

EFFET DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE, DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA
CONDITION DE LA FEMELLE SUR LA DÉPENSE MATERNELLE DE
L'HIRONDELLE BICOLORE (*TACHYGINETA BICOLOR*)

Stéphanie Pellerin

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
Décembre 2012



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: 978-0-494-91684-1

Our file Notre référence

ISBN: 978-0-494-91684-1

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 21 décembre 2012

*le jury a accepté le mémoire de Madame Stéphanie Pellerin
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Mar Bélisle
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeure Fanie Pelletier
Évaluatrice interne
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Président rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

La dépense parentale est la quantité de ressources qu'un parent investit dans les soins prodigués à ses rejetons. Chez les oiseaux, une grande part de la dépense maternelle est consacrée à la formation des œufs : la taille de couvée et la masse des œufs sont des variables importantes du succès reproducteur. La condition corporelle de la femelle (masse, taille, état de santé) ainsi que son âge peuvent avoir un effet sur la quantité de ressources qu'elle sera capable d'acquérir, alors que les variables environnementales, comme la structure du paysage environnant et les conditions météorologiques, déterminent l'abondance des ressources disponibles dans le milieu. La présente étude vise à déterminer l'impact de ces variables sur deux composantes de la dépense maternelle, soit la taille de ponte et la masse des œufs, ainsi qu'à vérifier l'existence de compromis entre ces dernières. Pour ce faire, j'ai utilisé des données à long terme (2004-2011) sur la reproduction d'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) nichant dans un système de 400 nichoirs. Ceux-ci sont répartis sur un vaste territoire caractérisé par un gradient agricole, donnant lieu à une variation de la qualité de l'habitat. Les femelles les plus lourdes et les plus âgées sont celles qui avaient la plus grande dépense maternelle. Elles étaient capables de pondre un plus grand nombre d'œufs de masse plus imposante. La structure du paysage agricole n'avait qu'un impact limité sur la dépense maternelle : la taille de couvée était plus petite dans les milieux où la proportion de cultures intensives (maïs, soya et céréales) était importante, mais la masse des œufs n'était pas affectée par les cultures environnantes. Les femelles ont pondu des œufs plus nombreux et plus gros lorsque les températures ressenties pendant leur formation étaient plus chaudes. Quant au compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs, j'ai pu le révéler en prenant en compte la condition corporelle de la femelle. Ainsi, les femelles les plus massives peuvent à la fois avoir des œufs en grand nombre et de masse importante, alors que les femelles moins massives sont soumises à un

compromis entre ces deux variables. Mon étude innove par l'évaluation d'un grand nombre de variables pouvant affecter la dépense maternelle. En considérant des interactions entre la dépense maternelle avec la condition de la femelle ou avec la qualité du milieu comme je l'ai fait, il est possible d'évaluer la présence de compromis entre les variables de dépense maternelle et d'en faire ressortir leur importance.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Marc de m'avoir admise dans son laboratoire en me laissant le champ libre parmi plusieurs opportunités de projet. Merci pour tes explications et tes conseils, pour ton ouverture d'esprit, mais surtout pour ta confiance. Je veux souligner l'implication du CRSNG et de la FQRNT qui ont financé mes études, ainsi que celles des 40 producteurs qui s'intéressent à notre projet et nous permettent de nous promener sur leurs terres depuis neuf ans déjà. Je remercie toute l'équipe Hirondelle 2011-2012 pour les deux belles saisons de terrain. Et merci aussi aux autres équipes de terrain pour la récolte de données, notamment à celles des années 2005 à 2008 pour avoir pesé des milliers d'œufs, car sans cela mon projet n'aurait pas pu voir le jour! Merci à Fanie et Dany, membres de mon comité de conseillers, et à tous ceux qui ont participé à mes réunions de labo et mes séminaires pour avoir partagé vos points de vue et commentaires sur mon projet. Certaines discussions ont fait avancer mes réflexions, et ont parfois suscité de nombreuses questions! Merci plus particulier aux membres du labo : à Audrey, qui m'a accueillie lors de mon arrivée à Sherbrooke et qui répondait patiemment à mes questions sur le projet, à Sébastien d'avoir grandement facilité mes analyses en me donnant des bouts de code *R*, à Louis d'être toujours partant pour se faire déranger par une niaiserie, et surtout à Paméla d'avoir été ma complice en tout temps, particulièrement lors des longues journées de (pré/post) terrain. Merci à Paméla, Antoine, Audrée, Jeroen et Vincent pour les soupers en bonne compagnie. Finalement, le plus grand merci à ma famille et à Charles, mon compagnon de vie. Votre indéfectible soutien dans tout ce que j'entreprends m'est inestimable.

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES ANNEXES	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. La théorie des histoires de vie	1
2. La dépense maternelle.....	5
3. Facteurs influençant la dépense maternelle	10
3.1 La date de ponte.....	10
3.2 L'environnement	13
3.2.1 La nourriture	13
3.2.2 Les conditions météorologiques	17
3.3 La femelle	18
3.3.1 La condition corporelle.....	18
3.3.2 L'âge	21
3.4 Les autres facteurs	22
4. Objectifs du mémoire	24
CHAPITRE 1	25
MISE EN CONTEXTE	25
RÉSUMÉ.....	26
INTRODUCTION.....	28
MÉTHODES.....	32
Aire d'étude et espèce modèle	32

Suivi de la reproduction	35
Caractérisation du paysage et suivi météorologique	36
Analyses statistiques	36
RÉSULTATS	39
Taille de couvée.....	39
Masse des œufs	41
Effet individuel de la femelle	44
DISCUSSION	45
Effet des caractéristiques de la femelle	45
Effet de la structure du paysage	47
Effet de la température	49
Effet de la date de ponte.....	50
Relation entre la taille de couvée et la masse des œufs	52
REMERCIEMENTS.....	53
ANNEXE 1	55
ANNEXE 2	56
RÉFÉRENCES.....	57
CONCLUSION GÉNÉRALE	66
BIBLIOGRAPHIE.....	72

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

1. Paramètres de l'inférence multi-modèle expliquant la taille de couvée chez l'Hirondelle bicolore nichant dans le Sud du Québec, 2004-2011. 40
2. Paramètres de l'inférence multi-modèle expliquant la masse des œufs chez l'Hirondelle bicolore nichant dans le Sud du Québec, 2005-2008. 42

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Facteurs pouvant influencer directement (flèche pleine) ou indirectement (flèche pointillée) la dépense maternelle. Le sens d'une flèche indique laquelle des deux variables influence la seconde. Ces relations sont basées sur ce qui a été montré dans la littérature. Les variables présentées sont celles qui seront étudiées dans cette étude. 23

CHAPITRE 1

1. Distribution des 40 fermes utilisées pour étudier la dépense maternelle de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, Canada, 2004-2011. La couverture au sol est basée sur une mosaïque d'images satellites classifiées LANDSAT-TM (Service canadien de la faune, 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 cercles indiquent l'emplacement de chacune des fermes. Les coordonnées, en projection conique conforme de Lambert, indiquent la distance en mètres du point de référence. 34
2. Effet de la date de ponte, de la structure du paysage, de la température et de certaines caractéristiques morphologiques de la femelle sur la taille de couvée d'Hirondelle bicolore nichant au Sud du Québec, 2004-2011. Les relations ont été tracées à partir des coefficients obtenus par inférence multi-modèles, en prenant les femelles SY comme catégorie de référence (Tableau 1). 41

3. Effet de la date de ponte, de la structure du paysage, de la température et de la taille de l'aile de la femelle sur la masse des œufs d'Hirondelle bicolore nichant au Sud du Québec, 2005-2008. Les relations ont été tracées à partir des coefficients obtenus par inférence multi-modèles, en prenant l'année 2005 et les femelles SY comme catégories de référence (Tableau 2). 43

4. Compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs en fonction de la masse de la femelle chez l'Hirondelle bicolore nichant au Sud du Québec, 2005-2008. La grosseur des femelles est exprimée selon le rang (%) sur l'étendue des masses observées. 44

LISTE DES ANNEXES

1. Composition des différents modèles mis en compétition pour expliquer deux composantes de la dépense maternelle de l'Hirondelle bicolore nichant le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, 2004-2011. 55
2. $\Delta AICc$ et poids d'Akaike des modèles expliquant deux composantes de la dépense maternelle chez l'Hirondelle bicolore nichant le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, 2004-2011. 56

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. La théorie des histoires de vie

La théorie des histoires de vie est au cœur de la biologie et est essentielle pour comprendre l'action de la sélection naturelle (Stearns, 1992). Les traits qu'elle étudie s'inscrivent directement dans la reproduction et la survie, comme la taille et l'âge à maturité, le nombre, la taille et le sexe des rejetons, l'investissement reproducteur selon l'âge ou la taille, etc. Puisque l'énergie est limitée, ces traits sont souvent liés les uns aux autres par des compromis, c'est-à-dire que l'amélioration de l'un entraîne une détérioration de l'autre, et un équilibre entre les deux est requis pour que la valeur adaptative soit optimisée. Ainsi, les trois présupposés de base de la théorie d'histoire de vie sont (Roff, 1992) :

1. Il y a une certaine mesure d'aptitude phénotypique qui est maximisée ;
2. Les contraintes et les compromis limitent les combinaisons possibles d'histoires de vie ;
3. Il y a suffisamment de variation génétique au niveau des traits d'histoire de vie pour permettre l'atteinte d'une combinaison optimale qui maximise l'aptitude phénotypique compte tenu des contraintes et compromis.

Dans la littérature, les études portant sur un ou plusieurs traits d'histoire de vie, ainsi que sur les compromis entre eux, sont très abondantes. En voici quelques exemples.

- La croissance d'un individu lui permet, chez les plantes et les animaux sessiles, d'atteindre les ressources dont il a besoin pour survivre et se reproduire, ce qui explique qu'une part importante d'énergie peut y être

dévolue. Toutefois, l'individu doit aussi être en mesure de se défendre face à ses prédateurs, car s'il est tué ou sévèrement blessé, il ne peut évidemment plus se reproduire. Il est donc nécessaire qu'il investisse une part de ses ressources dans un ou plusieurs systèmes de protection. Ainsi, l'un des dilemmes importants chez les plantes est celui entre croître suffisamment rapidement pour être compétitive, et maintenir les défenses nécessaires pour survivre à la présence de pathogènes et d'herbivores. Au niveau physiologique, un investissement dans l'une de ces fonctions oblige un compromis dans l'autre (Herms et Mattson, 1992).

- Des compromis entre certaines caractéristiques physiologiques et la vulnérabilité à la prédation existent aussi chez d'autres taxons. Par exemple, chez la capucette (*Menidia menidia*), une espèce de poisson de l'océan Atlantique, il a été montré que les populations plus nordiques consomment plus de nourriture, grandissent plus rapidement et produisent une plus grande quantité d'œufs que les populations vivant plus au sud. En contrepartie, leur capacité de nage est clairement diminuée, ce qui les rend plus faciles à attraper par les prédateurs et diminue leur chance de survie. Ainsi, les populations des deux latitudes, quoiqu'ayant opté pour différentes stratégies, ont une valeur adaptative semblable (Billerbeck et al., 2001).
- La décision d'investir une grande part de ses ressources dans la reproduction peut avoir une influence sur d'autres traits qui déterminent eux aussi la valeur adaptative d'un individu. Dans le cadre d'une étude expérimentale, Veiga et al. (1998) ont manipulé l'effort de reproduction de mâles lézards (*Psammotromus algirus*) par l'entremise d'implants de testostérone. Puis, ils ont mesuré la réponse que cette manipulation a induite au niveau de certaines mesures hématologiques ainsi que sur la charge parasitaire, car ces variables représentent bien le risque de contracter des maladies infectieuses par l'individu. Leurs résultats suggèrent qu'un investissement plus important dans la reproduction diminue les défenses immunitaires de l'individu et a un effet négatif sur son habileté à contrer les infections parasitaires.

- L'effort de reproduction d'un individu peut aussi être en compétition avec le développement ou le maintien de certaines caractéristiques physiques telles que les traits sexuels secondaires. Ces traits, portés généralement par les mâles, sont particulièrement coûteux à élaborer et à maintenir, tout en n'étant pas essentiels à la survie de l'individu. Ainsi, seuls les individus capables d'acquérir beaucoup de ressources peuvent se permettre d'investir dans ses traits sexuels secondaires, qui sont donc de bons indicateurs pour les femelles à la recherche des meilleurs mâles pour l'accouplement ou l'élevage des jeunes (Andersson, 1994). Chez les Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), le trait sexuel secondaire des mâles est une tache frontale blanche : les mâles ayant une grande tache s'accouplent avec davantage de femelles. Lors d'une étude expérimentale, il a été montré que les mâles chez qui l'effort parental a été manipulé par l'augmentation du nombre de jeunes dans le nid présentaient une plus petite tache frontale l'année suivante. Ainsi, par son effet sur ce trait sexuel secondaire, l'augmentation de l'effort de reproduction lors d'un événement de reproduction a des répercussions sur le succès reproducteur ultérieur de l'individu (Gustaffsson *et al.*, 1995).
- Les ressources investies dans la reproduction peuvent être allouées de différentes façons entre plusieurs variables en compétition, notamment entre le nombre et la qualité des jeunes produits. Pour un parent, un plus grand nombre de jeunes produits représente une plus grande transmission de ses gènes à la génération suivante. Toutefois, puisque l'énergie que l'on peut investir dans la reproduction est limitée, produire plus de jeunes implique que la quantité d'énergie qui reviendra à chacun d'entre eux est plus faible (Smith et Fretwell, 1974), ce qui peut avoir des répercussions sur leur croissance ou leur survie, surtout si les ressources disponibles dans le milieu à leur naissance sont limitées. Ainsi, chez le copépode *Euterpina acutifrons*, lorsque les ressources alimentaires sont limitées, les femelles diminuent le nombre d'œufs qu'elles pondent, mais augmentent leur grosseur : les nauplii naissant des œufs plus gros se développent plus rapidement et atteignent plus tôt le

prochain stade de leur développement (Guisande *et al.* 1996). Dans un même ordre d'idée, chez l'ours brun (*Ursus arctos*), la taille de la fratrie est négativement corrélée à la masse des oursons, un rejeton élevé seul ayant une masse 30% plus grande que des ceux ayant des frères ou sœurs (Gonzalez *et al.*, 2012). Puisque les oursons les plus massifs ont de meilleures chances de survivre à leur première année (Derocher et Stirling, 1996), il semble qu'il y ait un compromis entre le nombre de rejetons produits et leur survie subséquente.

Une méthode simple pour mesurer des compromis entre des traits d'histoire de vie est de mesurer la corrélation entre deux traits phénotypiques. Toutefois, comme le mentionne Reznick (1985), une attention particulière doit être portée à l'inférence d'un lien de cause à effet à partir d'une corrélation, d'autant plus que certains facteurs non considérés pourraient mener à une corrélation de signe inverse à celle observée. De plus, mesurer la corrélation entre deux traits phénotypiques ne permet pas de montrer que le compromis est sous contrôle génétique. Il est important que connaître la base génétique des traits étudiés, car le potentiel évolutif d'un trait dépend de sa variation génétique de même que de ses interactions génétiques avec d'autres traits, ces dernières pouvant contraindre ou accélérer sa réponse à la sélection (Roff, 1997). Par exemple, une étude de Sheldon *et al.* (2003) suggère que la réponse à la sélection de la date de ponte d'un oiseau est partiellement contrainte par des compromis génétiques sous-jacents avec d'autres traits d'histoire de vie. Il faut aussi considérer que l'environnement peut avoir une influence directe sur les paramètres génétiques des traits d'histoire de vie : des changements dans les conditions environnementales peuvent influencer la variance génétique des traits de même que les interactions génétiques existant entre eux (Sgrò et Hoffmann, 2004 ; Robinson *et al.*, 2009). Plusieurs études ont échoué à documenter l'évolution d'un trait là où, à première vue, il devrait y en avoir (revue par Merilä *et al.*, 2001), et peut-être que la

base génétique des traits d'histoire de vie et l'influence de l'environnement sur celle-ci pourraient en partie expliquer ce phénomène.

Outre les compromis existant entre différents traits importants pour la valeur adaptative des individus, la théorie des histoires de vie traite aussi d'hétérogénéité individuelle, qui est un aspect central de l'écologie évolutive. Au sein d'une population, les individus ne sont pas tous aussi performants les uns que les autres du point de vue de leur succès reproducteur et de leur survie, car sur les plans génétique ou phénotypique, leur adaptation à leur environnement n'est pas identique. Ainsi, il arrive, chez des individus particulièrement performants, que deux traits d'histoire de vie qui devraient être en compétition l'un envers l'autre ne laissent paraître aucun compromis (Hamel *et al.*, 2009). Par exemple, plusieurs études rapportent une association positive entre le succès reproducteur actuel et futur (Clutton-Brock *et al.*, 1996 ; Bonnet *et al.*, 2002 ; Weladji *et al.*, 2008). L'absence d'un compromis apparent peut être expliquée par l'habileté des individus à acquérir suffisamment de ressources alimentaires pour en investir dans les deux traits en compétition (Bonnet *et al.*, 2002), ou encore parce que le compromis n'apparaît que lorsque les ressources sont limitées ou que la densité de population est élevée (Clutton-Brock *et al.*, 1996).

2. La dépense maternelle

Le comportement parental est une part importante de l'histoire de vie des organismes. Il peut être mesuré de trois façons différentes, et pour bien apprécier les coûts et bénéfices impliqués dans la production et l'élevage des jeunes, il est important de faire la distinction entre ces mesures (Clutton-Brock, 1991) :

- 1) Les soins parentaux regroupent n'importe quelle forme de comportement parental qui semble augmenter la valeur adaptative de ses jeunes. Ils comprennent la préparation du nid ou du terrier, ainsi que tous les soins apportés aux jeunes avant (pendant la grossesse ou la production des œufs) et après leur naissance, tels que leur alimentation et leur protection.
- 2) La dépense parentale (aussi appelé effort parental) dénote la part des ressources parentales, incluant le temps et l'énergie, qui est investie dans les soins parentaux apportés à la progéniture.
- 3) L'investissement parental réfère aux conséquences que les soins parentaux peuvent entraîner sur l'aptitude phénotypique et la reproduction future des parents.

La dépense parentale consiste donc à choisir la quantité de ressources que l'on veut attribuer à sa reproduction actuelle et de partager ces ressources entre chacun des soins parentaux. Une grande part de la dépense parentale de la femelle sera consacrée à la production des jeunes. Chez les oiseaux, les principales variables à considérer lors de la ponte des œufs le nombre d'œufs à former ainsi que la quantité absolue et relative des différentes composantes à leur attribuer (ce qui se reflète en partie par la masse des œufs). Dans le texte suivant, ces deux variables ont été regroupées sous l'appellation « dépense maternelle », puisqu'elles relèvent uniquement de la femelle.

Le compromis entre la quantité et la qualité des jeunes est un des principes centraux de la théorie de l'évolution des traits d'histoire de vie (Roff, 1992 ; Stearns, 1992 ; Fox *et al.*, 2001). Selon les modèles élaborés à l'origine par Smith et Fretwell (1974), ce compromis est inévitable puisque (1) l'énergie disponible pour la reproduction à un moment donné est limitée, et (2) l'aptitude phénotypique d'un jeune augmente avec l'effort parental par jeune.

Chez les oiseaux, Lack (1954) fut le premier à élaborer une théorie sur la taille de couvée : pour maximiser son aptitude phénotypique, un oiseau devrait pondre le nombre d'œufs qui correspond au plus grand nombre de jeunes qu'il peut élever tout en maintenant sa propre condition. Toutefois, une grande taille de couvée implique que la part de ressources qui revient à chacun des jeunes est plus petite, ce qui entraîne des conséquences négatives sur l'aptitude phénotypique de ces derniers. Les revues de littératures effectuées par Williams (1994) et Christians (2002), ainsi que la méta-analyse de Krist (2011), ont relevé certains des bénéfices qu'apportent une grande masse des œufs sur les oisillons : entre autres, les œufs plus gros ont un succès d'éclosion plus élevé et donnent naissance à des jeunes plus lourds (dont la réserve initiale d'énergie et de nutriments est plus grande) et structurellement plus grands, ce qui leur confère un avantage sur leurs confrères pour quémander la nourriture. Ils ont ainsi de meilleures chances de survivre jusqu'à l'envol, car ils sont moins enclins à périr par la maladie, le froid ou la famine. De plus, la croissance des jeunes provenant d'œufs plus gros est plus rapide. Puisque ces effets sont plus importants au début de la période d'élevage (Krist, 2011), le principal avantage de pondre des œufs plus gros est probablement d'augmenter les chances de survie dans les quelques jours suivant l'éclosion (Williams, 1994). Par contre, il semble que des effets sur la survie à plus long terme existent aussi : une croissance rapide de l'oisillon influencerait positivement sa survie après-envol (McCarty, 2001) et les oisillons les plus gros seraient ceux ayant la meilleure survie juvénile (Magrath, 1991).

En plus de l'impact sur l'aptitude phénotypique des rejetons, une couvée nombreuse demande un effort supplémentaire de la part des parents pour la production et l'élevage des jeunes. Cela peut avoir un impact sur leur fécondité lors de la prochaine saison de reproduction. Par exemple, Hanssen *et al.* (2005) ont manipulé l'effort d'incubation de femelles Eider à duvet (*Somateria mollissima*) en créant des couvées de 3 et 6 œufs (soit les deux extrêmes de l'étendue naturelle de la taille de couvée chez cette espèce). Ils ont ensuite observé que les femelles couvant 6 œufs

perdaient plus de poids et avaient de moins bonnes réponses immunitaires pendant l'incubation, et que ces femelles ont été moins fécondes l'année suivant les manipulations. Une plus grande taille de couvée peut aussi entraîner chez les parents une diminution de leurs chances de survivre pour se reproduire à nouveau. À la suite d'une expérience d'augmentation de la taille couvée, Visser et Lessells (2001) ont observé que les femelles ayant eu à incuber ou à produire et incuber des œufs supplémentaires avaient des taux de survie plus faibles que les autres femelles. Des conséquences intergénérationnelles à avoir une taille de couvée importante ont aussi été montrées : les oiseaux des couvées nombreuses ont moins de chances de survie suite à l'envol, leur fécondité lors de leur première couvée est réduite et la probabilité de se reproduire dès la première saison est plus faible (Gustafsson et Sutherland, 1988). Toutes ces raisons font en sorte que la taille de couvée est la plupart du temps limitée à une taille inférieure à celle prédite par l'hypothèse de Lack (Roff, 1992 ; Stearns, 1992).

Les conditions environnementales jouent aussi un rôle important dans l'évolution de la taille de couvée (Fox *et al.*, 2001). En effet, dans les environnements compétitifs ou imprévisibles et les habitats de moindre qualité, les jeunes sont très dépendants de l'effort parental et pour les parents, le risque de perdre entièrement une couvée est plus grand : il s'ensuit une sélection pour des propagules moins nombreuses, mais plus grosses ou de meilleure qualité (Brockelman, 1975 ; Parker et Begon, 1986).

Chez les espèces d'oiseaux altriciaux, les jeunes naissent à un stade de développement précoce et sont complètement dépendants de leurs parents pendant plusieurs jours, ne pouvant chercher leur nourriture ni réguler leur température corporelle par eux-mêmes. Puisque les parents sont responsables de la bonne croissance de leurs jeunes, ils ont la possibilité de compenser les effets négatifs des

œufs plus petits en prodiguant des soins plus importants (Christians, 2002). Ainsi, chez ces espèces, on observe une plus grande variation du nombre plutôt que de la grosseur des œufs (Stearns, 1992).

Ainsi, on devrait s'attendre à ce qu'une femelle d'une espèce altriciale pondre un grand nombre de petits œufs, ou au contraire de gros œufs moins nombreux. Toutefois, selon une revue de littérature effectuée par Christians (2002), la majorité des études (40 sur 63) n'ont trouvé aucun lien entre la masse des œufs et la taille de couvée d'une espèce. Cette constatation a aussi été faite dans quelques études portant sur l'Hirondelle bicoloré (Wiggins, 1990 ; Whittingham *et al.*, 2007). Il se peut que certains facteurs viennent masquer la relation entre la taille et le nombre d'œufs. Toutefois, il est aussi possible que lorsque les conditions environnementales sont bonnes, la femelle ait suffisamment de ressources et soit en assez bonne condition pour passer outre ce compromis et investir à la fois dans le nombre et la grosseur de ses jeunes.

La masse des œufs varie selon la séquence de ponte chez de nombreux oiseaux (revu par Slagsvold *et al.*, 1984). La femelle pourrait investir différemment dans chacun de ces œufs et ainsi allouer plus de ressources aux œufs dont la valeur de reproduction est la plus grande (Williams *et al.*, 1993). De plus, cet investissement différentiel pourrait faciliter ou s'opposer à la compétition inégale entre les jeunes d'une même couvée (Parsons, 1970 ; Howe, 1976). En effet, puisque les ressources investies dans un œuf ont une influence importante sur la masse de l'oisillon à sa naissance (Krist, 2011), un oisillon dont l'œuf possédait plus de ressources que les autres sera un meilleur compétiteur au sein de sa fratrie. Certaines espèces investissent très peu dans le dernier œuf pondu (stratégie de réduction de couvée) : au moment de l'éclosion, le dernier-né sera un piètre compétiteur face au reste de sa fratrie et aura une chance de survivre seulement si les conditions environnementales

sont particulièrement favorables. Au contraire, certaines espèces investissent davantage dans le dernier œuf pondu (stratégie de survie de la couvée) de manière à compenser les différences de taille entre les oisillons dues à l'asynchronisme d'éclosion. Chez l'Hirondelle bicoloré, la masse des œufs augmente significativement dans l'ordre où ils sont pondus, le dernier œuf étant relativement plus gros que les autres (Zach, 1982 ; Wiggins, 1990 ; Bitton *et al.*, 2006 ; mais voir Whittingham *et al.*, 2007). Cette stratégie pourrait permettre de compenser les différences de taille entre les oisillons dues à l'asynchronisme d'éclosion (Wiggins, 1990). Par contre, Krist *et al.* (2004) ont observé que la variation de la taille des œufs à l'intérieur d'une couvée n'influence pas la performance des oisillons Gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*). Ils mentionnent que la variation de masse liée à la hiérarchie des jeunes, ou encore une différence de composition de l'œuf selon la séquence de ponte, pourraient peut-être expliquer les différentes performances des oisillons en fonction de leur rang dans la couvée.

3. Facteurs influençant la dépense maternelle

3.1 La date de ponte

La date de ponte influence grandement de la dépense maternelle, car le choix du moment de se reproduire implique un compromis entre le succès reproducteur et la condition corporelle de la femelle. Pondre tard a des conséquences sur la reproduction. En effet, chez de nombreux taxons aviaires, un déclin saisonnier dans la performance de reproduction a été observé : avec les pontes tardives, on observe une diminution de la masse et de la croissance des jeunes (Sedinger et Flint, 1991 ; Wardrop et Ydenberg, 2003 ; Smith et Moore, 2005), de la taille de couvée (Klomp,

1970 ; Hochachka, 1990 ; Rowe *et al.*, 1994 ; Winkler et Allen, 1996), de la survie des jeunes (Norris, 1993 ; Wiggins *et al.*, 1994) et du recrutement (Hochachka, 1990 ; Verhulst, 1995; Winkler et Allen, 1996). Deux scénarios sont invoqués pour expliquer la diminution de ces traits, notamment de la taille de couvée, au fil de la saison (Verhulst et Nilsson, 2008). Tout d'abord, les femelles qui pondent le plus tôt seraient celles qui sont en meilleure condition, car elles seraient capables de se reproduire alors que la nourriture se fait plus rare et que les conditions météorologiques sont plus froides ou imprévisibles, et cette bonne condition leur permettrait aussi de faire une plus grande dépense dans leur reproduction (Bowlin et Winkler, 2004). La deuxième explication, c'est qu'au fil que la saison avance, les conditions environnementales se dégraderaient (ex : de moins en moins de nourriture disponible), ce qui diminuerait les chances de survie des oisillons qui naissent tard. Les femelles tardives produiraient donc moins de jeunes de manière à s'assurer de pouvoir trouver suffisamment de nourriture pour chacun d'eux, ou encore pour éviter de s'épuiser dans une reproduction qui a moins de chance de succès (Winkler et Allen, 1996; Shutler *et al.*, 2006; Dawson, 2008). Par exemple, les Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) ajustent leur date de ponte en fonction d'indices environnementaux (tel que la phénologie de la végétation printanière) de manière à synchroniser la période d'élevage de leurs oisillons avec celle d'abondance de nourriture (Bourgault *et al.*, 2010).

La masse des œufs, et donc la quantité de ressources qu'ils contiennent, pourrait aussi être affectée par la date à laquelle ils sont pondus. Toutefois, les résultats sont équivoques : la plupart des études ne trouvent pas de lien entre la date de ponte et la masse des œufs (voir Christians, 2002 ; Whittingham *et al.*, 2007) et lorsqu'un effet est montré, il peut être soit négatif (Ardia *et al.*, 2006) ou positif (Perrins, 1996, Liljesthröm *et al.*, 2012). Certaines études ont d'ailleurs montré qu'en contrôlant certaines variables comme la température (Hargitai *et al.*, 2005) ou l'âge de la femelle

(Hipfner *et al.*, 1997; Vinuela, 1997), la date de ponte n'influençait plus la masse des œufs.

Ainsi, puisque le succès reproducteur diminue avec le temps, pondre le plus tôt possible pourrait sembler être la meilleure option pour maximiser l'aptitude phénotypique. Toutefois, pour les espèces migrantes des milieux tempérés, une arrivée sur le site et une reproduction hâtives ne sont pas sans coût : (1) les températures plus froides et les conditions météorologiques médiocres induisent des demandes énergétiques élevées pour la thermorégulation, et (2) la faible abondance de nourriture augmente les coûts de recherche et d'acquisition des ressources alimentaires (Smith et Moore, 2005). Ces demandes d'énergie additionnelles pourraient engendrer des conséquences sur la condition corporelle et le succès reproducteur des adultes. À ce titre, dans une expérience où il a devancé la date de ponte de Mésange bleue, Nilsson (1994) a montré que les coûts supplémentaires associés à la collecte de nourriture, alors que celle-ci se fait plus rare en début de saison, réduisent la survie subséquente des femelles. Ainsi, afin de maximiser leur aptitude phénotypique, les oiseaux devraient attendre que les conditions du milieu se soient suffisamment améliorées avant de s'y rendre et d'entreprendre leur reproduction. Par contre, l'alimentation des Mésange bleue reposant essentiellement sur des chenilles, les femelles ont avantage à pondre à un moment faisant en sorte que les jeunes croissent durant la période d'abondance de ces insectes (Tremblay *et al.*, 2003). De même, les Hirondelle bicolore qui arrivent tôt au printemps sur l'aire de reproduction augmentent leurs risques de mourir de faim, mais en contrepartie ont de meilleures chances de se trouver un partenaire de même qu'un site de nidification et peuvent débiter la ponte plus tôt (Murphy *et al.*, 2000).

3.2 L'environnement

3.2.1 La nourriture

L'abondance de nourriture pendant la saison de reproduction est un facteur ayant une grande influence sur le succès reproducteur des femelles (Martin, 1987). La disponibilité en nourriture pour un oiseau peut varier pour plusieurs raisons. Parmi celles-ci, on note :

- La température et les précipitations : elles ont une influence importante sur l'abondance et la croissance des plantes et des insectes, ce qui par conséquent a un impact sur la disponibilité en nourriture des herbivores et des prédateurs (voir la section 3.2.2).
- La qualité du territoire qu'un couple peut acquérir (Hogstedt, 1980) : celle-ci est souvent déterminée par la dominance sociale du couple, mais elle est aussi influencée par la densité des individus de son espèce et de ses compétiteurs.
- La densité de population a un effet sur l'abondance de nourriture, car plus le nombre de compétiteurs est grand pour un espace donné, plus la quantité de ressources disponibles pour chacun d'entre eux est limitée. Par contre, l'effet de la densité sera important seulement si la population est près de la capacité de support du milieu.
- Les compétences d'alimentation individuelles (Perrins, 1970) : les oiseaux en meilleure condition sont généralement meilleurs pour rechercher et acquérir leur nourriture. L'âge et l'expérience dans un milieu particulier influencent particulièrement ces compétences (voir la section 3.3.2).
- La qualité de l'habitat où s'établit un couple influence aussi la quantité et la qualité de la nourriture qu'il pourra trouver. Par exemple, les milieux

d'agriculture intensive, en raison de la diminution de l'hétérogénéité du paysage et de l'utilisation accrue de pesticides, offrent aux insectivores aériens une quantité de nourriture plus faible que les milieux de culture extensive et les habitats champêtres naturels (Taylor *et al.*, 2006, Hendrickx *et al.*, 2007).

L'effet de la nourriture sur les traits d'histoire de vie a souvent été mesuré par des expériences d'ajout de nourriture. Tel que revu par Christians (2002), de telles expériences ont montré dans la plupart des cas une augmentation de la taille de couvée (63%) et un avancement de la date de ponte (57%). Une augmentation de la taille des œufs allant jusqu'à 13% de la valeur de contrôle est survenue dans 36% des études. Toutefois, il semble que la dépense maternelle ne soit pas influencée par un ajout de nourriture lorsque la disponibilité en nourriture naturelle d'un site est déjà élevée (Bourgault *et al.*, 2009) ou encore chez les femelles occupant des territoires de grande qualité (Svensson et Nilsson, 1995).

La nourriture est un facteur important dans la décision de la date de ponte des oiseaux. Perrins (1970) a évoqué deux hypothèses quant à la synchronisation de la période de reproduction des oiseaux. La première hypothèse suggère que les oiseaux pourraient planifier la ponte de leurs œufs de manière à ce que la nourriture soit abondante pendant l'élevage de leurs jeunes. Une étude de Bourgault *et al.* (2010) offre un appui à cette hypothèse : en Corse, la saison de reproduction de la Mésange bleue est fortement corrélée à la phénologie de la végétation dominante, celle-ci étant étroitement reliée au pic d'abondance des chenilles dont l'oiseau se nourrit. La deuxième hypothèse avance que la date de ponte des oiseaux pourrait aussi être déterminée par l'acquisition de nourriture, c'est-à-dire que la femelle pondrait ses œufs dès qu'elle aurait trouvé suffisamment de nourriture pour les former sans entraîner de risque pour elle-même. Perrins (1996) suggère que les femelles qui n'arrivent pas à se reproduire au moment le plus opportun n'ont pas

réussi à trouver suffisamment de ressources à temps, hypothèse supportée par les études de supplémentation où les femelles pondent plus tôt lorsqu'elles ont accès à plus de nourriture.

Chez l'Hirondelle bicolore, il semble que ce soit la deuxième hypothèse qui prévale. En effet, Nooker *et al.* (2005) mentionnent que l'environnement dans lequel vit la population d'Hirondelle bicolore qu'ils étudient est trop variable pour que les femelles puissent prévoir le pic d'abondance d'insectes et ajuster la date de naissance des jeunes en conséquence. De plus, les hirondelles sont des « reproducteurs à stratégie journalière », c'est-à-dire qu'elles basent leur reproduction sur l'acquisition de ressources à court terme. Ainsi, chez ces espèces, il semble que la date de ponte soit contrainte par l'acquisition des ressources au moment de la reproduction : les femelles se reproduiraient dès que la température et l'abondance de nourriture seraient suffisantes pour leur permettre d'initier la formation et la ponte des œufs.

Le lien entre l'abondance de nourriture et la taille de couvée est souvent positif : une couvée est composée d'un plus grand nombre d'œufs lors des années ou sur les sites où la nourriture est plus abondante (revu par Martin, 1987 ; Hussell et Quinney, 1987 ; Dunn *et al.*, 2000). Par contre, dans les études où ce lien existe, on observe souvent que la date de ponte est plus hâtive pour les individus qui bénéficient d'une plus grande abondance de nourriture (voir les revues dans Meijer et Drent, 1999 et Christians, 2002). Cette variable peut être confondante puisque, comme expliqué plus haut, on observe fréquemment que le nombre d'œufs diminue avec la date de ponte. Ainsi, après avoir contrôlé l'effet de la date de ponte, Nooker *et al.* (2005) ont observé que l'abondance de nourriture n'a pas d'effet direct sur le nombre d'œufs d'Hirondelle bicolore. Il arrive aussi que, même sans contrôler la date de ponte, la nourriture n'ait que peu, voire aucun impact sur la taille de couvée (Murphy et Haukioja, 1986 ; Martin, 1987). Pour expliquer un tel résultat, Martin (1987) suggère

que si une expérience de supplémentation a lieu lors d'une année où la nourriture est naturellement plus abondante qu'en moyenne, il est possible que les tailles de couvées soient déjà au maximum du nombre de jeunes que les parents sont physiologiquement capables d'élever, et qu'ainsi un apport supplémentaire de nourriture n'ait pas d'effet sur le nombre d'œufs.

La revue effectuée par Martin (1987) montre que l'abondance de nourriture peut limiter la taille des œufs et leur qualité chez certaines espèces d'oiseaux altriciaux. Par exemple, la quantité d'insectes est associée à des œufs plus lourds chez l'Hirondelle bicolore (Nooker *et al.*, 2005). Ce n'est toutefois pas toujours le cas. Par exemple, chez la Mésange charbonnière (*Parus major*), Perrins (1996) n'a pas observé de variation de la taille des œufs avec le nombre de chenilles, la proie principale de cette espèce. La qualité de la nourriture peut aussi avoir une influence sur les œufs. En effet, les femelles supplémentées en calcium produisent des œufs plus gros, cet élément étant essentiel à la formation de la coquille (Mänd et Tilgar, 2003 ; Bidwell et Dawson, 2005). De même, il a été montré que les suppléments riches en protéines ont un plus grand effet sur la reproduction que les suppléments de lipides (Williams, 1996 ; Ramsay et Houston, 1997). Ainsi, Bourgault *et al.* (2007) suggèrent que les différences locales dans la disponibilité de la nourriture peuvent imposer des limitations sur l'acquisition de certains nutriments clés, expliquant ainsi les variations de la composition des œufs entre les différentes populations de Mésange bleue du Nord-Ouest de la Corse.

Pour les « reproducteurs à stratégie journalière », soit les espèces chez qui la reproduction dépend de l'acquisition des ressources à court terme, l'abondance et la qualité de la nourriture pendant la formation des œufs a une grande influence sur la composition et la masse de ces derniers. En effet, Ardia *et al.* (2006) a montré chez l'Hirondelle bicolore que la disponibilité en nourriture de un à trois jours avant la ponte

d'un œuf a l'influence la plus forte sur la masse du vitellus. De même, la disponibilité des insectes deux à trois jours avant la ponte prédit relativement bien la masse totale de l'œuf. Bourgault et al. (2007) ont quant à eux montré qu'il existe une différence interpopulation marquée dans la composition nutritive des œufs (contenu en protéines et de certains acides gras) de la Mésange bleue en milieu naturel. Les auteurs expliquent que cette différence pourrait être due en partie aux contraintes nutritives spécifiques aux habitats où se reproduisent ces passereaux.

3.2.2 Les conditions météorologiques

Les conditions météorologiques saisonnières et journalières font varier la quantité d'insectes disponibles dans un milieu : les températures chaudes et la durée d'ensoleillement ont une influence bénéfique sur l'abondance des insectes aériens, alors que les précipitations et la vitesse du vent diminuent leur nombre (Goulson *et al.* 2005 ; Gruebler *et al.* 2008). Ces facteurs ont ainsi une influence indirecte sur les traits d'histoire de vie des insectivores en modifiant la quantité de ressources alimentaires qui leur sont disponibles (Bryant, 1978 ; McCarty et Winkler, 1999). La température peut aussi avoir un effet plus direct sur la reproduction. Des températures froides nécessiteront de l'oiseau qu'il investisse une plus grande part de son énergie pour la thermorégulation, laissant moins d'énergie pour la reproduction.

Ainsi, pour les oiseaux des environnements tempérés ou saisonniers, il existe un risque de produire des œufs de moins bonne qualité en raison des températures froides ou imprévisibles ; la température est donc une contrainte pour la date de

ponte (Stevensson et Bryant, 2000). D'ailleurs, on observe souvent un avancement de la date de ponte lorsque les températures sont plus chaudes (Crick *et al.*, 1997 ; Dunn et Winkler, 1999 ; Meijer *et al.*, 1999 ; Hussell, 2003). En ce qui concerne la taille de couvée, les résultats sont équivoques, présentant parfois une relation positive entre la température et le nombre d'œufs par couvée (Nooker *et al.*, 2005) et parfois une absence de relation (Pendlebury et Bryant, 2005). De même, l'effet de la température sur la masse des œufs n'est pas très clair et expliquerait au plus entre 10 et 15% de la variation de la taille des œufs (Christians, 2002). La plupart des études montrant l'existence d'une telle relation expliquent que la température a un effet sur la taille des œufs par l'intermédiaire de l'abondance de nourriture et/ou de la thermorégulation (Perrins, 1996 ; Stevensson et Bryant, 2000 ; Saino *et al.*, 2004 ; Hargitai *et al.*, 2005 ; Whittingham *et al.*, 2007). Il semble que la température ambiante pendant les quelques jours précédant la date de ponte, lors de la formation des œufs, soit la plus déterminante pour leur masse. En effet, Pendlebury et Bryant (2005) ont observé que les œufs de la Mésange charbonnière étaient plus petits lorsque la température des 7 jours avant la ponte était plus variable. Chez l'Hirondelle bicolore, la masse individuelle des œufs serait reliée à la température des 3 jours précédant la ponte (Whittingham *et al.*, 2007).

3.3 La femelle

3.3.1 La condition corporelle

Les individus diffèrent quant à la quantité de ressources qu'ils sont capables d'investir dans la reproduction : les femelles en meilleure condition corporelle peuvent produire plus d'œufs plus gros que les autres femelles (Christians, 2002). Selon Hargitai *et al.*

(2005), la bonne condition corporelle d'un individu, qui peut être évaluée de différentes façons (taille, masse, charge parasitaire), lui permettrait de détourner plus d'énergie de sa maintenance vers sa reproduction et ainsi d'investir dans la production de jeunes sans compromettre sa propre survie ni le succès d'élevage de ses oisillons. Ainsi, la condition corporelle d'une femelle peut influencer sa production d'œufs. Parmi les 50 études passées en revue par Christians (2002), 33 présentent une corrélation positive entre la taille des œufs et au moins un trait de condition corporelle. Par exemple, Hargitai *et al.* (2005) et Wiggins (1990) ont trouvé que la taille moyenne des œufs d'une couvée augmente avec la condition de la femelle (masse corporelle corrigée pour la taille du tarse).

Les individus en meilleure condition se reproduisent généralement plus tôt et ont de plus grandes couvées (Rowe *et al.*, 1994). Cette bonne condition leur confère probablement une meilleure efficacité d'acquisition des ressources alimentaires leur permettant ainsi de se reproduire plus hâtivement que les autres (Nooker *et al.*, 2005) et d'investir davantage dans la reproduction. Quant à la plus grande taille de couvée chez les individus en bonne condition, elle semble associée à leur date de ponte plus hâtive plutôt qu'à un effet direct de leur physiologie (Winkler et Allen, 1996 ; Brown et Brown, 1999 ; Nooker *et al.*, 2005).

La condition corporelle peut aussi être évaluée à partir des parasites infectant un individu. Dufva (1996) a étudié l'impact de plusieurs parasites sur la dépense maternelle des Mésange charbonnière et a trouvé que les femelles infectées par *Trypanosoma*, un parasite sanguin, pondaient de plus petits œufs (11%) en plus petit nombre et que les jeunes qui en naissaient étaient en plus mauvaise condition corporelle comparativement aux femelles non infectées. Dufva (1996) a aussi trouvé que les taux d'hémoglobines et d'hématocrites, des variables reflétant la santé, sont positivement reliés à la masse des œufs et à la taille de couvée respectivement.

Chez l'Hirondelle bicolore, Wiggins (1990) a trouvé que la condition de la femelle (masse corporelle corrigée par la longueur du tarse) est positivement corrélée à la masse moyenne des œufs de sa couvée. Par contre, ce genre de relation n'a pas été observé dans toutes les études sur cette espèce (Winkler et Allen, 1996 ; Whittingham *et al.*, 2007). Bien que ni la taille, la masse, l'âge ou l'expérience de la femelle ne soient reliés à la masse de ses œufs, Whittingham et al. (2007) ont remarqué que 74% de la variation de la masse des œufs était expliquée par l'identité de la femelle : autrement dit, des différences entre les femelles expliquent une grande part de la variation de la masse des œufs. Les auteurs avancent que cette grande variabilité entre les femelles et la faible variation de la masse des œufs à l'intérieur d'une même couvée peuvent être attribuées à l'héritabilité assez grande de ce trait chez les oiseaux (voir Christians, 2002).

Puisque, selon cette étude, une grande part de la variation de la masse des œufs est due aux femelles, cela pourrait aussi indiquer que les effets maternels sur la masse des œufs sont importants. Les effets maternels sont définis comme l'influence causale du génotype ou du phénotype de la femelle sur le phénotype d'un rejeton. Ils ont une certaine importance sur le plan évolutif, car ils impliquent qu'un changement dans l'un des traits maternels (phénotypiques ou génotypiques) va entraîner des changements dans les traits du rejeton, en raison du lien causal qui les unit (Wolf et Wade, 2009). Le niveau auquel les effets maternels influencent le phénotype et la valeur adaptative des rejetons va déterminer la probabilité que ces effets maternels soient eux-mêmes influencés par la sélection naturelle. Selon Mousseau et Fox (1998), la taille des propagules et un important trait d'histoire de vie influencé par les effets maternels : les œufs sont produits par la femelle et, comme mentionné plus tôt, leur taille a une grande influence sur les individus qui s'y développent. Chez plusieurs animaux, la taille des œufs et leur nombre varient entre les femelles et pour chacune d'entre elles dépendamment des conditions environnementales ou des contraintes physiologiques (le statut nutritionnel ou l'âge par exemple) qui les affectent.

3.3.2 L'âge

L'âge est un facteur important affectant la reproduction des oiseaux, les jeunes démontrant la plupart du temps une plus faible performance de reproduction que les individus plus âgés (revue par Saether, 1990). Winkler et Allen (1996), ainsi que Robertson et Rendell (2001), suggèrent que les différentes performances de reproduction en fonction de l'âge d'une femelle sont certainement reliées à son expérience dans l'acquisition des ressources alimentaires, la recherche de partenaires, la construction de nid, l'incubation des œufs et l'élevage des jeunes.

Winkler et Allen (1996) proposent aussi que le niveau d'expérience d'un individu est probablement la cause la plus déterminante de la variation de la date de ponte. En accord avec cette hypothèse, il a été montré chez plusieurs espèces que les femelles les plus âgées commencent à pondre plus tôt que les femelles plus jeunes. De même, les femelles qui pondent pour la première fois produisent généralement moins d'œufs que les femelles plus âgées. Ainsi, puisque les jeunes oiseaux sont des reproducteurs moins productifs et plus tardifs en général, on pourrait penser que la diminution saisonnière de la taille de couvée d'une population est due aux oiseaux les plus jeunes nichant plus tard. Toutefois, cette diminution est fréquemment observée à l'intérieur de chaque classe d'âge (Perrins, 1970 ; Stutchbury et Robertson, 1988 ; Rowe, 1994 ; Winkler et Allen, 1996). En ce qui concerne la taille des œufs, elle augmente légèrement avec l'âge chez beaucoup d'espèces, et la revue de Christians (2002) indique que la moitié des études qui se sont penchées sur la masse des œufs en fonction de l'âge ont trouvé une relation positive, la variation maximale étant de 12-13%.

Chez l'Hirondelle bicolore, la taille de couvée et le nombre de jeunes envolés augmentent progressivement dans les premières années de vie, mais diminuent à partir de la cinquième année, âge qui marquerait le début de la sénescence de cette espèce (Robertson et Rendell, 2001).

3.4 Les autres facteurs

D'autres facteurs pourraient venir influencer la dépense maternelle. Par exemple, quelques études récentes ont rapporté un effet de la diversité génétique individuelle sur le succès reproducteur (e.g. Hansson *et al.*, 2001 ; Tomiuk *et al.*, 2007 ; Zedrosser *et al.*, 2007). Le choix du mâle pourrait aussi influencer la dépense maternelle, car selon la théorie des traits d'histoire de vie, une femelle devrait ajuster son effort dans une tentative de reproduction selon ses chances de succès et ses bénéfices potentiels (Burley, 1986, 1988 ; Sheldon, 2000). De même, la dépense maternelle pourrait aussi être affectée par la densité de population : plusieurs études montrent que la taille de couvée dépend de la densité chez différentes espèces d'oiseaux (Perrins, 1965 ; Arcese et Smith, 1988 ; Both, 1998). Finalement, comme la prédation est la principale source d'échec de la reproduction chez la plupart des espèces de passereaux (Nice, 1957 ; Ricklefs, 1969), elle pourrait imposer une forte sélection sur la production d'œufs.

Les liens entre les facteurs affectant la dépense maternelle présentés dans la section 3 et qui ont été considérés dans le cadre de cette étude se retrouvent à la figure 1.

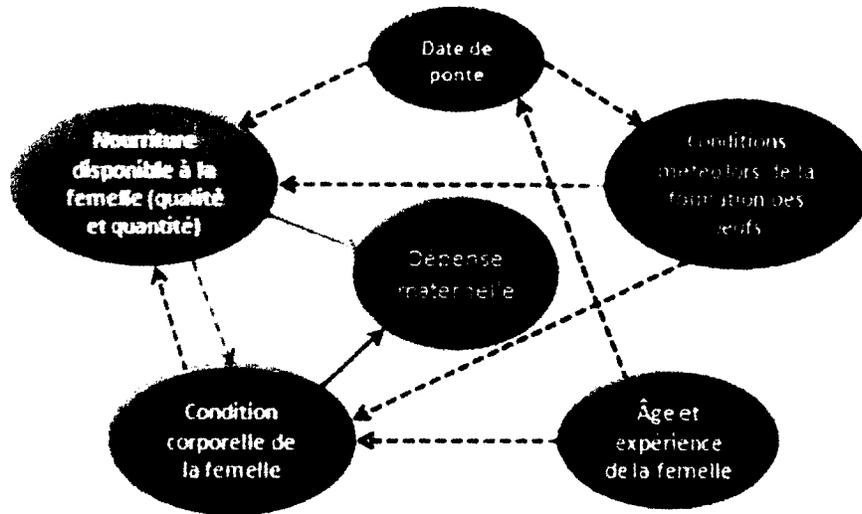


Figure 1 : Facteurs pouvant influencer directement (flèche pleine) ou indirectement (flèche pointillée) la dépense maternelle. Le sens d'une flèche indique laquelle des deux variables influence la seconde. Ces relations sont basées sur ce qui a été montré dans la littérature. Les variables présentées sont celles qui seront étudiées dans cette étude.

La taille de couvée et la masse des œufs sont influencées par de multiples variables, voire sont interdépendantes. Malgré cela, les études antérieures ne considèrent pas toujours ensemble ces composantes de la dépense maternelle et se limitent souvent qu'à l'effet d'une ou quelques variables sur celles-ci. C'est peut-être pour cette raison que les résultats sont aussi équivoques : d'une étude à l'autre, les relations entre la dépense maternelle et les facteurs qui pourraient l'influencer sont soit positives, soit négatives, voire nulles, notamment en ce qui concerne la masse des œufs. Il en est de même pour le compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs : bien que la théorie justifie l'existence de cette relation négative, celle-ci n'a été montrée que par 8% des études, alors que 24% présentent la relation inverse et que la majorité n'a pas trouvé de lien entre ces variables (Christians, 2002). Considérer de concert un plus grand nombre de facteurs lors des analyses pourrait contribuer à éliminer les effets confondants que ces derniers peuvent avoir les uns sur les autres, et ainsi permettre d'y voir plus clair quant à leur impact sur la dépense maternelle.

4. Objectifs du mémoire

Ce mémoire vise à quantifier l'impact de la structure du paysage, de certaines caractéristiques de la femelle (taille, masse, charge parasitaire, âge) et de la température sur la taille de couvée et la masse des œufs. Il a aussi comme objectif de vérifier l'existence d'un compromis entre ces deux variables. Pour ce faire, j'utiliserai des données à long terme (2004-2011) sur la reproduction d'Hirondelle bicoloré au sein d'un réseau de 400 nichoirs dispersés sur une aire d'étude de 10 200 km² caractérisée par un gradient d'intensification agricole. Je m'attends à ce que la taille, la masse, et l'âge de la femelle ainsi que la température aient une relation positive avec la taille de couvée et la masse des œufs. Au contraire, le nombre de parasites et la proportion de cultures intensives (i.e., maïs, soya, céréales) dans le paysage devraient influencer négativement le nombre et la masse des œufs. Finalement, je m'attends à trouver une relation négative entre la taille de couvée et la masse des œufs chez les femelles de petite masse ou nichant au sein de paysages cultivés intensivement.

CHAPITRE 1

EFFET DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE, DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA CONDITION DE LA FEMELLE SUR LA DÉPENSE MATERNELLE DE L'HIRONDELLE BICOLORE (*TACHYGINETA BICOLOR*)

MISE EN CONTEXTE

La présente étude porte sur la dépense maternelle chez l'Hirondelle bicolore, un oiseau insectivore aérien nichant dans presque toute la portion de l'Amérique du Nord située au nord du Mexique et au sud du cercle arctique. La quantité de ressources qu'une femelle hirondelle investit dans la production de ces œufs peut être influencée par des facteurs environnementaux, comme la structure du paysage et la météo, ainsi que par des caractéristiques propres à la femelle, comme sa condition corporelle et son âge. L'ensemble de ces facteurs a été étudié afin d'évaluer l'impact de ceux-ci sur le nombre et la masse des œufs produits. Stéphanie Pellerin et Marc Bélisle sont les auteurs de cette étude. Stéphanie Pellerin est celle qui a contribué le plus à l'étude : elle a fait la revue de littérature sur le sujet, appliqué le protocole d'échantillonnage sur le terrain, conçu la base de données nécessaire aux analyses, exécuté et interprété les analyses statistiques, ainsi que rédigé la version préliminaire complète de l'article. Marc Bélisle a mis en place le système expérimental et a coordonné la récolte de données depuis les débuts de l'étude, il a aussi supervisé tout le processus ayant mené à l'écriture de l'article et a révisé la version préliminaire de celui-ci. L'article sera traduit en anglais puis soumis à la revue *Journal of Avian Biology*.

RÉSUMÉ

Le comportement parental est une part importante de l'histoire de vie des organismes. La quantité de ressources attribuée à la production des jeunes et aux soins parentaux qu'ils nécessitent a une influence majeure sur le succès reproducteur d'un individu. Chez les oiseaux, l'une des plus importantes parts de la dépense maternelle consiste en la production des œufs pour laquelle la femelle détermine la taille de couvée et la masse des œufs. Cet investissement par la femelle est influencé, entre autres, par l'abondance des ressources qu'elle peut acquérir. Cette étude s'est intéressée à l'influence de la condition corporelle et de l'âge de la femelle, ainsi que de l'environnement (paysage et température) sur la taille de couvée et la masse des œufs ainsi qu'à l'existence d'un compromis entre ces deux variables. Pour ce faire, nous avons utilisé des données à long terme (2004-2011) sur la reproduction d'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) nichant dans un système de 400 nichoirs disposés sur un gradient d'intensification agricole donnant lieu à une variation dans la qualité de l'habitat de nidification. 1079 femelles, 1463 couvées et 4371 œufs ont été utilisés dans les analyses. Les femelles plus lourdes et plus expérimentées sont celles qui avaient la plus grande dépense maternelle : elles avaient des tailles de couvées plus grandes et composées d'œufs plus gros. Quoique l'intensivité agricole avait un impact négatif sur la taille de couvée, elle n'avait pas d'influence sur la masse des œufs. Quant à la température ressentie pendant la formation des œufs, elle avait un effet tant sur le nombre d'œufs pondus que sur leur masse. Contrairement à ce qui a souvent été rapporté dans la littérature, nos modèles indiquaient la présence d'un compromis entre la masse des œufs et la taille de couvée, mais seulement lorsqu'il était évalué en fonction de la masse des femelles. L'analyse simultanée d'un grand nombre de variables, tel qu'effectué dans cette étude, pourrait dévoiler que les compromis entre les traits de dépense parentale sont plus fréquents que ce qui a été montré jusqu'à présent.

Mots-clés : taille de couvée, masse des œufs, condition corporelle, paysage agricole, compromis.

INTRODUCTION

La théorie des histoires de vie est au cœur de la biologie et est essentielle pour comprendre l'action de la sélection naturelle (Stearns, 1992). Les traits qu'elle étudie s'inscrivent directement dans la reproduction et la survie. Puisque l'énergie disponible à un individu est limitée, ces traits sont souvent liés les uns aux autres par des compromis, c'est-à-dire que l'amélioration de l'un entraîne une détérioration de l'autre, et un équilibre entre les deux est requis pour que la valeur adaptative soit optimisée. L'un des traits d'histoire de vie qui influence le succès reproducteur d'un individu est la dépense parentale : elle dénote la part de ressources, incluant le temps et l'énergie, qu'un parent investit dans les soins apportés à sa progéniture (Clutton-Brock 1991). Pour une femelle oiseau, une grande part de la dépense parentale consiste en la production des œufs, qui peut être divisée en deux variables, soit le nombre d'œufs pondus et la qualité de ces œufs. Le compromis entre ces deux variables est un des principes centraux de la théorie de l'évolution des traits d'histoire de vie (Roff 1992, Stearns 1992, Fox et al. 2001). Selon les modèles élaborés à l'origine par Smith et Fretwell (1974), ce compromis est inévitable puisque l'énergie que peut investir un individu dans sa reproduction est limitée à tout moment et que l'aptitude phénotypique d'un rejeton augmente en fonction de la dépense parentale à son égard.

Les coûts de production des œufs étant particulièrement élevés (Perrins 1996, Williams 2005), il s'ensuit qu'une femelle est contrainte par ses ressources énergétiques lors de la formation de ses œufs (Ojanen 1983, Bernardo 1996). Par ailleurs, les individus diffèrent quant à la quantité de ressources qu'ils sont capables d'acquérir et d'investir dans la reproduction. Par exemple, les individus présentant une bonne condition corporelle pourraient détourner plus d'énergie de leur maintenance vers leur reproduction et ainsi investir dans la production de jeunes sans compromettre leur propre survie ni le succès d'élevage de leurs oisillons. On

peut aussi penser que les individus ayant une morphologie particulière (e.g., ailes plus longues) sont plus aptes à acquérir des ressources et qu'ils peuvent donc en investir davantage dans leur reproduction (Swaddle et al. 1996, Bowlin et Winkler 2004). Ainsi, plusieurs études ont tenté de déterminer l'influence de diverses caractéristiques corporelles des femelles sur leur dépense parentale. La taille et la masse de la femelle, souvent combinées ensemble pour créer un indice de condition, ont été associées à une taille de couvée plus grande (Garamszegi et al. 2004), bien que plusieurs études n'aient pas trouvé d'effet de la condition sur le nombre d'œufs pondus lorsque l'influence de la date de ponte était prise en compte (Winkler et Allen 1996, Brown et Brown 1999, Nooker et al. 2005). Sur les 50 études revues par Christians (2002), 33 études rapportaient une relation positive entre la taille des œufs et au moins un trait corporel (taille, masse ou indice de condition), et seulement 2 études une relation négative. L'effet de la condition corporelle des femelles sur la dépense maternelle a aussi été évalué sous l'angle du parasitisme et de l'immunité. Par exemple, Dufva (1996) a observé que les femelles Mésange charbonnière (*Parus major*) porteuses de parasites internes *Trypanosoma sp.* pondaient des œufs 11% plus petits que celles qui n'étaient pas infectées. De même, elle a montré que le niveau d'hématocrites dans le sang, une variable reflétant la santé d'un individu, était positivement corrélé à la taille de couvée.

Il a aussi été montré que l'âge de la mère peut avoir une influence sur sa dépense maternelle (e.g., Nur 1984, Saether 1990, Forslund et Pärt 1995). Les femelles plus âgées se reproduisent plus tôt et pondent des œufs en plus grand nombre (e.g., Stuchbury et Robertson 1988, Winkler et Allen 1996, Komdeur 1996) et de plus grande taille (Wiggins 1990, Ardia et al. 2006, mais voir Hargitai et al. 2005 et Whittingham et al. 2007). Robertson et Rendell (2001) ont montré chez l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) que la taille de couvée et le nombre de jeunes envolés augmentent progressivement dans les premières années de vie, mais diminuent à

partir de la cinquième année, âge qui marquerait le début de la sénescence de cette espèce.

L'environnement contribue aussi à limiter l'énergie disponible pour la reproduction, car il détermine l'abondance et la diversité des ressources alimentaires. À ce titre, 63% des expériences d'ajout de nourriture revues par Christians (2002) ont montré une augmentation de la taille de couvée, mais une augmentation de la taille des œufs n'est survenue que dans 36% des études. Parmi les facteurs environnementaux qui peuvent influencer l'abondance et la diversité des ressources alimentaires, on note la structure du paysage et les conditions météorologiques. De fait, des populations d'oiseaux voisines vivant dans des milieux différents et n'ayant pas accès à la même nourriture peuvent présenter des variations au niveau de la date de ponte (Bourgault et al. 2009), de la taille de couvée (Hussell et Quinney 1987) et de la composition des œufs (Bourgault et al. 2007). De plus, les conditions météorologiques (température, précipitations, vent) influencent l'émergence et la disponibilité des ressources alimentaires, particulièrement pour les insectivores (Bryant 1975, Goulson et al. 2005, Gruebler et al. 2008), en plus d'avoir un impact direct sur la thermorégulation des femelles. Ainsi, les températures chaudes permettent un devancement de la date de ponte (Crick et al. 1997, Dunn et Winkler 1999, Meijer et al. 1999) et ont généralement un effet positif sur la taille de couvée (Nooker et al. 2005) et la masse des œufs (Magrath 1992, Nager et van Noordwick 1992).

Puisque les ressources destinées à la reproduction sont limitées, une femelle ne peut accroître la taille de sa couvée sans réduire la part de ressources qui revient à chacun de ses œufs (Smith et Fretwell 1974, Lloyd 1987, Winkler et Wallin 1987). Or la qualité des œufs est particulièrement importante puisque ceux-ci contiennent tous les éléments nécessaires au développement de l'embryon (Burley et Vaderha 1989) et que les œufs les plus gros contiennent plus de nutriments que les plus petits

(Ankney 1980, Arnold et Green 2007). Des revues de littérature (Williams 1994, Christians 2002) et une méta-analyse (Krist 2011) ont d'ailleurs relevé plusieurs bénéfices de la masse des œufs sur les oisillons : entre autres, les œufs les plus gros ont un succès d'éclosion plus élevé et donnent naissance à des jeunes plus lourds et structurellement plus grands, lesquels grandissent plus rapidement et ont de meilleures chances de survivre jusqu'à l'envol.

Quoique la théorie des traits d'histoire de vie prédise une relation négative entre le nombre et la masse des œufs (Roff 1992), une telle relation est rarement observée en nature. En effet, sur les 63 études revues par Christians (2002), la majorité des études (63,5%) n'ont trouvé aucun lien entre la taille de couvée et la masse des œufs et 23,8% études ont trouvé un effet positif. Ces résultats peuvent découler du fait que la plupart des études n'étaient pas basées sur des suivis individuels, faisant en sorte que l'absence de relation ou la présence d'une relation positive entre la taille de couvée et la masse des œufs reflète probablement des variations interindividuelles dans la capacité à se reproduire (van Noordwijk et De Jong 1986, Reznick et al. 2000, Cam et al. 2002). De plus, il est possible que lorsque les conditions environnementales sont bonnes ou que la condition corporelle de la femelle est élevée, cette dernière soit capable d'acquérir suffisamment de ressources pour passer outre ce compromis et investir à la fois dans le nombre et la grosseur de ses œufs. Il s'ensuit que le compromis devrait être plus important lorsque les conditions de reproduction sont mauvaises.

Cette étude vise à quantifier l'influence de la condition corporelle et de l'âge de la femelle ainsi que de l'environnement sur la taille de couvée et la masse des œufs, ainsi qu'à détecter la présence d'un compromis entre ces deux variables. Pour ce faire, nous utiliserons des données à long terme (2004-2011) sur la reproduction d'Hirondelle bicolore au sein d'un réseau de 400 nichoirs dispersés sur une aire

d'étude de 10 200 km² caractérisée par un gradient d'intensification agricole. L'intensification agricole affecte grandement le paysage, entraînant la destruction, la fragmentation et la dégradation des habitats marginaux non cultivables ce qui, avec l'homogénéisation des cultures, contribue à simplifier les écosystèmes agraires (Bélanger et Grenier 2002, Robinson et Sutherland 2002, Benton et al. 2003, Tscharrntke et al. 2005). Les pratiques agricoles modernes, notamment l'épandage de pesticides (herbicides et insecticides), altèrent les communautés et diminuent l'abondance des arthropodes (Taylor et al. 2006, Hendrickx et al. 2007), ce qui affecte indirectement la reproduction et l'abondance des oiseaux insectivores (Morris et al. 2005, Britschgi et al. 2006, Evans et al. 2007). Nous nous attendons à ce que la taille, la masse, et l'âge de la femelle ainsi que la température aient une relation positive avec la taille de couvée et la masse des œufs. Au contraire, le nombre de parasites et la proportion de cultures intensives (i.e., maïs, soya, céréales) dans le paysage devraient influencer négativement le nombre et la masse des œufs. Finalement, nous nous attendons à trouver une relation négative entre la taille de couvée et la masse des œufs chez les femelles de petite taille ou nichant au sein de paysages cultivés intensivement.

MÉTHODES

Aire d'étude et espèce modèle

Nous avons étudié les Hirondelle bicolor se reproduisant au sein d'un réseau de nichoirs situé dans le Sud du Québec, Canada (Fig. 1), entre 2004 et 2011. L'aire d'étude couvre une superficie de 10 200km² présentant un gradient d'intensification agricole : d'est en ouest, les petites fermes familiales ou laitières, entourées de

cultures fourragères, de pâturages et de forêt, laissent graduellement place à des fermes modernes et mécanisées cultivant de grandes étendues de monocultures de maïs, de soya ou d'autres céréales exigeant l'utilisation de fortes quantités de pesticides et d'engrais chimiques (Jobin et al. 1996, Bélanger et Grenier 2002). Sur ce territoire sont dispersés 400 nichoirs répartis dans 40 fermes (10 nichoirs par ferme). Les fermes ont principalement été choisies de manière à bien représenter la diversité de combinaisons possibles entre cultures extensives et intensives autour d'elles. Les nichoirs ont été installés à 50 m les uns des autres en ligne droite le long d'une clôture ou d'un fossé, à une hauteur standard et à une certaine distance des bâtiments de ferme (pour plus de détails sur le système d'étude, voir Ghilain et Bélisle 2008).

L'Hirondelle bicolore est un insectivore aérien qui se nourrit principalement de diptères, qui est l'ordre d'insectes contribuant le plus à son alimentation (McCarty et Winkler 1999a, Mengelkoch et al. 2004). Avant la ponte de ses œufs, la femelle peut s'éloigner jusqu'à 10 km de son nichoir (Dunn et Whittingham 2005) pour se nourrir et trouver des partenaires de reproduction (Stapleton et Robertson 2006). Toutefois, pendant l'incubation des œufs et l'élevage des jeunes, elle s'éloigne rarement de plus de quelques centaines de mètres de son nid (McCarty et Winkler 1999a; Mengelkoch et al. 2004). Les individus arrivent sur leur site de reproduction entre fin mars et début avril. La ponte débute en mai ou en juin, au rythme d'un œuf par jour jusqu'à la complétion de la couvée. L'incubation débute lors de la ponte de l'avant-dernier œuf et dure environ 14-15 jours (Winkler et al. 2011).

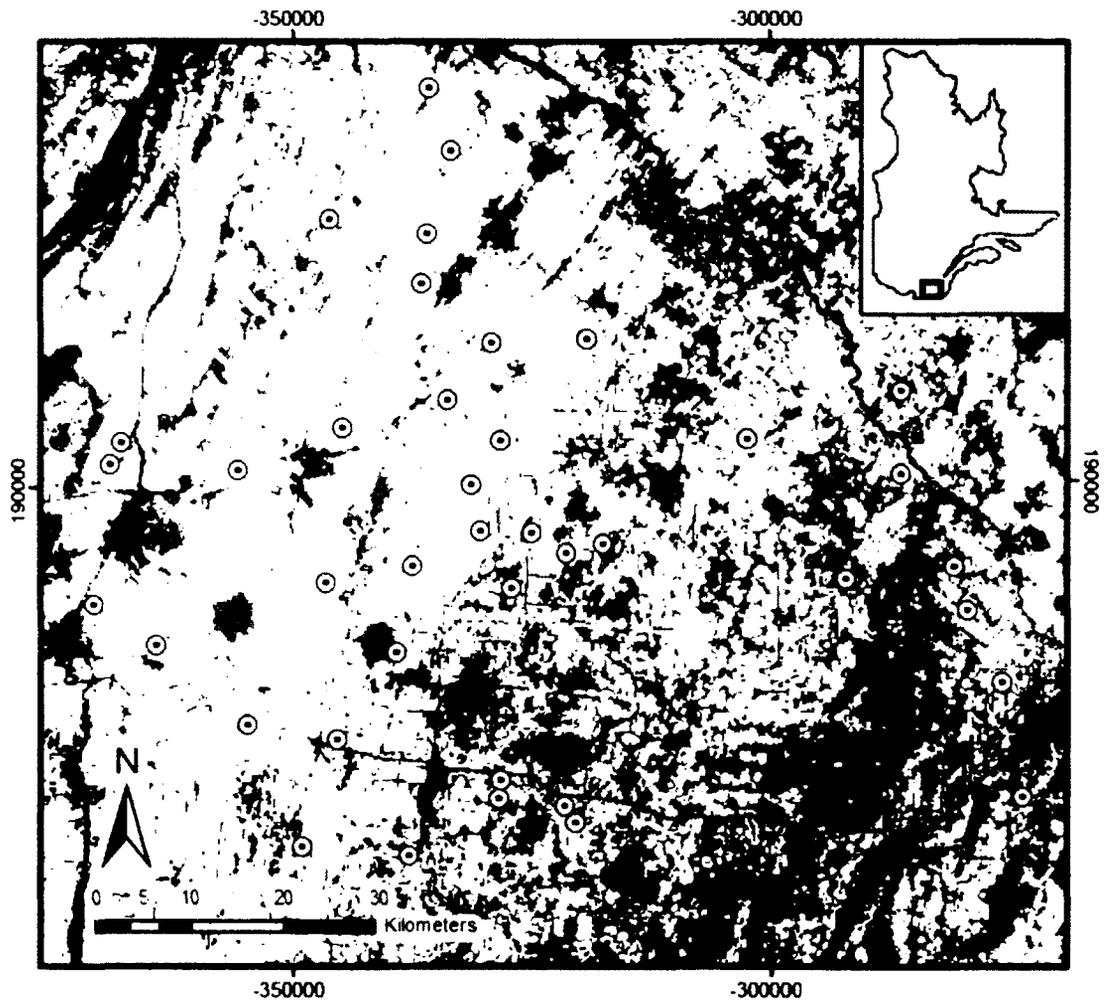


Figure 1 : Distribution des 40 fermes utilisées pour étudier la dépense maternelle de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, Canada, 2004-2011. La couverture au sol est basée sur une mosaïque d'images satellites classifiées LANDSAT-TM (Service canadien de la faune, 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 cercles 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 la reproduction

Chaque nichoir est visité tous les deux jours pendant la saison de reproduction (de la fin avril à la mi-août). La date à laquelle l'apparition du premier œuf est constatée ainsi que le nombre total d'œufs de chaque couvée sont notés. On détermine la date de ponte en considérant qu'un seul œuf est pondu par jour (Winkler et al. 2011). De plus, entre 2005 et 2008, tous les œufs pondus ont été pesés à l'aide d'une balance électronique ($\pm 0,01$ g). D'autres paramètres de reproduction sont aussi notés, tels que le nombre d'oisillons nés et envolés (ayant atteint l'âge de 16 jours) pour chaque couvée.

Toutes les femelles nicheuses sont capturées pendant l'incubation de leur couvée respective, alors que la majorité des mâles sont capturés pendant l'élevage des oisillons. Sur le terrain, le sexe d'un adulte était évalué selon la présence d'une large plaque d'incubation (femelle) ou d'une protubérance cloacale (mâle). Chaque adulte est caractérisé selon différentes mesures morphométriques : masse corporelle (± 0.1 g), longueur de l'aile non aplatie (± 0.5 mm), longueur du tarse (0.02mm) et décomptes de parasites (nombre d'œufs de mites et de trous de mallophages sur les rectrices externes) ainsi que selon leur âge (déterminé selon le plumage suivant Hussell 1983). Tous les individus sont identifiés par une bague en aluminium provenant du *US Fish and Wildlife Service* afin de pouvoir les suivre au cours de la saison ainsi qu'au fil des années. De plus, des échantillons sanguins sont récoltés sur des papiers filtres (à partir de l'artère brachiale) afin d'extraire l'ADN de chaque individu, ce qui sert entre autres à confirmer le sexe des adultes et à déterminer celui des oisillons.

Caractérisation du paysage et suivi météorologique

Nous avons quantifié le pourcentage de couverture en cultures intensives (maïs, soya et céréales) et extensives (fourrage et pâturage), de la forêt, de l'eau et des zones urbaines autour des nichoirs à l'aide d'un système d'information géographique géré par ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA) et basé sur des images satellitaires LANDSAT-TM (Service canadien de la faune 2004). La température à l'extérieur des nichoirs était enregistrée toutes les heures par des Thermocrons® iButton® (modèle 179DS1922L, Lawrenceburg, KY) installés sur chaque ferme pour toute la durée du suivi. Ces mesures ont ensuite été cumulées en des moyennes journalières.

Analyses statistiques

Puisque nos données sont hiérarchiques et non indépendantes (plusieurs œufs pondus par une femelle à l'intérieur d'un nichoir, plusieurs nichoirs installés sur une ferme), nous les avons analysées avec des modèles linéaires mixtes (Zuur et al. 2009). L'identité de la ferme fut donc considérée comme un facteur aléatoire dans tous les modèles, de même que celle de la femelle (numéro de bague unique) du fait qu'environ 20% des femelles ont été capturées plus d'une année depuis le début du suivi. Lors des analyses sur la masse des œufs, l'identité de la couvée (numéro unique pour chaque ponte) a été utilisée comme facteur aléatoire afin de contrôler pour la non-indépendance des œufs d'une même couvée. De même, dans le but de contrôler la variabilité interannuelle, l'année a été incluse comme effet aléatoire lors des analyses de la taille de couvée, car l'effet individuel de chacune des années sur le nombre d'œufs pondus ne nous intéressait pas particulièrement. Par contre, l'année constituait un facteur fixe à quatre niveaux dans le cas des analyses de la

masse des œufs, car le nombre restreint d'années de suivi ne nous permettait pas d'inclure cette variable en tant qu'effet aléatoire.

Les variables explicatives fixes ont été regroupées en quatre modèles distincts : Paysage, Femelle, Température, et Reproduction (Annexe 1). Pour l'analyse de la masse des œufs, les modèles contenaient une variable contrôlant pour la perte de masse des œufs au cours de l'incubation (Manning 1982). De plus, chacun des modèles visant à expliquer la taille de couvée et la masse des œufs comportait la variable « Date de ponte » pour contrôler la variabilité saisonnière. Il est souvent montré dans la littérature qu'une date de ponte tardive entraîne une réduction de la taille de couvée (e.g. Hochachka 1990, Rowe et al. 1994, Winkler et Allen 1996). La masse des œufs pourrait aussi être affectée par la date à laquelle ils sont pondus, mais les résultats sont équivoques : la plupart des études ne trouvent pas de lien entre la date de ponte et la masse des œufs (revue par Christians, 2002, Whittingham et al. 2007) et lorsqu'un effet est montré, il peut être soit négatif (Ardia et al. 2006) ou positif (Magrath 1992, Liljesthröm et al. 2012).

Modèle Paysage : ce modèle contient uniquement le pourcentage de cultures intensives dans un rayon de 10 km autour des fermes. Nous avons choisi ce rayon parce qu'il correspond à la distance maximale parcourue par les hirondelles pour leur alimentation avant la ponte des œufs (Dunn et Whittingham 2005).

Modèle Femelle : ce modèle comprend plusieurs caractéristiques de la femelle, soit la masse, la longueur de l'aile, le nombre de trous laissés par des mallophages sur les rectrices externes, ainsi que l'âge (SY ou ASY). Nous avons aussi ajouté des variables dans le modèle qui nous permettent de tenir compte de l'augmentation de la masse des femelles au cours de la journée et de sa diminution entre la période d'incubation et celle d'élevage des jeunes (Wardrop et Ydenberg 2003; Myers 2011).

De fait, les femelles ne sont pas toutes capturées à la même heure de la journée (entre 7h et 20h) ni au même moment après avoir pondu (entre 6 et 28 jours après la ponte du premier œuf, moyenne = 13 jours, SD = 2,7). Compte tenu du débat entourant l'utilisation des indices de condition, nous avons décidé de nous en tenir directement aux traits corporels (masse et taille). Dans leur revue sur le sujet, Labocha et Hayes (2011) montrent que la masse est un aussi bon indicateur de condition que les autres indices qu'ils ont testés. Par ailleurs, ces auteurs recommandent l'utilisation de régressions multiples avec les traits qui ont été directement mesurés plutôt que celle d'un indice qui n'aurait pas été validé empiriquement.

Modèle Température : les œufs d'Hirondelle bicolore sont formés sur une période de 5-6 jours, mais la masse des œufs est principalement influencée par l'abondance de nourriture (insectes) de 1 à 3 jours avant la ponte (Ardia et al. 2006) et par la température pendant cette même période (Whittingham et al. 2007). Par ailleurs, nous ne connaissons pas la date de ponte de chacun des œufs, mais uniquement celle du premier œuf pondu. Nous avons donc calculé une moyenne des températures sur une durée de 8 jours pour chacune des couvées, allant de 3 jours avant la ponte du premier œuf jusqu'à 4 jours après la ponte de celui-ci afin d'englober la période de formation de la plupart des œufs pondus.

Modèle Reproduction : ce modèle n'a été utilisé que pour l'analyse de la masse des œufs. Il comprend le nombre d'œufs et le nombre d'œufs au carré, car une analyse préliminaire des données nous avait permis de voir que la relation entre la masse des œufs et la taille de couvée est positive et non linéaire (et voir Wiggins 1990). Tel qu'expliqué plus haut, l'hétérogénéité individuelle pourrait expliquer une relation positive, tandis que la quantité d'énergie limitée pour la reproduction, de même que les contraintes physiologiques et morphologiques associées à la grosseur des œufs

qu'une femelle est capable de pondre, pourraient être à l'origine de la non-linéarité de la relation. Lorsque le modèle *Reproduction* était jumelé avec le modèle correspondant, nous avons aussi inclus les interactions entre la masse de la femelle et la taille de couvée ainsi qu'entre le pourcentage de cultures intensives et la taille de couvée, de manière à vérifier si, advenant qu'il existe, le compromis entre la masse et le nombre d'œufs serait le même pour toutes les femelles et/ou sur l'ensemble de l'aire d'étude.

Les combinaisons plausibles de ces modèles (Annexe 2) ont été mises en compétition dans une sélection de modèles selon le critère d'information d'Akaike de deuxième ordre (AIC_c) (Burnham et Anderson, 2002). Puisqu'aucun des modèles ne s'est clairement illustré comme étant le meilleur sur la base de ce critère (i.e., $w_i \geq 0,95$, où w_i est le poids d'Akaike du modèle i), nous avons procédé à une inférence multi-modèle afin de conserver le maximum d'information pour l'estimation de l'effet des différentes variables explicatives. Nous présentons par conséquent les coefficients de régression moyens accompagnés de leur erreur type inconditionnelle et de leur intervalle de confiance inconditionnelle à 95% (*sensu* Burnham et Anderson, 2002). Toutes les analyses ont été réalisées dans le logiciel R (version 2.12.1 ; R Development Core Team, 2010) à l'aide des fonctions lmer (package lme4, version 0.999375-37) et avg.model (package MuMIn, version 1.0.0).

RÉSULTATS

Taille de couvée

Au cours des 8 années de suivi dans notre système, la taille de couvée moyenne était de 5,45 œufs (SD = 0,91 œufs, étendue = 2-10 œufs, $n = 1463$ couvées). Le

meilleur modèle expliquant la taille de couvée était celui comprenant l'ensemble des variables ($w_i = 0,88$, Annexe 2). Plusieurs variables montraient d'ailleurs un effet sur la taille de couvée : la masse et l'âge de la femelle, ainsi que la température moyenne pendant la formation des œufs, avaient une influence positive sur le nombre d'œufs, alors que le pourcentage de cultures intensives et la date de ponte avaient un effet négatif (Tableau 1, Fig. 2). La taille de couvée n'était toutefois pas affectée par la longueur de l'aile et la charge parasitaire en mallophages (Tableau 1).

Tableau 1 : Paramètres de l'inférence multi-modèle expliquant la taille de couvée chez l'Hirondelle bicoloré nichant dans le Sud du Québec, 2004-2011

Paramètre	Coefficient	Err.T	IC (95%)	
Ordonnée à l'origine	7,4000	1,0600	5,3300	à 9,4700
Âge de la femelle	0,2620	0,0643	0,1360	à 0,3880
Longueur de l'aile de la femelle	0,0125	0,0075	-0,0021	à 0,0271
% de cultures intensives	-0,0061	0,0013	-0,0087	à -0,0035
Date de ponte	-0,0336	0,0037	-0,0408	à -0,0264
Masse de la femelle	0,0178	0,0156	-0,0128	à 0,0484
Température moyenne	0,0219	0,0089	0,0045	à 0,0393
Nombre trous mallophages sur femelle	-0,0060	0,0048	-0,0154	à 0,0034
Masse de la femelle : Heure ¹	-0,0105	0,0086	-0,0275	à 0,0064
Masse de la femelle : JourPeséeFemelle ²	0,0030	0,0004	0,0022	à 0,0038

¹ Cette interaction corrige la masse de la femelle selon l'heure de la journée au moment de la pesée

² Cette interaction corrige la masse de la femelle selon le nombre de jours écoulés entre la ponte et la pesée de la femelle

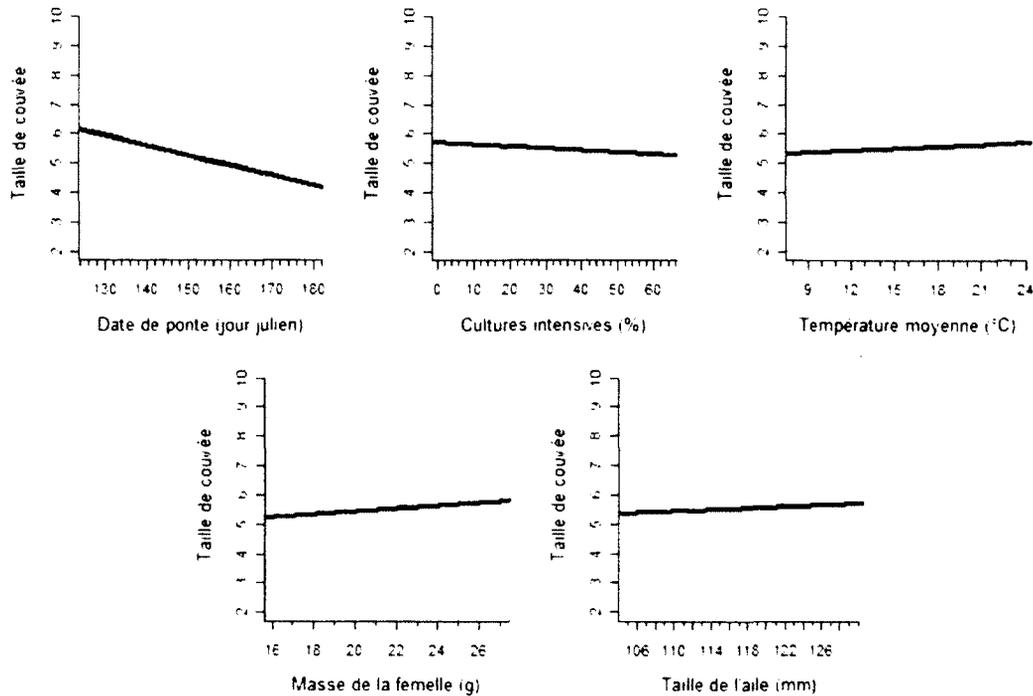


Figure 2 : Effet de la date de ponte, de la structure du paysage, de la température et de certaines caractéristiques morphologiques de la femelle sur la taille de couvée d'Hirondelle bicoloré nichant au Sud du Québec, 2004-2011. Les relations ont été tracées à partir des coefficients obtenus par inférence multi-modèles, en prenant les femelles SY comme catégorie de référence (Tableau 1).

Masse des œufs

Les œufs pesés entre 2005 et 2008 avaient une masse moyenne de 1,66 g (SD = 0,18 g, $n = 4371$ œufs provenant de 821 couvées) et l'étendue des masses allait de 0,68 g à 2,93 g. La variation de masse était mieux expliquée par le modèle combinant *Femelle + Température + Reproduction* ($w_i = 0,62$), puis par le modèle complet ($w_i = 0,21$, Annexe 2). L'inférence multi-modèle montre que la température moyenne pendant la formation des œufs et l'âge des femelles avaient un effet positif sur la masse des œufs (Tableau 2, Fig. 3). Par contre, la longueur de l'aile de la femelle et

sa charge parasitaire en mallophages n'affectaient pas la masse des œufs (Tableau 2). La quantité de cultures intensives n'avait aussi pas d'effet sur la masse des œufs et n'entraînait pas de différence au niveau du compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs (Tableau 2, Fig. 3). En ce qui concerne l'effet de la masse des femelles, celui-ci changeait selon le nombre d'œufs pondus (Tableau 2, Fig. 4). Les femelles les moins lourdes avaient ainsi des œufs plus petits que les autres et ce, même si elles en pondaient moins. De plus, elles étaient soumises à un compromis entre la masse des œufs et leur nombre dès le 4^e œuf pondu, alors que les plus lourdes femelles ne semblaient pas faire de compromis entre ces deux variables.

Tableau 2 : Paramètres de l'inférence multi-modèle expliquant la masse des œufs chez l'Hirondelle bicolore nichant dans le Sud du Québec, 2005-2008.

Paramètre	Coefficient	Err.T	IC (95%)
Ordonnée à l'origine	1,9100	0,5240	0,8830 à 2,9400
Âge de la femelle	0,0448	0,0144	0,0167 à 0,0730
Longueur de l'aile de la femelle	0,0027	0,0019	-0,0010 à 0,0064
% cultures intensives	0,0016	0,0014	-0,0013 à 0,0044
Date de ponte	-0,0027	0,0009	-0,0045 à -0,0009
Masse de la femelle	-0,0156	0,0213	-0,0573 à 0,0261
Taille de couvée	-0,1210	0,0724	-0,2630 à 0,0211
Taille de couvée ²	-0,0026	0,0036	-0,0096 à 0,0044
JoursPeséeOeuf ¹	-0,0057	0,0062	-0,0179 à 0,0064
Température moyenne	0,0118	0,0021	0,0077 à 0,0160
Nombre trous mallophages sur femelle	0,0005	0,0010	-0,0015 à 0,0025
% cultures intensives : Taille de couvée	-0,0003	0,0003	-0,0008 à 0,0002
Masse de la femelle : Heure ²	-0,0018	0,0017	-0,0050 à 0,0015
Masse de la femelle : Taille de couvée	0,0077	0,0029	0,0017 à 0,0130
Masse de la femelle : JourPeséeFemelle ³	-0,0003	0,0003	-0,0009 à 0,0002

¹ Cette variable corrige la masse de l'œuf selon le nombre de jours écoulés entre la ponte et la pesée de l'œuf

² Cette interaction corrige la masse de la femelle selon l'heure de la journée au moment de la pesée

³ Cette interaction corrige la masse de la femelle selon le nombre de jours écoulés entre la ponte et la pesée de la femelle

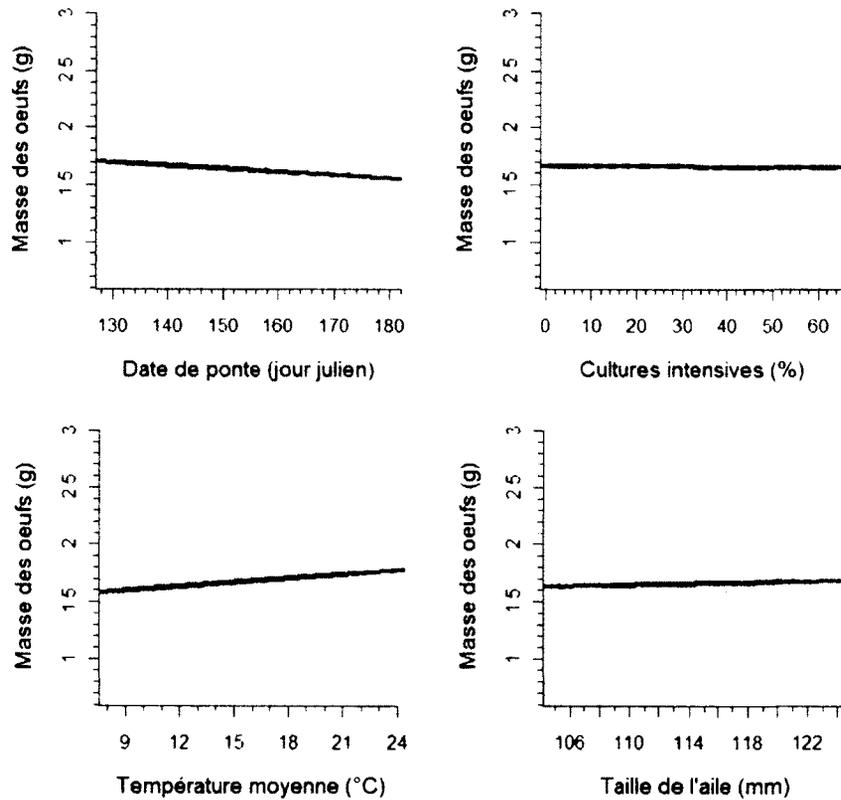


Figure 3 : Effet de la date de ponte, de la structure du paysage, de la température et de la taille de l'aile de la femelle sur la masse des œufs d'Hirondelle bicoloré nichant au Sud du Québec, 2005-2008. Les relations ont été tracées à partir des coefficients obtenus par inférence multi-modèles, en prenant l'année 2005 et les femelles SY comme catégories de référence (Tableau 2).

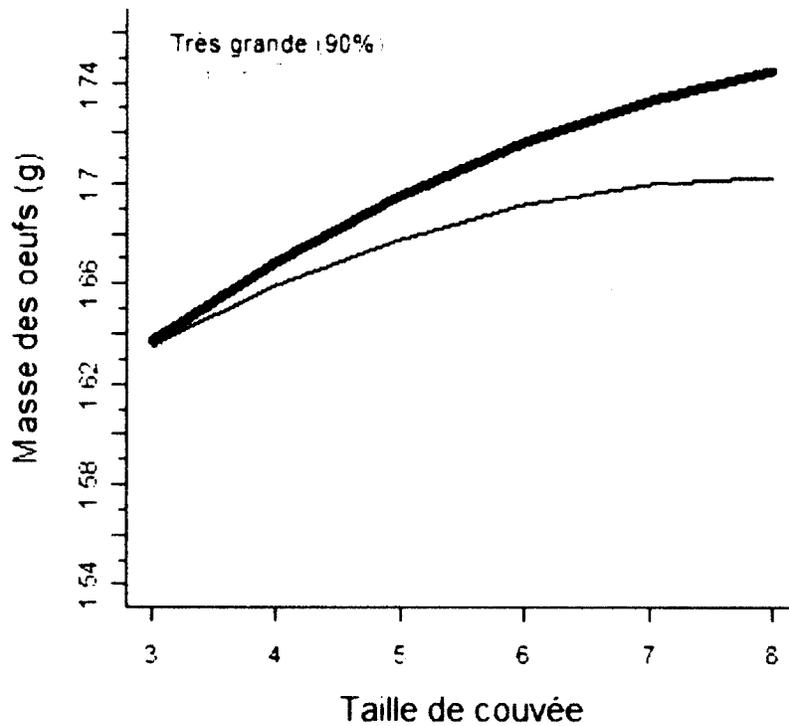


Figure 4 : Compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs en fonction de la masse de la femelle chez l'Hirondelle bicoloré nichant au Sud du Québec, 2005-2008. La grosseur des femelles est exprimée selon le rang (%) sur l'étendue des masses observées.

Effet individuel de la femelle

L'identité de la femelle explique 31,43% et 35,46% de la variation de la taille de couvée et de la masse des œufs respectivement. Pour la masse des œufs, la part expliquée par l'identité de la couvée (plasticité phénotypique), est de 15,82%.

DISCUSSION

En utilisant l'imposante base de données à notre disposition, nous avons pu vérifier l'impact de plusieurs variables sur la dépense maternelle tout en tenant compte des interactions qui peuvent exister entre elles. Notre grande taille d'échantillon nous a aussi permis de faire des analyses statistiques robustes, ce qui nous permet d'affirmer que nos résultats sont fiables. De telles analyses sont pertinentes compte tenu des résultats équivoques mentionnés dans la littérature. Ainsi, il ressort de notre étude que parmi les caractéristiques associées à la condition corporelle de la femelle, seuls la masse et l'âge influencent la dépense maternelle. Étonnamment, le paysage a un impact sur la taille de couvée, mais pas sur la masse des œufs. Quant à la température et la date de ponte, elles ont un impact indépendant sur les deux composantes de la dépense maternelle étudiées. Finalement, nous avons pu montrer qu'il existe effectivement un compromis entre le nombre et la masse des œufs, mais seulement chez les femelles les moins massives.

Effet des caractéristiques de la femelle

Plusieurs études chez différentes espèces ont montré un effet des caractéristiques de la femelle sur son succès reproducteur : entre autres, les femelles en bonne condition pondent généralement plus tôt et/ou ont plus d'œufs que les autres (e.g. Devries et al. 2008, Gladbach et al. 2010, Descamps et al. 2011). La masse ou la taille de la femelle ont aussi une influence positive sur la taille des œufs, mais expliquent rarement plus de 20% de sa variation (Christians 2002).

Nos résultats montrent que la masse de la femelle influence les deux composantes de la dépense maternelle évaluées. Une masse plus imposante pour une même taille pourrait indiquer que la femelle possède des réserves de graisse qu'elle pourrait utiliser pour la formation de ses œufs. En effet, la masse utilisée seule comme indice de condition explique un peu plus de 50% de la variation en graisse chez les oiseaux (Labocha et Hayes 2011). Comme l'a suggéré Hargitai et al. (2005), il est aussi possible que seules les femelles ayant une bonne condition corporelle puissent se permettre de pondre de gros œufs tout en s'assurant qu'il leur reste suffisamment de réserves pour prodiguer le reste des soins parentaux.

L'âge est un facteur important affectant la reproduction des oiseaux, les jeunes adultes démontrant la plupart du temps une plus faible performance de reproduction que les individus plus âgés (revue par Saether 1990). Christians (2002) a trouvé un effet de l'âge sur la date de ponte et sur la taille de couvée dans 88% et 69% des études respectivement. Quant à la masse des œufs, elle augmente en fonction de l'âge dans 46% des études, et cette relation explique jusqu'à 12-13% de la variation du trait. Trois hypothèses ont été avancées pour tenter d'expliquer pourquoi les femelles plus âgées ont un plus grand succès reproducteur : (1) les femelles âgées investissent davantage dans leur reproduction, car leurs chances de survivre pour se reproduire à nouveau diminuent ; (2) les femelles âgées d'une population sont celles ayant les meilleurs phénotypes, les autres femelles ayant progressivement disparues au fil du temps (Mauck et al. 2004) ; (3) les femelles gagnent en expérience avec l'âge et devraient être plus habiles pour acquérir des ressources et prodiguer les soins parentaux (e.g. Forslund et Pärt 1995, Pärt 2001, Balbontin et al. 2007). Il est impossible avec les résultats présentés ici de départager laquelle des hypothèses s'applique le mieux à l'Hirondelle bicolore, d'autant plus qu'elles ne sont probablement pas exclusives.

Puisque la taille des œufs est hautement héritable et répétable (Lessells et al. 1989, Potti 1993), il a été suggéré que la majeure partie de la variation de ce trait d'une couvée à l'autre serait due à des différences entre les femelles. Wiggins (1990) et Whittingham (2007) ont déjà calculé la part de variance de la masse des œufs expliquée par l'identité de la femelle et ont obtenu des résultats de 77% et 74% respectivement. Notre résultat (35,46%) est plutôt bas comparativement aux leurs, mais nous n'avons pas uniquement considéré l'identité de la femelle comme variable aléatoire, et comme plus de 600 femelles ont été considérées dans cette analyse, nous sommes confiants que la valeur que nous avons obtenue est fiable. Ce résultat semble montrer que, contrairement aux études précédentes, la part de variabilité de la masse des œufs attribuable à des différences entre les femelles n'est pas si élevée. Par conséquent, la variation de ce trait d'histoire de vie dans notre population serait davantage due à l'influence de l'environnement et ce, probablement en raison de la grande hétérogénéité spatiale rencontrée dans notre aire d'étude.

Effet de la structure du paysage

Les femelles nichant dans les milieux intensifs ont pondu moins d'œufs que leurs congénères des milieux extensifs. Les Hirondelle bicolore de notre aire d'étude seraient donc affectées par le paysage agricole qui entoure leurs nichoirs et ajusteraient leur dépense maternelle en conséquence. Plusieurs études documentent les effets négatifs de l'intensification agricole sur la diversité et l'abondance des invertébrés (e.g. Vickery et al. 2001, Hendrickx et al. 2007, Attwood et al. 2008) Ainsi, l'agriculture moderne a plusieurs fois été accusée d'avoir un impact indirect sur l'abondance et la reproduction des oiseaux insectivores à travers des changements dans la qualité et la quantité des proies disponibles (e.g. Benton et al. 2002; Evans et al. 2007; Nebel et al. 2010). De plus, les pesticides abondamment utilisés en milieux

intensifs sont bioaccumulés par les hirondelles, ce qui affecte leur physiologie et peut réduire leur succès reproducteur (Bishop et al. 2000, Smits et al. 2005).

Toutefois, le paysage n'a pas d'effet sur la masse des œufs. Ceci pourrait résulter du fait que lorsque les ressources sont moins abondantes, les femelles préfèrent diminuer la quantité d'œufs pondus que la masse de ces derniers, car les jeunes provenant d'œufs plus gros sont plus massifs à la naissance et ont donc plus de chances de survivre dans un environnement hostile (Williams 1994, Krist 2010). L'ajout de nourriture n'a aucun effet sur la masse des œufs dans 64% des 28 études revues par Christians (2002), qui a aussi constaté qu'aucune des quelques études de restriction alimentaire n'a décelé d'effet d'un manque de nourriture sur la masse des œufs. Pourtant, quelques études sur l'Hirondelle bicolore ont montré que l'abondance de nourriture retrouvée naturellement dans le milieu affecte positivement la masse des œufs (Nooker et al. 2005, Ardia et al. 2006). Il est donc possible que la différence d'abondance d'insectes le long de notre gradient environnemental soit assez grande pour induire un changement dans la taille de couvée, mais pas suffisamment pour que les hirondelles soient aussi contraintes de diminuer la masse de leurs œufs.

Dans notre système d'étude, on remarque que les milieux d'agriculture intensive ont moins de diptères en nombre et en biomasse que les milieux d'agriculture extensive, mais cette différence n'est observée qu'après la ponte, voire l'éclosion des œufs (Rioux-Paquette et al. sous presse). Nous savons aussi que la composition des communautés d'insectes lors de la période d'élevage des oisillons change avec le type de culture, les champs de maïs présentant une diversité et une abondance de diptères moindre que les autres cultures (L. Laplante, J. Savage et M. Bélisle, données non publiées). Puisque l'effet du paysage sur la dépense maternelle passe probablement par son impact sur les insectes, de plus amples études sur la

disponibilité et la qualité des proies des hirondelles tôt en saison alors que l'épandage d'insecticides n'a pas encore commencé méritent être menées.

Effet de la température

Indépendamment de la date de ponte, la température ressentie pendant la formation des œufs avait un effet positif sur la ponte de l'Hirondelle bicoloré. Dans la littérature, les résultats sont équivoques, présentant parfois une relation positive entre la température et le nombre d'œufs par couvée (Nooker et al. 2005) et parfois une absence de relation (Pendlebury et Bryant 2005). Chez les passereaux, l'effet de la température sur la taille des œufs est souvent positif (Nager et van Noordwijk 1992, Saino et al. 2004, Hargitai et al. 2005, Whittingham et al. 2007) et explique au plus entre 10 et 15% de la variation de ce trait (Christians 2002). La plupart des études ayant montré une relation entre la dépense maternelle et la température expliquent que celle-ci existe par l'intermédiaire de l'abondance de nourriture et/ou de la thermorégulation (Saino et al. 2004; Hargitai et al. 2005; Ardia et al. 2006; Whittingham et al. 2007). Les températures froides nécessitent de l'oiseau qu'il investisse une plus grande part de son énergie pour la thermorégulation, laissant moins d'énergie pour la reproduction (Ojanen 1983; Nager et van Noordwijk 1992). De plus, les conditions météorologiques font varier la quantité de proies disponibles pour les insectivores aériens, car elles influencent les activités de vol des insectes (Taylor 1963, Goulson et al. 2005). Plus précisément, les températures chaudes et la durée d'ensoleillement ont une influence bénéfique sur l'abondance des insectes en vol, alors que les précipitations et la vitesse du vent diminuent leur nombre (Gruebler et al. 2008). Ces facteurs ont ainsi une influence sur les traits d'histoire de vie des insectivores en modifiant la quantité de ressources alimentaires qui leur est disponible (McCarty et Winkler 1999b). Ardia et al. (2006) ont trouvé que la

température, indépendamment de la disponibilité de la nourriture, n'a pas d'effet sur la taille des œufs, ce qui laisse croire que les demandes thermorégulatoires ont peu d'influence sur les œufs des Hirondelle bicolore de leur site d'étude. Sur notre aire d'étude, nous observons une relation entre la température moyenne pendant la période de capture et les diptères récoltés dans nos pièges : l'abondance et la biomasse des diptères augmentent jusqu'à une température de 15-16°C, mais diminuent lorsque les températures sont plus chaudes (Rioux-Paquette et al. sous presse). Ainsi, puisque l'effet de la température que nous avons observé sur la dépense maternelle est positif, même si la quantité d'insectes diminue à plus haute température, cela suggère que l'énergie requise pour la thermorégulation aurait un effet sur la ponte des œufs.

Effet de la date de ponte

Selon nos modèles, la variable qui a le plus d'influence sur la taille de couvée est la date de ponte. La relation entre ces deux variables a été observée dans plusieurs études (e.g., Klomp 1970, Murphy et Haukioja 1986, Perrins 1989). Il existe plusieurs hypothèses pour expliquer la réduction saisonnière de la taille de couvée. L'une d'entre elles explique ce phénomène par une différence de « qualité phénotypique » entre les femelles, c'est-à-dire que celles qui sont capables de pondre tôt, alors que c'est plus coûteux et plus risqué de le faire, sont en meilleure condition et sont aussi capables de produire une plus grosse couvée que les autres (hypothèse de la qualité, Bowlin et Winkler 2004). Une autre hypothèse propose que les femelles qui pondent tard réduisent la taille de leur couvée en réponse à la date *per se* ou à un déclin dans la qualité de l'environnement, qui induirait une diminution des chances de survie de leurs oisillons (hypothèse de la date, Winkler et Allen 1996, Shutler et al. 2006, Dawson 2008).

Dans notre étude, l'effet de la condition de la femelle sur la taille de couvée persiste dans les modèles indépendamment de la date de ponte, ce qui soutient l'hypothèse de la qualité. On remarque aussi que la masse des œufs n'a diminué que légèrement dans le temps, alors que si l'hypothèse de la date était vraie, on devrait plutôt s'attendre à ce que les femelles investissent davantage dans la taille des œufs pour donner une plus grande chance de survie aux oisillons. Par contre, la quantité d'insectes disponibles diminue effectivement vers la fin de la saison de reproduction (Rioux-Paquette et al., sous presse). Puisque la nourriture est plus difficile à trouver, une femelle qui pond tard aurait donc intérêt à produire moins de rejetons, de manière à s'assurer que la quantité de ressources attribuée à chacun d'entre eux soit suffisante. De même, les oisillons nés tard en saison pourraient avoir plus de difficulté à se nourrir par eux-mêmes suite à l'envol, ainsi la survie post-envol serait plus faible pour les couvées tardives. De plus, puisque l'Hirondelle bicolorre commence à migrer peu après la reproduction (en juillet et août, Winkler et al. 2011), le temps de préparation pour la migration est plus court chez les oisillons nés tardivement, ce qui pourrait contribuer à diminuer leurs chances de survie pendant la migration. Notre étude ne nous permet pas d'appuyer l'une ou l'autre de ces hypothèses sur le déclin saisonnier de la taille de couvée, et il est fort probable que celles-ci ne soient pas mutuellement exclusives et agissent de concert.

Il existe aussi des hypothèses associées à la génétique qui pourraient expliquer la réduction saisonnière de la taille de couvée. Par exemple, Garant et al. (2008) ont montré qu'il existe une covariance génétique négative entre la date de ponte et la taille de couvée chez la Mésange charbonnière, mais seulement lors des années plus froides du début du suivi à long terme de leur population. Ainsi, dans certaines conditions environnementales, une corrélation génétique entre la date de ponte et la taille de couvée pourrait expliquer qu'une ponte tardive entraîne une diminution du nombre d'œufs dans la couvée. Par ailleurs, une autre hypothèse est qu'il peut exister une sélection corrélationnelle entre ces deux traits. En effet, il semble que la

combinaison d'une date de ponte hâtive avec une couvée aux œufs nombreux produit le plus grand succès reproducteur, alors qu'une grande couvée tardive n'est pas une stratégie de reproduction très efficace (Garant et al. 2007). Des études génétiques sur notre population sont nécessaires pour vérifier l'existence de covariance génétique ou de sélection corrélacionnelle entre les traits associés à la production des œufs.

Relation entre la taille de couvée et la masse des œufs

Il a souvent été rapporté qu'il ne semblait pas exister de relation entre la taille des œufs et le nombre d'œufs pondus au sein d'une même population (Christians 2002). Toutefois, nos modèles indiquent que le compromis entre la masse des œufs et la taille de couvée est présent lorsqu'il est évalué selon la masse des femelles (Fig. 5). Les femelles les plus légères, en plus d'avoir des œufs plus légers, sont soumises à un compromis plus prononcé que les femelles plus massives. Cela laisse penser que les femelles en moins bonne condition doivent faire un choix entre la quantité et la qualité des œufs, alors que les femelles en meilleure condition peuvent acquérir suffisamment de ressources pour investir dans les deux traits à la fois. On aurait aussi pu s'attendre à ce que dans un milieu de bonne qualité où les ressources sont nombreuses, les femelles aient à faire un compromis moindre ou nul comparativement à dans un environnement plus hostile, mais cela ne fut pas le cas dans notre aire d'étude. Cette absence de dépendance environnementale au niveau du compromis pourrait résulter du fait que nous avons considéré toutes les années de données ensemble, car il semble que l'effet de la structure du paysage sur le comportement et le succès de reproduction des femelles Hironnelle bicolore varie entre les années (Baeta et al. 2012).

Nous aurions aimé vérifier que le compromis entre la qualité et la quantité des jeunes produits n'existe pas seulement au niveau de la population, mais aussi au niveau individuel (van Noordwick et De Jong 1986, Reznick et al. 2000, Cam et al. 2002). Ainsi, on aurait peut-être pu voir qu'une femelle plus légère pond des œufs plus massifs lors des années où elle en pond moins, alors qu'une femelle en très bonne condition arrive toujours à pondre de nombreux gros œufs. Toutefois, le trop peu de femelles qui ont été recapturées au cours des quatre années où nous avons mesuré la masse des œufs nous empêche de faire les analyses nécessaires pour répondre à une telle question.

En résumé, les femelles plus lourdes et plus âgées, les températures plus chaudes et les paysages ayant une faible proportion de cultures intensives ont des effets positifs sur la dépense maternelle. Notre imposante base de données, ainsi que le gradient environnemental sur lequel est basé notre système d'étude, nous ont permis de tester de concert un bon nombre de variables pouvant affecter la dépense maternelle, ce qui permet de contrôler pour des effets confondants. L'existence d'un compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs a été trouvée lorsque la masse des femelles fut tenue en compte, les femelles plus légères ayant un compromis plus important à faire que les plus lourdes. Ainsi, en considérant des interactions avec la condition de la femelle ou avec la qualité du milieu, il est possible que l'on s'aperçoive que les compromis entre les variables de dépense parentale sont plus fréquents que ce qui a pour l'instant été rapporté dans la littérature.

REMERCIEMENTS

Nous désirons remercier tous les étudiants et les assistants de terrain qui ont participé au projet et qui ont contribué à la collecte de données sur le terrain depuis

2004. Le projet ne pourrait pas avoir lieu sans la générosité des producteurs agricoles qui nous donnent accès à leurs terres année après année. Nous voulons aussi remercier Dany Garant et Fanie Pelletier pour leurs commentaires sur une version antérieure de cet article. Cette étude a été financée par le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG) par l'entremise d'une subvention à la découverte octroyée à Marc Bélisle, Dany Garant et Fanie Pelletier, et d'une subvention de projets stratégiques octroyée à Marc Bélisle et Dany Garant. L'étude a aussi été supportée par la Fondation canadienne pour l'Innovation auprès de Marc Bélisle et Dany Garant, ainsi que par le Fonds de recherche du Québec sur la nature et les technologies (FRQNT) et par les Chaires de recherche Canada auprès de Marc Bélisle et Fanie Pelletier. Stéphanie Pellerin a été supportée financièrement pendant ses études par des bourses de recherche provenant du CRSNG et du FQRNT.

ANNEXE 1

Composition des différents modèles mis en compétition pour expliquer deux composantes de la dépense maternelle de l'Hirondelle bicoloré nichant le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, 2004-2011.

Analyse	<i>Taille de couvée</i>			<i>Masse des œufs</i>			
Modèles	Paysage	Femelle	Météo	Paysage	Femelle	Météo	Reproduction
	Année	Année	Année	Numéro de la ferme	Numéro de la ferme	Numéro de la ferme	Numéro de la ferme
Facteurs aléatoires	Numéro de la ferme	Numéro de la ferme	Numéro de la ferme	Identité de la femelle	Identité de la femelle	Identité de la femelle	Identité de la femelle
	Identité de la femelle	Identité de la femelle	Identité de la femelle	Identité de la couvée	Identité de la couvée	Identité de la couvée	Identité de la couvée
	Date de ponte	Date de ponte	Date de ponte	Date de ponte	Date de ponte	Date de ponte	Date de ponte
	% de cultures intensives	Masse de la femelle	Température moyenne	JourPeséeOeuf ¹	JourPeséeOeuf	JourPeséeOeuf	JourPeséeOeuf
		Longueur de l'aile de la femelle		% de cultures intensives	Masse de la femelle	Température moyenne	Taille de couvée
		Âge de la femelle			Longueur de l'aile de la femelle		Taille de couvée ²
Facteurs fixes		Nombre de trous de mallophages			Âge de la femelle		Masse de la femelle: Taille de couvée ⁴
		Masse de la femelle: Heure ²			Nombre de trous de mallophages		% de cultures intensives: Taille de couvée ⁴
		Masse de la femelle: JoursPeséeFemelle ³			Masse de la femelle: Heure		
					Masse de la femelle: JoursPeséeFemelle		

¹ Cette variable corrige la masse de l'œuf selon le nombre de jours écoulés entre la ponte et la pesée de l'œuf

² Cette interaction corrige la masse de la femelle selon l'heure de la journée au moment de la pesée

³ Cette interaction corrige la masse de la femelle selon le nombre de jours écoulés entre la ponte et la pesée de la femelle

⁴ Ajouté lorsque le modèle Reproduction est considéré avec les modèles Femelle et/ou Paysage respectivement

ANNEXE 2

Δ AICc et poids d'Akaike des modèles expliquant deux composantes de la dépense maternelle chez l'Hirondelle bicolore nichant le long d'un gradient d'intensification agricole dans le Sud du Québec, 2004-2011.

(a) Taille de couvée

Modèle	Delta AICc	Poids
Complet	0,00	0,88
Femelle+Paysage	3,95	0,12
Femelle+Météo	16,42	0,00
Femelle	18,69	0,00
Nul	308,30	0,00

(b) Masse des œufs

Modèle	Delta AICc	Poids
Femelle+Météo+Repro	0,00	0,62
Complet	2,18	0,21
Femelle+Météo	3,25	0,12
Femelle+Météo+Paysage	5,18	0,05
Femelle+Repro+Paysage	28,82	0,00
Femelle+Repro	29,05	0,00
Femelle	33,66	0,00
Femelle+Paysage	34,07	0,00
Nul	113,24	0,00

RÉFÉRENCES

- Ankney, C. D. 1980. Egg weight, survival, and growth of lesser snow goose goslings. – *J. Wildl. Manage.* 44:174-182.
- Ardia, D. R., Wasson, M. F. and Winkler, D. W. 2006. Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in tree swallows *Tachycineta bicolor*. – *J. Avian Biol.* 37:252-259.
- Arnold, T. W. and Green, A. J. 2007. On the allometric relationship between size and composition of avian eggs : a reassessment. – *Condor* 109:705-714.
- Attwood, S. J., Maron, M., House, A. P. N. and Zammit, C. 2008. Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? – *Global Ecol. Biogeogr.* 17:585-599.
- Baeta, R., Bélisle, M. and Garant, D. 2012. Agricultural intensification exacerbates female-biased primary brood sex-ratio in tree swallows. – *Landscape Ecol.* 27:1395-1405.
- Balbontín, J., Hermosell, I. G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F. and Møller, A. P. 2007. Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory barn swallow *Hirundo rustica*. – *J. Anim. Ecol.* 76:915-925.
- Bélanger, L. and Grenier, M. 2002. Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. – *Landscape Ecol.* 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. – *J. Appl. Ecol.* 39:673-687.
- Benton, T. G., Vickery, J. A. and Wilson, J. D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? – *Trends Ecol. Evol.* 18:182.
- Bernardo, J. 1996. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. – *Am. Zool.* 36:216-236.
- Bishop, C. A., Collins, B., Mineau, P., Burgess, N. M., Read, W. F. and Risley, C. 2000. Reproduction of cavity-nesting birds in pesticide-sprayed apple orchards in southern Ontario, Canada, 1988-1994. – *Environ. Toxicol. Chem.* 19:588-599.

- Booth, D. T., Clayton, D. H. and Block, B. A. 1993. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. – Proc. R. Soc. London, Ser. B 253:125-129.
- Bourgault, P., Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P. and Lambrechts, M. M. 2007. Between-population differences in egg composition in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). – Can. J. Zool. 85:71-80.
- Bourgault, P., Perret, P. and Lambrechts, M. M. 2009. Food supplementation in distinct Corsican oak habitats and the timing of egg laying by blue tits. – J. Field Ornithol. 80:127-134.
- Bowlin, M. S. and Winkler, D. W. 2004. Natural variation in flight performance is related to timing of breeding in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) in New York. – Auk 121:345-353.
- Britschgi, A., Spaar, R. and Arlettaz, 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. – Biol. Conserv. 130:193-205.
- Brown, C. R. and Brown, M. B. 1999. Fitness components associated with laying date in the cliff swallow. – Condor 101:230-245.
- Bryant, D. M. 1975. Breeding biology of house martins *Delichon urbica* in relation to aerial insect abundance. – Ibis 117:180-216.
- Burley, R. W. and Vadehra, D. V. 1989. The avian egg : chemistry and biology. – Wiley.
- Burnham, K. P. and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. – Springer.
- Cam, E., Link, W. A., Cooch, E. G., Monnat, J. Y. and Danchin, E. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. – Am. Nat. 159:96-105.
- Christians, J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. – Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 77:1-26.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. – Princeton University Press.

Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. and Thomson, D. L. 1997. U.K. birds are laying eggs earlier. – *Nature* 388:526-527.

Dawson, R. D. 2008. Timing of breeding and environmental factors as determinants of reproductive performance of tree swallows. – *Can. J. Zoology* 86:843-850.

Descamps, S., Bêty, J., Love, O. P. and Gilchrist, H. G. 2011. Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. – *Funct. Ecol.* 25:671-681.

Devries, J. H., Brook, R. W., Howerter, D. W. and Anderson, M. G. 2008. Effects of spring body condition and age on reproduction in mallards (*Anas platyrhynchos*). – *Auk* 125:618-628.

Dufva, R. 1996. Blood parasites, health, reproductive success, and egg volume in female great tits *Parus major*. – *J. Avian Biol.* 27:83-87.

Dunn, P. O. and Winkler, D. W. 1999. Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. – *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 266:2487-2490.

Dunn, P. O. and Whittingham, L. A. 2005. Radio-tracking of female tree swallows prior to egg-laying. – *J. Field Ornithol.* 76:259-263.

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*. – *Agric., Ecosyst. Environ.* 122:267-273.

Forslund, P., and Part, T. 1995. Age and reproduction in birds : hypotheses and tests. – *Trends Ecol. Evol.* 10:374-378.

Fox, C. W., Roff, D. A. and Fairbairn, D. J. 2001. *Evolutionary ecology : concepts and case studies.* – Oxford University Press.

Garamszegi, L. Z., Török, J., Tóth, L. and Michl, G. 2004. Effect of timing and female quality on clutch size in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. – *Bird Study* 51:270-277.

Garant, D., Kruuk, L. E. B., McCleery, R. H. and Sheldon, B. C. 2007. The effects of environmental heterogeneity on multivariate selection on reproductive traits in female great tits. – *Evolution* 61:1546-1559.

- Garant, D., Hadfield, J. D., Kruuk, L. E. B. and Sheldon, B. C. 2008. Stability of genetic variance and covariance for reproductive characters in the face of climate change in a wild bird population. – *Mol. Ecol.* 17:179-188.
- Ghilain, A. and Bélisle, M. 2008. Breeding success of tree swallow along a gradient of agricultural intensification. – *Ecol. Applic.* 18:1140-1154.
- Gladbach, A., Gladbach, D. J. and Quillfeldt, P. 2010. Seasonal clutch size decline and individual variation in the timing of breeding are related to female body condition in a non-migratory species, the upland goose *Chloephaga picta leucoptera*. – *J. Ornithol.* 151:817-825.
- Goulson, D., Derwent, L. C., Hanley, M. E., Dunn, D. W. and Ablins, S. R. 2005. Predicting calyptrate fly populations from the weather, and probable consequences of climate change. – *J. Appl. Ecol.* 42:795-804.
- Gruebler, M. U., Morand, M. and Naef-Daenzer, B. 2008. A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. – *Agric., Ecosyst. Environ.* 123:75-80.
- Hargitai, R., Török, J., Tóth, L., Hegyi, G., Rosivall, B., Szigeti, B. and Szöllösi, E. 2005. Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). – *Auk* 122:509-522.
- Hendrickx, F., Maelfait, J. P., van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. and Bugter, R. 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. – *J. Appl. Ecol.* 44:340-351.
- Hochachka, W. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of song sparrows. – *Ecology* 71:1279-1288.
- 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., Boutin, C. and DesGranges, J-L. 1996. Habitats fauniques du milieu rural québécois: une analyse floristique. – *Can. J. Bot.* 74:323-336.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch size in birds: a review. – *Ardea* 58:1-124.
- Komdeur, J. 1996. Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. – *Behav. Ecol.* 7:417-425.

- Krist, M. 2011. Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. – Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 86:692-716.
- Labocha, M. K. and Hayes, J. P. 2011. Morphometric indices of body condition in birds: a review. – J. Ornithol. 153:1-22.
- Lessells, C. M., Cooke, F. and Rockwell, R. F. 1989. Is there a trade-off between egg weight and clutch size in wild lesser snow geese (*Anser c. caerulescens*)? – J. Evol. Biol. 2:457-472.
- Liljeström, M., Cooper, C. and Reboreda, J. C. 2012. Clutch investment in the Chilean swallow (*Tachycineta meyeni*) shifts with time of breeding and position in the sequence of laying. – Condor 114:377-384.
- Lloyd, D. G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. – Am. Nat. 129:800-817.
- Magrath, R. D. 1992. Seasonal changes in egg-mass within and among clutches of birds: general explanations and a field study of the blackbird *Turdus merula*. – Ibis 134:171-179.
- Manning, T. H. 1982. Daily measurements of variation in weight loss of eggs of seven passerine species before and during natural incubation. – Can. J. Zool. 60:3143-3149.
- Mauck, R. A., Huntington, C. E. and Grubb Jr, T. C. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. – Evolution 58:880-885.
- McCarty, J. P. and Winkler, D. W. 1999a. Foraging ecology and diet selectivity of tree swallows feeding nestlings. – Condor 101:246-254.
- McCarty, J. P. and Winkler, D. W. 1999b. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling tree swallows *Tachycineta bicolor*. – Ibis 141:286-296.
- Meijer, T., Nienaber, U., Langer, U. and Trillmich, F. 1999. Temperature and timing of egg-laying of European starlings. – Condor 101:124-132.
- Mengelkoch, J. M., Niemi, G. J. and Regal, R. R. 2004. Diet of the nestling tree swallow. – Condor 106:423-429.
- Morris, A. J., Wilson, J. D., Whittingham, M. J. and Bradbury, R. B. 2005. Indirect effects of pesticides on breeding yellowhammer (*Emberiza citrinella*). – Agric., Ecosyst. Environ. 106:1-16.

- Murphy, E. C. and Haukioja, E. 1986. Clutch size in nidicolous birds. – *Curr. Ornithol.* 4:141-180.
- Myers, G. W. and Redfern, C. P. F. 2011. Change in body mass during breeding in barn swallows *Hirundo rustica*. – *Bird Study* 58:248-256.
- Nager, R. G. and van Noordwijk A. J. 1992. Energetic limitation in the egg-laying period of great tits. – *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 249:259-263.
- Nebel, S., Mills, A., McCracken, J. D. and Taylor, P. D. 2010. Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. – *Avian Conserv. Ecol.* 5:1-14.
- Nooker, J. K., Dunn, P. O. and Whittingham, L. A. 2005. Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). – *Auk* 122:1225-1238.
- van Noordwijk, A. J. and De Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. – *Am. Nat.* 128:137-142.
- Nur, N. 1984. Increased reproductive success with age in the California gull: due to increased effort or improvement of skill? – *Oikos* 43:407-408.
- Ojanen, M. 1983. Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the great tit *Parus major* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. – *Ann. Zool. Fenn.* 20:65-71.
- Pärt, T. 2001. The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. – *Anim. Behav.* 62:379-388.
- Pendlebury, C. J. and Bryant, D. M. 2005. Effects of temperature variability on egg mass and clutch size in great tits. – *Condor* 107:710-714.
- Perrins, C. M. 1996. Eggs, egg formation and the timing of breeding. – *Ibis* 138:2-15.
- Perrins, C. M. and McCleery, R. H. 1989. Laying dates and clutch size in the great tit. – *Wilson Bull.* 101:236-253.
- Potti, J. 1993. Environmental, ontogenetic, and genetic variation in egg size of pied flycatchers. – *Can. J. Zool.* 71:1534-1542.
- Reznick, D., Nunney, L. and Tessier, A. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. – *Trends Ecol. Evol.* 15:421-425.

- Rioux-Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F. and Bélisle, M. In press, 2012. Seasonal patterns in tree swallow prey (*Diptera*) abundance are affected by agricultural intensification. – *Ecol. Applic.*
- Robertson, R. J. and Rendell, W. B. 2001. A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. – *J. Anim. Ecol.* 70:1014-1031.
- Robinson, R. A. and Sutherland, W. J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. – *J. Appl. Ecol.* 39:157-176.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. – Chapman and Hall.
- Rowe, L., Ludwig, D. and Schluter, D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. – *Am. Nat.* 143:698-722.
- Saether, B.-E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. – In: Power, D.M. (ed.), *Current Ornithology*. Plenum Press, pp. 251-283.
- Saino, N., Romano, M., Ambrosini, R., Ferrari, R. P. and Møller, A. P. 2004. Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous barn swallow, *Hirundo rustica*. – *Funct. Ecol.* 18:50-57.
- 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, C. C. and Fretwell, S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. – *Am. Nat.* 108:499-506.
- Smits, J. E. G., Bortolotti, G. R., Sebastian, M. and Ciborowski, J. J. H. 2005. Spatial, temporal, and dietary determinants of organic contaminants in nestling tree swallows in Point Pelee National Park, Ontario, Canada. – *Environ. Toxicol. Chem.* 24:3159-3165.
- Stapleton, M. K. and Robertson, R. J. 2006. Female tree swallow home-range movements during their fertile period as revealed by radio-tracking. – *Wilson J. Ornithol.* 118:502-507.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. – Oxford University Press.

- Stutchbury, B. J. and Robertson, R. J. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female tree swallows (*Tachycineta bicolor*). – *Can. J. Zool.* 66:827-834.
- Swaddle, J. P., Witter, M. S., Cuthill, I. C., Budden, A. and McCowen, P. 1996. Plumage condition affects flight performance in common starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. – *J. Avian Biol.* 27:103-111.
- Taylor, L. R. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. – *J. Anim. Ecol.* 32:99-117.
- Taylor, R. L., Maxwell, B. D. and Boik, R. J. 2006. Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. – *Agric. Ecosyst. Environ.* 116:157-164.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. and Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. – *Ecol. Lett.* 8:857-874.
- 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. – *J. Appl. Ecol.* 38:647-664.
- Wardrop, S. L. and Ydenberg, R. C. 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., Dunn, P. O. and Lifjeld, J. T. 2007. Egg mass influences nestling quality in tree swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. – *Condor* 109:585-594.
- Wiggins, D. A. 1990. Sources of variation in egg mass of tree swallows *Tachycineta bicolor*. – *Ornis Scand.* 21:157-160.
- Williams, T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. – *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 69:35-59.
- Williams, T. D. 2005. Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience* 55:39-48.
- Winkler, D. W. and Wallin, K. 1987. Offspring size and number: a life history model linking effort per offspring and total effort. – *Am. Nat.* 129:708-720.

Winkler, D. W. and Allen, P. E. 1996. The seasonal decline in tree swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment? – *Ecology* 77:922.

Winkler, D. W., Hallinger, K. K., Ardia, D. R., Robertson, R. J., Stutchbury, B. J. and Cohen, R. R. 2011. Tree swallow (*Tachycineta bicolor*). – In: Poole, A. (ed.), *The birds of North America online*. Cornell Lab of Ornithology.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. – Springer.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude vient s'inscrire dans un projet à long terme débuté en 2004 et visant à déterminer les impacts du paysage sur le succès reproducteur et la survie des Hirondelle bicoloré nichant en milieu agricole dans le Sud du Québec. Elle s'est penchée plus précisément sur la production des œufs par la femelle, et a montré que plusieurs facteurs liés à la condition corporelle de la mère ainsi qu'à l'environnement dans lequel les œufs sont conçus influencent leur nombre et leur masse.

La condition corporelle de la femelle est importante dans la détermination de la dépense maternelle que celle-ci pourra effectuer. En effet, la masse et l'âge influencent à la fois la date de ponte, la taille de la couvée et la masse des œufs, tandis que la taille de l'aile est le facteur de plus important pour le choix de la date de ponte. Des travaux parallèles montrent que depuis le début du projet, les femelles de notre système sont de plus en plus petites (masse plus faible) au fil des ans (S. Rioux-Paquette, manuscrit en préparation). Sachant que la condition corporelle a une influence notable sur la dépense maternelle, on pourrait s'attendre à ce que la production des œufs ait diminué dans les dernières années. Toutefois, le succès reproducteur des femelles, qu'il soit considéré au niveau du nombre d'œufs pondus ou du nombre d'oisillons envolés, n'a pas diminué depuis le début du projet. Une hypothèse pouvant être soulevée pour expliquer ce phénomène est que les femelles compensent leur plus faible condition corporelle d'une manière ou d'une autre, par exemple en apportant plus de soins aux jeunes, ce qui aurait permis jusqu'à présent de maintenir le succès reproducteur de la population à un niveau comparable d'année en année. Mais une telle compensation ne se fait pas sans coût, et il est probable que le succès reproducteur des hirondelles de notre population commence à décliner si celles-ci continuent d'être de plus en plus légères avec le temps.

Mon étude a montré que le compromis entre la masse des œufs et la taille de couvée existe bel et bien, mais seulement chez les femelles les moins massives. Ce n'est pas la première fois qu'est documenté un compromis entre deux traits d'histoire de vie qui se manifeste en fonction de la condition corporelle de la femelle ou de l'environnement (e.g. Clutton-Brock *et al.*, 1996 ; Festa-Bianchet *et al.*, 1998 ; Hamel *et al.*, 2009), mais cela n'a été montré qu'à peu de reprises spécifiquement pour le compromis entre la taille de couvée et la masse des œufs (Blums *et al.*, 2002). Jusqu'à présent, les résultats sont plutôt équivoques quant à la présence de ce compromis (Christians, 2002), mais en considérant des interactions avec la condition de la femelle ou avec la qualité du milieu comme je l'ai fait dans cette étude, il est possible que l'on découvre que les compromis entre les variables de dépense maternelle chez les oiseaux soient plus fréquents que ce qui a pour l'instant été rapporté dans la littérature.

Le paysage a un effet moins important que ce auquel on se serait attendu : il influence seulement la taille de couvée. Pourtant, sur notre aire d'étude, l'intensivité de l'agriculture a un effet négatif important sur le taux d'occupation des nichoirs par les hirondelles (Robillard, 2011) et le nombre de jeunes à l'envol (Ghilain et Bélisle, 2008), ainsi que sur la croissance des oisillons (Lamoureux, 2010). Pour expliquer ces relations négatives, les études antérieures ont invoqué que l'abondance de nourriture devait être plus faible en milieux intensifs. En effet, ces milieux ont une moins grande abondance (Rioux-Paquette *et al.*, 2012) et diversité (L. Laplante, J. Savage et M. Bélisle, données non publiées) de diptères que les milieux extensifs. Ainsi, il est un peu étrange que le paysage semble offrir moins de nourriture aux hirondelles, mais qu'elles réussissent tout de même à se reproduire au même moment et à produire des œufs de masse semblable partout sur l'aire d'étude. Il est possible que les insectes récoltés dans nos pièges et qui ont été utilisés pour ces analyses sur les populations d'insectes ne correspondent pas exactement à ce qui est réellement disponible pour les hirondelles. En effet, les pièges sont placés en

bordure des champs, à environ un mètre du sol, alors que les hirondelles chassent généralement au-dessus des champs et à une hauteur beaucoup plus élevée. De plus, les hirondelles sont peut-être très sélectives quant aux insectes qu'elles attrapent. Des travaux présentement en cours, qui s'intéressent à la composition des bols alimentaires que les adultes amènent à leurs oisillons, devraient permettre de comparer ce que les hirondelles mangent par rapport à ce qui est disponible dans le milieu et ainsi nous donner une meilleure idée de l'influence du paysage sur la reproduction. D'un autre côté, les données d'insectes qui ont été utilisées pour faire les analyses d'abondance et de diversité de diptères ont été récoltées à partir du début du mois de juin, alors qu'environ 85% des pontes surviennent avant cette date (moyenne : 23 mai). Ainsi, des analyses effectuées sur des récoltes d'insectes plus hâtives nous aideraient peut-être à mieux comprendre l'effet de la nourriture disponible avant la ponte sur la dépense maternelle.

J'ai aussi testé l'effet de quelques facteurs sur la date de ponte, mais je n'en ai pas parlé dans mon article afin de me concentrer sur la taille de couvée et la masse des œufs. Néanmoins, compte tenu de l'influence importante de la date de ponte sur la production des œufs, je désire laisser quelques mots sur certains des résultats que j'ai obtenus : mes analyses montraient que certaines caractéristiques des femelles, comme la taille de l'aile et la masse, influençaient le moment de la ponte, mais je n'avais pas en ma possession les données nécessaires pour déterminer de quelle façon l'environnement joue un rôle dans la décision de pondre. Bien sûr, l'abondance des insectes tôt en saison pourrait avoir un effet, mais selon mes résultats, la structure du paysage agricole, que l'on associe normalement à la quantité et la qualité de la nourriture disponible, n'affectait pas la date de ponte. Si je n'observais pas de différence de date de ponte entre les milieux, c'est peut-être parce que la date de ponte est déterminée par un autre facteur que je n'ai pas inclus dans les analyses, et que l'abondance de nourriture n'a qu'un effet mineur sur le choix du moment de la ponte. On peut donc penser que le choix de la date de ponte repose davantage sur

les conditions environnementales en début de saison, voire pendant ou avant la migration. En effet, l'abondance de nourriture et la température prévalant à ces moments influencent la date d'arrivée des oiseaux migrateurs, comme l'expliquent certaines études ayant montré que cette date varie d'une année à l'autre (Forchhammer et al. 2002, Smith et Moore 2005, Palm et al. 2009). Les études qui se sont penchées sur le calendrier de migration de l'Hirondelle bicolore suggèrent qu'il répond aux changements de température, mais on en ignore encore par quel mécanisme (Winkler *et al.* 2011). Si les hirondelles de notre système ne passent pas toutes l'hiver au même endroit (l'aire d'hivernage correspond principalement à la Floride et à la côte du Golf du Mexique, mais aussi au Sud des États-Unis et à l'Amérique centrale [Winkler *et al.*, 2011]), la distance de migration et la météo pourraient influencer la date d'arrivée des hirondelles. Cependant, il semble que la date d'arrivée sur l'aire de reproduction ne soit pas corrélée à la date de ponte du premier œuf (Stutchbury et Robertson, 1988). Une autre explication pourrait être que les conditions environnementales sur l'aire d'hivernage et lors de la migration auraient une influence sur la date de ponte par l'entremise de leur effet sur la condition corporelle des femelles lors de leur arrivée, et mes résultats montrent que la masse de la femelle est importante pour le moment de la ponte. Tout ceci n'est que des suppositions : très peu d'informations existent concernant les Hirondelle bicolore en migration et sur l'aire d'hivernage (Winkler *et al.*, 2011), il est donc difficile pour l'instant de s'avancer beaucoup sur la question de la date de ponte.

Une grande quantité d'études dans la littérature portent sur les œufs. Toutefois, les résultats sont souvent équivoques quant à l'influence de certains facteurs sur la masse des œufs ou la taille de couvée. De plus, la plupart des études ne considèrent que quelques facteurs à la fois sur une ou l'autre des composantes de la dépense maternelle. Grâce à l'imposante quantité de données amassées depuis le début du projet, mon étude a pu analyser conjointement un plus grand nombre de facteurs, ce qui permet de tracer un portrait un peu plus global de la dépense maternelle chez les

hirondelles de notre système. Ma grande taille d'échantillon a aussi permis de faire des analyses statistiques robustes, ce qui me permet d'affirmer que mes résultats sont fiables. Comme mentionné en introduction, des variables supplémentaires pourraient être considérées dans les futures analyses sur la dépense parentale. Par exemple, on pourrait ajouter la diversité génétique de la mère et du père biologique, de manière à séparer les effets génétiques et environnementaux sur la masse des œufs. On pourrait aussi ajouter la condition corporelle du mâle social dans les analyses pour vérifier si les femelles font de l'investissement différentiel selon le phénotype du mâle. Dans un autre ordre d'idée, la masse des œufs est particulièrement héritable (van Noordwijk *et al.*, 1981 ; Christians, 2002) et n'est peut-être pas le meilleur trait pour mesurer efficacement l'investissement de la femelle dans la formation de ses œufs. Il serait intéressant de se pencher sur la composition de l'œuf (taille du jaune, lipides, protéines), car indépendamment de la taille de l'œuf, celle-ci a des conséquences importantes sur la qualité des oisillons (Williams, 1994) et serait peut-être plus représentative de la dépense maternelle.

Il serait aussi pertinent de s'intéresser à la base génétique des traits d'histoire de vie associés à la dépense maternelle. L'expression phénotypique d'un trait est contrainte par sa variance génétique et par les interactions qu'il a avec d'autres traits, ce qui peut l'empêcher d'atteindre un optimum. Mes résultats montrent l'évidence d'un compromis phénotypique entre la taille de couvée et la masse des œufs, or de tels résultats ne confirment en rien la possibilité que ces traits soient corrélés génétiquement. Ce n'est qu'en utilisant la génétique quantitative sur un pedigree provenant d'une large banque de données récoltées depuis un bon nombre d'années que des analyses de covariance génétique peuvent être menées. Garant *et al.* (2008) ont effectué une telle analyse dans le cadre d'une étude à long terme sur la Mésange charbonnière : ils ont montré une covariance et une corrélation génétiques négatives entre la taille de couvée et la masse des œufs au sein de leur population et ce, lors de deux périodes aux conditions environnementales contrastées. Nous commençons

tout juste à avoir suffisamment de données pour pouvoir mener des études génétiques sur notre propre population d'oiseaux. Il reste donc encore plusieurs avenues à explorer pour de prochaines études sur les traits de dépense parentale de l'Hirondelle bicolore.

BIBLIOGRAPHIE

- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. (Princeton : Princeton University Press).
- Arcese, P., and Smith, J.N.M. (1988). Effects of population density and supplemental food on reproduction in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology* 57, 119-136.
- Ardia, D.R., Wasson, M.F., and Winkler, D.W. (2006). Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 37, 252-259.
- Bidwell, M.T., and Dawson, R.D. (2005). Calcium availability limits reproductive output of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in a nonacidified landscape. *Auk* 122, 246-254.
- Billerbeck, J.M., Lankford Jr, T.E., and Conover, D.O. (2001). Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution* 55, 1863-1872.
- Bitton, P.P., Dawson, R.D., and O'Brien, E.L. (2006). Influence of intraclutch egg-mass variation and hatching asynchrony on relative offspring performance within broods of an altricial bird. *Canadian Journal Of Zoology* 84, 1721-1726.
- Blums, P., Clark, R.G., and Mednis, A. (2002). Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology* 71, 280-295.
- Bonnet, X., Lourdais, O., Shine, R., and Naulleau, G. (2002). Reproduction in a typical capital breeder: costs, currencies, and complications in the Aspik Viper. *Ecology* 83, 2124-2135.
- Both, C. (1998). Experimental evidence for density dependence of reproduction in Great Tits. *Journal of Animal Ecology* 67, 667-674.
- Bourgault, P., Perret, P., and Lambrechts, M.M. (2009). Food supplementation in distinct Corsican oak habitats and the timing of egg laying by Blue Tits. *Journal of Field Ornithology* 80, 127-134.

- Bourgault, P., Thomas, D., Perret, P., and Blondel, J. (2010). Spring vegetation phenology is a robust predictor of breeding date across broad landscapes: a multi-site approach using the Corsican Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162, 885-892.
- Bourgault, P., Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., and Lambrechts, M.M. (2007). Between-population differences in egg composition in Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*). *Canadian Journal of Zoology* 85, 71-80.
- Bowlin, M.S., and Winkler, D.W. (2004). Natural variation in flight performance is related to timing of breeding in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in New York. *Auk* 121, 345-353.
- Brockelman, W.Y. (1975). Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *American Naturalist* 109, 677-699.
- Brown, C.R., and Brown, M.B. (1999). Fitness components associated with laying date in the Cliff Swallow. *Condor* 101, 230-245.
- Bryant, D.M. (1978). Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120, 271-283.
- Burley, N. (1986). Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127, 415-445.
- Burley, N. (1988). The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *American Naturalist* 132, 611-628.
- Christians, J.K. (2002). Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77, 1-26.
- Clutton-Brock, T.H., Stevenson, I.R., Marrow, P., MacColl, A.D., Houston, A.I., and McNamara, J.M. (1996). Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay Sheep. *Journal of Animal Ecology* 65, 675-689.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton.
- Crick, H.Q.P., Dudley, C., Glue, D.E., and Thomson, D.L. (1997). U.K. birds are laying eggs earlier. *Nature* 388, 526-527.
- Dawson, R.D. (2008). Timing of breeding and environmental factors as determinants of reproductive performance of Tree Swallows. *Canadian Journal of Zoology* 86, 843-850.

- Derocher, A.E., and Stirling, I. (1996). Aspects of survival in juvenile Polar Bears. *Canadian Journal of Zoology* 74, 1246-1252.
- Dufva, R. (1996). Blood parasites, health, reproductive success, and egg volume in female Great Tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 27, 83-87.
- Dunn, P.O., and Winkler, D.W. (1999). Climate change has affected the breeding date of Tree Swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B : Biological Sciences* 266, 2487-2490.
- Dunn, P.O., Thusius, K.J., Kimber, K., and Winkler, D.W. (2000). Geographic and ecological variation in clutch size of Tree Swallows. *Auk* 117, 215-221.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., and Jorgenson, J.T. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152, 367-379.
- Fox, C.W., Roff, D.A., and Fairbairn, D.J. (2001). *Evolutionary ecology : concepts and case studies* (New York : Oxford University Press).
- Forchhammer, M.C., Post, E., and Stenseth, N.C. (2002). North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migration. *Journal of Animal Ecology* 71, 1002-1014.
- Ghilain, A., and Bélisle, M. (2008). Breeding success of Tree Swallow along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications* 18, 1140-1154.
- Gonzalez, O., Zedrosser, A., Pelletier, F., Swenson, J.E., and Festa-Bianchet, M. (2012). Litter reductions reveal a trade-off between offspring size and number in Brown Bears. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66, 1025-1032.
- Goulson, D., Derwent, L.C., Hanley, M.E., Dunn, D.W., and Ablins, S.R. (2005). Predicting calyprate fly populations from the weather, and probable consequences of climate change. *Journal of Applied Ecology* 42, 795-804.
- Gruebler, M.U., Morand, M., and Naef-Daenzer, B. (2008). A predictive model of the density of airborne insects in agricultural environments. *Agriculture Ecosystems & Environment* 123, 75-80.
- Guisande, C., Sánchez, J., Maneiro, I., and Miranda, A. (1996). Trade-off between offspring number and offspring size in the marine copepod *Euterpina acutifrons* at different food concentrations. *Marine Ecology: Progress Series* 143, 37-44.

Gustafsson, L., Qvarnstrom, A., and Sheldon, B.C. (1995). Trade-offs between life history traits and a secondary sexual character in male Collared Flycatchers. *Nature* 375, 311-313.

Gustafsson, L., and Sutherland, W.J. (1988). The costs of reproduction in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335, 813-815.

Hamel, S., Côté, S.D., Gaillard, J.M., and Festa-Bianchet, M. (2009). Individual variation in reproductive costs of reproduction: high-quality females always do better. *Journal of Animal Ecology* 78, 143-151.

Hanssen, S.A., Hasselquist, D., Folstad, I., and Erikstad, K.E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences* 272, 1039-1046.

Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D., and Åkeson, M. (2001). Microsatellite diversity predicts recruitment in sibling Great Reed Warblers. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 268, 1287-1291.

Hargitai, R., Török, J., Tóth, L., Hegyi, G., Rosivall, B., Szigeti, B., and Szöllösi, E. (2005). Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Auk* 122, 509-522.

Hendrickx, F., Maelfait, J.P., van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., et al. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 340-351.

Herms, D.A., and Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283-335.

Hipfner, J.M., Gaston, A.J., and De Forest, L.N. (1997). The role of female age in determining egg size and laying date of Thick-billed Murres. *Journal of Avian Biology* 28, 271-278.

Hochachka, W. (1990). Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71, 1279-1288.

Högstedt, G. (1980). Evolution of clutch size in birds: Adaptive variation in relation to territory quality. *Science* 210, 1148-1150.

- Howe, H.F. (1976). Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57, 1195-1207.
- Hussell, D.J.T., and Quinney, T.E. (1987). Food abundance and clutch size of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 129, 243-258.
- Hussell, D.J.T. (2003). Climate change, spring temperatures, and timing of breeding of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in southern Ontario. *Auk* 120, 607-618.
- Klomp, H. (1970). The determination of clutch size in birds: a review. *Ardea* 58, 1-124.
- Krist, M. (2011). Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86, 692-716.
- Krist, M., Remeš, V., Uvírová, L., Nádvorník, P., and Bureš, S. (2004). Egg size and offspring performance in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. *Oecologia* 140, 52-60.
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. (Oxford : Oxford University Press).
- Lamoureux, S. (2010). Impact de l'intensification agricole sur l'effort parental, la croissance et la survie des oisillons chez l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). Mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke, Sherbrooke.
- Liljesthröm, M., Cooper, C., and Reboresda, J.C. (2012). Clutch investment in the Chilean Swallow (*Tachycineta meyeni*) shifts with time of breeding and position in the sequence of laying. *Condor* 114, 377-384.
- Mänd, R., Tilgar, V., and Leivits, A. (2000). Reproductive response of Great Tits, *Parus major*, in a naturally base-poor forest habitat to calcium supplementation. *Canadian Journal of Zoology* 78, 689-695.
- 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 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. *Auk* 118, 176.
- McCarty, J.P., and Winkler, D.W. (1999). Foraging ecology and diet selectivity of Tree Swallows feeding nestlings. *Condor* 101, 246-254.

- Meijer, T., and Drent, R. (1999). Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141, 399-414.
- Meijer, T., Nienaber, U., Langer, U., and Trillmich, F. (1999). Temperature and timing of egg-laying of European Starlings. *Condor* 101, 124-132.
- Merilä, J., Sheldon, B.C., and Kruuk, L.E.B. (2001). Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations. *Genetica* 112-113, 199-222.
- Mousseau, T.A., and Fox, C.W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 403-407.
- Murphy, E.C., and Haukioja, E. (1986). Clutch size in nidicolous birds. *Current Ornithology* 4, 141-180.
- Murphy, M.T., Armbrecht, B., Vlamis, E., and Pierce, A. (2000). Is reproduction by Tree Swallows cost free? *Auk* 117, 902.
- Nice, M.M. (1957). Nesting success in altricial birds. *Auk* 74, 305-321.
- Nilsson, J.A. (1994). Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *Journal of Animal Ecology* 63, 200-208.
- Nooker, J.K., Dunn, P.O., and Whittingham, L.A. (2005). Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 122, 1225-1238.
- van Noordwijk, A.J., Keizer, L.C.P., van Balen, J.H., and Scharloo, W. (1981). Genetic variation in egg dimensions in natural populations of the Great Tit. *Genetica* 55, 221-232.
- Norris, K. (1993). Seasonal variation in the reproductive success of Blue Tits: an experimental study. *Journal of Animal Ecology* 62, 287-294.
- Palm, V., Leito, A., Truu, J., and Tomingas, O. (2009). The spring timing of arrival of migratory birds: Dependence on climate variables and migration route. *Ornis Fennica* 86, 97-108.
- Parker, G.A., and Begon, M. (1986). Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American Naturalist* 128, 573-592.
- Parsons, J. (1970). Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228, 1221-1222.

- Pendlebury, C.J., and Bryant, D.M. (2005). Effects of temperature variability on egg mass and clutch size in Great Tits. *Condor* 107, 710-714.
- Perrins, C.M. (1965). Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 34, 601-647.
- Perrins, C.M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112, 242-255.
- Perrins, C.M. (1996). Eggs, egg formation and the timing of breeding. *Ibis* 138, 2-15.
- Ramsay, S.L., and Houston, D.C. (1998). The effect of dietary amino acid composition on egg production in Blue Tits. *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences* 265, 1401-1405.
- Reznick, D. (1985). Costs of reproduction: An evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44, 257-267.
- Ricklefs, R.E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9, 1-48.
- Rioux-Paquette, S., Garant, D., Pelletier, F., and Bélisle, M. In press, 2012. Seasonal patterns in Tree Swallow prey (*Diptera*) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecological Applications*.
- Robertson, R.J., and Rendell, W.B. (2001). A long-term study of reproductive performance in Tree Swallows: The influence of age and senescence on output. *Journal of Animal Ecology* 70, 1014-1031.
- Robillard, A. (2011). Influence de l'intensification agricole sur l'abondance du Moineau domestique (*Passer domesticus*) et sur la compétition interspécifique entre ce dernier et l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). Mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke, Sherbrooke.
- Robinson, M.R., Wilson, A.J., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., and Kruuk, L.E.B. (2009). The impact of environmental heterogeneity on genetic architecture in a wild population of Soay Sheep. *Genetics* 181, 1639-1648.
- Roff, D. A. (1992). *The Evolution of Life Histories: Theory and analysis* (New York : Chapman and Hall).
- Roff, D. A. (1997). *Evolutionary Quantitative Genetics*. (New York : Chapman and Hall).

- Rowe, L., Ludwig, D., and Schluter, D. (1994). Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *American Naturalist* 143, 698-722.
- Saether, B.-E. (1990). Age-specific variation in reproductive performance of birds. *In* Current Ornithology, D.M. Power, ed. (New York: Plenum Press), pp. 251-283.
- Saino, N., Romano, M., Ambrosini, R., Ferrari, R.P., and Moller, A.P. (2004). Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Functional Ecology* 18, 50-57.
- Sedinger, J.S., and Flint, P.L. (1991). Growth rate is negatively correlated with hatch date in Black Brant. *Ecology* 72, 496-502.
- Sgrò, C.M., and Hoffmann, A.A. (2004). Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity* 93, 241-248.
- Sheldon, B.C. (2000). Differential allocation: Tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 397-402.
- Sheldon, B.C., Kruuk, L.E.B., and Merilä, J. (2003). Natural selection and inheritance of breeding time and clutch size in the Collared Flycatcher. *Evolution* 57, 406-420.
- 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.
- Slagsvold, T., Sandvik, J., Rofstad, G., Lorentsen, O., and Husby, M. (1984). On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk* 101, 685-697.
- Smith, R.J., and Moore, F.R. (2005). Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57, 231-239.
- Smith, C.C., and Fretwell, S.D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108, 499-506.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories* (New York : Oxford University Press).
- Stevenson, I.R., and Bryant, D.M. (2000). Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature* 406, 366-367.

- Stutchbury, B.J., and Robertson, R.J. (1988). Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology* 66, 827-834.
- Svensson, E., and Nilsson, J.A. (1995). Food supply, territory quality, and reproductive timing in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Ecology* 76, 1804-1812.
- Taylor, R.L., Maxwell, B.D., and Boik, R.J. (2006). Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116, 157-164.
- Tomiuk, J., Stauss, M., Segelbacher, G., Fietz, J., Kömpf, J., and Bachmann, L. (2007). Female genetic heterogeneity affects the reproduction of great tits (*Parus major* L., 1758) in low-quality woodlands. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45, 144-150.
- Tremblay, I., Thomas, D.W., Lambrechts, M.M., Blondel, J., and Perret, P. (2003). Variation in Blue Tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84, 3033-3043.
- Veiga, J.P., Salvador, A., Merino, S., and Puerta, M. (1998). Reproductive effort affects immune response and parasite infection in a lizard: a phenotypic manipulation using testosterone. *Oikos* 82, 313-318.
- Verhulst, S., and Nilsson, J.Å. (2008). The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences* 363, 399-410.
- Verhulst, S., van Balen, J.H., and Tinbergen, J.M. (1995). Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: Variation in time or quality? *Ecology* 76, 2392-2403.
- Vinuela, J. (1997). Adaptation vs. constraint: Intraclutch egg-mass variation in birds. *Journal of Animal Ecology* 66, 781-792.
- Visser, M.E., Lessells, C.M. (2001). The costs of egg production and incubation in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences* 268, 1271-1277.
- Wardrop, S.L., and Ydenberg, R.C. (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.

Weladji, R.B., Loison, A., Gaillard, J.M., Holand, Å., Mysterud, A., Yoccoz, N.G., Nieminen, M., and Stenseth, N.C. (2008). Heterogeneity in individual quality overrides costs of reproduction in female Reindeer. *Oecologia* 156, 237-247.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O., and Lifjeld, J.T. (2007). Egg mass influences nestling quality in Tree Swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *Condor* 109, 585-594.

Wiggins, D.A. (1990). Sources of variation in egg mass of Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ornis Scandinavica* 21, 157-160.

Wiggins, D.A., Part, T., and Gustafsson, L. (1994). Seasonal decline in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* 70, 359-364.

Williams, T.D. (1994). Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 69, 35-59.

Williams, T.D. (1996). Variation in reproductive effort in female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*) in relation to nutrient-specific dietary supplements during egg laying. *Physiological Zoology* 69, 1255-1275.

Williams, T.D., Lank, D.B., and Cooke, F. (1993). Is intraclutch egg-size variation adaptive in the Lesser Snow Goose? *Oikos* 67, 250-256.

Winkler, D. W. and Allen, P.E. (1996). The seasonal decline in Tree Swallow clutch size: Physiological constraint or strategic adjustment? *Ecology* 77, 922.

Winkler, D.W., Hallinger, K.K., Ardia, D.R., Robertson, R.J., Stutchbury, B.J., and Cohen., R.R. (2011). Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*). In *The Birds of North America Online*, A. Poole, ed. (Ithaca : Cornell Lab of Ornithology).

Wolf, J.B., and Wade, M.J. (2009). What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B: Biological Sciences* 364, 1107-1115.

Zach, R. (1982). Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in Tree Swallows. *Auk* 99, 695-700.

Zedrosser, A., Bellemain, E., Taberlet, P., and Swenson, J.E. (2007). Genetic estimates of annual reproductive success in male Brown Bears: The effects of body size, age, internal relatedness and population density. *Journal of Animal Ecology* 76, 368-375.