) <i>Effort parental</i>	5
3) <i>Croissance et survie des oisillons</i>	7
<i>Influence de la croissance sur la survie post-envol, l'aptitude phénotypique et la dynamique des populations</i>	9
<i>Objectifs du mémoire</i>	10
CHAPITRE 1	11
MISE EN CONTEXTE	11
RÉSUMÉ	12
INTRODUCTION	13
MÉTHODES	17
Modèle	17
Aire d'étude et population	17
Suivi de croissance des oisillons	19
Soins parentaux	20
a) <i>Bilan d'activité</i>	20
b) <i>Collecte des becquées</i>	21

Abondance de nourriture	21
Caractérisation du paysage	22
Conditions météorologiques	23
Analyses statistiques	23
<i>Détermination des paramètres pour l'analyse de la masse corporelle</i>	23
<i>Détermination des paramètres pour l'analyse de la neuvième primaire</i>	24
<i>Sélection et comparaison de modèles</i>	25
RÉSULTATS.....	30
Croissance des oisillons	30
a) <i>Masse corporelle</i>	30
b) <i>Neuvième primaire</i>	33
Effort parental	35
a) <i>Bilan d'activité</i>	35
b) <i>Nourriture apportée aux oisillons</i>	36
DISCUSSION.....	39
Croissance des oisillons	39
a) <i>Croissance et caractéristiques individuelle</i>	39
b) <i>Croissance, conditions météorologiques et variation annuelle</i>	39
c) <i>Croissance primaire et composition du paysage</i>	40
d) <i>Croissance secondaire et composition du paysage</i>	43
Soins parentaux	44
a) <i>Activité parentale</i>	44
b) <i>Taille des becquées</i>	46
Abondance de nourriture	47
CONCLUSION	48
REMERCIEMENTS	50
ANNEXE A.....	51
RÉFÉRENCES.....	52
CONCLUSION GÉNÉRALE	61
<i>Croissance des oisillons</i>	61

<i>Soins parentaux</i>	64
<i>Constats et implications</i>	65
BIBLIOGRAPHIE	67

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

- Tableau 1. Définition et abréviation des variables réponses utilisées pour modéliser la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification de pratiques agricoles.25
- Tableau 2. Définition et justification des variables explicatives utilisées pour modéliser la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification de pratiques agricoles.28
- Tableau 3. Sélection de modèles utilisés dans l'analyse de la croissance des oisillons d'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons et le Tableau 2 pour la définition des variables explicatives. $\Delta AICc$ et w_i correspondent respectivement à (1) la différence entre le critère d'information d'Akaike de second-ordre (AICc) du modèle et l'AICc du meilleur modèle (i.e., le modèle ayant le plus petit AICc) et (2) au poids d'Akaike du modèle.29
- Tableau 4. Sélection de modèles utilisés dans l'analyse des soins parentaux de Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux et le Tableau 2 pour la définition des variables explicatives. $\Delta AICc$ et w_i correspondent respectivement à (1) la différence entre le le critère d'information d'Akaike de second-ordre (AICc) du modèle et l'AICc du meilleur modèle (i.e., le modèle ayant le plus petit AICc) et (2) au poids d'Akaike du modèle.30
- Tableau 5. Effet des covariables sur la croissance en masse corporelle des oisillons d'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=1049$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 3 pour la description des modèles.31
- Tableau 6. Effet des covariables sur la croissance de la neuvième primaire des oisillons d'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=1065$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras

<p>sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 3 pour la description des modèles.</p>	34
<p>Tableau 7. Effet des covariables sur les soins parentaux de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=107$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 4 pour la description des modèles.</p>	35
<p>Tableau 8. Effet des covariables sur les soins parentaux de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=108$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance de 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 4 pour la description des modèles.</p>	37

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1

- Figure 1. Scénarios potentiels de croissance de la masse corporelle en fonction de l'intensification des pratiques agricoles: a) croissance plus lente en milieu intensif ; b) croissance plus faible en milieu intensif ; c) croissance similaire suite à la compensation des parents ; d) interaction des scénarios précédents. 16
- Figure 2. Distribution des 40 fermes utilisées pour étudier la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*) le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. L'occupation du territoire a été déterminée à partir d'une mosaïque d'images satellites classifiées Landsat-TM (Canadian Wildlife Service 2004) et comprend l'eau (noir), l'urbanisation (gris foncé), la forêt (gris moyen), les cultures extensives (e.g., prairies et pâturages ; gris clair) et les cultures intensives (e.g., maïs grain, céréales et soya ; blanc). Les pentagones ouverts indiquent l'emplacement de chacune des fermes. Les coordonnées, en projection conique conforme de Lambert, indiquent la distance en mètres du point de référence..... 18
- Figure 3. Patron de croissance d'oisillons d'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Cette figure comprend les oisillons qui ont atteint l'envol et ceux qui n'ont pas survécu: a) masse corporelle et b) longueur de la neuvième primaire ($n = 1379$ oisillons)..... 19
- Figure 4. Croissances prédites d'oisillons mâles d'Hirondelle bicolor soumis, dans des conditions moyennes prévalant en 2007 (Annexe A), à deux niveaux contrastés d'intensification de cultures. Les cercles noirs représentent la croissance d'un oisillon en milieu très extensif (85% de cultures extensives et 5% de culture intensives) et les triangles blancs celle d'un oisillon en milieu très intensif (5% de cultures extensives et 85% de cultures intensives)..... 33
- Figure 5. Relation entre l'apport de nourriture amené aux oisillons d'Hirondelle bicolor par becquée et la composition du paysage le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. a) biomasse sèche d'insectes par becquée et proportion de cultures extensives dans un rayon de 500 m ($r = 0.37$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées), b) biomasse sèche d'insectes par becquée et proportion de cultures intensives dans un rayon de 5 km ($r = 0.21$, $P = 0.03$, $n = 108$ becquées) c) nombre d'insectes par becquée et proportion de cultures extensives dans un rayon de 500 m ($r = 0.48$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées) et d) nombre d'insectes par becquée et proportion de cultures intensives dans un rayon de 5 km ($r = -0.39$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées)..... 38

Figure 6. Comparaison de la croissance, a) masse corporelle et b) neuvième primaire, des oisillons Hirondelle bicolore qui ont atteint l'envol (cercles noirs) et ceux qui sont décédés (cercle blanc) le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, 2006-2007 ($n = 1379$ oisillons).....42

LISTE DES ANNEXES

CHAPITRE 1

Annexe A. Moyenne, écart type et étendue des variables explicatives utilisées dans les modèles pour quantifier l'influence de la composition du paysage sur la croissance des jeunes et l'effort parental de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007.....	51
--	----

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Impact de l'évolution de l'agriculture sur les oiseaux

Au cours des quatre dernières décennies, l'image du milieu agricole a considérablement changé afin de répondre aux besoins et aux exigences du marché (Jobin *et al.*, 1996 ; Tilman *et al.*, 2002). Ainsi, l'apparition de nouvelles techniques de culture, la modernisation de la machinerie agricole, l'usage accru de fertilisants et de pesticides, la mise en place de réseaux de drainage et d'irrigation, l'augmentation des troupeaux et la maximisation de la surface cultivable ont permis au milieu agricole de se tailler une place importante dans l'économie des pays industrialisés (Jobin *et al.*, 1996 ; Robinson et Sutherland, 2002).

En passant progressivement d'un mode de culture extensive, dominé par la présence de fourrages et de pâturages, à un mode de culture intensive, dominé par les cultures commerciales de maïs, de blé et de soya (Askins, 1999), le paysage agricole s'est toutefois développé aux dépens de l'environnement et de la biodiversité (Mclaughlin et Mineau, 1995 ; Robinson et Sutherland, 2002). La destruction, la fragmentation et la dégradation des habitats naturels engendrées par les changements des pratiques agricoles modernes sont ainsi souvent mises en cause pour expliquer les baisses d'effectifs de populations des nombreuses espèces animales que l'on observe dans ces milieux. De fait, de nombreuses études associent l'intensification agricole à la perte de biodiversité pour plusieurs groupes taxonomiques, notamment en lien avec la perte des habitats naturels marginaux (Mclaughlin et Mineau, 1995 ; Burel *et al.*, 1998 ; Altieri, 1999 ; Duelli *et al.*, 1999 ; Benton *et al.*, 2002 ; Robinson et Sutherland, 2002).

Chez les oiseaux, bien que certaines espèces semblent avoir bénéficié de l'exploitation des cultures commerciales, telles la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*), le Dindon sauvage (*Melleagris gallopavo sylvestris*), le Goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*), le Pigeon biset (*Columba livia*) et la Tourterelle triste (*Zenaida macroura*), la plupart des espèces associées au milieux agricoles présentent un déclin depuis les années 1970

(Jobin *et al.*, 1996 ; Gauthier *et al.*, 2005 ; Rioux *et al.*, 2009). À ce propos, Askins (1993) mentionne que les déclin des populations d'oiseaux champêtres sont plus importants que ceux associés aux espèces habitant d'autres milieux. En Amérique du Nord, 25-30% de la variation des effectifs de populations de plusieurs espèces champêtres serait expliquée par l'intensification des pratiques agricoles des dernières décennies (Murphy, 2003), alors qu'en Europe, plus de 30% de la variation des effectifs de populations est expliquée par les variations en superficie des cultures céréalières (Donald *et al.*, 2001). Donald *et al.*, (2001) mentionne d'ailleurs que le déclin des populations d'oiseaux champêtres est significativement plus élevé dans les pays européens où la production des cultures intensives est plus grande. L'intensification des pratiques agricoles est donc globalement considérée comme étant la principale cause du déclin des populations d'oiseaux champêtres en Europe au cours des dernières décennies (Fuller *et al.*, 1995). Les facteurs spécifiques, responsables de ces déclin, demeurent toutefois difficiles à identifier puisque les nombreux changements des pratiques agricoles ont évolués simultanément (Boatman *et al.*, 2000). Cependant, on note que plusieurs d'entre elles affectent directement les communautés d'insectes qui constituent la principale source d'alimentation des oisillons de nombreuses espèces d'oiseaux champêtres.

Déclin des populations d'oiseaux insectivores aériens

Des diminutions alarmantes de populations d'oiseaux insectivores aériens sont observées depuis quelques années en Amérique du Nord (McCracken, 2008, Downes et Collins, 2008, Blancher *et al.*, 2009). Par exemple, les effectifs de population de l'Engoulevent d'Amérique (*Chordeiles minor*), du Martinet ramoneur (*Chaetura pelagica*), de l'Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*) et de l'Hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) ont chuté de 70% depuis les deux dernières décennies seulement (McCracken, 2008).

Une disponibilité moindre des sites de nidification et des changements dans les habitats (e.g., conversion de milieux ouverts en forêt) ont possiblement contribué au déclin de certaines espèces. Cependant, ces facteurs ne peuvent s'appliquer à l'ensemble des insectivores aériens (McCracken, 2008). Le véritable point unissant l'ensemble de ces espèces, et par le fait même leur déclin, est qu'elles s'alimentent toutes d'insectes en vol. Or, la perte d'habitat et

l'utilisation accrue de pesticides des dernières années ont entraîné des baisses importantes des populations d'insectes volants, notamment en milieux agricoles (Burel *et al.*, 1998 ; Benton *et al.*, 2002) ; Boatman *al.*, 2004). La diminution des ressources alimentaires s'avèrerait donc le principal facteur limitant des insectivores aériens (McCracken, 2008) et les pratiques agricoles jouerait un rôle important sur l'effectif de ces populations. Ce mémoire porte sur l'impact de l'intensification agricole sur une espèce insectivore aérienne, l'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*), dans le Sud du Québec.

Cas de l'Hirondelle bicolor

L'Hirondelle bicolor, comme la majorité des espèces d'hirondelles nichant au Canada, présente un déclin de ses effectifs de populations depuis les dernières décennies (Downes et Collins, 2008, McCracken, 2008). Cette hirondelle niche naturellement dans les cavités d'arbres morts en milieux ouverts, tels les marais, les étangs et autres milieux humides (Robertson *et al.*, 1992). Or, la destruction de ces habitats, engendrée entre autres par l'implantation de réseaux de drainage et la maximisation de la surface cultivable (McLaughlin et Mineau, 1995), a emmené l'Hirondelle bicolor à adopter les nichoirs artificiels mis à leur disposition, notamment en milieux agricoles. En utilisant cet habitat durant la nidification, le succès reproducteur de l'Hirondelle bicolor est fortement susceptible d'être influencé par le type d'activités agricoles pratiquées. À ce propos, une étude antérieure de Ghilain et Bélisle (2008) révèle que le nombre d'œufs pondus et éclos sont semblables le long d'un gradient d'intensification agricole alors que le nombre d'oisillons atteignant l'envol augmente avec l'augmentation de la proportion de cultures extensives. Des résultats similaires ont d'ailleurs été obtenus dans d'autres études visant à évaluer l'impact des pratiques agricoles sur le succès reproducteur d'autres espèces d'oiseaux, tant chez les espèces granivores (Ryan *et al.*, 1998 ; Bradbury *et al.*, 2000 ; Brickle *et al.*, 2000) que les espèces insectivores (Smith et Bruun, 2002 ; Müller *et al.*, 2005 ; Britschgi *et al.*, 2006). Ainsi, puisque pour un même nombre d'œufs pondus et éclos, le nombre d'oisillons d'Hirondelle bicolor atteignant l'envol est plus faible en milieux de cultures intensives, on constate que le paysage agricole joue un rôle extrêmement important sur la survie des oisillons entre l'éclosion et l'envol, soit durant la période de croissance des jeunes.

Pour les espèces nidicoles, comme l'Hirondelle bicolor, la qualité du développement est fortement liée aux soins parentaux, particulièrement aux nourrissages (Lack, 1968 ; Stark et Ricklefs, 1998). Or, ces comportements sont à leur tour influencés par la structure du paysage qui affecte l'abondance de nourriture disponible (Hussell, 1988). Comme les milieux agricoles présentent une variété de paysages, on suppose que certaines composantes favorisent indirectement un meilleur développement et une meilleure survie des oisillons.

1) *Abondance de nourriture*

L'influence de l'abondance et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le succès de reproduction est difficilement mesurable avec précision et plusieurs facteurs vont influencer ces mesures, tels que l'âge des reproducteurs, la période d'accouplement, la taille de la couvée et de la nichée, le risque de prédation et les conditions météorologiques (Quinney *et al.*, 1986 ; Hussell et Quinney, 1987). Cependant, l'approvisionnement des oisillons en nourriture est considéré comme étant le plus déterminant chez la plupart des passereaux (Newton, 1980 ; Martin, 1987 ; Martin, 1995). L'Hirondelle bicolor se nourrit principalement d'insectes volants (Robertson *et al.*, 1992), dont l'abondance, la répartition et la diversité est fortement influencée par les différents aménagements, structures et pratiques agricoles modernes (Evans *et al.*, 2007). Ces pratiques réfèrent notamment à l'emploi de pesticides, à la diminution des habitats marginaux, au cloisonnement du bétail et à l'homogénéisation des cultures qui affectent les communautés d'insectes (Burel *et al.*, 1998 ; Wilson *et al.*, 1999 ; Di Giulio *et al.*, 2001 ; Benton *et al.*, 2002 ; Robinson et Sutherland, 2002 ; Hart *et al.*, 2006). Burel *et al.* (1998) notent d'ailleurs que les invertébrés sont plus sensibles aux changements des pratiques agricoles modernes que les plantes et les vertébrés. De fait, une hétérogénéité d'habitats amène généralement une plus grande abondance et diversité d'invertébrés (Vickery *et al.*, 2001 ; Benton *et al.*, 2002 ; Weibull et Östman, 2003). Dès lors, on peut supposer que les hirondelles bénéficieront d'une plus grande abondance d'insectes dans les paysages dominés par des cultures extensives que dans les paysages dominés par des cultures intensives.

La diminution des populations d'arthropodes entraîne donc indirectement un effet négatif sur le succès reproducteur de nombreuses espèces d'oiseaux insectivores dont les Hirondelle bicolor (Quinney *et al.*, 1986 ; Hussell et Quinney, 1987 ; Dunn et Hannon, 1992 ; McCarty et Winkler, 1999a ; Nooker *et al.*, 2005). Chez cette espèce, un site ou une saison de forte abondance d'insectes est associé à une initiation de la ponte plus hâtive (Nooker *et al.*, 2005), une taille de couvée plus grande (Hussell et Quinney, 1987 ; Dunn et Hannon, 1992), à des œufs plus volumineux (Nooker *et al.*, 2005), à une période d'incubation plus courte (Nooker *et al.*, 2005), à une croissance de la 9^e primaire plus rapide et à un gain de masse plus élevé chez les oisillons (Quinney *et al.*, 1986 ; McCarty et Winkler, 1999a). Par contre, aucune étude sur l'Hirondelle bicolor n'a encore mis en lumière de relation entre l'abondance de nourriture et le succès à l'envol, soit la probabilité que l'oisillon d'un œuf éclos atteigne l'envol, tel qu'observé chez le Tarier des prés (*Saxicola rubetra*) (Britschgi *et al.*, 2006). Toutefois, puisque l'étude de Ghilain et Bélisle (2008) révèle que le nombre d'oisillons à l'envol augmente avec la proportion de cultures extensives, on peut supposer que les résultats de cette étude sont liés à la disponibilité de nourriture dans le milieu.

2) Effort parental

L'effort parental se traduit par la part de ressources parentales, sous forme de temps ou d'énergie, investie dans les soins parentaux apportés à un ou plusieurs jeunes (Clutton-Brock, 1991). Chez les oiseaux nidicoles, l'effort parental lors du nourrissage des oisillons sera grandement influencé par la qualité de l'habitat, car la durée et la fréquence des épisodes de quête alimentaire au profit des oisillons varieront en fonction de la disponibilité de la nourriture et de la distance à parcourir pour l'acquérir (Bruun et Smith, 2003). L'étude de Brickle *et al.*, (2000) sur le Bruant proyer (*Miliaria calandra*) confirme que la distance parcourue par les parents lors de l'alimentation des oisillons est négativement corrélée avec l'abondance de nourriture ; l'apport de nourriture étant ainsi diminué, la croissance des jeunes est ralentie. Bruun et Smith, (2003) révèlent quant à eux une corrélation négative entre le taux de nourrissage au nid et la distance séparant le nid des sites d'alimentation chez l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), alors que la croissance et la survie des jeunes ne sont pas affectées. Cette absence de relation peut s'expliquer du fait que les parents ont la possibilité

d'encaisser les coûts énergétiques afin de compenser pour la mauvaise qualité de l'habitat en augmentant soit le nombre, la longueur ou la vitesse de déplacements (Dunn et Hannon, 1992 ; Bruun et Smith, 2003 ; Tremblay *et al.*, 2005), soit en modifiant la taille des proies obtenue à chaque épisode de quête alimentaire (Wright *et al.*, 1998 ; Tremblay *et al.*, 2005). Ces ajustements permettent ainsi d'assurer une productivité de jeunes ayant un rythme de croissance similaire ou légèrement moindre que dans un habitat de bonne qualité.

Chez l'Hirondelle bicoloré, le parent nourrit un seul oisillon par visite et plus de 95% des visites servent au nourrissage des oisillons (McCarty, 2002, Whittingham *et al.*, 2003). Le taux de visites au nid serait donc un excellent indicateur de l'effort parental (McCarty, 2002). Par exemple, Williams, (1988) a déterminé que les dépenses énergétiques des adultes nourrissant des oisillons, telles que mesurées par leur production de CO₂, augmentent avec le nombre de visites au nid. Dunn et Hannon (1992) ont par ailleurs montré que les femelles qui s'alimentent dans un site de faible abondance de nourriture, présentent un taux de visites au nid plus élevé que les femelles s'alimentant dans un site de forte abondance. Ceci suggère que les parents peuvent compenser pour la faible abondance en nourriture par un plus haut taux de visites au nid. Nous pouvons, ainsi, supposer que l'effort sera plus exigeant là où l'intensification agricole est plus élevée.

Certaines études (Lombardo, 1991 ; Dunn et Robertson, 1992 ; McCarty, 2002 ; Whittingham *et al.*, 2003) révèlent que la femelle Hirondelle bicoloré nourrit plus souvent sa progéniture que le mâle, alors que d'autres ne mentionnent aucune différence significative entre les sexes (Leffelaar et Robertson, 1986 ; Quinney, 1986 ; Dunn et Robertson, 1992). Cette variabilité dans les résultats peut être liée à la qualité du site d'approvisionnement disponible et suggère que le mâle pourrait réduire ses soins dans les milieux de meilleure qualité (Lombardo, 1991 ; Dunn et Robertson, 1992 ; McCarty, 2002), soit en diminuant le nombre de visites au nid ou le nombre de proies par visite (Kempnaers *et al.*, 1998). Selon McCarty (2002), le nombre et la biomasse de proies par becquées ne varient pas selon le sexe des parents, l'âge des oisillons, la taille de la couvée ou encore la date du nourrissage chez l'Hirondelle bicoloré. La composition taxonomique et en taille des insectes contenus dans les becquées ne varie pas non plus selon le

sexe du parent d'après McCarty et Winkler (1999b). De plus, selon la théorie de la quête alimentaire à partir d'un point central (*central place foraging theory*), de grosses becquées devraient être favorisées lorsque les distances à parcourir sont grandes ou que l'abondance de nourriture est élevée afin de maximiser le taux d'acquisition d'énergie (Orians et Pearson, 1979 ; Bryant et Turner, 1982). Quoique la plupart des études rapportent que la biomasse moyenne des becquées varie de 24 à 30 mg (Quinney, 1986 ; McCarty, 2002 ; Johnson et Lombardo, 2000), Dunn et Hannon (1992) ont rapporté une étendue variant entre 37 et 54 mg par becquée. Cette différence suggère donc que la qualité de l'habitat peut jouer sur la biomasse recueillie lors de l'approvisionnement en nourriture et par conséquent influencer la croissance et la survie des jeunes.

3) *Croissance et survie des oisillons*

Chez l'Hirondelle bicolore, la grande majorité des oisillons quitte le nid entre le 18 et 20^e jour suivant leur éclosion, mais certains le quitteront dès le 15^e jour, alors que d'autres attendront jusqu'au 25^e (Robertson *et al.*, 1992). Cette variation dans les délais de développement peut être attribuable à de nombreux facteurs qui contribuent à la croissance des jeunes, tels la taille de la couvée (Murphy *et al.*, 2000 ; Shutler *et al.*, 2006), la date de reproduction (McCarty et Winkler, 1999a), les conditions météorologiques (McCarty et Winkler, 1999a ; McCarty, 2001 ; Lifjeld *et al.*, 2002 ; Dawson *et al.*, 2005) et la disponibilité en nourriture (Quinney *et al.*, 1986 ; McCarty et Winkler, 1999a). Parmi tous ces facteurs, la disponibilité en nourriture est probablement celui qui influence le plus le développement des jeunes hirondelles.

Plusieurs études ont mesuré un impact positif de l'abondance de nourriture sur l'accumulation de masse corporelle, entre autres, chez les oisillons de cette espèce (Quinney *et al.*, 1986 ; McCarty et Winkler, 1999a ; McCarty, 2001 ; Ardia, 2006). À titre d'exemple, en comparant deux sites, dont l'abondance de nourriture différait de sept fois et en échangeant des œufs ou des oisillons entre ces deux sites, Quinney *et al.*, (1986) ont montré que l'abondance de nourriture expliquait 51% de la variation en croissance des oisillons. De plus, bien que la masse maximale fut atteinte autour du 12-13^e jour dans les deux sites, la masse asymptotique était plus grande chez les oisillons élevés dans le site de forte abondance en nourriture, et ce,

peu importe leur origine. Ainsi on peut présumer que le type d'habitats entourant un site de nidification (e.g., le type de cultures agricoles) aura des répercussions importantes sur la croissance de la masse des oisillons.

Dans l'étude de Quinney *et al.*, (1986), l'abondance de nourriture expliquait 26% de la variation de la longueur de la neuvième primaire à l'âge de 16 jours. Chez l'Hirondelle bicolore, comme de nombreuses espèces d'oiseaux, la croissance des différentes plumes (rémiges et rectrices) sont étroitement corrélées entre elles, mais ne sont pas reliées à celle de la masse corporelle (Zach et Mayoh, 1982). L'indépendance de la croissance de la masse (croissance primaire) et celle des plumes (croissance secondaire) serait expliquée par le fait que la formation de structures secondaires, étant plus complexe, nécessiterait un délai à la suite de l'attribution des ressources (McCarty et Winkler, 1999a). Cette attribution serait également variable en fonction de la disponibilité de la nourriture. McCarty et Winkler (1999a) ont en effet constaté que la croissance des plumes répondait à l'abondance de nourriture à la suite d'un délai de 2 à 4 jours selon les fluctuations d'insectes, alors que le gain de masse y répondait toujours sans délai. On peut alors supposer que dans les habitats de faible abondance de nourriture, la croissance secondaire sera ralentie puisque la croissance primaire sera davantage priorisée.

Chez plusieurs passereaux dont l'Hirondelle bicolore, les oisillons qui ne parviennent pas à l'envol présentent une croissance des plumes plus lente ainsi qu'une accumulation de masse inférieure à la normale (e.g., Zach et Mayoh, 1982). Cela peut être attribué, d'une part, au fait que la ponte et l'éclosion des oisillons ne se font pas de façon synchronisée. Ainsi les derniers oisillons éclos, qui correspondent habituellement aux derniers œufs pondus, sont initialement plus petits (Johnson *et al.*, 2003). D'autre part, cela peut être causé par la compétition à l'intérieur de la couvée. Selon certaines études, la nourriture peut être répartie équitablement (Whittingham *et al.*, 2003) ou non (Leonard et Horn, 1996) entre les oisillons. Cette différence dans la distribution de la nourriture au sein d'une couvée pourrait résulter de la disponibilité de nourriture autour du site de nidification (Whittingham *et al.*, 2003). À ce titre, la compétition fraternelle serait amplifiée lorsque l'abondance en nourriture est faible, ce qui

résulterait en une attribution de nourriture non uniforme qui favoriserait les oisillons développant l'habileté à occuper la position privilégiée dans le nid. Whittingham *et al.*, (2003) observent d'ailleurs que ce comportement de positionnement est fortement corrélé à la taille de l'oisillon et moins fréquent lorsque la nourriture est abondante (Whittingham *et al.*, 2003).

On peut donc supposer qu'il y aura plus de variabilité de croissance entre les oisillons d'une même couvée dans les milieux pauvres en nourriture (e.g., les cultures intensives en opposition aux culture extensives). De ce fait, on suppose également qu'un taux de mortalité plus élevé sera observé dans les couvées des milieux pauvres et touchera particulièrement les oisillons ayant les plus faibles taux de croissance, généralement les derniers éclos. Ceci expliquerait la différence des taux d'envol obtenus dans la littérature, dont ceux de Ghilain et Bélisle (2008) chez l'Hirondelle bicolore entre habitats de qualité différente.

Influence de la croissance sur la survie post-envol, l'aptitude phénotypique et la dynamique des populations

Pour de nombreuses espèces d'oiseaux, les taux de croissance et la taille des oisillons au moment de l'envol ont des conséquences importantes sur leur survie future et leur succès reproducteur (Martin, 1987 ; Starck et Ricklefs, 1998). Pour chaque tentative de reproduction, l'aptitude phénotypique des parents (*fitness*) peut être grandement influencée par le taux de croissance de leur descendance 1) en affectant directement la probabilité de survie de leur oisillons entre l'éclosion et l'envol ou 2) en affectant la survie ou la fertilité de ces derniers après leur envol (revue par Starck et Ricklefs, 1998).

Comme il a été mentionné précédemment, les oisillons qui se développent plus lentement au sein d'une couvée ont une faible probabilité d'atteindre l'envol (e.g., Zach et Mayoh, 1982) et par conséquent, réduisent l'aptitude phénotypique de leur parent. Dans les faits, la mortalité des oisillons avant l'envol est assez faible pour la plupart des espèces d'oiseaux, mais un taux important de mortalité survient rapidement après l'envol (Perrins, 1979). Par exemple, chez l'Hirondelle bicolore, plus de 80% des oisillons parviennent à quitter le nid, mais à peine 20% survivent la première année (Robertson *et al.*, 1992). Or, chez la plupart des espèces

d'oiseaux, les oisillons survivants à la première année sont ceux qui ont atteint une masse plus élevée lors de l'envol (revue par Magrath, 1991).

Une masse supérieure à l'envol assure également aux oisillons une probabilité plus élevée de recrutement au sein de la population reproductrice (Both *et al.*, 1999 ; Monrós *et al.*, 2002 ; Garant *et al.*, 2004) puisque, d'une part, elle reflète la capacité de survivre dans des circonstances défavorables et, d'autre part, elle est fortement liée à la compétitivité avec les autres oisillons au sein d'une couvée (Both *et al.*, 1999 ; Thomas *et al.*, 2007). Les oisillons issus des meilleurs habitats et ayant les meilleurs taux de croissance ont donc à leur tour une plus forte probabilité de survivre et de se reproduire et par conséquent, d'avoir une aptitude phénotypique élevée (Wilkin et Sheldon, 2009). Le rôle de l'habitat est donc crucial au maintien des populations puisque selon sa qualité il aura des conséquences importantes sur le recrutement des individus (Martin, 1987 ; Newton, 1998).

Objectifs du mémoire

Ce mémoire vise à comprendre les mécanismes impliqués dans la survie et la croissance des oisillons d'Hirondelle bicoloré qui subissent les pressions des pratiques agricoles modernes. À l'aide de 400 nichoirs distribués le long d'un gradient d'intensification agricole sur un territoire de 10 200 km² dans le Sud du Québec, je tenterai d'établir les liens entre la composition du paysage agricole, les conditions météorologiques, l'abondance de nourriture, l'effort parental, la croissance des jeunes et par le fait même, leur survie. Plus, spécifiquement je quantifierai l'impact de l'intensification agricole sur 1) la croissance en masse corporelle des oisillons ; 2) la croissance de la neuvième primaire des oisillons ; 3) le nombre de visites au nid des parents lors du nourrissage des jeunes ; 4) le temps passé au nid par les parents lors du nourrissage des jeunes et ; 5) la quantité de nourriture apportée aux oisillons par les parents (nombre et biomasse d'invertébrés).

CHAPITRE 1

IMPACT DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR L'EFFORT PARENTAL, LA CROISSANCE ET LA SURVIE DES OISILLONS CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE

MISE EN CONTEXTE

La présente étude porte sur l'impact de l'intensification agricole sur l'effort parental, la croissance et la survie des oisillons chez l'Hirondelle bicoloré, une espèce insectivore aérienne qui présente depuis quelques années un déclin de ses populations comme un bon nombre d'espèces champêtres. Stéphane Lamoureux et Marc Bélisle sont les auteurs de cette étude. Stéphane Lamoureux est l'auteur qui a apporté la plus grande contribution. Il a développé le sujet de cette étude, conçu et appliqué le protocole d'échantillonnage sur le terrain, exécuté et interprété les analyses statistiques des données ainsi que rédigé une version préliminaire complète de cet article. Ce dernier est l'objet principal de ce mémoire et une version traduite sera soumise à *Ecological Applications*, une revue scientifique de calibre international.

RÉSUMÉ

L'intensification agricole est considérée comme le facteur principal du déclin des populations d'oiseaux champêtres et des insectivores aériens. De nombreuses études portant sur l'impact des pratiques agricoles sur le succès reproducteur concluent que le nombre d'œufs pondus et éclos sont semblables peu importe la qualité de l'habitat, alors que le nombre d'oisillons atteignant l'envol est plus faible dans les milieux de moins bonne qualité. Ces derniers sont généralement dominés par des cultures intensives, telles les cultures de maïs et de soya. La qualité du paysage jouerait donc un rôle important sur la survie des oisillons durant leur croissance. La présente étude vise à quantifier les mécanismes impliqués dans la survie et la croissance des oisillons Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification agricole situé dans le Sud du Québec, Canada. Nous avons suivi la croissance de 1079 oisillons et analysé les comportements de quête alimentaire des parents en considérant la proportion de cultures intensives (maïs, blé et soya) et extensives (fourrages et pâturages) dans un rayon local (500 m) et régional (5 km), ainsi que l'abondance de diptères, lesquels constituent la fraction principale de la diète des hirondelles. Bien que les oisillons aient atteint la même masse asymptotique à travers le gradient d'intensification agricole, le délai pour atteindre cette masse augmentait avec l'augmentation en cultures intensives (rayon de 5 km). La composition du paysage n'affectait toutefois ni l'apparition de la neuvième primaire, ni sa longueur au jour 16. L'effort parental semblait plus demandant en milieu intensif. En effet, pour un même nombre de visites au nid, les parents passaient moins de temps à l'intérieur du nichoir avec l'augmentation des cultures intensives et la diminution de la biomasse de diptères. La taille des becquées apportées aux oisillons ne différait pas significativement en biomasse, mais le nombre d'insectes par becquée était plus élevé avec l'augmentation des cultures extensives (rayon de 500m) et la diminution des cultures intensives (rayon de 5km). Les efforts de compensation parentale découlant du paysage semblaient toutefois insuffisants puisque les oisillons croissaient plus lentement en milieux intensifs et que les oisillons plus petits étaient exposés à une mortalité plus élevée. Il s'ensuit que le recrutement est probablement affecté et contribuerait au déclin de la population.

INTRODUCTION

Depuis 35 ans, le déclin des oiseaux en milieux agricoles s'avère plus important que dans tout autre milieu (Askins 1993). Parallèlement, on observe d'importantes baisses d'effectifs chez les populations d'oiseaux insectivores aériens (Downes et Collins 2008, Blancher et al. 2009). L'intensification des pratiques agricoles, qui est survenue à la même période, est considérée comme étant le principal facteur du déclin de ces populations (Fuller et al. 1995). De fait, ce déclin s'avère significativement plus élevé dans les pays où l'importance des cultures intensives est grande (Donald et al. 2001). À titre d'exemple, Murphy (2003) révèle que les changements apportés à l'agriculture expliqueraient de 25-30% de la variation des effectifs des populations chez plusieurs espèces en Amérique du Nord. En Europe, des résultats semblables ont été obtenus par Donald et al. (2001) où la superficie dédiée aux cultures céréalières expliquerait à elle seule plus de 30% de la variation des effectifs des populations. Cependant, en raison du fait que plusieurs modifications des pratiques agricoles ont évolué simultanément, il est difficile de déterminer les facteurs spécifiques impliqués dans le déclin des différentes espèces (Boatman et al. 2000). Toutefois, plusieurs études ont montré des effets directs ou indirects de certaines pratiques agricoles modernes sur le déclin de la faune aviaire. À ce titre, la maximisation des surfaces cultivables par la perte d'habitats marginaux (Macdonald et Johnson 1995, Jobin et al. 1998, Perkins et al. 2002, Evans et al. 2003, Woodhouse et al. 2005) et l'homogénéisation des cultures (Wilson et al. 1997, 2005,) ont occasionné une réduction importante des habitats propices à la nidification et à l'alimentation de nombreuses espèces et ainsi contribué à leur déclin. De plus, l'emploi accru de pesticides a engendré une réduction importante de l'abondance et de l'accessibilité des ressources de nourritures disponibles pour les oisillons de plusieurs espèces en ciblant les invertébrés dont ils se nourrissent ou les plantes hôtes qui abritent ces invertébrés ou qui produisent des graines (Brickle et al. 2000, Vickery et al. 2001, Boatman et al. 2004, Morris et al. 2005, Hart et al. 2006). L'usage de ces produits coïncidant généralement avec la période de reproduction des oiseaux, il est logique de s'attendre à ce qu'il ait un effet négatif sur le succès reproducteur de ces organismes.

De nombreuses études ont ainsi mesuré l'impact des pratiques agricoles sur le succès reproducteur des oiseaux. Curieusement, les résultats aboutissent souvent aux mêmes conclusions : le nombre d'œufs pondus et le nombre d'œufs éclos sont semblables peu importe la qualité de l'habitat, alors que le nombre d'oisillons qui atteint l'envol est plus faible dans le milieu considéré de moindre qualité. De tels résultats sont observés autant chez les espèces granivores (Ryan et al. 1998, Bradbury et al. 2000, Brickle et al. 2000), que les espèces insectivores (Smith et Bruun 2002, Müller et al. 2005, Britschgi et al. 2006, Ghilain et Bélisle 2008). À titre d'exemple, l'étude de Ghilain et Bélisle (2008) a permis de quantifier l'impact de l'intensification agricole sur le succès reproducteur de l'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*). En bref, lorsque le pourcentage de cultures extensives (pâturages et fourrages) variait de 10 à 45% dans un rayon de 5 km, le nombre d'œufs pondus et éclos demeurait similaire, alors que le nombre d'oisillons atteignant l'envol passait de 2 à 5 oisillons. On constate ainsi que la qualité du paysage agricole peut jouer un rôle extrêmement important sur la survie des oisillons entre l'éclosion et l'envol, soit durant la période de croissance des jeunes.

Chez les espèces nidicoles, la qualité du développement et la survie des oisillons sont fortement liées à l'effort parental, particulièrement à l'effort dédié aux comportements de quête alimentaire des parents (Lack 1968, Stark et Ricklefs 1998). Ces comportements sont à leur tour influencés par la structure du paysage qui affecte entre autres l'abondance de nourriture disponible (Hussell 1988). Or, les modifications du paysage agricole occasionnées par l'intensification des cultures, tels la maximisation des surfaces cultivables, l'homogénéité de l'habitat ou l'emploi de pesticide, ont grandement perturbé l'abondance et la distribution de nourriture disponible (Wilson et al. 1999, Benton et al. 2002, Robinson et Sutherland 2002), rendant ainsi plusieurs milieux agricoles de piètre qualité. À cet égard, plusieurs études montrent que les habitats considérés de moins bonne qualité entraînent un ralentissement de la croissance primaire (e.g., masse corporelle, ossature) et secondaire (e.g., plumage) des oisillons (Quinney et al. 1986, Keller et van Noordwijk 1994, McCarty et Winkler 1999a, Boatman et al. 2004, Morris et al. 2005, Hart et al. 2006, Heiss et al. 2009). De plus, une faible abondance de nourriture est souvent associée à une mortalité plus élevée (Quinney et al. 1986,

Brickle et al. 2000, Smith et Bruun 2002, Britschgi et al. 2006). Il demeure que dans certains cas, la croissance des oisillons n'est pas affectée. On constate alors plutôt une augmentation de l'effort des parents pour acquérir une quantité équivalente de nourriture pour leur progéniture (Brickle et al. 2000, Morris et al. 2001, Bruun et Smith 2003). Cette compensation parentale peut se traduire par plusieurs stratégies non exclusives telle une augmentation du nombre de visites au nid (Dunn et Hannon 1992), de la distance parcourue entre le nid et les sites d'approvisionnement (Bruun et Smith 2003, Tremblay et al. 2005), du temps passé à la quête alimentaire (Evans et al. 2007) ou encore, un apport de proies de plus grande taille (Wright et al. 1998, Tremblay et al. 2005). Par contre, ces efforts supplémentaires engendrent des coûts importants pour le parent qui, en les absorbant, risquent d'affecter directement sa propre condition (Murphy et al. 2000), son succès reproducteur (Britschgi et al. 2006) ou sa survie (Daan et al. 1996). De ce fait, la qualité du parent (défini ici comme sa capacité à encaisser les coûts) déterminera les efforts qu'il pourra fournir pour compenser l'impact négatif de l'habitat sur la croissance et la survie des oisillons (Zanette 2001, Wardrop et Ydenberg 2003).

La présente étude vise à comprendre les mécanismes impliqués dans la croissance et la survie des jeunes Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification agricole. Cet insectivore aérien, dont le succès reproducteur est affecté négativement par l'intensification agricole, présente un déclin au Canada depuis les 20 dernières années (Downes et Collins 2008, Ghilain et Bélisle 2008). Nous tenterons ici d'établir les liens entre la composition du paysage agricole, les conditions météorologiques, l'abondance de nourriture, les soins parentaux, la croissance des jeunes Hirondelle bicolor et par le fait même, leur survie. Plus spécifiquement, nous allons quantifier l'impact de l'intensification agricole sur 1) la croissance primaire des oisillons (masse corporelle); 2) la croissance secondaire des oisillons (neuvième primaire); 3) le nombre de visites au nid par les parents; 4) le temps passé à l'intérieur du nichoir par les parents et; 5) la quantité de nourriture apportée aux oisillons par les parents (nombre et biomasse d'invertébrés).

En considérant le fait que chez les passereaux, dont l'Hirondelle bicolor, une croissance faible est liée à une mortalité élevée (Zach et Mayoh 1982) et que les taux d'envol présentent

une relation positive avec l'abondance de proies potentielles (Quinney et al. 1986), nous supposons que l'intensification agricole aura un impact sur la croissance des oisillons et se traduira par l'un des scénarios suivants ou par leur interaction (Figure 1a-d) : 1) Délais plus long en milieux intensifs pour l'atteinte d'une même masse (Figure 1a) ; 2) Atteinte d'un poids maximal inférieur en milieux intensifs (Figure 1b); 3) Aucune différences de croissance entre les milieux, mais un effort parental plus exigeant en milieux plus intensifs (Figure 1c). Nous croyons toutefois que la compensation parentale, puisse être insuffisante et donner lieu à une mortalité plus élevée en milieux intensifs.

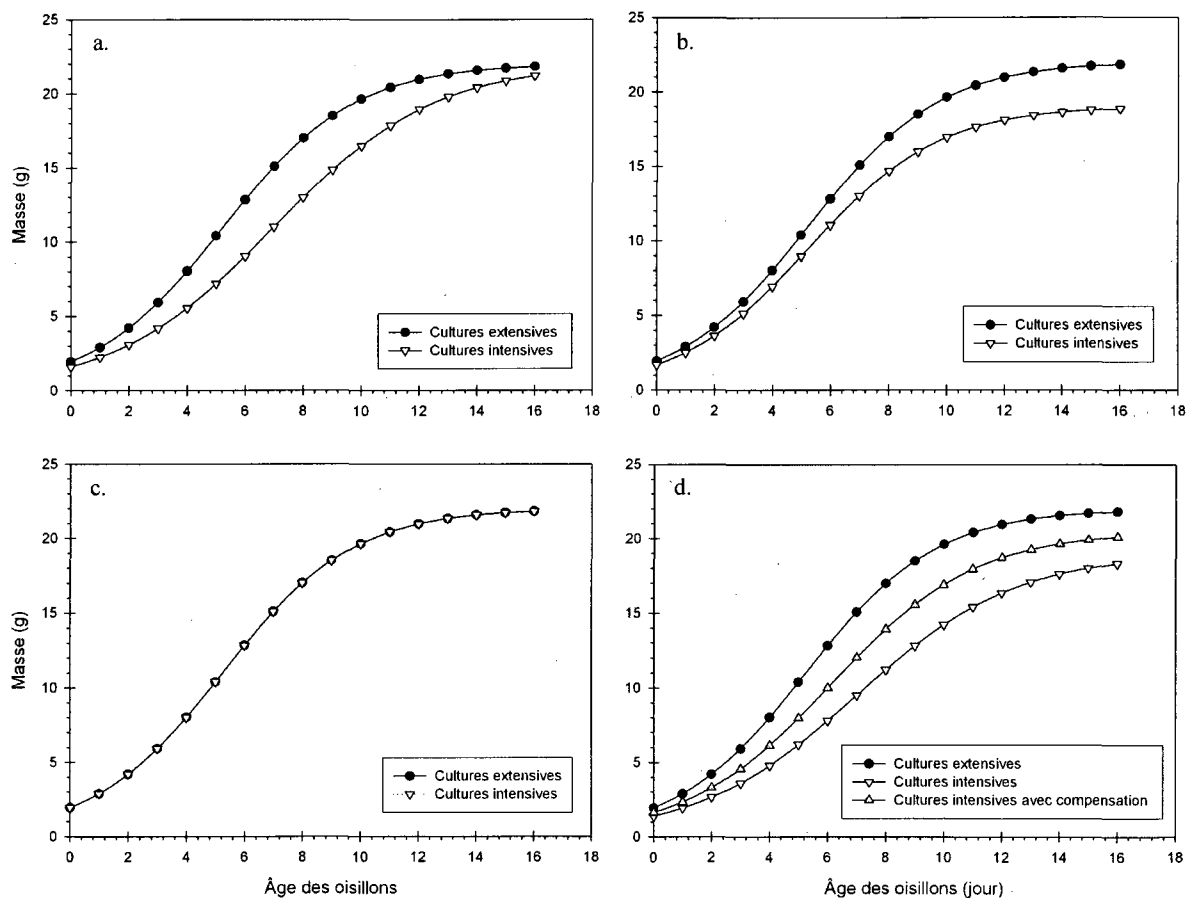


FIGURE 1. Scénarios potentiels de croissance de la masse corporelle en fonction de l'intensification des pratiques agricoles: a) croissance plus lente en milieu intensif ; b) croissance plus faible en milieu intensif ; c) croissance similaire suite à la compensation des parents ; d) interaction des scénarios précédents.

MÉTHODES

Modèle

Espèce insectivore, l'Hirondelle bicolore nécessite des milieux ouverts, incluant les milieux agricoles, pour s'alimenter au vol (Robertson et al. 1992). Elle niche naturellement dans les cavités excavées par les pics (Robertson et al. 1992). Cependant, en raison du faible nombre de cavités naturelles disponibles, elle bénéficie des nichoirs mis à sa disposition, notamment, en milieu agricole (Robertson et al. 1992). En utilisant cet habitat durant la période de reproduction, le succès reproducteur et le comportement de l'Hirondelle bicolore sont fortement susceptibles d'être influencés par le type d'activités agricoles pratiquées. Conséquemment, cette espèce devient un modèle biologique privilégié dans l'évaluation de l'intensification de l'agriculture sur la faune (Bishop et al. 2000, Smits et al. 2005, Ghilain et Bélisle 2008, Porlier et al. 2009). L'Hirondelle bicolore est également un excellent choix pour quantifier l'effort parental et le développement des jeunes puisque : 1) l'utilisation de nichoirs facilite l'observation directe du nid et permet la manipulation des individus (Jones 2003); 2) le risque d'abandon de la nichée suite aux interventions humaines est très faible (Jones 2003); 3) l'asynchronie de la ponte entraîne une variation de masse dès l'éclosion et peut amplifier la compétition au sein de la couvée dans les milieux de moins bonne qualité (Whittingham et al. 2003); 4) les deux parents contribuent au nourrissage des oisillons (Robertson et al. 1992); 5) le mâle aurait la capacité d'ajuster son effort selon la qualité du milieu (Lombardo 1991, Ardia 2007).

Aire d'étude et population

La présente étude a été menée en 2006 et 2007 à partir d'un réseau de 400 nichoirs (40 fermes, 10 nichoirs/ferme) implanté depuis 2004 dans le Sud du Québec, Canada (voir Ghilain et Bélisle 2008 pour une description détaillée). Ce réseau couvre plus de 10200 km² et est réparti selon un gradient d'intensification des pratiques agricoles qui s'est amplifié d'est en ouest depuis les dernières décennies (Figure 2; Bélanger et Grenier 2002). Les nichoirs d'une ferme sont généralement disposés le long d'une ligne droite et espacés d'environ 50 m. Les nichoirs

sont visités au deux jours. La date de ponte, le nombre d'œufs pondus et éclos, le nombre d'oisillons envolés et les causes de mortalité ou d'abandon sont, entre autres, notés. La majorité des adultes et la totalité des oisillons sont capturés, bagués et mesurés depuis 2004. En 2006 et 2007, le taux d'occupation des nichoirs par l'Hirondelle bicoloré était respectivement de 74,5% et 65,0%.

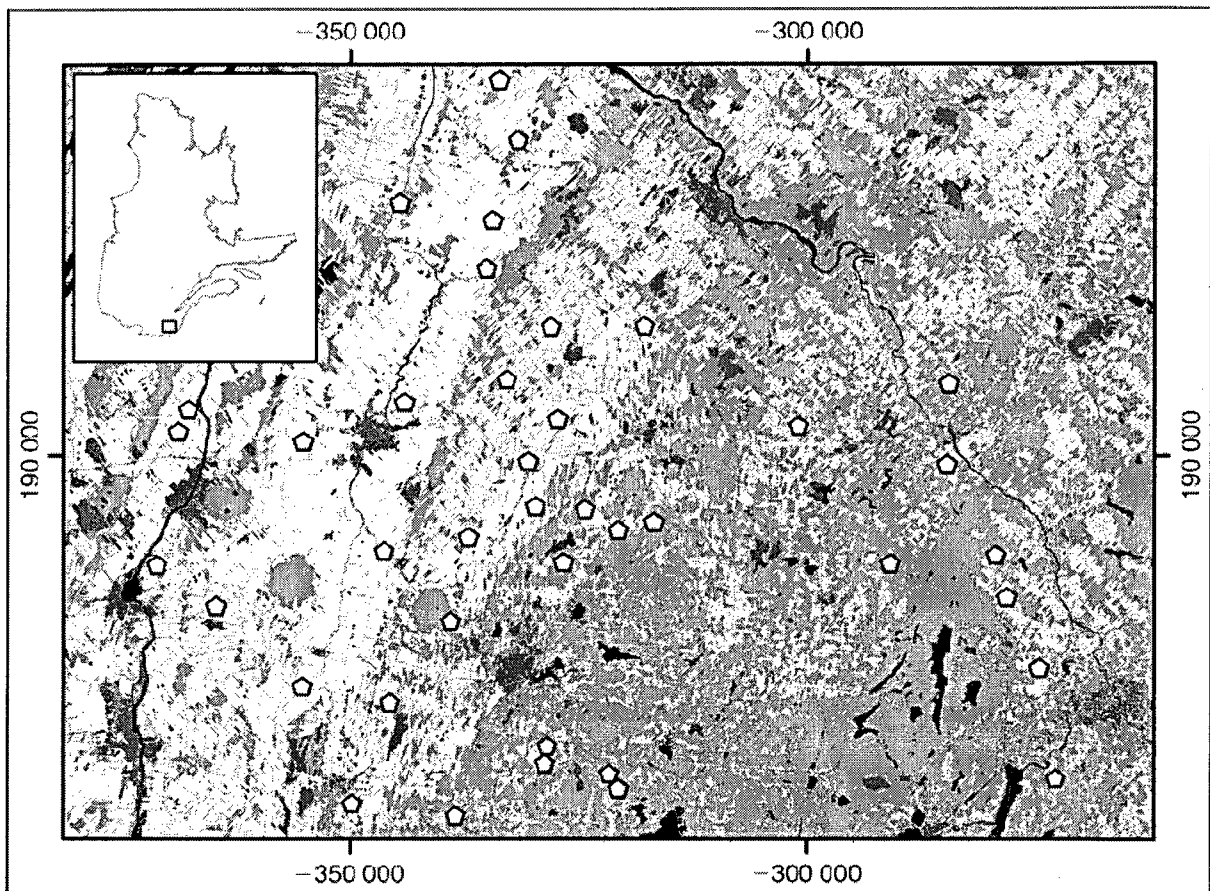


FIGURE 2. Distribution des 40 fermes utilisées pour étudier la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicoloré (*Tachycineta bicolor*) le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. L'occupation du territoire a été déterminée à partir d'une mosaïque d'images satellites classifiées Landsat-TM (Canadian Wildlife Service 2004) et comprend l'eau (noir), l'urbanisation (gris foncé), la forêt (gris moyen), les cultures extensives (e.g., prairies et pâturages ; gris clair) et les cultures intensives (e.g., maïs grain, céréales et soya ; blanc). Les pentagones ouverts indiquent l'emplacement de chacune des fermes. Les coordonnées, en projection conique conforme de Lambert, indiquent la distance en mètres du point de référence.

Suivi de croissance des oisillons

Nous avons effectué un suivi de 1379 oisillons (2006: $n = 701$, 2007: $n = 678$). Ces oisillons provenaient de 297 couvées (2006: $n = 153$, 2007: $n = 144$). Au cours de ce suivi, la masse corporelle (balance électronique $\pm 0,01$ g) et la longueur de la neuvième primaire droite (vernier digital $\pm 0,01$ mm) ont été prises aux deux jours du jour 2-3 au jour 16-17 (jour d'éclosion = jour 0), diminuant ainsi le risque d'abandon ou d'une envolée prématurée (Figure 3). Les oisillons étaient clairement identifiés par un code de couleur à l'aide de crayons marqueurs non toxiques. À 12-13 jours les oisillons étaient marqués de façon permanente à l'aide d'une bague d'aluminium du *US Fish and Wildlife Service*. Les oisillons morts au cours du suivi ont été notés. Le sexe des oisillons a été établi suite à l'analyse génétique d'un échantillon sanguin prélevé dans la veine brachiale (voir Porlier et al. 2009).

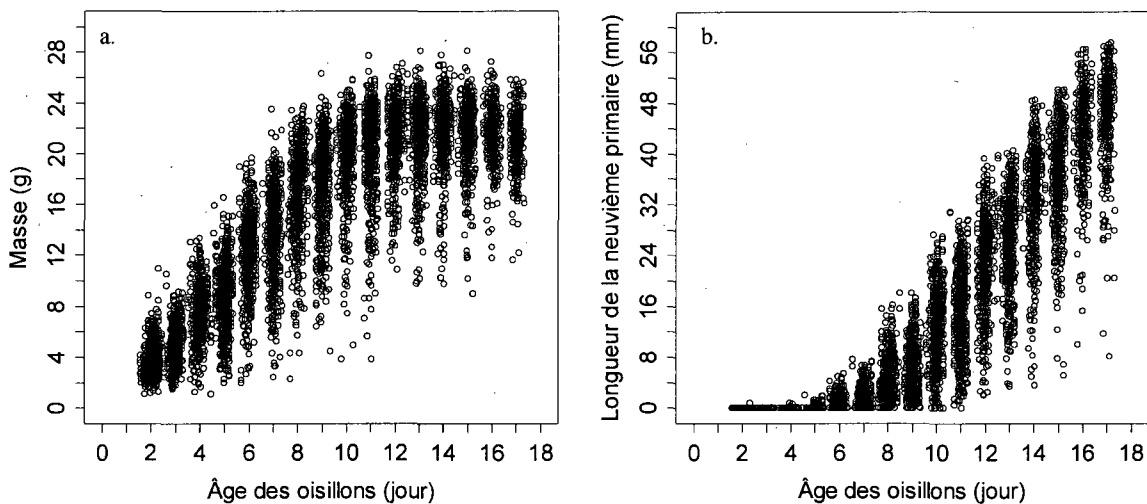


FIGURE 3. Patron de croissance d'oisillons d'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Cette figure comprend les oisillons qui ont atteint l'envol et ceux qui n'ont pas survécu: a) masse corporelle et b) longueur de la neuvième primaire ($n = 1379$ oisillons).

Les mesures d'oisillons étaient généralement prises entre 8h00 et 20h00. L'heure exacte de chaque mesure était notée. Puisque l'heure est importante dans la détermination des courbes de croissances, mais que l'heure exacte de l'éclosion était inconnue, une heure de référence la

plus près de l'heure d'éclosion réelle a été fixée pour déterminer l'âge approximatif des oisillons. Pour les oisillons dont le jour d'éclosion était certain (éclosion partielle de la couvée lors de la visite), l'heure de la visite correspond à l'heure d'éclosion. Pour les éclosions incertaines (éclosion complète des oisillons lors de la visite), nous avons établi que l'heure de référence était la moyenne entre l'heure de la visite courante et celle de la visite précédente. L'âge approximatif des oisillons correspond donc à la différence entre le moment de la visite et l'éclosion estimée. L'écart entre l'âge estimé et l'âge réel demeure constant tout au long du suivi.

Soins parentaux

a) Bilan d'activité

Chez l'Hirondelle bicolore, plus de 95% des visites servent au nourrissage des oisillons (McCarty 2002, Whittingham et al. 2003). Le taux de visites au nid est donc un excellent indicateur de l'effort parental (McCarty 2002). De plus, seul le temps passé à l'intérieur du nichoir révèle la position exacte des individus. Lors de cette période, en plus de nourrir les oisillons, d'autres soins parentaux sont également prodigués, tel le toilettage et la thermorégulation des oisillons en bas âge (Robertson et al. 1992). Cette mesure est donc également utilisée pour quantifier l'effort parental (e.g., Wright et al. 1998). Pour cette étude, nous avons ainsi réalisé des périodes d'observation d'une heure, où le nombre de visites (nbvisit) et le temps où un des parents est à l'intérieur du nichoir (tinbox) ont été notés (Tableau 1). Les parents étaient rarement observés simultanément à l'intérieur du nichoir. Les observations ont été réalisées à l'aide de jumelles (10X) et de lunettes d'approche (40X). L'observateur était alors situé à une distance minimale de 50 m du nichoir. Les périodes d'observations ont été effectuées dans des conditions de vent similaires ($4,8 \pm 3,3$ km/h ; Kestrel 2000 Pocket Weather Meter, Nielsen-Kellerman) et en absence de précipitations. Un total de 107 périodes d'observation a été réalisé sur 71 nichoirs répartis sur 31 fermes entre le 11 juin et le 20 juillet 2007. Les oisillons avaient entre 2 et 19 jours et provenaient de couvées de 1 à 7 oisillons. La composition du paysage entourant les nichoirs ciblés était variée et représentative de l'aire d'étude (voir l'étendue des données à l'Annexe A).

b) *Collecte des becquées*

Afin d'évaluer la quantité de nourriture apportée par les adultes aux oisillons, nous avons mis des collets à tous les oisillons d'une même couvée pour une période de 60 min (2 blocs consécutifs de 30 min). Cette méthode est considérée plus efficace et moins nuisible aux oisillons que tout autre méthode permettant l'analyse de la diète des oisillons (Blancher et al. 1987). Les collets étaient constitués d'une bande élastique placée autour de la gorge des oisillons et maintenue de façon sécuritaire par le glissement d'une section de 3 mm de tube d'alimentation en latex numéro 8¹ (Benlan, Oakville, ON, Canada) tels qu'utilisés par Smits et al. (2005). Le resserrement de la bande élastique est suffisant pour empêcher le passage du bol alimentaire dans l'œsophage, mais pas assez pour inhiber la respiration. L'utilisation de collets n'affecte pas la croissance des oisillons si la somme des séances n'excède pas 6 h (Pascual et Peris 1992). Les becquées étaient recueillies à la fin de chaque bloc (i.e., après 30 et 60 min). Nous avons amassé 108 becquées, du 14 juin au 18 juillet 2007, au cours de 54 blocs de 30 min. Les oisillons âgés de 3 à 14 jours provenaient de 32 couvées (2 à 7 oisillons) de 22 fermes différentes. La composition du paysage entourant les nichoirs à l'étude était variée et représentative de l'aire d'étude (voir l'étendue des données à l'Annexe A). Le contenu des becquées a été conservés dans l'alcool 90%. Le nombre d'insectes constituant la becquée (nbIbolus) a été déterminé au laboratoire. La biomasse sèche (balance électronique $\pm 0,0001$ g) de chaque becquée (bmIbolus) a été obtenue suite à un séchage de 24 h dans un four à dessiccation à 50°C (Tableau 1).

Abondance de nourriture

Dans les études portant sur la croissance des jeunes et l'effort parental, la qualité d'un habitat est souvent établie selon l'abondance de nourriture disponible (e.g., Quinney et al. 1986, McCarty et Winkler 1999a, Bruun et Smith 2003). Dans cette étude, l'abondance de diptères a été évaluée sur chaque ferme à l'aide de 2 pièges de capture d'insectes ($n = 80$ pièges). Pour les besoins de l'étude, nous avons adapté un piège utilisé par Duelli et al. (1999), qui combine à la fois un piège de type Moerike-traps (*yellow water pan trap*) et un piège à fenêtre (*window*

¹ *latex number 8 French feeding tube*

trap). Nos pièges étaient constitués d'un seau jaune de 4 L surmonté de 2 panneaux de plexiglass entrecroisés et fixé à un piquet de bois à 1,25 m du sol. Ce dispositif permet de capturer passivement les diptères, lesquels constituent la majorité de la diète des oisillons d'Hirondelle bicoloré, soit de 46 à >85% selon les études (Blancher et al. 1987, McCarty et Winkler 1991 ; 1999b, Johnson et Lombardo 2000, Mengelkoch et al. 2004). Les pièges étaient répartis le long de la ligne de nichoir de façon à ce qu'ils soient représentatifs de la ferme. Les pièges étaient relevés aux deux jours lors du suivi de la visite des nichoirs. Les échantillons ont été conservés dans l'éthanol 90%. En raison de la grande quantité d'insectes recueillis, nous avons dû nous restreindre à l'analyse d'une journée d'échantillonnage sur deux. La biomasse sèche de diptères (balance électronique $\pm 0,0001$ g) de chaque échantillon a été obtenue suite à un séchage de 24 h dans un four à dessiccation à 50°C.

Caractérisation du paysage

Dans notre aire d'étude, les cultures extensives, grandement associées à la production de lait et à l'élevage de bovins de boucherie, sont entourées par divers habitats marginaux tels les haies brise-vent, les arbres isolés, les bosquets et les boisés de ferme, ce qui cause une certaine hétérogénéité du paysage. Par opposition, les cultures intensives sont quant à elles largement composées de vastes étendues homogènes de cultures annuelles (Bélanger et Grenier 2002, Jobin et al. 2005). Par leur nature, leur gestion et leur proximité aux habitats naturels, les cultures extensives, sont susceptibles d'apporter une offre plus abondante et diversifiée de nourriture à l'Hirondelle bicoloré comparativement aux cultures intensives (Wilson et al. 1999, Di Giulio et al. 2001, Vickery et al. 2001, Benton et al. 2002, Wickramasinghe et al. 2004, Gruebler et al. 2008). En raison de leurs caractéristiques qui leur sont propres, nous avons ainsi distinctement considéré les cultures extensives et intensives dans nos analyses (voir aussi Ghilain et Bélisle 2008, Porlier et al. 2009).

Le paysage a été caractérisé dans un rayon de 5 km autour de chaque nichoir à partir d'une mosaïque d'images satellitaires géoréférencées Landsat-7 prises entre août 1999 et mai 2003 (résolution en pixels = 25×25 m; Canadian Wildlife Service 2004). Les pourcentages de cultures intensives et extensives ont été obtenus avec le logiciel ArcView GIS Spatial Analyst

2.0a (ESRI 2005). Pour les besoins de l'étude, nous avons considéré, comme étant des cultures intensives, les cultures de maïs, de soya, de blé et de toutes autres céréales, alors que les pâturages, les prairies de fauche et les autres cultures pérennes ont été considérées comme des cultures extensives (voir Ghilain et Bélisle 2008, Porlier et al. 2009). La taille du rayon de 5 km découle des résultats obtenus par Ghilain et Bélisle (2008), lesquels suggèrent que la meilleure réponse à grande échelle du succès reproducteur de l'Hirondelle bicolore correspond à un tel rayon. Nous avons toutefois constaté que les hirondelles s'alimentent fréquemment dans un rayon inférieur à 500 m durant l'élevage des oisillons (voir aussi Quinney et Ankey 1985, Dunn et Hannon 1992, McCarty et Winkler, 1999b). Ainsi, une caractérisation du paysage local dans un rayon de 500 m a également été utilisée dans nos analyses. Le type de culture a été déterminé dans un rayon de 500 m autour de chaque nichoir en utilisant la base de données des cultures généralisées de La Financière Agricole du Québec (2007) ou suite à un relevé sur le terrain (voir aussi Porlier et al. 2009). La composition du paysage a ensuite été reportée sur des orthophotographies (échelle: 1 / 40 000; Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec 2000) et les pourcentages de cultures intensives et extensives ont été calculés à l'aide du logiciel ArcView GIS Spatial Analyst v. 2.0a (ESRI 2005).

Conditions météorologiques

Sur chaque ferme, un capteur thermique (Thermochron DS1922L, iButton) a été placé sous un nichoir afin d'enregistrer les variations de température ambiante d'heure en heure. En 2006, les données de précipitations ont été fournies par les stations météorologiques d'Environnement Canada, alors qu'en 2007, ces données ont été obtenues à partir d'un pluviomètre installé sur chaque ferme et relevé à tous les 2 jours.

Analyses statistiques

Détermination des paramètres pour l'analyse de la masse corporelle

Chez l'Hirondelle bicolore, la croissance en masse corporelle des oisillons suit une courbe logistique (Zach et Mayoh 1982, Figure 3a). Quoiqu'il aurait été préférable de modéliser cette croissance à l'aide de modèles non linéaires mixtes, de tels modèles n'ont jamais convergé en raison de leur complexité. Nous avons contourné ce problème en ajustant une courbe

logistique aux données de croissance de chaque oisillon et ensuite mesuré l'influence de variables explicatives sur les paramètres de ces courbes à l'aide de modèles linéaires mixtes. Cette méthode alternative fut d'ailleurs utilisée dans plusieurs études portant sur la croissance d'oisillons (Ricklefs 1968, Remeš et Martin 2002, Roff et al. 2005, Mainwaring et al. 2009). Plus particulièrement, la courbe de croissance logistique de chaque oisillon a été ajustée à l'aide de la fonction SSlogis (bibliothèque nlme version 3.1-89) du logiciel statistique R (version 2.6.1; R Development Core Team 2007). Seuls les oisillons ayant été mesurés à un minimum de cinq reprises ont été considérés dans les analyses ($n = 1049$ oisillons). La fonction SSlogis permet d'établir trois paramètres composant une courbe logistique : l'asymptote (asym), le point d'inflexion (xmid) et l'étalement de la courbe (scale) selon l'équation : $y(x) = \text{asym} / \{1 + \exp[(x\text{mid}-x)/\text{scale}]\}$ (Pinheiro et Bates, 2000, Tableau 1). Dans le contexte de l'étude, ces trois paramètres correspondent respectivement à la masse maximale atteinte, l'âge atteint lorsque la croissance entame une décélération et l'étalement de la croissance des oisillons. Ce dernier paramètre équivaut sur l'axe des x à la distance entre le point d'inflexion et le point correspondant à $\text{asym}/(1+e^{-1}) \approx 0.73\text{asym}$ (Pinheiro et Bates, 2000). La détermination des paramètres de la courbe de croissance ne tient toutefois pas en compte la perte de poids des oisillons avant l'envol et qui débute en moyenne autour du 12-14e jour (Zach et Mayoh 1982). Ainsi, pour une croissance rapide, l'asymptote tracée se situera entre des points de perte de poids et de la véritable masse maximale, alors que pour une croissance lente, la perte de poids sera beaucoup moins prononcée. Nous considérons toutefois que la méthode utilisée est la plus adéquate pour l'étude en cours, puisqu'il existe premièrement une grande variabilité dans la forme des courbes et que, deuxièmement, certaines ne présentent pas de régression (Zach et Mayoh 1982). Nous avons enfin déterminé un quatrième paramètre, le gain de croissance maximal (gmax) qui correspond à la tangente au point d'inflexion : $\text{gmax} = \text{asym}/\text{scale} \times 1/4$ (Tableau 1).

Détermination des paramètres pour l'analyse de la neuvième primaire

La croissance de la neuvième primaire suit quant à elle une courbe de Gompertz (Zach et Mayoh 1982, Figure 3b). Pour la même raison que la croissance en masse corporelle, nous avons dû déterminer des paramètres de courbes de croissance pour chaque oisillon et les

modéliser à l'aide de modèles linéaires mixtes. Ainsi, pour la croissance de la neuvième primaire, nous avons utilisés seulement la partie linéaire de la courbe (Dawson et al. 2005), laquelle est comprise entre les 7,5 et 17,5 jours (Figure 3). L'ordonnée à l'origine et la pente de cette courbe ont été obtenus pour chaque oisillon à l'aide de la fonction `lmList` (bibliothèque `nlme` version 3.1-89) du logiciel statistique R (version 2.6.1; R Development Core Team 2007). Sur la base de ces deux paramètres, nous avons calculé deux paramètres supplémentaires : la longueur de la neuvième primaire au jour 16 (`np1d16`) et l'âge simulé de son apparition (`npstart`) (Tableau 1).

TABLEAU 1. Définition et abréviation des variables réponses utilisées pour modéliser la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification de pratiques agricoles.

Variable (unité)	Abréviation
Croissance des oisillons	
Masse maximale atteinte de l'éclosion au jour 16 (g)	asym
Étalement de la courbe de croissance (jour)	scale
Âge au point d'inflexion de la courbe de croissance (jour)	xmid
Gain maximal de croissance (g/jour)	gmax
Âge simulé de l'apparition de la neuvième primaire (jour)	npstart
Longueur de la neuvième primaire au jour 16 (mm)	np1d16
Effort parental	
Nombre total de visites des parents au nichoir sur une période de 60 minutes (visite)	nbvisit
Temps total où un des parents se trouvait à l'intérieur du nichoir sur une période de 60 minutes (s)	tinbox
Nombre d'insectes constituant une becquée (insectes)	nbIbolus
Biomasse sèche d'une becquée (mg)	bmlbolus

Sélection et comparaison de modèles

Nos plans d'échantillonnage comprennent une structure hiérarchique à plusieurs niveaux. Par exemple, concernant les données de croissance, les oisillons au sein d'une même couvée ne

sont pas indépendants, tout comme les couvées d'une même ferme. Nous avons donc modélisé nos variables réponses par des modèles linéaires mixtes en considérant l'identité de la ferme et de la couvée comme facteurs aléatoires pour les suivis de croissance, l'identité de la ferme et le bloc d'observation pour l'analyse des becquées et uniquement l'identité de la ferme pour le bilan d'activité des parents. Les modèles linéaires mixtes ont été ajustés à l'aide de la fonction `lme` (bibliothèque `nlme` version 3.1-89) du logiciel statistique R (version 2.4.0 ; R Development Core Team 2006). Pour les analyses de croissances, une transformation *log* a été appliquée aux variables réponses et à l'abondance de diptères afin de répondre aux exigences de normalité et de linéarité (Pinheiro et Bates 2000). Pour chaque variable réponse, nous avons construit des modèles selon différentes variables explicatives regroupées par thème : caractéristiques individuelles, conditions météorologiques, phénologie, abondance de diptères, paysage régional (rayon 5 km) et paysage local (rayon 500 m). La définition et la justification des variables explicatives sont présentées dans le Tableau 2. Puisque l'objectif de cette étude était de quantifier l'effet du paysage et de l'abondance de nourriture sur les variables réponses, la série de modèles inclue toujours le modèle de base (caractéristiques individuelles, conditions météorologiques et phénologie) et différentes combinaisons de ce modèle avec l'abondance de diptères et les variables du paysage à l'échelle locale ou régionale. Les listes des modèles considérés sont inscrites aux Tableaux 3 et 4. Nous désirions intégrer des modèles comportant des interactions, entre autres entre les caractéristiques individuelles et le paysage. Malheureusement, en raison de leur complexité, très peu ont convergé. Afin de conserver une certaine uniformité entre les différentes séries de modèles, nous n'avons donc pas considéré de modèle impliquant des interactions. Les données explicatives incluses dans un modèle n'ont jamais été fortement corrélées entre-elles ($-0,57 < r < 0,55$) à l'exception des variables du paysage (ext500 et ext5km : $0,42 < r < 0,66$; ext500 et int500 : $-0,82 < r < -0,78$; int500 et int5km : $0,80 < r < 0,94$; ext5km et int5km : $-0,67 < r < -0,58$). Ces corrélations élevées ne sont toutefois pas étonnantes, puisque d'une part, l'occupation du territoire est principalement composée de cultures extensives, de cultures intensives et d'habitats forestiers et que lorsque la proportion de forêt est très faible, le territoire est alors réparti selon les deux autres groupements. D'autre part, puisque notre aire d'étude est répartie selon un gradient d'intensification des cultures, le paysage régional reflète souvent le paysage local. Cependant,

l'objectif même de cette étude étant de quantifier l'effet de l'intensification des cultures sur l'élevage des jeunes et d'établir comment les variations locales peuvent amener une différence par rapport au paysage régional, nous devons donc considérer chacune de ces variables. Nous avons toutefois rarement incorporé plus d'une variable du paysage dans un même modèle. Ainsi, pour chaque série, seulement 4 des 14 modèles en compétition comportent 2 variables du paysage, soit celles d'une même échelle (ext500 avec int500 et ext5km avec int5km).

Les modèles alternatifs ont été mis en compétition selon le critère d'information d'Akaike de second ordre (AIC_c) suivant les recommandations de Vaida et Blanchard (2005). Puisque aucun modèle ne s'est avéré distinctement supérieur aux autres (i.e., poids d'Akaike $w_i > 0,95$), nous avons effectué de l'inférence multimodèles suivant les recommandations de Burnham et Anderson (2002) dans le but de quantifier la taille des effets sur les variables réponses. Pour ce faire, les erreurs types inconditionnelles et les intervalles de confiance à 95% basées sur ces dernières ont été calculées pour chaque variable explicative utilisée dans les modèles.

TABLEAU 2. Définition et justification des variables explicatives utilisées pour modéliser la croissance des oisillons et l'effort parental de l'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification de pratiques agricoles.

Variable	Abréviation	Définition (unités)	Justifications / hypothèses
Toutes les analyses			
Année	year	2006 ou 2007	Variation interannuelle
Date d'éclosion	d0	Jour d'éclosion du premier oisillon (jour julien)	Taille de la couvée diminue au cours de la saison (Winkler et Allen 1996, Ardia et Cloufelter 2007). Masse maximale diminue avec la saison (Wardrop et Ydenberg 2003)
Cultures extensives (500 m)	ext500	Proportion de cultures extensives ou intensives dans un rayon de 500 m autour du nichoir (%)	Composition du paysage à l'échelle locale peut affecter les comportements des parents (Bruun et Smith 2003, Britschgi et al. 2006) et la distribution des arthropodes (Vickery et al. 2001).
Cultures intensives (500 m)	int500	Proportion de cultures extensives ou intensives dans un rayon de 5 km autour du nichoir (%)	Composition du paysage à l'échelle régionale (5km) affecte le succès reproducteur (Ghilaïn et Bélisle 2008)
Croissance des oisillons			
Sexe de l'oisillon	sex	Mâle : M, femelle : F ou Inconnu : U	Masse plus élevée chez les mâles (Whittingham et al. 2003)
Compétition fraternelle ^A	compdev	Somme du nombre d'oisillons par jour, du jour 1 au jour 16 (oisillons×jours)	Taille de la couvée affecte négativement la croissance (Wright et al. 1998, Murphy et al. 2000)
Température durant le développement	Tdev	Somme des températures horaires entre 6h00 et 21h00 du jour 0 au jour 16 (°C×heures) ^B	Température affecte positivement la croissance des jeunes (McCarty et Winkler 1999a, McCarty 2001, Liffeld et al. 2002, Dawson et al. 2005) et l'activité des arthropodes (McCarty et Winkler 1999a, Liffeld et al. 2002, Evans et al. 2007, Gruebler et al. 2008)
Précipitations durant le développement	Pdev	Précipitations totales du jour 0 au jour 16 (mm)	Précipitations affectent négativement la croissance (Bradbury et al. 2003) et l'activité des arthropodes (Gruebler et al. 2008)
Abondance de diptère durant le développement ^C	Ddev	Biomasse journalière moyenne de diptères du jour 0 au jour 16 (log (g))	Abondance de nourriture affecte positivement la croissance (Quinney et al. 1986, McCarty 2001, Liffeld et al. 2002, Ardia 2006)
Effort parental			
Taille de la couvée	nbchick	Nombre d'oisillons lors de l'observation (oisillons)	Couvée plus grande plus exigeante pour les parents (Leffell et Robertson 1986, Lombardo 1991, Murphy et al. 2000, Ardia 2007)
Âge des oisillons	age	Âge des oisillons lors de l'observation (jours, 0 = date d'éclosion)	Oisillons âgés plus exigeants pour les parents (Leffell et Robertson 1986, Kempenaers et al. 1998)
Heure	hjulian	Heure au début de l'observation (heure julienne)	Heure affecte l'activité d'arthropodes (Lewis et Taylor 1965)

Température durant l'observation	Tobs	Température durant l'observation (°C)	Température affecte positivement l'activité des arthropodes (McCarty et Winkler 1999a)
Abondance de diptères durant l'observation ^c	Dobs	Biomasse journalière de diptères lors de l'observation (g)	Abondance de nourriture peut affecter le comportement de quête alimentaire des parents (Brickley et al. 2000, Morris et al. 2001, Britschgi et al. 2006)

Notes: ^A Les oisillons qui n'ont pas survécu au cours du suivi ont été exclus des analyses puisqu'un indice de compétition fraternelle ne peut être attribué à un oisillon mort. ^B La période considérée dans les analyses exclue les heures où la femelle demeure à l'intérieur du nichoir durant la nuit puisqu'elle participe à maintenir ses oisillons à une certaine température corporelle. ^C L'abondance de diptères journalière correspond à la biomasse moyenne des deux pièges d'une ferme divisée par la différence d'heures entre deux cueillettes et multipliée par 24 h. Nous avons dû restreindre l'analyse des pièges et estimer une journée de collecte sur deux en faisant la moyenne de la collecte précédant et suivant cette journée.

TABLEAU 3. Sélection de modèles utilisés dans l'analyse de la croissance des oisillons d'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons et le Tableau 2 pour la définition des variables explicatives. $\Delta AICc$ et w_i correspondent respectivement à (1) la différence entre le critère d'information d'Akaike de second-ordre ($AICc$) du modèle et l' $AICc$ du meilleur modèle (i.e., le modèle ayant le plus petit $AICc$) et (2) au poids d'Akaike du modèle.

Modèles	log (asym)		log (scale)		log (xmid)		log (gmax)		log (npstart)		log (npld16)	
	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i
(1) base*	2,191	0,1030	13,145	0,0004	6,473	0,0083	7,860	0,0085	0,387	0,1410	1,954	0,0878
(2) base + log (Ddev)	4,084	0,0400	14,308	0,0002	8,252	0,0034	9,828	0,0032	2,392	0,0517	2,376	0,0711
(3) base + ext500	0,000	0,3079	6,817	0,0085	0,000	0,2113	7,828	0,0087	2,395	0,0516	3,841	0,0342
(4) base + ext5km	4,097	0,0397	14,012	0,0002	6,903	0,0067	8,852	0,0052	2,056	0,0612	3,275	0,0454
(5) base + log (Ddev) + ext500	2,000	0,1133	8,668	0,0034	0,446	0,1691	9,844	0,0032	4,404	0,0189	3,973	0,0320
(6) base + log (Ddev) + ext5km	5,999	0,0153	15,070	0,0001	8,744	0,0027	10,797	0,0020	4,054	0,0225	3,807	0,0348
(7) base + int500	2,024	0,1119	0,417	0,2085	1,360	0,1071	4,543	0,0448	0,462	0,1358	3,378	0,0431
(8) base + int5km	4,201	0,0377	0,000	0,2568	1,449	0,1024	0,000	0,4342	0,634	0,1246	0,520	0,1799
(9) base + log (Ddev) + int500	4,040	0,0408	2,371	0,0785	1,984	0,0784	6,538	0,0165	2,437	0,0506	3,226	0,0465
(10) base + log (Ddev) + int5km	6,083	0,0147	1,820	0,1034	2,436	0,0625	1,992	0,1604	2,636	0,0458	0,000	0,2333
(11) base + ext500 + int500	1,992	0,1137	2,427	0,0763	1,507	0,0995	6,287	0,0187	0,000	0,1711	5,269	0,0167
(12) base + ext5km + int5km	6,099	0,0146	0,820	0,1704	3,457	0,0375	1,463	0,2090	2,638	0,0457	2,522	0,0661
(13) base + log (Ddev) + ext500 + int500	3,996	0,0417	4,386	0,0287	1,762	0,0876	8,292	0,0069	2,013	0,0625	5,184	0,0175
(14) base + log (Ddev) + ext5km + int5km	8,015	0,0056	2,755	0,0648	4,389	0,0235	3,412	0,0789	4,635	0,0169	1,870	0,0916

* base : $d0 + sex + compd16 + year + Tdev + Pdev$

TABLEAU 4. Sélection de modèles utilisés dans l'analyse des soins parentaux de Hirondelle bicoloré le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux et le Tableau 2 pour la définition des variables explicatives. $\Delta AICc$ et w_i correspondent respectivement à (1) la différence entre le le critère d'information d'Akaike de second-ordre (AICc) du modèle et l'AICc du meilleur modèle (i.e., le modèle ayant le plus petit AICc) et (2) au poids d'Akaike du modèle.

Modèles	nbvisit		ttinbox		nbIbolus		bmIbolus	
	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i	$\Delta AICc$	w_i
(1) base [†]	0,000	0,2714	8,011	0,0086	8,047	0,0044	5,994	0,0145
(2) base + Dobs	2,118	0,0941	5,467	0,0306	5,776	0,0137	8,123	0,0050
(3) base + ext500	1,969	0,1014	8,415	0,0070	0,039	0,2419	0,000	0,2906
(4) base + ext5km	1,800	0,1104	8,476	0,0068	7,963	0,0046	6,616	0,0106
(5) base + Dobs + ext500	4,144	0,0342	4,334	0,0538	0,000	0,2467	2,099	0,1017
(6) base + Fobs + ext5km	3,933	0,0380	5,768	0,0263	5,158	0,0187	8,742	0,0037
(7) base + int500	2,169	0,0917	8,353	0,0072	4,778	0,0226	0,517	0,2244
(8) base + int5km	2,096	0,0952	2,887	0,1110	3,556	0,0417	5,061	0,0231
(9) base + Dobs + int500	4,316	0,0314	4,322	0,0542	3,425	0,0445	2,615	0,0786
(10) base + Dobs + int5km	4,235	0,0327	0,000	0,4701	1,235	0,1330	7,091	0,0084
(11) base + ext500 + int500	3,950	0,0377	10,398	0,0026	2,172	0,0833	1,069	0,1702
(12) base + ext5km + int5km	3,993	0,0369	4,976	0,0391	5,699	0,0143	7,106	0,0083
(13) base + Dobs + ext500 + int500	6,138	0,0126	6,192	0,0213	2,157	0,0839	3,226	0,0579
(14) base + Dobs + ext5km + int5km	6,148	0,0125	2,135	0,1616	3,330	0,0467	9,153	0,0030

[†]base : $d0 + hjulian + nbchick + age + Tobs$

RÉSULTATS

Croissance des oisillons

a) Masse corporelle

Dans des conditions moyennes (Annexe A), les oisillons de 2007 ont atteint une masse maximale légèrement plus faible que ceux de 2006 (femelles: -0,60 g, $n = 504$; mâles: -0,63 g, $n = 406$), mais ont atteint cette masse légèrement plus tôt (Tableau 5). En effet, l'âge au point d'inflexion fut atteint par les femelles et les mâles de 2007, 0,54 et 0,55 jours plus tôt que ceux de 2006. Le gain de masse maximal était aussi plus élevé chez les oisillons de 2007 (femelles: +0,17 g; mâles: +0,18g). Sans surprises, les oisillons mâles ont atteint une masse maximale supérieure aux femelles (2006: +1,11g, $n = 331$; 2007: +1,08g, $n = 312$) et présenté un gain de masse maximal plus élevé (2006: +0,11g; 2007: +0,12g). Cependant, l'âge atteint

au point d'inflexion était légèrement plus tardif chez les mâles que chez les femelles (2006: +0,12 jour ; 2007: +0,11 jour).

TABLEAU 5. Effet des covariables sur la croissance en masse corporelle des oisillons d'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=1049$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 3 pour la description des modèles.

Paramètre	log (asym)				log (scale)			
	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.
Ord. origine	3,8957	0,1673	3,5678	4,2236	1,7217	0,3150	1,1044	2,3391
d0	-0,0029	0,0010	-0,0048	-0,0009	0,0001	0,0019	-0,0037	0,0038
compdev	-0,0005	0,0003	-0,0012	0,0001	-0,0002	0,0006	-0,0014	0,0010
sex U	-0,0044	0,0092	-0,0225	0,0138	-0,0056	0,0128	-0,0306	0,0194
sex M	0,0491	0,0054	0,0385	0,0598	0,0042	0,0073	-0,0101	0,0186
year 2007	-0,0276	0,0128	-0,0528	-0,0025	-0,0986	0,0246	-0,1468	-0,0503
Tdev	0,0000	0,0000	-0,0001	0,0000	-0,0002	0,0000	-0,0003	-0,0001
Pdev	-0,0003	0,0002	-0,0007	0,0000	0,0002	0,0003	-0,0005	0,0009
log (Ddev)	0,0006	0,0109	-0,0207	0,0220	0,0054	0,0190	-0,0318	0,0426
ext500	-0,0008	0,0004	-0,0016	0,0001	-0,0001	0,0010	-0,0020	0,0018
ext5km	0,0004	0,0012	-0,0020	0,0027	0,0023	0,0022	-0,0020	0,0066
int500	0,0002	0,0004	-0,0006	0,0010	0,0018	0,0005	0,0008	0,0029
Int5km	0,0000	0,0004	-0,0007	0,0007	0,0024	0,0006	0,0012	0,0037
Paramètres	log (xmid)				log (gmax)			
	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.
Ord. origine	3,3880	0,2685	2,8616	3,9143	0,7878	0,3272	0,1465	1,4291
d0	-0,0031	0,0015	-0,0061	-0,0001	-0,0034	0,0020	-0,0074	0,0006
compdev	-0,0011	0,0005	-0,0021	-0,0001	-0,0005	0,0006	-0,0017	0,0008
sex U	0,0196	0,0139	-0,0076	0,0468	0,0035	0,0124	-0,0208	0,0279
sex M	0,0202	0,0081	0,0043	0,0362	0,0449	0,0071	0,0310	0,0588
year 2007	-0,0953	0,0206	-0,1357	-0,0550	0,0690	0,0255	0,0191	0,1189
Tdev	-0,0002	0,0000	-0,0003	-0,0001	0,0002	0,0000	0,0001	0,0002
Pdev	-0,0001	0,0003	-0,0007	0,0004	-0,0005	0,0004	-0,0012	0,0003
log (Ddev)	-0,0184	0,0154	-0,0486	0,0119	0,0047	0,0217	-0,0379	0,0473
ext500	-0,0014	0,0006	-0,0026	-0,0001	0,0000	0,0015	-0,0029	0,0028
ext5km	0,0000	0,0019	-0,0036	0,0037	-0,0019	0,0029	-0,0075	0,0037
int500	0,0007	0,0005	-0,0004	0,0018	-0,0015	0,0007	-0,0029	-0,0001
int5km	0,0012	0,0005	0,0003	0,0022	-0,0024	0,0008	-0,0039	-0,0009

Le jour d'éclosion influençait négativement la masse maximale atteinte et l'âge au point d'inflexion (Tableau 5). Par exemple, les premiers mâles éclos en 2007 ont atteint au jour 12 une masse 2,33 g (10,5%) supérieure à celle des derniers à éclore. Cette différence s'est accentuée au cours du développement, donnant lieu à une différence d'asymptote de 2,70 g ou 11,6% sur 43 jours. Ces premiers mâles éclos ont toutefois atteint l'âge au point d'inflexion légèrement moins rapidement (+0,7 jour). L'indice de compétition fraternelle a uniquement affecté l'âge au point d'inflexion. Ainsi, les oisillons ayant expérimenté la plus forte compétition fraternelle au cours du développement (132 oisillons×jours) ont atteint cette étape 11,7% plus tôt que ceux où la compétition est la plus faible (16 oisillons×jours).

Alors que les précipitations n'ont eu aucune influence sur la masse des oisillons, une température plus chaude durant le développement a légèrement augmenté le gain maximal de croissance et accéléré la croissance (Tableau 5). Ainsi une différence de 8,5°C durant le développement a entraîné une différence de 30,5% des gains maximaux de croissance, une différence d'environ 2,5 jours de l'atteinte de l'âge au point d'inflexion (de 2,3 à 2,6 jours selon le sexe et l'année) et une différence d'étalement de 54,7%. Dans ces conditions, les oisillons exposés aux plus chaudes températures ont montré au cinquième jour une masse 36,4% plus élevée (+4,47 g) que ceux exposés aux températures les plus froides.

Contrairement à nos attentes, la biomasse de diptères n'a eu aucun effet sur les paramètres de croissance en masse corporelle (Tableau 5). Cependant, comme nous l'avions prédit, la composition du paysage a influencé la forme de la courbe de croissance des oisillons à petite et à grande échelle. Localement, l'augmentation de la proportion de cultures intensives a diminué le gain de croissance maximal et augmenté l'étalement de la croissance, alors que l'augmentation de la proportion de cultures extensives a diminué l'âge atteint au point d'inflexion. À grande échelle, la proportion de cultures extensives n'a pas eu d'effet sur la croissance, alors qu'une augmentation des cultures intensives a entraîné un gain de croissance maximal plus faible et une croissance plus lente des oisillons (point d'inflexion et étalement plus élevé). Étrangement, la masse maximale atteinte n'était pas influencée par la composition des cultures à l'échelle locale ou régionale.

La Figure 4 résume ces résultats. Celle-ci compare la croissance d'oisillons mâles dans des conditions moyennes pour l'année 2007 (Annexe A) et évoluant dans 2 paysages fictifs, mais plausibles, dont l'un est très extensif, tant à l'échelle locale que régionale (cultures extensives = 85,0% ; cultures intensives = 5,0%), et le second, très intensif (cultures extensives = 5,0% ; cultures intensives = 85,0%). Dans de telles conditions, une différence de 3,07g est observée entre les 2 paysages chez les oisillons ayant atteint l'âge moyen au point d'inflexion (5,7 jours), soit une différence de 23,4%. Une seule journée après l'éclosion, on observe déjà une différence de 19,7% (0,61g) entre les oisillons des deux milieux.

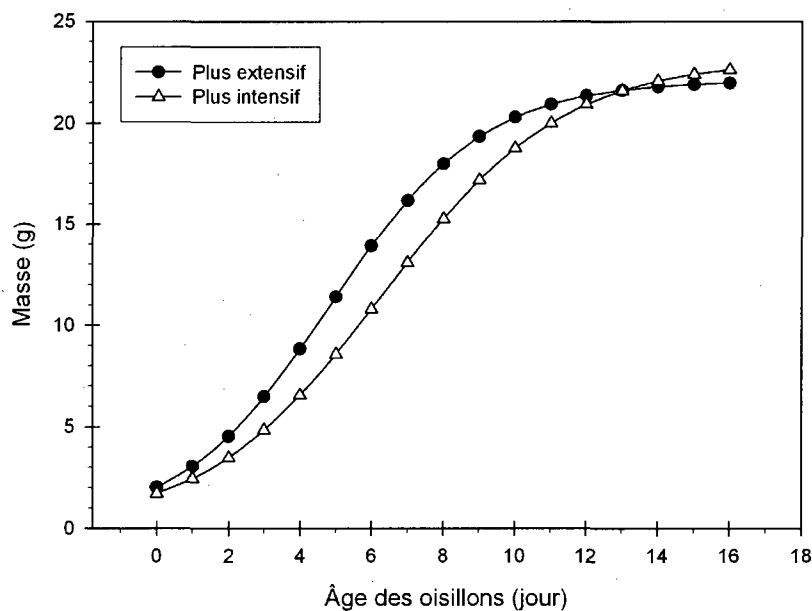


FIGURE. 4. Croissances prédites d'oisillons mâles d'Hirondelle bicoloré soumis, dans des conditions moyennes prévalant en 2007 (Annexe A), à deux niveaux contrastés d'intensification de cultures. Les cercles noirs représentent la croissance d'un oisillon en milieu très extensif (85% de cultures extensives et 5% de culture intensives) et les triangles blancs celle d'un oisillon en milieu très intensif (5% de cultures extensives et 85% de cultures intensives).

b) Neuvième primaire

L'apparition de la neuvième primaire fut légèrement plus hâtive en 2007 qu'en 2006 (Tableau 6). Par contre, la longueur atteinte par cette plume au jour 16 ne différait pas entre les deux années. La date d'éclosion, le sexe des oisillons, les précipitations au cours du développement,

de même que l'abondance de diptères et la composition du paysage n'ont pas affecté la sortie de la neuvième primaire, ni la longueur au jour 16. On observe toutefois une influence de la compétition et de la température sur le développement de la neuvième primaire, mais uniquement sur son apparition, et non sur la longueur atteinte avant l'envol (Tableau 6). Ainsi, l'augmentation de la compétition au sein d'une nichée active l'apparition des primaires. En comparant les extrêmes de compétition (étendue = 16-132 oisillons×jours, $n = 242$ couvées), on constate que l'apparition de la primaire arrive 9,62% plus rapidement chez les oisillons soumis au plus fort niveau de compétition (moyenne de 8,25 oisillons durant le développement) que chez ceux soumis au plus faible niveau (un seul oisillon tout au long du développement). Quant à la température, une baisse de 8,6°C au cours du développement a amené un retard de l'apparition de 2,1 jours en 2007 et 2,2 jours en 2006.

TABLEAU 6. Effet des covariables sur la croissance de la neuvième primaire des oisillons d'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=1065$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de croissance des oisillons. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 3 pour la description des modèles.

Paramètres	log (npstart)				log (npld16)			
	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.
Ord. origine	2,8142	0,1876	2,4464	3,1820	3,3281	0,4154	2,5139	4,1423
d0	-0,0005	0,0012	-0,0028	0,0017	-0,0015	0,0025	-0,0064	0,0034
compdev	-0,0009	0,0004	-0,0016	-0,0001	0,0011	0,0008	-0,0005	0,0027
sex U	0,0174	0,0088	0,0000	0,0347	-0,0640	0,0179	-0,0992	-0,0289
sex M	0,0091	0,0052	-0,0010	0,0192	-0,0027	0,0104	-0,0231	0,0177
year 2007	-0,0378	0,0149	-0,0669	-0,0086	0,0524	0,0333	-0,0130	0,1177
Tdev	-0,0001	0,0000	-0,0002	-0,0001	0,0001	0,0001	0,0000	0,0002
Pdev	-0,0001	0,0002	-0,0005	0,0004	-0,0004	0,0005	-0,0013	0,0005
log (Ddev)	-0,0012	0,0123	-0,0253	0,0229	0,0395	0,0258	-0,0110	0,0901
ext500	0,0008	0,0008	-0,0007	0,0022	0,0001	0,0012	-0,0021	0,0024
ext5km	-0,0003	0,0015	-0,0032	0,0025	0,0001	0,0033	-0,0063	0,0065
int500	0,0007	0,0005	-0,0002	0,0017	-0,0006	0,0008	-0,0022	0,0009
int5km	0,0005	0,0004	-0,0003	0,0013	-0,0016	0,0008	-0,0032	0,0001

Effort parental

a) Bilan d'activité

Au cours des périodes d'observation de 3600 secondes, les parents ont effectué $16,8 \pm 10,7$ visites (moyenne \pm écart type, $n = 107$) et ont passé en moyenne 20,3% du temps à l'intérieur du nichoir ($730,6 \pm 902,6$ s). Parmi toutes les variables explicatives, seul le nombre d'oisillons a influencé le nombre de visites (Tableau 7). De fait, chaque oisillon supplémentaire entraînait une augmentation de 2,5 visites à l'heure de la part des parents. D'autre part, le temps passé à l'intérieur du nichoir était affecté par plusieurs variables. D'abord, le temps passé à l'intérieur du nichoir diminuait respectivement de 4,8% (2,89 min/h) et de 3,8% (2,31 min/h) pour chaque oisillon et chaque jour d'âge supplémentaire. Par ailleurs, le temps passé à l'intérieur du nichoir diminuait avec la date d'éclosion. À ce titre, une différence de 30 jours entre deux dates d'éclosion représentait 22,3% de temps supplémentaire par heure à l'intérieur du nichoir pour le couple de parents plus hâtif (801,5 s). Enfin, les parents passaient légèrement moins de temps à l'intérieur du nichoir avec l'avancement de la journée (-70,20 s/h ; -1,9% à l'heure), mais n'étaient pas influencés par la température extérieure.

TABLEAU 7. Effet des covariables sur les soins parentaux de l'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=107$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèles et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance à 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 4 pour la description des modèles.

Paramètres	nbvisit				tтинbox			
	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.
Ord. origine	38,575	25,561	-11,525	88,675	8322,979	1729,977	4932,223	11713,734
d0	-0,118	0,125	-0,363	0,126	-26,715	8,265	-42,914	-10,516
nbchick	2,523	0,834	0,888	4,158	-173,138	56,666	-284,204	-62,072
age	0,133	0,235	-0,328	0,594	-138,338	14,945	-167,630	-109,045
Tobs	-0,326	0,211	-0,740	0,088	3,683	13,986	-23,731	31,096
hjulian	-12,010	9,013	-29,677	5,656	-1684,717	590,783	-2842,652	-526,782
Dobs	4,976	22,021	-38,185	48,136	3079,460	1392,273	350,605	5808,315
ext500	-0,028	0,057	-0,139	0,083	4,558	3,794	-2,879	11,995
ext5km	0,094	0,162	-0,224	0,411	-1,143	12,909	-26,444	24,158
int500	-0,006	0,046	-0,095	0,083	-3,523	2,925	-9,256	2,210
int5km	-0,008	0,049	-0,104	0,088	-7,838	3,032	-13,780	-1,895

Fait intéressant, une augmentation de 5,0% de culture intensive dans un rayon de 5 km diminuait de 1,1% le temps passé à l'intérieur du nichoir. Ainsi, dans notre aire d'étude, les parents occupant les nichoirs dont la proportion en cultures intensives était la plus élevée, passaient en moyenne 10,4 min de moins par heure (-622,3 s) à l'intérieur du nichoir que ceux qui occupaient des nichoirs avec la plus petite proportion (étendue = 0,3%-79,7%, $n = 400$). Cette différence équivaut à 85,2% du temps moyens occupés à l'intérieur du nichoir. Finalement, une grande abondance de nourriture permettait aux parents de rester plus longtemps à l'intérieur du nichoir (Tableau 7). En effet, une différence de 60 mg de diptères dans l'habitat engendrait une augmentation du temps passé à l'intérieur du nichoir par les parents de 3,1 min/heure (184,8 s), ce qui correspond au quart (25,3%) du temps moyens passé à l'intérieur du nichoir.

b) *Nourriture apportée aux oisillons*

La biomasse sèche des échantillons prélevés était de $32,55 \pm 7,47$ mg (moyenne \pm écart-type, $n = 108$ becquée) et ceux-ci contenaient en moyenne $28,6 \pm 27,3$ insectes (étendue = 1-139). La biomasse sèche des becquées augmentait avec le nombre et l'âge des oisillons (+5,28 mg/oisillons ; +2,30 mg/jour), mais n'était pas affectée par les autres variables (Tableau 8). Par ailleurs, le nombre et l'âge des oisillons n'ont eu aucune influence sur le nombre d'insectes par becquée rapporté au nid. De même, la date d'éclosion et la température ambiante n'expliquaient pas le nombre d'insectes par becquée rapporté par les parents (Tableau 8). On observe, cependant, que ce nombre diminuait au cours de la journée (entre 9h00 à 19h30) au taux de 4,2 insectes/heure.

L'indice d'abondance de nourriture établi par la biomasse de diptères ne démontrait pas non plus d'effet sur le nombre d'insectes par becquée rapporté (Tableau 8). Par contre, la composition des cultures à grande et à petite échelle influençait ce dernier (Tableau 8, Figure 5). De fait, dans un rayon de 5 km, une augmentation de 5% des cultures intensives entraînait une diminution de 2,4 insectes par becquée, alors que dans un rayon de 500 m, une augmentation de 5% des cultures extensives apportait 3,2 insectes de plus par becquée aux oisillons (Figure 5c et d). Considérant le fait que les parents effectuaient en moyenne 16,8

visites/heure peu importe les proportions de cultures (Tableau 7), l'augmentation à grande échelle de 5% de culture intensives engendrait une perte de 39,5 insectes/heure, alors qu'une augmentation locale de 5% de cultures extensives amenait un gain de 53,5 insectes/heure. Sur notre aire d'étude, la différence d'insectes rapportés correspondrait donc à 627,7 insectes/heure (37,4 insectes/visite) entre les proportions minimales et maximales de cultures intensives dans un rayon de 5 km ($33,9 \pm 25,3$ %, étendue = 0,3-79,7, $n = 400$) et à 889,3 insectes/heure (52,93 insectes/visite) pour celles des cultures extensives dans un rayon de 500 m ($31,7 \pm 20,0$ %, étendue = 0,0-83,1, $n = 400$).

TABLEAU 8. Effet des covariables sur les soins parentaux de l'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007 ($n=108$). Voir le Tableau 1 pour la définition des paramètres de soins parentaux. Les coefficients de régression (θ) ont été obtenus à partir d'une inférence multimodèle et sont présentés avec leur erreur inconditionnelle (SE) et les intervalles de confiance de 95% (IC inf. et IC sup.). Les résultats en caractères gras sont significatifs. Voir le Tableau 2 pour les définitions des variables explicatives et le Tableau 4 pour la description des modèles.

Paramètres	bmIbolus				nbIbolus			
	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.	Beta (θ)	SE	IC inf.	IC sup.
Ord. origine	-46.438	59.665	-163.381	70.505	89.931	114.994	-135.457	315.320
d0	0.161	0.235	-0.299	0.621	0.077	0.462	-0.829	0.984
nbchick	-5.275	1.928	1.495	9.055	-2.873	4.080	-10.871	5.124
age	2.296	0.764	0.799	3.793	0.114	1.431	-2.691	2.920
Tobs	1.032	0.560	-0.065	2.130	-0.312	1.033	-2.337	1.714
hjulian	-30.224	17.322	-64.174	3.727	-100.980	30.486	-160.733	-41.228
Dobs	0.728	141.458	-276.530	277.986	-573.805	321.036	-1203.036	55.427
ext500	0.214	0.112	-0.005	0.434	0.637	0.256	0.135	1.139
ext5km	-0.121	0.075	-0.269	0.026	-0.076	0.272	-0.609	0.456
int500	0.282	0.397	-0.497	1.060	0.656	1.150	-1.597	2.910
int5km	-0.121	0.077	-0.273	0.030	-0.471	0.209	-0.881	-0.061

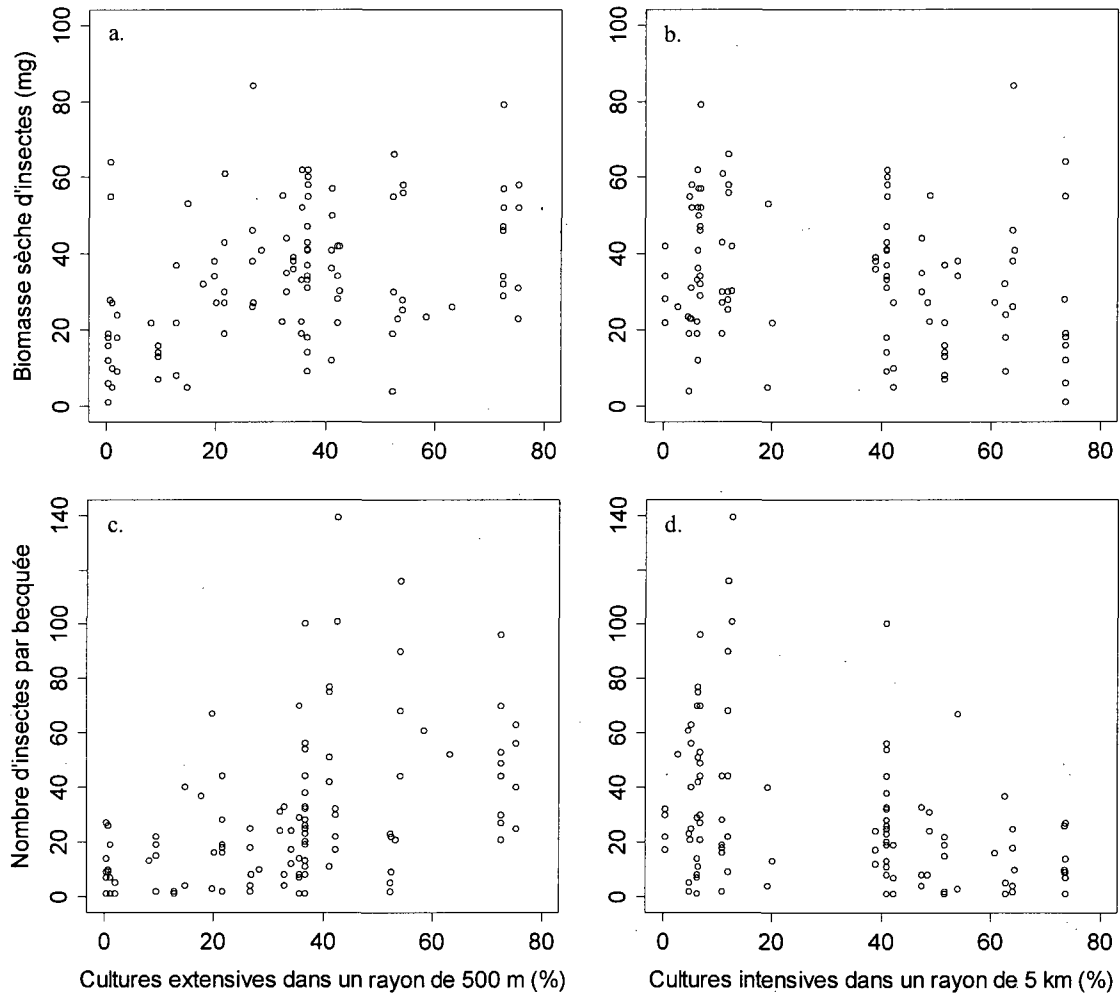


FIGURE 5. Relation entre l'apport de nourriture amené aux oisillons d'Hirondelle bicoloré par becquée et la composition du paysage le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007. a) biomasse sèche d'insectes par becquée et proportion de cultures extensives dans un rayon de 500 m ($r = 0.37$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées), b) biomasse sèche d'insectes par becquée et proportion de cultures intensives dans un rayon de 5 km ($r = -0.21$, $P = 0.03$, $n = 108$ becquées) c) nombre d'insectes par becquée et proportion de cultures extensives dans un rayon de 500 m ($r = 0.48$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées) et d) nombre d'insectes par becquée et proportion de cultures intensives dans un rayon de 5 km ($r = -0.39$, $P < 0.001$, $n = 108$ becquées).

DISCUSSION

Notre étude montre que l'intensification des pratiques agricoles a un impact important sur l'Hirondelle bicolore, espèce à la fois champêtre et insectivore aérienne, tant au niveau des soins parentaux que sur la croissance et la survie des oisillons. À cet égard, cette étude est la première, à notre connaissance, à quantifier cette chaîne d'effets au sein d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles.

Croissance des oisillons

a) Croissance et caractéristiques individuelles

Les résultats que nous avons obtenus en ce qui a trait aux caractéristiques individuelles des oisillons d'Hirondelle bicolore sont généralement en accord avec ceux de la littérature. En effet, les mâles ont atteint une masse plus élevée que les femelles (Whittingham et al. 2003) et aucune différence liée au sexe ne fut observée quant à la croissance du plumage (Zach et Mayoh, 1982). Les oisillons éclos tôt en saison ont atteint une masse plus élevée que ceux éclos plus tardivement (Wardrop et Ydenberg 2003), alors que l'apparition de la 9^e primaire et sa longueur au jour 16 n'était pas affecté par le moment de l'éclosion (McCarty et Winkler 1999a). Quoiqu'une plus forte compétition fraternelle ait activé plus rapidement l'apparition du plumage, la longueur des plumes avant l'envol ne différait pas selon l'indice de compétition fraternelle (Murphy et al. 2000). On peut donc supposer qu'une forte compétition active plus rapidement l'apparition des plumes, mais que leur croissance est plus lente.

b) Croissance, conditions météorologiques et variation annuelle

Concernant les conditions météorologiques, alors que la masse asymptotique des oisillons d'Hirondelle bicolore n'était pas affectée par la température, la croissance en masse fut plus rapide lorsque les températures étaient plus chaudes (e.g., McCarty et Winkler 1999a, Lifjeld et al. 2002) et l'apparition des plumes fut plus précoce (Dawson et al. 2005). Les précipitations n'ont pas affecté significativement la croissance primaire et secondaire, contrairement à ce qu'ont observé Bradbury et al. (2003) chez l'Alouette des champs (*Alauda*

arvensis), le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et le Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), mais sont toutefois en accords avec ceux obtenus par McCarty et Winkler (1999a) chez l'Hirondelle bicolor.

L'année 2006 était caractérisée par des conditions météorologiques moins favorables et un succès reproducteur globalement moins bon qu'en 2007 (-14,7%). Or ceci a coïncidé avec une croissance de la masse corporelle plus lente et l'atteinte d'une asymptote moins élevée. La neuvième primaire est également apparue plus tardivement en 2006, mais a atteint au jour 16 la même longueur qu'en 2007. On peut alors supposer que dans les années moins propices à la reproduction, la croissance des plumes s'effectue plus rapidement suite à son initiation afin de permettre aux oisillons de quitter le nid plus rapidement.

c) *Croissance primaire et composition du paysage*

Nos résultats révèlent que les oisillons qui survivent jusqu'à l'envol atteignent la même masse maximale peu importe le niveau d'intensification agricole (Tableau 5, Figure 4). Cependant, les oisillons en milieux plus intensifs ont pris davantage de temps à atteindre cette même masse. Ainsi, l'intensification agricole ralentirait la croissance des oisillons qui survivent sans toutefois affecter la masse qu'ils atteindront à l'envol. Il est à noter que la croissance étant plus rapide en milieux extensifs, l'asymptote estimée se situait entre des points de perte de poids et de la véritable masse maximale, alors qu'en milieux intensifs, la perte de poids était beaucoup moins prononcée en raison d'une croissance plus lente (voir Méthodes). Ceci expliquerait pourquoi on observe une masse asymptotique légèrement plus élevée, mais non significative, en milieux intensifs (Figure 4). Nos résultats diffèrent ainsi de ceux de Quinney et al. (1986) qui ont observé, dans un délai semblable, une masse à l'envol plus faible chez les oisillons d'Hirondelle bicolor élevés dans un champ que ceux élevés dans un milieu humide. Alors que nous n'avons pas détecté de différence au niveau de l'abondance de diptères durant la période de développement au sein du gradient d'intensification agricole, ces auteurs mentionnent que les insectes présents dans le milieu humide étaient cinq fois plus abondants et de taille plus grande que ceux disponibles dans le champ.

Puisqu'une masse asymptotique minimale doit être atteinte, afin d'être viable, nous supposons que la croissance des oisillons Hirondelle bicoloré répond à la différence de qualité des paysages agricoles par un ralentissement de la croissance plutôt que par une différence de masse maximale atteinte telle qu'observée par Quinney et al. (1986).

Le ralentissement de la croissance des oisillons peut engendrer une forte répercussion sur leur autonomie et leur survie ainsi que sur les soins parentaux. Selon Marsh (1980), les oisillons d'Hirondelle bicoloré peuvent maintenir une certaine température corporelle par frissonnement lorsqu'ils atteignent 11 g et peuvent thermoréguler de façon autonome à 17 g. Selon la Figure 4, les oisillons en milieux extensifs acquerraient leur capacité à frissonner dès 4,8 jours, alors que ceux en milieux intensifs seulement à partir de 6,1 jours. Par ailleurs, les oisillons pourraient thermoréguler de façon autonome une journée et demie plus tôt en milieux extensifs (7,4 jours) qu'en milieux intensifs (8,9 jours). Il s'ensuit que les parents en milieux intensifs doivent probablement allouer davantage de temps à la fois au maintien de la température corporelle des oisillons et à leur approvisionnement en nourriture. Par conséquent, les parents en milieux intensifs doivent potentiellement assumer les coûts engendrés par le ralentissement de la croissance, sans quoi, leurs oisillons seraient susceptibles de mourir d'hypothermie ou de famine. On constate d'ailleurs, au sein de notre aire d'étude, que la masse des oisillons qui n'ont pas survécus était toujours plus faible que celle des oisillons qui ont atteint l'envol (Figure 6a), soit une différence de 30,3% pour les oisillons morts à 6 jours et moins ($n = 86$) et de 12,9% pour les oisillons morts à 7 jours et plus ($n = 293$). Ce qui correspond à ce qui a été observé entre autre chez l'Hirondelle bicoloré par plusieurs auteurs dont Zach et Mayoh (1982). On peut, dès lors, établir un lien entre le ralentissement de la croissance et la mortalité des oisillons en milieux intensifs. Ainsi il n'est pas surprenant de constater qu'avec l'augmentation des cultures intensives dans un rayon de 5 km, la compétition fraternelle diminue davantage dans le temps ($r = -0,14$, $P = 0,03$, $n = 242$ couvées). Le succès reproducteur des adultes dépendrait donc de leur capacité à répondre aux besoins énergétiques de leurs jeunes selon les contraintes du milieu, voire à leurs propres dépens.

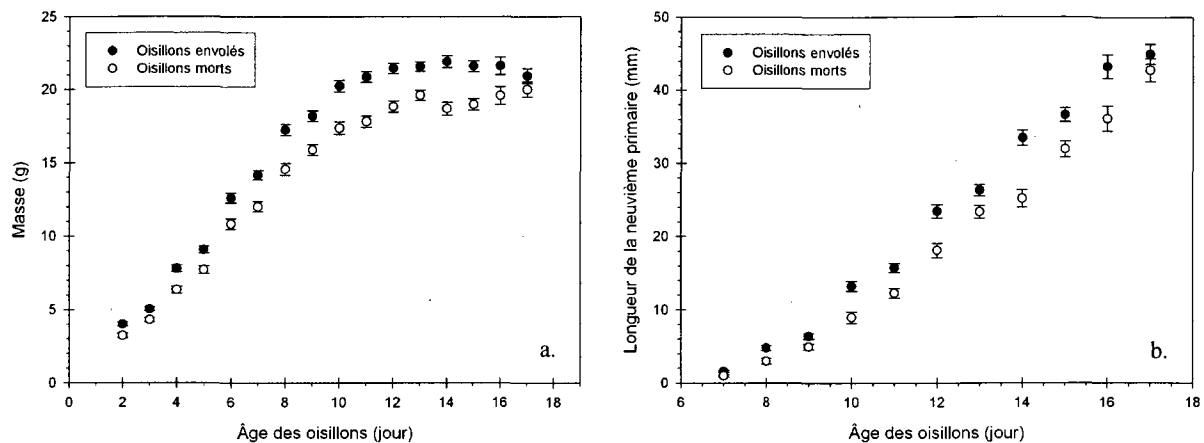


FIGURE 6. Comparaison de la croissance, a) masse corporelle et b) neuvième primaire, des oisillons Hirondelle bicolore qui ont atteint l'envol (cercles noirs) et ceux qui sont décédés (cercle blanc) le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, 2006-2007 ($n = 1379$ oisillons).

En considérant que seuls les oisillons ayant survécu tout au long du suivi (jour 16-17) ont été utilisés dans les analyses, l'écart entre les courbes de croissance des oisillons des milieux extensifs et intensifs est théoriquement encore plus grand que ce que l'on observe (Figure 4). D'une part, la compétition fraternelle, engendrée par une mortalité plus élevée, a diminué davantage dans le temps en milieux intensifs. Même en étant moins nombreux, les oisillons en milieux intensifs ont crû tout de même plus lentement que ceux en milieux extensifs et ce, alors qu'on observe généralement une meilleure croissance chez les couvées d'Hirondelle bicolore de petite taille (Wright et al. 1998, Murphy et al. 2000).

D'autre part, nos résultats ne tiennent pas compte de l'éclosion asynchrone. De fait, les oisillons de passereaux qui éclosent un ou deux jours plus tard que l'ensemble de la couvée sont caractérisés par une masse initiale plus faible et une croissance plus lente que leurs congénères, notamment chez les hirondelles (Zach 1982, Johnson et al. 2003, Mainwaring et al. 2009). En raison de leur condition, les oisillons qui n'atteignent pas l'envol sont généralement ces derniers oisillons éclos (Starck et Ricklefs 1998, Johnson et al. 2003). Or, dans le contexte de notre étude, la mortalité étant plus élevée en milieux intensifs, les derniers oisillons éclos provenant de ces milieux sont donc sous-représentés dans les analyses. Il en

découle probablement une croissance plus uniforme des oisillons d'une même couvée au sein des milieux intensifs. Ainsi, la différence de mortalité le long du gradient de cultures combinée à l'asynchronie de l'éclosion peut avoir dilué l'impact des cultures intensives sur la croissance observée dans nos résultats.

Finalement, sur la même aire d'étude et pour les mêmes années d'observation, Porlier et al. (2009) ont constaté, contrairement à leur supposition, que les Hironnelle bicolore présentaient un degré d'apparentement interne² plus faible (i.e. une diversité génétique plus élevée) dans les milieux plus intensifs. Ainsi, malgré le fait que ces individus étaient de meilleure qualité génétique, la croissance de leurs rejetons était tout de même plus faible. On peut donc supposer que si les individus génétiquement de meilleure qualité sont en mesure d'encaisser davantage l'effet de l'intensification agricole que les individus de moins bonne qualité, alors l'écart entre les différentes courbes prédites à la Figure 4 devrait être encore plus grand dans une population où la qualité génétique serait répartie uniformément.

d) *Croissance secondaire et composition du paysage*

En ce qui a trait au plumage, contrairement à la masse corporelle, la croissance secondaire n'était pas affectée par l'intensification agricole (Tableau 6). La croissance du plumage semble donc indépendante de celle de la masse (e.g., Zach et Mayoh 1982). Ainsi, le plumage se développerait au même âge, peu importe le type de cultures environnant. Cependant, comme les oisillons ont crû moins rapidement en milieux intensifs (Tableau 5, Figure 4), l'apparition des primaires a donc débuté alors que les oisillons avaient atteint une masse plus faible que ceux en milieux plus extensifs. Par ailleurs, les oisillons qui n'ont pas atteint l'envol présentaient des plumes beaucoup moins développées (-22,4%, $n = 293$) que ceux qui ont quitté le nid (Figure 6b). Il a été déterminé chez l'Hironnelle bicolore que les oisillons peuvent s'envoler lorsque les primaires atteignent 85% de la longueur de celles des adultes (Robertson et al. 1992) et que la longueur des ailes serait plus déterminante que la masse en ce qui a trait l'envol des oisillons (Michaud et Leonard, 2000). Compte tenu de ces faits, nous supposons

² *Internal relatedness (IR)*

que l'allocation des ressources pour le développement du plumage est favorisée lorsque les ressources de l'habitat sont faibles et ce, afin de permettre aux oisillons de quitter rapidement le nichoir et de limiter les risques de famine ou de prédation occasionnés par une plus longue période de dépendance vis-à-vis leurs parents (Lack 1968).

En développant leur plumage à une moindre masse, ces oisillons peuvent parvenir à l'envol dans les mêmes délais que ceux des habitats de meilleure qualité, mais avec une masse plus faible. Or, bien que chez certaines espèces la masse à l'envol ne semble pas avoir d'impact sur la survie des jeunes après l'envol (e.g., Kersten et Brenninkmeijer 1995), chez la plupart des espèces, dont l'Hirondelle bicolor, les plus gros oisillons présentent un taux de survie post-envol plus élevé (Magrath 1991, Stark et Ricklefs 1998, McCarty 2001). En milieux intensifs, le développement du plumage serait donc un compromis entre les risques de mortalité encourus avant et après l'envol aux dépens de la masse acquise.

Soins parentaux

a) Activité parentale

Dans notre étude, le nombre de visites au nid était essentiellement lié à la taille de la couvée (Tableau 7), plus il y avait d'oisillons, plus il y avait de visites au nid (Leffellar et Robertson 1986, Lombardo 1991, Murphy et al. 2000, Ardia 2007). Ainsi, ni l'abondance de diptères ni la composition du paysage n'affectait le taux de visites par les parents. Concernant l'abondance de nourriture, des résultats à la fois similaires et contradictoires ont été obtenus dans une même étude par Ardia (2007), où le nombre de visites n'était pas lié à la disponibilité d'arthropodes en Alaska, alors qu'il augmentait avec cette dernière dans l'état de New York. Quant à la composition du paysage, malgré le fait que les habitats soient très différents à chacune des extrémités du gradient d'intensification des cultures, le nombre de visites est demeuré semblable peu importe la composition du paysage. Nos résultats ne diffèrent donc pas de ceux de Britschgi et al. (2006) qui ont observé chez le Tarier des prés (*Saxicola rubetra*) un nombre de visites similaire entre des milieux agricoles intensifs et traditionnels. Selon Lifjeld (1988), un apport alimentaire plus fréquent mais moins volumineux est plus important qu'un apport plus volumineux mais peu fréquent. De cet énoncé, on peut supposer

que dans des habitats de faible qualité, les parents sont amenés à modifier leur comportement de quête alimentaire, par exemple, en limitant la sélectivité des proies ou en maximisant leur effort de recherche sans toutefois en réduire la fréquence. Ceci pourrait expliquer qu'aucun effet de l'intensification agricole ou de l'abondance de nourriture sur le taux de visite au nid n'a été observé.

Le temps passé à l'intérieur du nichoir par les parents diminuait par contre avec la couverture en cultures intensives dans un rayon de 5 km (Tableau 7). Les adultes passaient plus de temps à l'intérieur du nichoir avec la diminution de facteurs de stress: 1) une date d'éclosion hâtive, 2) une taille de couvée plus petite, 3) des oisillons plus jeunes, 4) une abondance plus élevée de diptères et 5) une plus faible proportion de cultures intensives (5km). Ces relations trouvent échos dans la littérature. En effet, chez de nombreuses espèces de passereaux, dont l'Hirondelle bicolor, les femelles expérimentées entament leur reproduction plus hâtivement et ont une meilleure capacité d'approvisionnement que les plus jeunes (DeSteven 1978, Stutchbury et Robertson 1988). De plus, les oisillons en bas âges ou peu nombreux sont moins exigeants pour les parents du point de vue de la quête alimentaire, notamment chez l'Hirondelle bicolor (Leffellar et Robertson 1986, Lombardo 1991, Kempnaers et al. 1998, Murphy et al. 2000, Ardia 2007). Notons également que les paysages dont la composition en habitats est diversifiée, tels les paysages agricoles extensifs, offrent généralement une plus grande abondance et diversité de ressources alimentaires (Evans et al. 2003 ; 2007, Gruebler et al. 2008) et qu'une forte abondance de nourriture facilite l'approvisionnement (Turner 1982). Enfin, chez certaines espèces dont l'Hirondelle bicolor, les mâles diminuent leur taux de visite quand l'habitat est de bonne qualité (Lombardo 1991, Dunn et Robertson 1992). L'ensemble de ces constatations suggèrent que la quête alimentaire est moins exigeante dans les habitats de bonne qualité. En passant moins de temps à la quête alimentaire, les parents des milieux moins intensifs pourraient donc prodiguer davantage de soins non liés à l'alimentation des oisillons, tels la thermorégulation des oisillons, le toilettage des oisillons, la défense envers les prédateurs, les compétiteurs et les intrus, tout en maintenant davantage leur propre condition (Martin 1987).

En passant moins de temps à l'intérieur du nichoir, on suppose que les Hirondelle bicolore de notre étude passaient plus de temps à la quête alimentaire soit en maximisant l'exploitation d'un site d'approvisionnement de faible qualité ou en parcourant une plus grande distance pour atteindre un site de meilleure qualité. À titre d'exemple, pour un même taux de visites, le Tarier des prés parcourt une plus grande distance dans les cultures intensives que dans les cultures traditionnelles (Britschgi et al. 2006). En passant ainsi plus de temps à la quête alimentaire, les parents des milieux considérés de moins bonne qualité réussissent à effectuer le même nombre de visites que ceux d'un environnement moins perturbé. De façon analogue, les Hirondelle bicolore des milieux agricoles intensifs pourraient compenser pour la piètre qualité de l'habitat en passant plus de temps à la recherche de nourriture. Cependant, il semble que cette compensation serait insuffisante puisque nous avons tout de même observé un ralentissement important de la croissance des oisillons en milieux intensifs (Tableau 5, Figure 4).

b) *Taille des becquées*

Bien que la biomasse des becquées tend à diminuer avec les cultures intensives et à augmenter avec les cultures extensives (Figure 5), lorsqu'on considère l'ensemble des variables, l'influence de l'âge et du nombre d'oisillons est si importante que la composition du paysage ne montre plus d'effet sur la biomasse des becquées (Tableau 8). Ainsi, la biomasse par becquée augmente avec l'âge et le nombre d'oisillons dans la couvée, ce qui contraste avec les résultats de McCarty (2002) qui ne révèlent pas ces relations chez l'Hirondelle bicolore. Par contre, Walsh (1978) observe lui aussi une augmentation de la biomasse des becquées avec l'âge des oisillons chez l'Hirondelle noire (*Progne subis*). Ce résultat peut être expliqué par le fait que les besoins énergétiques augmentent avec l'âge des oisillons (Cowie et Hinsley 1988). Concernant la relation positive entre le nombre d'oisillons et la taille des becquées, ceci se traduirait par une compensation du faible taux de visite par oisillon par l'apport de becquée plus grande (Wright et al. 1998). En effet, bien que le nombre de visites augmente avec la taille de la couvée, le nombre de visites par oisillon diminue chez l'Hirondelle bicolore (cette étude, Leffellar et Robertson 1986, Murphy et al. 2000, Shutler et al. 2006).

Curieusement, l'âge des oisillons et la taille des couvées n'ont pas eu d'effet significatif sur le nombre d'insectes par becquée, alors que les cultures intensives (5 km) en diminuaient significativement le nombre et qu'inversement les cultures extensives (500m) l'augmentaient (Tableau 8). Puisque le type de cultures influençait significativement le nombre d'insectes contenu dans les becquées et non la biomasse, ceci sous-entend que pour une même biomasse, les proies capturées étaient plus petites et plus nombreuses en milieux extensifs (500m) alors qu'elles étaient plus grosses et moins nombreuses en milieux intensifs (5km). McCarty (2002) a constaté le même phénomène en comparant deux sites dont la biomasse des becquées était semblable, mais dont le nombre d'insectes qui les composait était significativement différent. Comme dans notre étude, cet auteur a observé des croissances différentes entre les oisillons des deux sites, alors que les taux de visite étaient semblables. Cependant, contrairement à nos résultats, la croissance des oisillons avait tendance à être plus élevée dans le site où les becquées étaient constituées d'insectes moins nombreux mais de taille plus importante. En supposant que l'on observe aucune tendance quant à la biomasse expliquée par la composition du paysage, en quoi la différence du nombre d'insectes contenus dans des becquées de biomasses semblables affecte-t-elle la croissance des oisillons? Ne connaissant pas les règles de décisions employées par l'Hirondelle bicolore exploitant des parcelles de nourriture à partir d'un point central (Iwasa et al. 1981, Stephens et Krebs 1986), la réponse pourrait simplement être expliquée par la qualité des proies rencontrée dans le paysage entourant les nichoirs. Dans le cadre de cette étude, nous n'avons pas considéré ce facteur, mais ce dernier semble être un élément fort important dans la croissance et la survie des oisillons. À titre d'exemple, chez l'Hirondelle des fenêtres (*Delichon urbica*), une diète riche en énergie (matière grasse), mais faible en nutriments, ralentie la croissance des oisillons et limite la masse atteinte avant l'envol (Johnston, 1993).

Abondance de nourriture

Nos observations ont permis de constater que l'intensification agricole joue un rôle important sur les comportements de quête alimentaire et la croissance des oisillons. On peut alors supposer qu'une différence importante de l'abondance d'insectes présente dans les milieux contribue à ces résultats. Étonnamment, l'indice d'abondance de diptères que nous avons

utilisé a rarement permis d'établir directement ce lien dans nos analyses. Le fait de n'avoir considéré que les diptères peut avoir biaisé l'abondance relative de nourriture. En effet, en supposant que l'abondance d'insectes soit plus faible en milieux intensifs, ceux-ci peuvent être largement dominés par un seul ordre taxonomique puisque ces sites présentent également une plus faible diversité (e.g., McLaughlin et Mineau 1995, Gruebler et al. 2008). Or, sur notre site d'étude, les becquées présentaient un indice de diversité d'insectes qui diminuait avec une augmentation des cultures intensives (rayon de 5 km) et étaient majoritairement constituées de diptères (S. Lamoureux, données non publiées). S'il y a moins d'insectes en milieux intensifs et que ceux-ci sont majoritairement composés de diptères, nos indices d'abondance pourraient ne pas refléter la véritable utilisation que font les hirondelles des sources d'alimentation qui leurs sont disponibles. Par le fait même, nos indices peuvent avoir brouiller certains mécanismes impliqués dans la croissance et la survie des jeunes.

CONCLUSION

La présente étude a permis de mettre en lumière la relation entre l'intensification des pratiques agricoles et la survie des oisillons d'Hirondelle bicoloré par l'entremise de leur croissance et de l'effort parental. En effet, la croissance des oisillons est ralentie au sein des paysages dominés par des cultures intensives. Les oisillons qui y survivent atteignent la même masse maximale, mais dans un délai plus long qu'en milieux extensifs et ce, malgré le fait que la compétition au sein des nichées y diminue davantage dans le temps due à la mortalité juvénile et que les parents y sont de meilleure qualité génétique (Porlier et al. 2009). Ce ralentissement de croissance est fort probablement engendré par une qualité d'habitat moindre en milieux intensifs, laquelle se traduirait au niveau des ressources alimentaires. De fait, malgré que les parents passent moins de temps à l'intérieur du nichoir, et donc probablement plus de temps en alimentation, ces derniers n'arrivent pas à compenser pour la qualité moindre du milieu en plus de ne pouvoir prodiguer d'autres soins bénéfiques à la croissance de leur progéniture (e.g., thermorégulation). Bien que le nombre de visites au nid et la biomasse en insectes des

becquées ne diffèrent pas le long du gradient d'intensification agricole, le nombre d'insectes par becquée est plus faible dans les milieux intensifs. Malgré le fait que nous n'ayons pas clairement établi par quel mécanisme l'apport de nourriture affecte la croissance des jeunes, nous supposons que la qualité et la disponibilité des insectes rapportés en milieux intensifs pourraient être insuffisantes et pour expliquer la différence de croissance observée.

Au sein de notre aire d'étude, les Hirondelle bicoloré présentent des tailles de couvée ainsi qu'un taux d'éclosion similaire à travers le gradient d'intensification agricole (Ghilain et Bélisle 2008). Toutefois, le nombre d'oisillons atteignant l'envol passe en moyenne de 2,2 à 4,8 dans les paysages les moins extensifs aux plus extensifs (i.e., 10-43% de cultures intensives dans un rayon de 5 km; Ghilain et Bélisle 2008). Le retard de croissance en masse des oisillons documenté dans notre étude explique non seulement cette plus faible probabilité d'atteindre l'envol en milieux intensifs, mais suggère aussi que les oisillons ont possiblement un taux de survie post envol moindre en milieux fortement intensifs. Ce plus faible taux de survie pourrait survenir du fait que les milieux intensifs présentent des ressources alimentaires déficientes ou des conséquences d'une moins bonne alimentation au nid. Robertson et al. (1992) notent que même si plus de 80% des oisillons Hirondelle bicoloré parviennent généralement à quitter le nid, à peine 20% survivent la première année. Or, on a souvent constaté chez de nombreuses espèces d'oiseaux que les oisillons atteignant une masse supérieure au moment de l'envol présentent un meilleur taux de survie au cours de la première année (Magrath 1991). De plus, ces individus présentent également une meilleure probabilité de recrutement au sein de la population reproductrice (Both et al. 1999, Monrós et al. 2002, Garant et al. 2004, Wilkin et Sheldon 2009). Ceci peut être expliqué d'une part parce que la masse est un indicateur de l'état général et donc de la capacité de survivre dans des circonstances défavorables et, d'autre part, parce que la masse donne un avantage compétitif au sein d'une couvée (Both et al. 1999, Thomas et al. 2007). Dès lors on peut supposer que la qualité d'un habitat, notamment sa disponibilité en nourriture, aura des conséquences importantes sur le recrutement des individus et le maintien des populations (Martin 1987, Newton 1998).

REMERCIEMENTS

Merci à Arnaud Ghilain, Mélody Porlier, Renaud Baeta, Francis Paquette, Marie-Claude Bernard, Jonathan Ménard, Charles Beaudette, Olivier Cameron-Trudel, Caroline Robitaille, Céline Héquet et Léonie Mercier pour leur précieuse aide sur le terrain ainsi qu'à Luana Graham-Sauvé en laboratoire. Merci à Dany Garant et Marco Festa-Bianchet pour leurs commentaires constructifs dans l'élaboration de ce manuscrit. Nous tenons également à souligner la générosité des 40 producteurs agricoles impliqués dans ce projet. Sans eux, cette étude n'aurait pas été possible. Le financement de ce projet provient de la Chaire de recherche du Canada en écologie spatiale et en écologie du paysage, de la Fondation canadienne pour l'innovation, du Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et de l'Université de Sherbrooke. S. Lamoureux a bénéficié pour ses études supérieures du Fonds commémoratifs Alfred B. Kelly de Protection des oiseaux du Québec ainsi que de la Bourse Agriculture-Faune offerte conjointement par la Fondation de la faune du Québec et l'Ordre des agronomes du Québec. Le protocole de manipulations a été approuvé par le Comité d'éthique de protection des animaux de l'Université de Sherbrooke, Canada (MB01).

ANNEXE A

Moyenne, écart type et étendue des variables explicatives utilisées dans les modèles pour quantifier l'influence de la composition du paysage sur la croissance des jeunes et l'effort parental de l'Hirondelle bicolor le long d'un gradient d'intensification des pratiques agricoles dans le Sud du Québec, Canada, 2006-2007.

Abréviation (unités)	moyenne ± É.-T.	étendue	moyenne ± É.-T.	étendue
	Masse corporelle		Longueur de la 9^e primaire	
d0 (jour julien)	162,60 ± 6,75	151 - 194	162,50 ± 6,86	150 - 194
ext500 (%)	34,74 ± 21,13	0,00 - 78,78	34,53 ± 21,13	0,00 - 78,78
int500 (%)	35,90 ± 28,59	0,00 - 96,49	36,29 ± 28,72	0,00 - 96,49
ext5km (%)	25,46 ± 6,96	12,35 - 43,32	25,44 ± 6,98	12,35 - 43,32
int5km (%)	27,93 ± 23,79	0,35 - 73,67	28,29 ± 23,86	0,35 - 73,67
compdev (oisillon×jour)	77,54 ± 18,49	16 - 132	77,36 ± 18,51	16 - 132
Tdev (°C×heure)	5743,00 ± 349,73	4 495,85 - 6 796,61	5737 ± 354,82	4495,85
Pdev (mm)	78,91 ± 39,88	1 - 175	78,82 ± 39,67	1 - 175
Ddev (g)	0,0290 ± 0,0217	0,0047 - 0,1409	0,02883 ± 0,02	0,00 - 0,14
	Bilan d'activités parentales		Collecte de becquées	
d0 (jour julien)	166,60 ± 8,93	151 - 188	171,00 ± 9,18	157 - 188
ext500 (%)	33,97 ± 22,25	1,107 - 8,23	33,65 ± 21,25	0,35 - 75,38
int500 (%)	38,78 ± 28,98	0,00 - 95,11	37,00 ± 31,02	0,00 - 96,03
ext5km (%)	24,75 ± 6,54	12,35 - 43,15	25,54 ± 6,17	13,06 - 36,71
int5km (%)	29,97 ± 23,97	0,35 - 69,84	31,39 ± 24,27	0,35 - 73,67
nbchick (oisillons)	4,28 ± 1,32	1 - 7	4,69 ± 1,04	2 - 7
age (day)	10,53 ± 4,46	2,00 - 19,00	7,95 ± 2,50	3 - 14
hjulian (heure julienne)	0,5438 ± 0,11	0,30 - 0,82	0,54 ± 0,10	0,39 - 0,81
Tobs (°C)	24,38 ± 4,88	15,15 - 36,21	23,54 ± 3,98	16,70 - 34,17
Dobs (g)	0,03017 ± 0,0534	0,0007 - 0,4467	0,0225 ± 0,0135	0,0020 - 0,0613

RÉFÉRENCES

- Ardia, D. R. 2006. Geographic variation in the trade-off between nestling growth rate and body condition in the Tree Swallow. *The Condor* 108: 601–611.
- Ardia, D. R. 2007. Site- and sex-level differences in adult feeding behaviour and its consequences to offspring quality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) following brood-size manipulation. *Canadian Journal of Zoology* 85: 847–854.
- Ardia, D. R. and E. D. Clotfelter. 2007. Individual quality and age affect responses to an energetic constraint in a cavity-nesting bird. *Behavioral Ecology* 18:259-266.
- Askins, A. R. 1993. Population trends in grassland, shrubland, and forest birds in Eastern North America. *Current Ornithology* 11:1–34.
- Bélanger, L. and M. Grenier. 2002. Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology* 17:495–507.
- Benton, T. G., D. M. Bryant, L. Cole and H. Q. P. Crick. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* 39: 673–687.
- Bishop, C. A., P. Ng, P. Mineau, J. S. Quinn and J. Struger. 2000. Effects of pesticide spraying on chick growth, behavior, and parental care in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) nesting in an apple orchard in Ontario, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry* 19:2286–2297.
- Blancher, P. J., C. L. Furlonger and D. K. McNicol. 1987. Diet of tree swallows (*Tachycineta bicolor*) near Sudbury. Ontario. Summer 1986. Technical Report Series no. 31. O. R. Canadian Wildlife Service 1–14.
- Blancher, P. J., R. D. Phoenix, D. S. Badzinski, M. D. Cadman, T. L. Crewe, C. M. Downes, D. Fillman, C. M. Francis, J. Hughes, D. J. T. Hussell, D. Lepage, J. D. McCracken, D. K. McNicol, B. A. Pond, R. K. Ross, R. Russell, L. A. Venier and R. C. Weeber. 2009. Population trend status of Ontario's forest birds. *The forestry chronicle* 2:184–201.
- Boatman, N. D., C. Stoate and P. N. Watts 2000. Practical management solutions for birds on lowland arable farmland. *In*: Aebischer, N.J., Evans, A.D., Grice, P.V., Vickery, J.A. (Eds.), *Ecology and Conservation of lowland Farmland Birds*. British Ornithologists' Union, Tring, pp. 105–114.

Boatman, N. D., N. W. Brickle, J. D. Hart, T. P. Milsom, A. J. Morris, A. W. A. Murray, K. A. Murray and P. A. Robertson. 2004. Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis* 146:131–143.

Both C., M. E. Visser and N. Verboven. 1999. Density-dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proceeding of The Royal Society B-Biological Sciences* 266:465–469.

Bradbury, R. B., A. Kyrkos, A. J. Morris, S. C. Clark, A. J. Perkins and J. D. Wilson. 2000. Habitat association and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. *Journal of Applied Ecology* 37: 789–805.

Bradbury, R. B., J. D. Wilson, D. Moorcroft, A. J. Morris and A. J. Perkins. 2003. Habitat and weather are weak correlates of nestling condition and growth rates of four UK farmland passerines. *Ibis* 145:295–306.

Brickle, N. W., D. G. C. Harper, N. J. Aebischer and S. H. Cockayne. 2000. Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology* 37: 742-755.

Britschgi, A., R. Spaar and R. Arlettaza. 2006. Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130: 193–205.

Bruun, M. and H. G. Smith. 2003. Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings. *Biological Conservation* 114:179–187.

Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer. USA.

Canadian Wildlife Service. 2004. Occupation du sol à partir des images classifiées Landsat-7. Sud du Québec. 1999–2003. Environnement Canada. Région du Québec. Québec. Canada.

Cowie, R. J. and S. A. Hinsley. 1988. Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*) breeding in suburban gardens. *Journal of Animal Ecology* 57: 611–626.

Daan, S., C. Deerenberg and C. Dijkstra. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. *Journal of Animal Ecology* 65: 539–544.

Dawson, R. D., C. C. Lawrie, and E. L. O'Brien. 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*. 144:499–507.

- DeSteven, D. 1978. The influence of age on the breeding biology of the Tree Swallow *Iridoprocne bicolor*. *Ibis* 120:516–523.
- Di Giulio, M., P. J. Edwards, and E. Meister. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38:310–319.
- Donald, P. F., R. E. Green and M. F. Heath. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceeding of The Royal Society B-Biological Sciences* 268:25–29.
- Downes, C. M. and B. T. Collins. 2008 Canadian bird trends web site version 2.2. Ottawa, Canada: Canadian Wildlife Service, Environment Canada.
- Duelli, P., M. K. Obrist and D. R. Schmaytz. 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74:33–64.
- Dunn, P. O. and S. J. Hannon. 1992. Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in Tree Swallows. *The Auk* 1093: 488–499.
- Dunn, P. O. and R. J. Robertson. 1992. Geographic variation in the importance of male parental care and mating systems in tree swallows. *Behavioral Ecology* 34: 291–299.
- ESRI. 2005. Patch analyst 2.0a patch for French language. ESRI. Redlands. California. USA.
- Evans, K. L., R. B. Bradbury and J. D. Wilson. 2003. Selection of hedgerows by Swallows *Hirundo rustica* foraging on farmland: the influence of local habitat and weather. *Bird Study* 50:8–14.
- Evans, K. L., J. D. Wilson and R. B. Bradbury. 2007. Effects of crop type and aerial invertebrate abundance on foraging barn swallows *Hirundo rustica*. *Agriculture Ecosystems and Environment* 122:267–273.
- Fuller, R. J., R. D. Gregory, D. W. Gibbons, J. H. Marchant, J. D. Wilson, S. R. Baillie and N. Carter. 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9:1425–1441.
- Garant, D., L. E. B. Kruuk, R. H. McCleery and B. C. Sheldon. 2004. Evolution in a changing environment: A case study with great tit fledging mass. *American Naturalist* 164: E115–E129.
- Ghilain, A. and M. Belisle. 2008. Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications* 18:1140–1154.

- Grüebler, M. U., M. Morand and B. Naef-Daenzer. 2008. A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. *Agriculture Ecosystems and Environment* 123:75–80.
- Hart, J. D., T. P. Milsom, G. Fisher, V. Wilkins, S. J. Moreby, A. W. A. Murray and P. A. Robertson. 2006. The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 43: 81–91.
- Heiss, R. S., A. B. Clark and K. J. McGowan. 2009. Growth and nutritional state of American Crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecological Applications* 19:829–839.
- Hussell, D. J. T. 1988. Supply and demand in tree swallow broods: A model of parent-offspring food-provisioning interactions in birds. *The American Naturalist* 131:175–202.
- Iwasa Y., M. Higashi and N. Yamamura. 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *The American Naturalist* 117:710–723.
- Jobin, B., J.-L. DesGranges and C. Boutin. 1998. Farmland habitat use by breeding birds in southern Québec. *Canadian Field-Naturalist* 112: 611–618.
- Jobin, B., M. Grenier, and P. Laporte. 2005. Using satellite imagery to assess breeding habitat availability of the endangered loggerhead shrike in Quebec. *Biodiversity and Conservation* 14:81–95.
- Johnson, M. E. and M. P. Lombardo. 2000. Nestling tree swallow (*Tachycineta bicolor*) diets in an upland old field in Western Michigan. *The American Midland Naturalist* 144:216–219.
- Johnson, L. S., L. E. Wimmwers, S. Campbell, and L. Hamilton. 2003. Growth rate, size, and sex-ratio of last-laid, last-hatched offspring in the tree swallow *Tachycineta bicolor*. *Journal of avian biology* 34:35–42.
- Johnston, R. D. 1993. Effects of diet quality on the nestling growth of a wild insectivorous passerine, the house martin *Delichon urbica*. *Functional Ecology* 7:255–266.
- Jones, J. 2003. Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*): A new model organism? *The Auk* 120:591–599.
- Keller, L. and A. J. van Noordwijk. 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the Great Tit (*Parus major*). *Ardea* 82:349–362.
- Kempnaers, B., R. B. Lanctot, and R. J. Robertson. 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal behaviour* 55: 845–860.

- Kersten, M., and A. Brenninkmeijer. 1995. Growth, fledging success and postfledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137:396–404.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- La Financière agricole du Québec 2005. Base de données des cultures généralisées: Surfaces agricoles généralisées par culture déclarée. 1:50 000, Saint-Romuald, Quebec.
- Leffelaar, D. and R. J. Robertson, R.J. 1986. Equality of feeding roles and the maintenance of monogamy in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:199–206.
- Lewis, T. and L. R. Taylor. 1965. Diurnal periodicity of flight by insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 116:393–479.
- Lifjeld, J. T. 1988. Prey choice and nestling hunger: an experiment with pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 36:134–139.
- Lifjeld, J. T., P. O. Dunn and L. A. Whittingham. 2002. Short-term fluctuations in cellular immunity of tree swallows feeding nestlings *Oecologia*. 130:185–190.
- Lombardo, M. P. 1991. Sexual differences in parental effort during the nestling period in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* 108:393–404.
- Macdonald, D.W. and P.J. Johnson. 1995. The relationship between bird distribution and the botanical and structural characteristics of hedges. *Journal of Applied Ecology* 32:492–505.
- Magrath, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus Merula*. *Journal of Animal Ecology* 60:335–351.
- Mainwaring, M. C., L. V. Rowe, D. J. Kelly, J. Grey, S. Bearhop and I. R. Hartley. 2009. Hatching asynchrony and growth trade-offs within Barn Swallow brood. *The Condor* 111:668–674.
- Marsh, R. D. 1980. Development of temperature regulation in nestling tree swallows. *The Condor* 82:461–463.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds – a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487.
- McCarty, J. P. 2001. Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk* 118:176–190.
- McCarty, J. P. 2002. The number of visits to the nest by parents is an accurate measure of food delivered to nestlings in Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology* 73:9–14.

- McCarty, J. P. and D. W. Winkler. 1991. Use of an Artificial Nestling for Determining the Diet of Nestling Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology* 62: 211–217.
- McCarty, J. P. and D. W. Winkler. 1999a. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141:286–296.
- McCarty, J. P. and D. W. Winkler. 1999b. Foraging ecology and diet selectivity of tree swallows feeding nestlings. *The Condor* 101:246–254.
- McLaughlin, A. and P. Mineau. 1995. The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture Ecosystems and Environment* 55: 201–212.
- Mengelköch, J. M., G. J. Niem and R. R. Regal. 2004. Diet of the nestling Tree Swallow. *The Condor* 106:423–429.
- Michaud, T. and M. Leonard. 2000. The role of development, parental behavior, and nestmate competition in fledging of nestling Tree Swallows. *The Auk* 117:996–1002.
- Monrós J. S., E. J. Belda and E. Barba. 2002. Post-fledging survival of individual great tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos* 99:481–488.
- Morris, A. J., M. J. Whittingham, R. B. Bradbury, J. D. Wilson, A. Kyrkos, D. L. Buckingham and A. D. Evans. 2001. Foraging habitat selection by yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biological Conservation* 101: 197–210.
- Morris, A. J., J. D. Wilson, M. J. Whittingham, and R. B. Bradbury. 2005. Indirect effects of pesticides on breeding yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106:1–16.
- Müller, M., R. Spaar, L. Schifferl and L. Jenni. 2005. Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*). *Journal of Ornithology* 146:14–23.
- Murphy, M. T. 2003. Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *The Auk* 120:20–34.
- Murphy, M. T., B. Armbrrecht, E. Vlamis and A. Pierce. 2000. Is reproduction by Tree Swallows cost free? *The Auk* 117: 902–912.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press, New York, New York, USA.

- Pascual, J. A. and S. J. Peris. 1992. Nestling Body-Mass And Nestling Mortality Associated With The Application Of The Ligature Method In The Spotless Starling (*Sturnus unicolor*). *Journal Fur Ornithologie* 133:381–387.
- Perkins, A. J., M. J. Whittingham, A. J. Morris and R. B. Bradbury. 2002. Use of field margins by foraging yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93:413–420.
- Pinheiro, J. C. and D. M. Bates. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer-Verlag. New York.
- Porlier, M., M. Belisle and D. Garant. 2009. Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-Biological Sciences* 364:1543–1554.
- Quinney, T. E. and C. D. Ankney. 1985. Prey size selection by Tree Swallows. *The auk* 102:245–250.
- Quinney, T. E., D. J. T. Hussell and C. D. Ankney. 1986. Sources of variation in growth of tree swallows. *The Auk* 103:389–400.
- R Development Core Team. 2007. *R: a language and environment for statistical computing*. Version 2.6.1. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria.
- Remeš, V. and T. E. Martin. 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* 56:2505–2518.
- Ricklefs, R. E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110:419–451.
- Robertson, R. J., B. J. Stutchbury. and R. R. Cohen. 1992. Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). *In* *The Birds of North America*. Academy of Natural Sciences. Washington. D.C.. USA.
- Robinson, R. A and W. J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39:157–176.
- Roff, D. A., V. Remeš and T. E. Martin. 2005. The evolution of fledging age in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1425–1433.
- Ryan, M., L. Burger, D. Jones and A. Wywiałowski. 1998. Breeding ecology of greater prairie-chickens (*Tympanuchus cupido*) in relation to prairie landscape configuration. *American Midland Naturalist* 140:111–121.
- Shutler, D., R. G. Clark, C. Fehr and A. W. Diamond. 2006. Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. *Ecology* 87:2938–2946.

- Smith, H. G. and M. Bruun. 2002. The effect of pasture on starling (*Sturnus vulgaris*) breeding success and population density in a heterogeneous agricultural landscape in southern Sweden. *Agriculture Ecosystems and Environment* 92:107–114.
- Smits, J. E. G., G. R. Bortolotti, M. Sebastian and J. J. H. Ciborowski. 2005. Spatial, temporal, and dietary determinants of organic contaminants in nestling tree swallows in Point Pelee National Park, Ontario, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry* 24:3159–3165.
- Starck, J. M. and R. E. Ricklefs. 1998. *Avian growth and development : evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Stephens, D. W., and J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Stutchbury, B. J. and R. J. Robertson. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive-performance in female tree swallows (*Tachycineta Bicolor*). *Canadian Journal of Zoology* 66: 827834.
- Thomas, D. W., B. Shipley, J. Blondel, P. Perret, A. Simon, and M. M. Lambrechts. 2007. Common paths link food abundance and ectoparasite loads to physiological performance and recruitment in nestling blue tits. *Functional Ecology* 21:947–955.
- Tremblay, I., D. Thomas, J. Blondel, P. Perret and M. M. Lambrechts. 2005. The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147:17–24.
- Turner, A. K. 1982. Optimal foraging by the Swallow (*Hirundo rustica*, L): Prey size selection. *Animal Behaviour* 30:862–872.
- Vaida, F. and S. Blanchard. 2005. Conditional Akaike information for mixed-effects models. *Biometrika* 92:351–370.
- Vickery, J. A., J. R. Tallwin, R. E. Feber, E. J. Asterak, P. W. Atkinson, R. J. Fuller and V. K. Brown. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38:647–664.
- Walsh, H. 1978. Food of nestling purple martins. *Wilson Bulletin* 90:248–260.
- Wardrop, S. L. and R. C. Ydenberg. 2003. Date and parental quality effects in the seasonal decline in reproductive performance of the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*: interpreting results in light of potential experimental bias. *Ibis* 145:439–447.

- Whittingham, L. A., P. O. Dunn. and E. D. Clotfelter. 2003. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal behaviour* 65:1203–1210.
- Wickramasinghe, L. P., S. Harris, G. Jones and N. V. Jennings. 2004. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology* 18:1283–1292.
- Wilkin, T. A. and B. C. Sheldon. 2009. Sex differences in the persistence of natal environmental effects on life histories. *Current Biology* 19:1–5.
- Wilson, J. D., J. Evans, S. J. Browne and J. R. King. 1997. Territory distribution and breeding success of skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in southern England. *Journal of Applied Ecology* 34:1462–1478.
- Wilson, J. D., A. J. Morris, B. E. Arroyo, S. C. Clark and R. B. Bradbury. 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 75:13–30.
- Wilson, J. D., M. J. Whittingham and R. B. Bradbury. 2005. The management of crop structure: a general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis* 147:453–463.
- Winkler, D. W. and P. E. Allen. 1996. The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77:922–932.
- Woodhouse, S.P., J. E. G. Good, A. A. Lovett, R. J. Fuller and P. M. Dolman. 2005. Effects of land-use and agricultural management on birds of marginal farmland: a case study in the Llyn peninsula, Wales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107:331–340.
- Wright, J., C. Both, P. A. Cotton and D. Bryant. 1998. Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology* 67:620–634.
- Zach, R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in tree swallows. *The Auk* 99:695–700.
- Zach, R. and K. R. Mayoh. 1982. Weight and feather growth of nestling tree swallows. *Canadian Journal of Zoology* 60:1080–1090.
- Zanette, L. 2001. Indicators of habitat quality and the reproductive output of a forest songbird in small and large fragments. *Journal of Avian Biology* 32:38–46.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce projet de recherche a été développé à la suite des résultats obtenus par Ghilain et Bélisle (2008), première étude d'un suivi à long terme de l'écologie de l'Hirondelle bicolore le long d'un gradient d'intensification de cultures, qui indiquaient un impact négatif important de l'intensification sur le nombre et la proportion d'oisillons atteignant l'envol. Bien que de nombreuses études se soient intéressées à l'influence des pratiques agricoles modernes sur le succès reproducteur des oiseaux champêtres, l'étude exposée dans ce mémoire est la première à permettre de quantifier réellement cette influence sur la croissance des oisillons et les comportements de quêtes alimentaires des parents lors du nourrissage. Par le fait même, cette étude a permis d'identifier les mécanismes impliqués dans la survie des oisillons exposés aux pressions exercées par l'intensification des cultures chez une espèce insectivore aérienne qui bénéficie des milieux agricoles comme site alternatif de nidification.

Croissance des oisillons

Je supposais que la composition des cultures environnantes jouerait un rôle important sur le développement de la masse corporelle des oisillons d'Hirondelle bicolore entre l'éclosion et l'envol puisqu'une plus grande mortalité était observée dans les milieux moins extensifs (Ghilain et Bélisle, 2008) et que, chez les oiseaux, une faible croissance est associée à une mortalité plus élevée (e.g., Zach et Mayoh, 1982). J'ignorais toutefois par quel scénario le paysage interviendrait sur la forme des courbes de croissance. Cette étude m'a permis d'établir, grâce à l'analyse de quatre paramètres de croissance, qu'avec l'augmentation des cultures intensives les oisillons d'Hirondelle bicolore atteignent plus lentement leur masse maximale, mais que celle-ci ne diffère pas significativement le long du gradient d'intensification de cultures. Spécifiquement, dans un rayon de 5 km, la proportion de cultures intensives augmente l'âge atteint au point d'inflexion et l'étalement de la courbe, tout en diminuant le gain de masse maximale, mais sans toutefois affecter la masse asymptotique. Ainsi, pour un âge donné, les oisillons en milieux intensifs sont plus petits que ceux en

milieux extensifs et donc plus vulnérables à la famine et à l'hypothermie, ce qui réduit leur taux de survie. Ce ralentissement de la croissance peut être expliqué par le fait que les parents n'arrivent pas à compenser la piètre qualité du milieu.

Dans les faits, la différence de croissance le long du gradient d'intensification de culture est probablement plus importante que ce que montre mon étude. En effet, plusieurs facteurs peuvent avoir dilué l'effet de l'intensification agricole sur les courbes de croissance : 1) la compétition fraternelle qui diminue davantage dans le temps en milieux intensifs, 2) l'implication d'un plus grand nombre de derniers oisillons éclos en milieux extensifs inclus dans les analyses et 3) la différence de qualité génétique des individus. La compétition fraternelle diminuant au cours du développement en milieux intensifs doit effectivement avantager la croissance des oisillons qui survivent. L'effet négatif d'une forte compétition fraternelle sur la croissance devant être plus important dans les milieux de moins bonne qualité, l'interaction entre le niveau de compétition fraternelle et la composition du paysage devrait faire l'objet d'expériences où la taille des nichées serait manipulée. D'autre part, puisque la mortalité des oisillons est moins élevée en milieux extensifs, les nichées comportent plus d'oisillons éclos tardivement. Or les courbes ont été établies en fonction de l'âge estimé des premiers oisillons éclos, ce qui fait en sorte que la courbe de ces derniers atténue l'écart de croissance le long du gradient. L'utilisation unique des oisillons éclos la première journée ou l'estimation d'un âge propre aux derniers oisillons éclos permettraient d'évaluer ce biais. Finalement, les parents en milieux intensifs étant de meilleure qualité génétique (Porlier *et al.*, 2009) sont peut-être en mesure d'encaisser davantage l'effet de l'intensification agricole que les individus de moins bonne qualité. Selon cette supposition, l'écart de croissance au sein du gradient d'intensification aurait donc le potentiel d'être plus accentué si la qualité génétique des individus était mieux répartie dans l'espace.

Curieusement, bien que la masse corporelle d'oisillons d'Hirondelle bicolore soit affectée par l'intensification agricole, l'apparition de la neuvième primaire (croissance secondaire) n'est pas différente selon la composition des cultures environnantes. La longueur atteinte par la neuvième primaire au jour 16 n'est pas non plus significativement différente. Ainsi, le

développement du plumage est entamé au même âge peut importe le niveau d'intensification agricole, alors que la masse atteinte est plus petite chez les oisillons des milieux plus intensifs. En développant leur plumage à une moindre masse, ces oisillons peuvent parvenir à l'envol dans les mêmes délais que ceux des habitats de meilleure qualité, puisque les oisillons peuvent s'envoler lorsque les primaires atteignent 85% de la longueur de celle des adultes (Robertson *et al.*, 1992) et que la longueur des plumes est plus déterminante que la masse en ce qui a trait l'envol des oisillons (Michaud et Leonard, 2000). Toutefois, les oisillons d'Hirondelle bicolor de masse inférieure à l'envol ont probablement un taux de survie post-envol, un taux de recrutement et un succès reproducteur moins élevé tel qu'observé chez d'autres espèces de passereaux (Martin, 1987 ; Starck et Ricklefs, 1998). Il serait ainsi intéressant de déterminer si la survie post-envol est similaire selon le niveau d'intensification agricole. Bien que le pourcentage de retour des jeunes soit relativement faible au sein de notre aire d'étude (environ 1%), le suivi à long terme de la population pourra éventuellement permettre de telle analyse. Il en sera de même pour l'évaluation du succès reproducteur d'individus élevés dans des paysages agricoles d'intensifications contrastées.

L'abondance de diptères au cours du développement, du moins tel qu'établi dans mon étude, ne semble pas être un facteur limitant à la croissance des oisillons d'Hirondelle bicolor. Les fluctuations journalières d'insectes et l'estimation de l'abondance pour certaines journées non analysées peuvent avoir contribué à ces résultats en ne reflétant pas véritablement les ressources de nourritures disponibles aux hirondelles. Des contraintes de temps m'ont obligé à limiter le nombre d'échantillons à analyser et à me concentrer uniquement sur le groupe taxonomique le plus abondant dans la diète de l'Hirondelle bicolor (Robertson *et al.*, 1992). Ce groupe taxonomique n'est peut être pas représentatif de l'abondance de nourriture disponible aux Hirondelle bicolor selon le type de cultures environnantes. Peut-être aurait-il été préférable de considérer tous les insectes de moins de 13mm, peu importe le groupe taxonomique, pour estimer les ressources alimentaires disponibles du fait que des proies de tailles supérieures sont rarement observées chez l'Hirondelle bicolor et que la diète de cette espèce semble davantage influencée par la taille des proies que par leur groupe taxonomique (Dunn et Hannon, 1992 ; Quinney et Ankney, 1985).

Soins parentaux

Puisque quelques études avaient déjà observé une influence du type de cultures sur les comportements de quête alimentaire des parents durant le nourrissage des oisillons, je supposais qu'il en serait de même dans mon étude. J'ignorais toutefois la forme que prendrait cette influence le long du gradient d'intensification agricole du fait des nombreux facteurs impliqués dans les règles de décisions des individus (Kempnaers *et al.*, 1998 ; Brickle *et al.*, 2000 ; Bruun et Smith, 2003).

Il s'est avéré que le nombre de visites au nid ne diffère pas le long du gradient d'intensification agricole. Toutefois les parents passent plus de temps à l'intérieur du nichoir dans les milieux moins extensifs. On peut donc supposer que les parents des milieux extensifs prodiguent davantage de soins autres qu'alimentaires (e.g., thermorégulation en bas âge, toilette, etc.), alors que ceux des milieux intensifs doivent consacrer davantage d'effort à la recherche de nourriture.

Dans les faits nous ignorons ce que les adultes font tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des nichoirs. L'utilisation d'une caméra à l'intérieur des nichoirs permettrait de quantifier les soins réellement prodigués lorsque les parents sont dans le nichoir. Les techniques de radiotélémetrie permettraient, quant à elles, d'en connaître davantage sur les déplacements et l'utilisation des habitats que font les parents selon le paysage entourant leur nichoir. Nous pourrions ainsi comparer comment les patrons de quête alimentaire sont influencés par l'intensification agricole.

De plus, il serait également important de porter une attention particulière à l'effort des parents selon leur sexe, leur âge, leur condition, leur qualité génétique et leur tempérament. En effet, différentes stratégies peuvent être utilisées selon ces différents facteurs en fonction de l'habitat. À titre d'exemple, chez l'Hirondelle bicolore l'effort parental du mâle peut être équivalent (Leffelaar et Robertson, 1986 ; Quinney, 1986 ; Dunn et Robertson, 1992) ou moindre (Lombardo, 1991 ; Dunn et Robertson, 1992 ; McCarty, 2002 ; Whittingham *et al.*,

2003) que la femelle. Cette différence d'investissement serait liée notamment à la qualité de l'habitat, puisque les mâles des milieux de moins bonne qualité fournissent un effort parental plus élevé (Lombardo, 1991 ; Dunn et Robertson, 1992 ; McCarty, 2002). Dans notre système, cela se traduirait par un effort plus grand des mâles en milieu intensif.

L'analyse des becquées a révélé que le nombre d'insectes apportés aux oisillons d'Hirondelle bicoloré était significativement supérieur avec l'augmentation des cultures extensives, alors que la biomasse sèche demeurait semblable le long du gradient d'intensification agricole. Ce résultat sous entend que les insectes capturés par les parents sont de plus petite taille en milieux extensifs. Mes résultats suggèrent étonnamment que le nombre d'insectes prévaut sur la biomasse en terme de qualité alimentaire puisque la croissance des oisillons est plus lente en milieu intensif. Les données que j'ai recueillies ne me permettent malheureusement pas d'expliquer ce résultat. De l'information supplémentaire concernant l'accessibilité et la qualité des proies selon le gradient d'intensification agricole aurait pu me permettre de clarifier ce phénomène qui semble jouer un rôle important dans le mécanisme de croissance.

Constats et implications

Cette étude m'a permis d'une part de constater que l'intensification des pratiques agricoles affecte les comportements de quête alimentaire des Hirondelle bicoloré lors du nourrissage des oisillons. D'autre part, j'ai établi que l'intensification agricole ralentit la croissance des oisillons. Or, ce ralentissement semble avoir des conséquences directes sur la survie des oisillons d'Hirondelle bicoloré avant l'envol, mais probablement aussi après l'envol de même que sur le recrutement des individus au sein de la population reproductrice (Both *et al.*, 1999 ; Monrós *et al.*, 2002 ; Garant *et al.*, 2004) et sur leur aptitude phénotypique (Both, 1999 ; Thomas *et al.*, 2007). Cette série de relations pourrait expliquer, du moins en partie, le déclin des populations d'Hirondelle bicoloré au Québec, voire en Amérique du Nord (Downes et Collins, 2008 ; McCracken, 2008). Cette série de relations pourrait également être impliquée dans le déclin des autres insectivores aériens (Downes et Collins, 2008 ; McCracken, 2008 ; Blancher *et al.*, 2009).

La cause exacte du ralentissement de croissance des oisillons d'Hirondelle bicoloré n'a toutefois pas pu être clairement identifiée. Néanmoins, les ressources alimentaires présentes dans l'environnement semblent participer au processus puisque j'ai observé une influence de l'intensification agricole sur la composition des becquées et dans l'effort parental lors de la quête alimentaire. La disponibilité et la qualité des proies pourraient donc être des éléments clés du ralentissement de croissance.

Mes résultats couplés à ceux de Ghilain et Bélisle (2008) indiquent que les milieux intensifs limitent la productivité des Hirondelle bicoloré par le biais d'une croissance et d'une survie à l'envol plus faible des oisillons, ainsi que par le biais d'un effort parental plus exigeant. Or, les milieux agricoles continuent à s'intensifier, tant au Québec qu'en Amérique du Nord et en Europe (Donald *et al.*, 2001, Bélanger et Grenier, 2002 ; Murphy, 2003), avec pour cause que les paysages agricoles deviennent de plus en plus homogènes et dépourvus d'habitats naturels marginaux (Macdonald et Johnson, 1995 ; Evans *et al.*, 2003 ; Woodhouse *et al.*, 2005 ; Gruebler *et al.*, 2008). De plus, ces milieux agricoles intensifs ne supportent pas une grande diversité et abondance d'insectes (Di Giulio *et al.*, 2001 ; Gruebler *et al.*, 2008). Il s'ensuit que rendre les paysages agricoles intensifs moins homogènes pourrait permettre de contribuer au maintien des populations d'oiseaux en déclin dans les milieux agricoles. En effet, en créant ou maintenant une diversité d'habitats, les ressources alimentaires seraient plus abondantes et accessibles aux oiseaux champêtres ou insectivores aériens. Un meilleur accès à la nourriture diminuerait l'effort parental et serait bénéfique à la croissance des oisillons, de même qu'à leur survie et leur recrutement au sein de la population reproductrice.

BIBLIOGRAPHIE

- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 19-31.
- Ardia, D.A. (2006). Geographic variation in the trade-off between nestling growth rate and body condition in the Tree Swallow. *The Condor* 108, 601-611.
- Askins, A.R. (1993). Population trends in grassland, shrubland, and forest birds in Eastern North America. *Current Ornithology* 11, 1-34.
- Askins, A.R. (1999). History of grassland birds in eastern North America. *Studies in Avian Biology* 19, 60-71.
- Bélanger, L. and Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology* 17, 495-507.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L. and Crick, H.Q.P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* 39, 673-687.
- Blancher, P.J., Phoenix, R.D., Badzinski, D.S., Cadman, M.D., Crewe, T.L., Downes, C.M., Fillman, D., Francis, C.M., Hughes, J., Hussell, D.J.T., Lepage, D., McCracken, J.D., McNicol, D.K., Pond, B.A., Ross, R.K., Russell, R., Venier, L.A. and Weeber, R.C. (2009). Population trend status of Ontario's forest birds. *The forestry chronicle* 2, 184-201.
- Boatman, N.D., Brickle, N.W., Hart, J.D., Milsom, T.P., Morris, A.J., Murray, A.W.A., Murray, K.A. and Robertson, P.A. (2004). Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis* 146, 131-143.
- Both C., Visser, M.E. and Verboven, N.. (1999). Density-dependent recruitment rates in great tits: the importance of being heavier. *Proceeding of The Royal Society B-Biological Sciences* 266, 465-469.
- Bradbury, R. B., Kyrkos, A., Morris, A.J., Clark, S.C., Perkins, A.J. and Wilson, J.D. (2000). Habitat association and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. *Journal of Applied Ecology* 37, 789-805.
- Brickle, N. W., Harper, D.G.C., Aebischer, N.J. and Cockayne, S.H. (2000). Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology* 37, 742-755.

- Britschgi, A., Spaar R. and Arlettaza, R. (2006). Impact of grassland farming intensification on the breeding ecology of an indicator insectivorous passerine, the Whinchat *Saxicola rubetra*: Lessons for overall Alpine meadowland management. *Biological Conservation* 130, 193-205.
- Bruun, M. and Smith, H.G. (2003). Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings. *Biological Conservation*. 114, 179-187.
- Bryant D. M. and Turner, A.K. (1982). Central place foraging by swallows (*hirundinidae*): The question of load size. *Animal Behaviour*. 30, 845-856.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat G., Petit, S., Thenail, C., Brunel E. and Lefeuvre, J.-C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19, 47-60.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton.
- Dawson, R.D., Lawrie, C.C. and O'Brien. E.L. (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia* 144, 499-507.
- Di Giulio, M., Edwards, P.J., and E. Meister. (2001). Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38, 310-319.
- Donald, P.F., Green, R.E. and Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceeding of The Royal Society B-Biological Sciences* 268, 25-29.
- Downes, C.M. and Collins B.T. (2008). Canadian bird trends web site version 2.2. Ottawa, Canada: Canadian Wildlife Service, Environment Canada.
- Duelli, P., Obrist, M.K. and Schmaytz, D.R. (1999). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 74, 33-64.
- Dunn, P.O. and Hannon, S.J. (1992). Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in Tree Swallows. *The Auk*. 1093, 488-499.
- Dunn, P.O. and Robertson, R.J. (1992). Geographic variation in the importance of male parental care and mating systems in tree swallows. *Behavioral Ecology* 34, 291-299.

- Evans, K.L., Bradbury, R.B. and Wilson, J.D. (2003). Selection of hedgerows by Swallows *Hirundo rustica* foraging on farmland: the influence of local habitat and weather. *Bird Study* 50, 8-14.
- Evans, K.L., Wilson, J.D. and Bradbury, R.B. (2007). Effects of crop type and aerial invertebrate abundance on foraging barn swallows *Hirundo rustica*. *Agriculture Ecosystems and Environment* 122, 267-273.
- Fuller, R.J., Gregory, R.D., Gibbons, D.W., Marchant, J.H., Wilson, J.D., Baillie, S.R., and Carter, N. (1995). Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9, 1425-1441.
- Garant, D., Kruuk, L.E.B., McCleery R.H. and Sheldon, B.C. (2004). Evolution in a changing environment: A case study with great tit fledging mass. *American Naturalist* 164, E115-E129.
- Gauthier, G., Giroux, J.-F., Reed, A. and Bélanger, L. (2005). Interactions between land use, habitat use and population increase in Greater Snow Geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology* 11, 856-868.
- Ghilain, A. and Belisle, M. (2008). Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications* 18, 1140-1154.
- Grübler, M.U., Morand, M. and Naef-Daenzer, B. (2008). A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. *Agriculture Ecosystems and Environment* 123, 75-80.
- Hart, J.D., Milsom, T.P., Fisher, G., Wilkins, V., Moreby, S.J., Murray, A.W.A. and Robertson, P.A. (2006). The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 43, 81-91.
- Hussell, D.J.T. (1988). Supply and demand in tree swallow broods: A model of parent-offspring food-provisioning interactions in birds. *The American Naturalist* 131, 175-202.
- Hussell, D. J. T. and Quinney, T.E. (1987). Food abundance and clutch size of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 129, 243-258.
- Jobin, B., DesGranges, J.-L. and Boutin, C. (1996). Population trends in selected species of farmland birds in relation to recent developments in agriculture in the St. Lawrence Valley. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 57, 103-116.
- Johnson, M.E. and Lombardo, M.P. (2000). Nestling Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) Diets in an Upland Old Field in Western Michigan. *The American Midland Naturalist* 144, 216-219.

- Johnson, L.S., Wimmwers, L.E., Campbell, S. and Hamilton, L. (2003). Growth rate, size, and sex-ratio of last-laid, last-hatched offspring in the tree swallow *Tachycineta bicolor*. *Journal of avian biology* 34, 35-42.
- Kempnaers, B., Lanctot, R.B. and Robertson, R.J. (1998). Certainty of paternity and paternal investment in eastern bluebirds and tree swallows. *Animal Behaviour* 55, 845-860.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London
- Leffelaar, D. and Robertson, R.J. (1986). Equality of feeding roles and the maintenance of monogamy in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18, 199-206.
- Leonard, M. and Horn, A. (1996). Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38, 341-347.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O. and Whittingham, L.A. (2002). Short-term fluctuations in cellular immunity of tree swallows feeding nestlings. *Oecologia* 130, 185-190.
- Lombardo, M.P. (1991). Sexual differences in parental effort during the nestling period in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* 108, 393-404.
- Macdonald, D.W. and Johnson, P.J. (1995). The relationship between bird distribution and the botanical and structural characteristics of hedges. *Journal of Applied Ecology* 32, 492-505
- Magrath, R.D. (1991). Nestling weight and juvenile survival in the blackbird, *Turdus Merula*. *Journal of Animal Ecology* 60, 335-351.
- Martin, T.E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life history perspectives. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 453-487.
- Martin, T.E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Applications* 7, 101-127.
- McCarty, J.P. (2001). Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk* 118, 176-190.
- McCarty, J.P. (2002). The number of visits to the nest by parents is an accurate measure of food delivered to nestlings in Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology* 73, 9-14.
- McCarty, J.P. and Winkler, D.W. (1999a). Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141, 286-296.

- McCarty, J.P. and Winkler, D.W. (1999b). Foraging ecology and diet selectivity of tree swallows feeding nestlings. *The Condor* *101*, 246-254.
- McCracken, J. (2008). Are aerial insectivores being 'bugged out'? *BirdWatch Canada*. *42*, 4-7.
- McLaughlin A. and Mineau, P. (1995). The Impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. *55*, 201-212.
- Michaud, T. and Leonard, M. (2000). The role of development, parental behavior, and nestmate competition in fledging of nestling Tree Swallows. *The Auk*. *117*, 996-1002.
- Monrós J. S., Belda, E.J. and Barba, E. (2002). Post-fledging survival of individual great tits: the effect of hatching date and fledging mass. *Oikos*. *99*, 481-488.
- Müller, M., Spaar, R., Schifferl, L. and Jenni, L. (2005). Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*). *Journal of Ornithology*. *146*, 14-23.
- Murphy, M.T. (2003). Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *The Auk* *120*, 20-34.
- Murphy, M.T., Armbrrecht, B., Vlamis E., and Pierce, A. (2000). Is reproduction by Tree Swallows cost free? *The Auk* *117*, 902-912.
- Newton, I. (1980). The role of food in limiting bird numbers. *Ardea* *68*, 11-30
- Newton, I. (1998). Population limitation in birds. Academic Press, New York, New York, USA.
- Nooker, J.K., Dunn, P.O., Whittingham, L.A. (2005). Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* *122*, 1125-1238.
- Orians, G.H. and Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In: *Analysis of ecological systems* (Horn DJ, Mitchell RD, Stairs GR, eds). Columbus: Ohio State University Press, 154-177.
- Perrins, C.M. (1979). Populations fluctuation and clutch size in the great tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology*. *34*, 601-647.
- Porlier, M., Belisle, M. and Garant, D. (2009). Non-random distribution of individual genetic diversity along an environmental gradient. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-Biological Sciences* *364*, 1543-1554.

- Quinney, T.E. (1986). Male and female parental care in Tree Swallows. *The Wilson Bulletin* 98, 147-150.
- Quinney, T.E. and Ankney, C.D. (1985). Prey size selection by Tree Swallows. *The Auk* 102, 245-250.
- Quinney, T.E., Hussell, D.J.T. and Ankney C.D. (1986). Sources of variation in growth of tree swallows. *The Auk*. 103, 389-400.
- Rioux, S., Belisle, M. and Giroux, J.-F. (2009). Effects Of Landscape Structure On Male Density And Spacing Patterns In Wild Turkeys (*Meleagris Gallopavo*) Depend On Winter Severity. *The Auk* 126, 673-683.
- Robertson, R.J., Stutchbury, B.J. and Cohen, R.R. (1992). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The Birds of North America*. Academy of Natural Sciences. Washington. D.C.. USA.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157-176.
- Ryan, M., Burger, L., Jones, D. and Wywiałowski, A. (1998). Breeding ecology of greater prairie-chickens (*Tympanuchus cupido*) in relation to prairie landscape configuration. *American Midland Naturalist* 140, 111- 121.
- Shutler, D., Clark, R.G., Fehr, C. and Diamond, A.W. (2006). Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. *Ecology* 87, 2938-2946.
- Smith, H.G. and Bruun, M. (2002). The effect of pasture on starling (*Sturnus vulgaris*) breeding success and population density in a heterogeneous agricultural landscape in southern Sweden. *Agriculture Ecosystems and Environment* 92, 107-114.
- Starck, J.M. and Ricklefs, R.E. (1998). *Avian growth and development : evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press, New York, NY, USA.
- Thomas, D., Shipley, W.B., Blondel, J., Perret, P., Simon, A. and Lambrechts, M.M. (2007). Common paths link food abundance and ectoparasite loads to physiological performance and recruitment in nestling blue tits. *Functional Ecology* 21, 947-955.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. and Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Tremblay, I., Thomas, D., Blondel, J., Perret, P. and Lambrechts, M.M. (2005). The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147,17-24.

Vickery, J.A., Tallowin, J.R., Feber, R.E., Asterak, E.J., Atkinson, P.W., Fuller R.J. and Brown, V.K. (2001). The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38, 647-664.

Weibull, A.-N. and Östman, Ö. (2003). Species composition in agroecosystems : The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O. and Clotfelter, E.D. (2003). Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal behaviour* 65, 1203-1210.

Wilkin, T.A. and Sheldon, B.C. (2009). Sex differences in the persistence of natal environmental effects on life histories. *Current Biology* 19, 1-5.

Williams, B.W. (1988). Field metabolism of tree Swallows during the breeding season. *The Auk* 195, 706-714.

Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C. and Bradbury, R.B. (1999). A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 75, 13-30.

Woodhouse, S.P., Good, J.E.G., Lovett, A.A., Fuller, R.J. and Dolman, P.M. (2005). Effects of land-use and agricultural management on birds of marginal farmland: a case study in the Llyn peninsula, Wales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107, 331-340.

Wright, J., Both, C., Cotton, P.A. and Bryant, D. (1998). Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology* 67, 620-634.

Zach, R. and Mayoh, K.R. (1982). Weight and feather growth of nestling tree swallows. *Canadian Journal of Zoology* 60, 1080-1090.