



Université du Québec
à Rimouski

**QUALITÉ DE LA NOURRITURE COMME DÉTERMINANT DE L'EFFORT DE
NOURRISSAGE CHEZ DEUX ESPÈCES DE MÉSANGES**

Mémoire présenté

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

PAR

© Sarah Senécal

Octobre 2020

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

François Vézina, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christian Nozais, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Tony Williams, examinateur externe, Simon Fraser University

Dépôt initial le 30 juillet 2020

Dépôt final le 22 octobre 2020

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier François Vézina, mon superviseur, pour son encadrement exemplaire, sa disponibilité et l'ambiance de travail qu'il offre au sein du laboratoire. François, ton enthousiasme débordant et ton ambition m'ont souvent motivée à continuer et à voir mes résultats d'une autre façon. Tu as toujours des nouvelles idées, qui parfois ne sont pas toujours si nouvelles que ça, mais qui te rendent toujours aussi emballé! Merci pour ta grande confiance en moi pour la gestion du travail de terrain, qui m'a permis de développer tellement d'habilités utiles, autant professionnellement que dans la vie de tous les jours. C'est une expérience à travers laquelle j'ai tellement appris! Merci d'avoir supporté mon projet en Allemagne, qui a rendu ce projet de maîtrise d'autant plus enrichissant en me permettant de développer d'autres expériences. Finalement, merci de m'avoir fait découvrir l'écophysiologie d'une nouvelle façon, je ne me doutais pas que ça pouvait être aussi passionnant!

Un énorme merci aussi à mon co-superviseur, Christian Nozais. Ton expertise différente m'a permis de me rappeler de préciser certains détails sur les oiseaux qui nous paraissaient beaucoup trop évidents à moi et François! Merci d'avoir apporté ton calme et ta manière de penser dans ce projet.

Je tiens également à remercier Julie-Camille Riva, ma collègue et amie qui a rendu les moments difficiles, à la fois sur le terrain et en laboratoire, tellement plus plaisants.

Merci aussi à tous les membres des équipes Macpès de 2017 à 2019, Célia, Gabrielle, Laura, Sébastien, Félix, Karelle, Maëliiss, Roland, Virginie, Mireille, Judith, Antony, Mathilde, Pascaline, Léa, Rachel et Catherine pour avoir su braver les mouches et fournir un travail formidable sur le terrain lors de la récolte de données.

Un grand merci à la Corporation de la Forêt d'enseignement et de recherche Macpès, sans qui ce projet n'aurait pas pu avoir lieu. Merci de nous permettre de collaborer avec vous et d'utiliser la forêt pour nos recherches.

Merci à mes collègues de laboratoire pour les discussions, les conseils et surtout tous les bons moments passés ensemble depuis trois ans. Merci Lyette pour ton côté maternel, je ne sais pas ce que j'aurais fait sans toi! Merci Audrey pour tout ce temps à discuter pendant la rédaction de nos papiers respectifs où nous pouvions partager à la fois nos moments de découragement et nos joies. And thank you Ryan for always keeping a good atmosphere in the office at all time and for your tremendous help in writing this paper.

Merci à papa et maman qui, depuis que je suis toute petite, m'ont tellement encouragée et dont le soutien a toujours été inconditionnel. Maman, merci d'avoir fortifié mon amour de la nature et des animaux. Papa, merci de m'avoir toujours rappelé l'importance de suivre mes passions dans la vie. Merci à vous deux de m'avoir fait confiance pour partir de la maison à 17 ans pour que je puisse me trouver dans la vie et transformer ma passion en profession.

Et pour finir merci à David, pour ton réconfort, ton écoute, et surtout ton soutien incommensurable. Tu as toujours su t'adapter à mon mode de vie peu commun, entre les périodes de terrain intensifs où je cours partout et les moments d'analyses et de rédaction où je tourne en rond dans la maison en réfléchissant. Merci d'avoir vécu avec moi les bons et les mauvais moments, la fatigue et les bonnes nouvelles, et pour ton soutien inconditionnel face à ma décision de faire cette maîtrise et face à toutes les autres décisions.

RÉSUMÉ

La nutrition précoce affecte la condition physique des oisillons nidicoles, influençant ainsi leurs chances de survie et de recrutement suivant le départ du nid. Des observations récentes suggèrent que le taux d’approvisionnement au nid, une mesure de l’effort d’alimentation fournie par les parents pour nourrir la couvée, a peu ou pas d’effet sur le taux de croissance des oisillons. Cependant, la plupart des études ne considèrent pas la valeur énergétique des proies apportées par les parents. Les variations du taux d’approvisionnement parental pourraient donc refléter un compromis en réponse à la qualité des proies. Pour tester cette hypothèse, nous avons suivi la reproduction de mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) et de mésanges à tête brune (*Poecile hudsonicus*) en milieu naturel. Des nichoirs artificiels ont été équipés d’un système d’identification par radiofréquence pour mesurer le taux d’approvisionnement au nid. Nous avons collecté le contenu stomacal des oisillons et utilisé une méthode calorimétrique pour en déterminer leur valeur énergétique. Nous avons constaté que le taux de croissance quotidien moyen était constant d’une année à l’autre. Cependant, le taux d’approvisionnement et la qualité des proies différaient largement entre les années, et les parents apportaient plus de nourriture au nid les années de faible qualité de proies. Cette relation pourrait expliquer l’absence de corrélation observée entre le taux d’approvisionnement et le taux de croissance également rapporté dans d’autres études. Ces résultats reflètent donc un ajustement comportemental des parents pour compenser la faible qualité des proies et maximiser le taux de croissance. Deux mécanismes pourraient expliquer l’ajustement de l’approvisionnement: (1) une réponse parentale au comportement de quémandage chez les oisillons, qui augmenterait lorsque la qualité des proies est faible, et (2) la capacité des parents à reconnaître la qualité des proies via leur propre alimentation, parvenant ainsi à ajuster leur effort de nourrissage pour permettre aux oisillons de maintenir une croissance optimale. Finalement, nous concluons que le taux d’approvisionnement seul ne peut pas être considéré comme un indicateur d’apport énergétique aux oisillons en raison de l’ajustement comportemental des parents face à la qualité des proies.

Mots clés : Approvisionnement, croissance, effort reproducteur, qualité des proies, variation interindividuelle

ABSTRACT

Early nutrition affects nestlings' physical condition and thus influences their chances of survival and recruitment after fledging. Recent observations suggest that the provisioning rate, a measure of parents' effort to feed their brood, has little or no effect on nestling's growth rate. However, most studies do not consider the energy value of preys brought by parents. Variations in provisioning rates may in fact reflect responses to prey varying in quality. To test this hypothesis, we monitored reproduction of free-ranging black-capped (*Poecile atricapillus*) and boreal (*Poecile hudsonicus*) chickadees. Nest boxes were fitted with radio frequency identification systems (RFID) to measure provisioning rates of both adults. We collected nestlings' stomach contents and used a calorimetric method to determine its energy value. We found constant average daily growth rate among years. However, provisioning rate and prey quality differed widely among years, and parents brought more food to the nest in years of low prey quality. This relationship could explain the lack of correlation observed between provisioning rate and growth rate reported in this and other studies. These results reflect parental behavioural adjustments to compensate for poor prey quality and maximize the growth rate. Two mechanisms could explain provisioning adjustments: (1) a parental response to begging behaviour in nestlings, which may increase when prey quality is low, and (2) the parent's ability to recognize prey quality through their own feeding, translating into provisioning adjustments to maintain nestling's optimal growth. We conclude that provisioning rate alone cannot be interpreted as an indicator of energy delivery to nestlings due to parental behavioural adjustments to prey quality.

Keywords: Breeding effort, growth rate, individual variation, prey quality, provisioning

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ.....	x
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIÈRES	xii
LISTE DES TABLEAUX.....	xiv
LISTE DES FIGURES.....	xv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1	12
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	12
1.2 POOR PREY QUALITY IS COMPENSATED BY HIGHER PROVISIONING EFFORT IN BREEDING PASSERINES.....	14
1.3 ABSTRACT.....	15
1.4 INTRODUCTION.....	16
1.5 METHODS.....	17
1.6 RESULTS	22
1.7 DISCUSSION	24
1.8 ACKNOWLEDGEMENTS.....	27
1.9 AUTHOR CONTRIBUTIONS.....	27
1.10 REFERENCES	28
1.11 FIGURES	33
1.12 SUPPLEMENTARY MATERIAL	37

CONCLUSION GÉNÉRALE	42
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	52

LISTE DES TABLEAUX

Tableau S1 : Variation in provisioning rate per individual within year	37
--	----

LISTE DES FIGURES

Figure I-1 : Absence de relation entre le taux d’approvisionnement chez les étourneaux sansonnets femelles et la productivité	3
Figure I-2 : Diète d’oisillons de mésanges charbonnières en relation avec la variation saisonnière de la disponibilité des proies.....	6
Figure 1 : Growth curve showing mass of nestlings according to age	33
Figure 2 : Yearly variation in nestling growth rate and provisioning rate.....	34
Figure 3 : Variation of mean prey quality and dry mass of prey matter found in nestling’s stomach	35
Figure 4 : Relations between provisioning rate, growth rate and prey quality	36
Figure S-1 : Provisioning rate comparing rates between days 1 to 12 to those recorded between days 14 to 20.....	38
Figure S-2 : Growth curve showing mass of black-capped chickadee nestlings according to age.....	39
Figure S-3 : Growth curve showing mass of boreal chickadee nestlings according to age.....	40
Figure C-1 : Profil d’émergence des proies pendant la saison de reproduction des mésanges	47
Figure C-2 : Effort de nourrissage pendant la première couvée	49
Figure C-3 : Croissance des oisillons en fonction du score d’exploration des femelles.....	51

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

FER Forêt d'enseignement et de recherche

RFID Radio frequency identification

PIT Passive integrated transponder

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les coûts et l'importance de l'approvisionnement des oisillons chez les espèces aviaires nidicoles

Chez les oiseaux nidicoles, la période de nourrissage des oisillons est généralement considérée comme la plus exigeante du cycle annuel du point de vue des dépenses énergétiques (Drent & Daan, 1980; Masman et al., 1988). Ces dépenses peuvent en effet s'avérer limitantes et réduire la survie et/ou la fécondité future des parents (Williams, 1966; Drent & Daan, 1980; Stearns, 1989; Harshman & Zera, 2007; Schroeder et al., 2013; Fowler & Williams, 2017). L'effort de reproduction doit donc être optimisé pour maximiser le succès reproducteur à vie (Trivers, 1972).

Face à cette charge de travail, les individus reproducteurs semblent approvisionner leurs oisillons à un niveau physiologique soutenu maximal leur permettant de maintenir un budget énergétique balancé (*sustained metabolic rate*, SusMR, Piersma, 2011), c'est-à-dire sans déclin de condition et/ou de survie (Drent & Daan, 1980; Drent, 2006; Piersma, 2011; Elliott et al., 2014). Pour un large éventail d'espèces, la dépense énergétique quotidienne enregistrée pendant la période d'approvisionnement des oisillons plafonne donc autour de 4 à 5 fois le taux métabolique de base (*basal metabolic rate*, BMR, Drent & Daan, 1980; Piersma, 2011; Williams & Fowler, 2015), c'est à dire le coût de maintenance des fonctions physiologiques (Swanson et al., 2017). Pour une espèce comme l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), ce seuil correspond environ à 20 visites au nid par heure (Wright & Cuthill, 1990). Il est à noter, cependant, qu'une limite au taux d'approvisionnement maximal pourrait aussi être imposée par la disponibilité de la nourriture dans l'environnement (Wright et al., 1998).

L'approvisionnement des jeunes en croissance peut avoir des conséquences importantes sur la valeur sélective (ou *fitness*) des oisillons, puisqu'une alimentation de qualité nutritionnelle et énergétique élevée assure une bonne condition corporelle et augmente ainsi les chances de survie et de recrutement après l'envol (Naef-Daenzer & Keller, 1999; Perrins & McCleery, 2001; van Oort & Otter, 2005; Schwagmeyer & Mock, 2008). Par exemple, chez la mésange charbonnière (*Parus major*), les individus plus massifs à l'envol, donc lourds pour leur taille structurelle, seraient en effet avantagés et susceptibles d'être dominants par rapport aux individus plus petits (Perrins & McCleery, 2001). Ils auraient ainsi accès à des ressources leur permettant de mieux traverser les périodes de restrictions alimentaires, comme l'hiver (Perrins & McCleery, 2001). Les oisillons recevant un bon apport nutritionnel et énergétique sont aussi aptes à s'envoler et se disperser tôt, et ont de meilleures chances de s'installer dans des habitats favorables ou de haute qualité (Nilsson & Smith, 1985). La nutrition fournie par les parents peut donc être considérée comme une variable susceptible d'affecter la qualité phénotypique des juvéniles, ainsi que leur capacité à acquérir et défendre un territoire à l'âge adulte (Perrins & McCleery, 2001; Blount et al., 2003; van Oort & Otter, 2005).

Le besoin en nourriture d'une couvée, qui se traduit par l'intensité du comportement de quémandage (ou *begging*), serait le principal responsable de la régulation du taux d'approvisionnement des oisillons par les parents (Kluyver, 1961; Cotton et al., 1996; Royle et al., 2002). Il est en effet bien connu que les oisillons communiquent leurs besoins via ce comportement, et que les parents utilisent cette information pour ajuster leur taux d'approvisionnement (Macnair & Parker, 1979; Hamer et al., 1999; Godfray & Johnstone, 2000). Par exemple, Lucass et al. (2016) ont démontré que les mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) en reproduction augmentent leur taux d'approvisionnement en réponse à une augmentation expérimentale du quémandage dans leur nid (via des enregistrements de cris de oisillons). Le taux d'approvisionnement par les adultes pourrait donc expliquer une partie du taux de croissance chez les oisillons (cf. Martin, 1987).

Variations marquées dans l'effort de nourrissage des parents

Des études récentes ont démontré de grandes variations interindividuelles dans l'effort d'approvisionnement parental chez les oiseaux nidicoles (Schwagmeyer & Mock, 2003; Westneat et al., 2011; Williams & Fowler, 2015). Contre toute attente, ces études ont aussi fait ressortir une absence de corrélation entre le taux de croissance des oisillons et le taux d'approvisionnement au nid (Dawson & Bortolotti, 2003; Schwagmeyer & Mock, 2008; Ringsby et al., 2009; Mariette et al., 2011; García-Navas et al., 2012; Fowler & Williams, 2015). Par exemple, Fowler & Williams (2015) ont établi qu'il n'y avait pas de relation entre le taux d'approvisionnement, évalué par le nombre de visites au nid (McCarty, 2002), et la productivité, évaluée par le nombre d'oisillons par couvée et la masse à l'envol chez l'étourneau sansonnet (Figure I-1). Similairement, chez le moineau domestique (*Passer domesticus*), la masse moyenne des oisillons et la masse à l'envol n'ont pas pu être expliquées par le taux d'approvisionnement du couple reproducteur (Schwagmeyer & Mock, 2008; Ringsby et al., 2009).

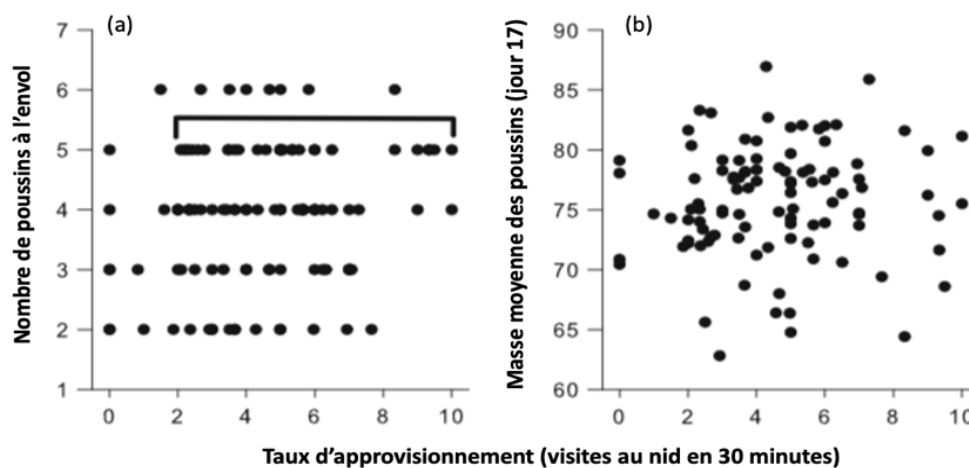


Figure I-1 : Absence de relation entre le taux d'approvisionnement chez les étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) femelles et la productivité mesurée comme étant (a) le nombre d'oisillons à l'envol et (b) la masse moyenne des oisillons au jour 17 après l'éclosion. La barre en (a) montre la variation interindividuelle marquée du taux d'approvisionnement pour une couvée de cinq oisillons, où certaines femelles faisaient cinq fois plus de visites au nid que d'autres pour une couvée de taille identique (figure adaptée de Williams & Fowler, 2015).

La variation temporelle et interindividuelle de l'effort reproducteur peut être expliquée à l'aide du paradigme de la « date d'initiation » *versus* la « qualité » (Verhulst & Nilsson, 2008). L'hypothèse de la « date d'initiation » suppose que les oiseaux ont avantage à se reproduire tôt et à s'ajuster à la phénologie des proies, car la qualité de la descendance tend à diminuer avec l'avancement de la saison (Drent, 2006; Verhulst & Nilsson, 2008), puisque les jeunes nés tard ont moins de temps pour se préparer à la migration et/ou à l'hiver, et ont une survie plus faible (cf. Visser et al., 2004). Cette hypothèse est basée sur le fait que l'abondance de nourriture diminue pendant la saison alors que le niveau d'infection parasitaire augmente (Dzus & Clark, 1998; Brown & Brown, 1999). Donc, l'hypothèse de la « date d'initiation » suppose que les différences dans le comportement de nourrissage des parents pourraient en partie être expliquées par la distribution spatiotemporelle des proies (Naef-Daenzer & Keller, 1999; Naef-Daenzer et al., 2000; Wilkin et al., 2009). Par exemple, chez l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), une diminution de la disponibilité de la nourriture au cours du temps entraîne une baisse des taux d'approvisionnement, des masses d'oisillons plus faibles, de plus longs délais entre les visites d'approvisionnement, de plus longues périodes entre deux couvées au sein d'une saison, et moins d'envols (Teglhøj, 2017).

L'hypothèse de la « qualité » suggère, quant-à-elle, qu'il existe des différences intrinsèques entre les individus dans leur qualité phénotypique, évaluée par leur capacité à exploiter un territoire, leur choix de partenaire, la taille de la couvée et la masse des oisillons, et ce indépendamment des conditions environnementales (Drent, 2006; Verhulst & Nilsson, 2008; Hamel et al., 2009). Dans une même population et pour une même période de temps, des individus de « meilleure qualité » peuvent avoir un plus grand succès reproducteur que d'autres en raison de leur capacité à trouver et apporter de la nourriture aux jeunes (Lescroël et al., 2010), par exemple, et ainsi produire plus de descendants. Par contre, aucune des deux hypothèses a permis d'expliquer distinctement les variations très marquées entre les individus dans les taux d'approvisionnement chez les femelles étourneaux (Fowler & Williams, 2015). En effet, la variation interindividuelle des taux d'approvisionnement était indépendante du jour julien, de l'environnement (évalué par les niveaux de précipitations et

la température) et de diverses mesures de la qualité individuelle (date de ponte, taille de couvée, taux de nourrissage du mâle) (Fowler & Williams, 2015). Par contre, la variation dans le taux d'approvisionnement des femelles était reproductible à court terme et sur plusieurs couvées consécutives, mais pas entre les années (Fowler & Williams, 2015). Ces études démontrent donc que l'identification des causes de la variation interindividuelle dans l'effort de nourrissage nécessitent plus de recherche et que la croissance d'une couvée est certainement affectée par d'autres facteurs que le nombre de visites au nid.

Influence de la disponibilité et de la qualité des proies sur l'approvisionnement

Pendant les premières semaines de vie, les oisillons de plusieurs espèces nidicoles sont nourris principalement d'invertébrés (Perrins, 1991; Naef-Daenzer et al., 2000; Visser et al., 2006). La reproduction doit donc être synchronisée avec la phénologie des proies pour maximiser l'apport alimentaire aux oisillons (Krapu, 1974; te Marvelde et al., 2011; McKinnon et al., 2012; Hansson et al., 2014). La disponibilité en arthropodes a ainsi été associée à plusieurs traits d'histoire de vie, comme la taille de couvée (Perrins, 1991; Nour et al., 1998), le taux de croissance des oisillons (Tremblay et al., 2003) et le succès reproducteur (Rytönen & Krams, 2003). Naef-Daenzer et al. (2000) ont par exemple démontré que le taux d'approvisionnement en chenilles apportées au nid par les mésanges charbonnières (*Parus major*) (mg de chenilles apportés par heure par oisillon) était fortement corrélé à la biomasse de chenilles disponibles (en mg/m de branches), et que le taux de croissance des oisillons était significativement influencé par la biomasse des chenilles disponibles dans l'habitat (Figure I-2).

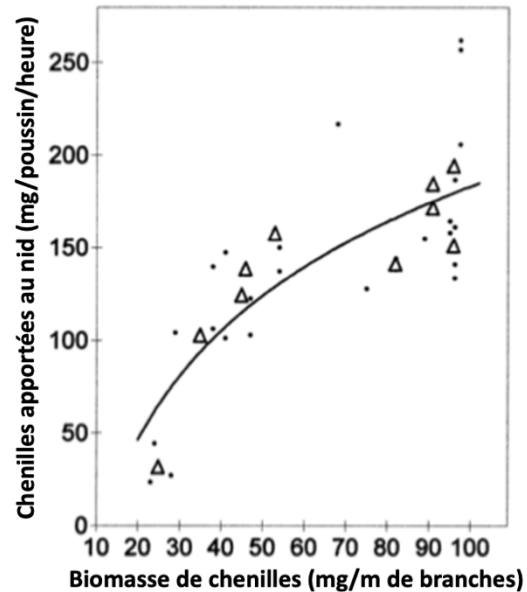


Figure I-2 : Naef-Daenzer et al. (2000) ont étudié la diète d’oisillons de mésanges charbonnières en relation avec la variation saisonnière de la disponibilité des proies et son effet sur la vitesse à laquelle l’énergie est apportée aux oisillons. La masse de chenilles apportée par les parents par nid et par heure était fonction de la biomasse de chenilles présentes dans l’habitat ($y = -208.76 + 195.93 \cdot \log x$, $r = 0.88$, $p < 0.001$). Les triangles représentent les moyennes par nichoir, les points représentent les moyennes par jour et par nichoir.

Si la disponibilité des proies est un facteur important, la qualité des proies pourrait être une variable tout aussi cruciale à considérer dans l’effort d’approvisionnement. Par exemple, en manipulant la taille de couvée chez l’étourneau sansonnet, Wright et al. (1998) ont mis en évidence une augmentation du nombre de visites au nid par les adultes nourrissant des couvées plus grandes. Les parents ont donc ajusté leur effort de nourrissage à la taille de couvée, mais chez les couvées ayant subi une augmentation de taille, les proies apportées étaient de moins bonne qualité que chez les groupes contrôles (Wright et al., 1998). Ces adultes avec plus d’oisillons se sont donc ajustés en réponse à la demande des oisillons en étant moins sélectifs au niveau de la qualité des proies apportées. Conséquemment, les oisillons provenant de ces couvées étaient moins lourds à l’envol, pour une taille structurelle

donnée, que ceux provenant d'une couvée réduite (Wright et al., 1998). Il y a donc un lien potentiel entre le taux de nourrissage et la qualité des proies, bien que dans le cadre de l'étude de Wright et al. (1998), il ne soit pas possible de déterminer s'il s'agit d'une conséquence d'une hausse du nombre d'oisillons (donc de l'effort). Leur étude reflète cependant un compromis potentiel entre la demande et la capacité d'approvisionnement, mais davantage de recherches sont requises pour bien comprendre comment la qualité des proies affecte le taux de nourrissage.

En supposant que les adultes maximisent l'efficacité d'approvisionnement pour soutenir la croissance des oisillons (kJ livrés/kJ dépensés dans la recherche et le transport des proies, Kacelnik, 1984; Wright et al., 1998; Weimerskirch et al., 2003; Maccarone et al., 2012), de fortes variations interindividuelles dans les taux d'approvisionnement pourraient être observées sans toutefois qu'il y ait de différence dans la croissance (cf. Fowler & Williams, 2015). Par exemple, au cours des trajets de recherche de nourriture, les parents pourraient maximiser le gain énergétique net par effort de recherche de nourriture en sélectionnant les meilleurs secteurs d'alimentation (Kacelnik, 1984), c'est-à-dire ceux situés le plus proche du nid et les plus rentables (Royama, 1966; Tinbergen, 1981; Wright & Cuthill, 1989, 1990; Wright et al., 1998). Ils pourraient également exploiter certains types de proies pour maximiser l'apport nutritionnel et énergétique aux oisillons (Wright et al., 1998).

Compromis entre quantité/qualité de la nourriture et son influence sur l'effort d'approvisionnement

Il est attendu que les soins parentaux, définis comme étant toute forme de comportement parental susceptible d'augmenter la valeur sélective, ou *fitness*, des oisillons (Trivers, 1972), soient étroitement liés à la variation individuelle du succès reproducteur (Ringsby et al., 2009). Cependant, bien que les soins parentaux doivent clairement affecter la condition physique de la progéniture, la relation quantitative entre l'investissement parental et la condition des oisillons, ou encore comment cette relation varie en fonction des proies, n'est pas encore très claire et nécessite plus de recherches (Lewis et al., 2006; Ringsby

et al., 2009). En fait, les études mesurant l'effort parental par des manipulations de taille de couvées rapportent souvent deux types de réponse opposées. Par exemple, contrairement à l'étourneau sansonnet qui accroit son effort d'approvisionnement au détriment de la qualité des proies (Wright et al., 1998), chez les mésanges à tête noire et à tête brune, une augmentation expérimentale de la taille de couvée a mené à une diminution du taux d'approvisionnement par oisillon, et ces derniers se sont ainsi retrouvés avec une masse à l'envol inférieure aux groupes contrôles (Cornelius Ruhs et al., 2019). Il semble donc que certaines espèces nourrissant des couvées augmentées soient en mesure d'ajuster leur effort de nourrissage en nombre de visites et/ou via la sélection de proies de meilleure qualité nutritionnelle et énergétique (Wright et al., 1998; García-Navas et al., 2012) pour éviter de produire des oisillons de moindre qualité (Naef-Daenzer et al., 2000; Cornelius Ruhs et al., 2019).

Le constat émanant de ces études est donc que le taux de visites au nid considéré seul n'est probablement pas un indicateur fiable de l'apport alimentaire livré aux oisillons, puisque la taille et la qualité nutritionnelle et énergétique des proies peuvent être très variables et nécessiter des stratégies de quête alimentaire différentes selon les territoires de reproduction et/ou selon les années (Blondel et al., 1991; Nour et al., 1998; Wright et al., 1998; Naef-Daenzer & Keller, 1999; Naef-Daenzer, 2000; Naef-Daenzer et al., 2000). Les variations interindividuelles dans l'effort parental pourraient donc refléter l'utilisation de proies différentes, et ainsi un compromis entre la qualité et la quantité des proies apportées, où les individus compensent une faible valeur énergétique de proies par une augmentation du taux d'approvisionnement. Cependant, la majorité des études comprenant des données de taux d'approvisionnement ne présentent aucune mesure de la qualité des proies.

Les mésanges comme modèle d'étude

Les deux espèces de paridés à l'étude couvrent presque tout le continent Nord-Américain, mais elles sont particulièrement présentes en forêt boréale. La mésange à tête noire (*Poecile atricapillus* Linnaeus, 1766) est un oiseau calvicole excavateur et non migrateur. Cette espèce est considérée comme généraliste et se retrouve régulièrement dans des habitats perturbés (Smith, 1991). La mésange à tête brune (*Poecile hudsonicus* Forster, 1772) est également une espèce calvicole excavatrice résidente de la forêt boréale. Elle est surtout rencontrée dans les forêts de conifères (McLaren, 1975). Les deux espèces sont majoritairement insectivores, particulièrement pendant la période de reproduction.

À l'arrivée du printemps, les mésanges forment des couples reproducteurs qui défendent des territoires de nidification, dont la qualité varie généralement selon le rang social (Odum, 1941a; Ekman & Lilliendahl, 1993; Mennill et al., 2004). La plupart des couples excavent des nids en creusant dans des cavités déjà présentes dans les arbres, bien qu'il soit possible de retrouver des nids dans des excavations de pics (Odum, 1941b). La femelle pond un œuf par jour, pendant environ sept jours, habituellement vers le milieu du mois de mai chez la population à l'étude. L'incubation dure environ 13 jours, et les jeunes restent au nid environ 19 jours. Le nourrissage des jeunes est effectué par les deux parents. Les jeunes restent à proximité de leurs parents après l'envol pendant environ deux à quatre semaines, puis se dispersent et s'établissent généralement à plus de 2 km de leur site de naissance (Weise & Meyer, 1979).

Les mésanges à tête noire et à tête brune ont été choisies pour la présente étude puisque ce sont des modèles faciles d'accès et bien étudiés. Ce sont aussi des modèles comparables aux paridés d'Europe, pour lesquels beaucoup d'études portent sur la période de reproduction. De plus, dans notre site d'étude (Forêt d'enseignement et de recherche, FER, Macpès), l'utilisation de nichoirs artificiels facilite un suivi rigoureux des individus pendant la reproduction.

Objectifs de l'étude et approche méthodologique

L'objectif général de l'étude est de déterminer si la variation interindividuelle du taux d'approvisionnement chez les oiseaux nidicoles reflète un compromis entre la qualité des proies et l'effort parental, mesurés respectivement en termes de valeur énergétique de la nourriture et de nombre de visites d'approvisionnement. En utilisant les mésanges comme modèle, le compromis potentiel est étudié à deux niveaux, soit à l'échelle interannuelle et à l'échelle interindividuelle en combinant les années. Notre **hypothèse** de recherche est que l'effort d'approvisionnement n'influence pas le taux de croissance des oisillons, puisqu'il reflète un ajustement compensatoire à la qualité des proies de façon à assurer un taux de croissance des oisillons maximisé chaque année.

Pour tester cette hypothèse, nous avons utilisé les données provenant d'un suivi de reproduction de mésanges mené entre 2011 et 2019 sur le territoire de la FER Macpès (Ste-Blandine, Québec, Canada), où 1300 nichoirs artificiels sont installés. Les nichoirs utilisés (30 à 50 par année) ont été suivis à partir de la construction du nid (mai-juin) jusqu'à l'envol des oisillons (juin-août). Le protocole comprenait un suivi quotidien des oisillons de chaque nichoir pour établir le taux de croissance via des mesures de masse. À l'aide de compteurs automatiques utilisant un système RFID (*radio frequency identification*), le nombre de visites quotidiennes au nid par les parents (taux d'approvisionnement) a été mesuré de 2014 à 2019. Nous avons utilisé une technique non destructive de rinçage d'estomac pour prélever puis évaluer la qualité énergétique des proies apportées aux oisillons par calorimétrie entre 2017 à 2019. Ces données ont ensuite été analysées pour examiner les relations entre le taux d'approvisionnement, la qualité des proies et le taux de croissance des oisillons à l'échelle interannuelle et en combinant les années pour étudier les variations interindividuelles.

Dans le contexte où l'effort d'approvisionnement reflèterait un compromis entre la qualité et la quantité de proies rapportées aux oisillons, nous nous attendons (**prédiction 1**) à ce que les adultes présentent un taux d'approvisionnement élevé lorsque la qualité des proies est faible et inversement, c'est à dire une relation négative entre le nombre de visites

au nid par jour et la valeur énergétique des proies livrées aux oisillons. Nous prédisons également (**prédiction 2**) une relation négative entre la valeur énergétique des proies et la masse de nourriture retrouvées dans les estomacs des oisillons, puisque les adultes ajusteraient la quantité de nourriture apportée en fonction de la qualité. Si cette compensation vise à maximiser le taux de croissance des oisillons, nous devrions également observer (**prédiction 3**) peu de variation annuelle dans le taux croissance moyen des oisillons, même si la valeur énergétique des proies varie de façon importante entre les années, puisque les parents ajusteront leur effort en réponse à la qualité des proies. Dans ce contexte, nous prévoyons également (**prédiction 4**) une absence de corrélation entre le taux de croissance moyen des oisillons et le taux d'approvisionnement des adultes.

CHAPITRE 1

LA FAIBLE QUALITÉ DES PROIES EST COMPENSÉE PAR UNE AUGMENTATION DE L'EFFORT DE NOURRISSAGE CHEZ LES MÉSANGES EN REPRODUCTION

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Chez les oiseaux nidicoles, la nutrition peut avoir un impact significatif sur la condition physique de la couvée en augmentant les chances de survie et de recrutement après l'envol. Par conséquent, l'effort investi par les parents pour approvisionner leurs oisillons représente un lien essentiel entre les ressources présentes dans l'habitat et le succès reproducteur. Des études récentes suggèrent que le taux d'approvisionnement au nid (soit le nombre de visites pour nourrir la couvée par jour) a peu ou pas d'effet sur la croissance des oisillons. Cependant, ces études ne tiennent pas compte de la qualité des proies dans l'habitat, qui pourrait forcer les couples reproducteurs à ajuster leur taux d'approvisionnement pour tenir compte de la variation de la valeur nutritive des proies. Dans cette étude, compilant des données sur huit années et utilisant des mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) et des mésanges à tête brune (*Poecile hudsonicus*) comme modèles, nous avons émis l'hypothèse que les taux d'approvisionnement seraient corrélés négativement avec la qualité des proies au fil des ans dans l'optique où les adultes s'adaptent pour maximiser la croissance des oisillons. Nous avons démontré que le taux de croissance quotidien moyen était constant d'une année à l'autre chez les oisillons des deux espèces. Cependant, la qualité des proies apportées différerait d'une année à l'autre. Nos résultats ont montré que les parents apportaient plus de nourriture au nid et nourrissaient leurs jeunes à un taux plus élevé les années de faible qualité de proie. Cet effet compensatoire explique probablement l'absence de relation entre le taux d'approvisionnement et le taux de croissance souvent signalée dans cette étude et dans plusieurs autres. Par conséquent, nos données soutiennent l'hypothèse selon laquelle les

parents augmentent l'effort d'approvisionnement pour compenser une faible qualité des proies, maintenant ainsi une croissance optimale chez les oisillons.

Cet article a pour titre *Poor prey quality is compensated by higher provisioning effort in breeding passerines* et sera soumis au journal Scientific Reports. Ce travail provient d'une collaboration entre mon directeur François Vézina et mon co-directeur Christian Nozais, tous deux professeurs au Département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Première auteure de cet article, j'ai participé au développement de l'idée du projet ainsi qu'à l'élaboration des questions et des hypothèses de recherche. De plus, j'ai coordonné la récolte de données sur le terrain et j'ai effectué les analyses statistiques. La deuxième auteure, Julie-Camille Riva, a participé à la collecte de données sur le terrain en 2017 et 2018 et a contribué à l'élaboration du projet. Le troisième auteur, Ryan S. O'Connor, a aidé aux analyses statistiques et a participé à la révision de l'article. Quatrième auteure de l'article, Fanny Hallot a coordonné la récolte de données en 2014 et 2015. Le cinquième auteur est Christian Nozais, qui a aidé avec l'élaboration du projet en plus de fournir des pistes de réflexions importantes. Dernièrement, François Vézina m'a guidée tout au long du processus d'élaboration et d'exécution du projet en plus de diriger la rédaction de ce document. Il a coordonné la récolte de données de 2011 à 2013 et il a développé l'idée du projet. Il m'a aussi aidé pour l'interprétation biologique des résultats et a grandement participé au processus de révision de l'article.

**1.2 POOR PREY QUALITY IS COMPENSATED BY HIGHER PROVISIONING EFFORT IN BREEDING
PASSERINES**

Senécal, Sarah^{1,2,3*}; Riva, Julie-Camille^{1,3}; O'Connor, Ryan S.^{1,2,3}; Hallot, Fanny^{1,3}; Nozais, Christian^{1,3,4}; and Vézina, François^{1,2,3}

¹Département de Biologie, Chimie et Géographie, Groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada

²Center for Northern Studies, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.

³Quebec Center for Biodiversity Science, McGill University, Montréal, Canada.

⁴Québec Océan, Université Laval, Québec, Canada.

**Corresponding author:* Sarah Senécal, Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada, 300 Allée des Ursulines, QC G5L 3A1, Tel : (418) 723-1986.

Email address: S. Senécal (Sarah.Senecal@uqar.ca)

1.3 ABSTRACT

In altricial avian species, nutrition can significantly impact nestling fitness by increasing chances of survival and recruitment after fledging. Therefore, the effort invested by parents towards provisioning nestlings is crucial and represents a critical link between habitat resources and reproductive success. Recent studies suggest that provisioning rate has little or no effect on nestling growth rate. However, these studies do not consider prey quality, which could force breeding pairs to adjust provisioning rates to account for variation in prey nutritional value. In this eight-year study using black-capped (*Poecile atricapillus*) and boreal chickadees (*Poecile hudsonicus*) as model species, we hypothesized that provisioning rates would negatively correlate with prey quality across years to maximise nestling growth rate. The mean daily growth rate was consistent across years in both species. However, prey quality differed among years, and our results showed that parents brought more food to the nest and fed at a higher rate in years of low prey quality. This compensatory effect likely explains the lack of a relationship between provisioning rate and growth rate often reported in this and other studies. Therefore, our data support the hypothesis that parents increase provisioning effort to compensate for poor prey quality, thereby maintaining optimal nestling growth rate.

Keywords. Energy, growth rate, individual variation, prey quality, provisioning, reproductive effort, trade-off

1.4 INTRODUCTION

For altricial bird species that actively provision nestlings, access to high-quality food can significantly impact offspring's future survival by allowing nestlings to fledge early and gain access to high quality territories (Wright et al., 1998; Naef-Daenzer & Keller, 1999; Perrins & McCleery, 2001; van Oort & Otter, 2005). Nestlings with greater mass at fledging may also have higher chances of survival and increased future reproductive opportunities (Tinbergen & Boerlijst, 1990; Perrins, 1991; Schwagmeyer & Mock, 2008). Thus, the strategy used to exploit food resources and the effort invested by parents in supplying offspring with high-quality food likely affect future survival of offspring (Wright et al., 1998; Naef-Daenzer & Keller, 1999; Naef-Daenzer et al., 2000; Perrins & McCleery, 2001). Consequently, nestlings' fitness should be tightly linked to the interaction between resource availability and parental foraging effort and provisioning rate, but there is very little data actually supporting this.

Nest visitation rate is commonly interpreted as a measure of provisioning effort, and it is often assumed that a higher provisioning rate by parents should be positively related to breeding productivity and reproductive success (see Williams & Fowler, 2015). However, recent studies have shown large individual variation in parental provisioning rates and a general lack of correlation between nestling growth rates and the number of feeding visits made by parents (Dawson & Bortolotti, 2003; Schwagmeyer & Mock, 2008; Ringsby et al., 2009; Mariette et al., 2011; García-Navas et al., 2012). For instance, Fowler & Williams (2015) found no relationship between provisioning rate and productivity (assessed by brood size at fledging and mean fledgling mass) in European starlings (*Sturnus vulgaris*), suggesting that brood development and overall reproductive success were affected by factors other than provisioning rate. Ultimately, daily energy and nutrient input provided to nestlings should be key elements affecting growth rate and, importantly, both factors may vary independently from parents' provisioning rate. Individual variation in provisioning rate could thus reflect different foraging strategies by adults attempting to exploit prey of varying nutritional quality. However, despite its importance, most studies have not considered

relationships between components of parental effort, such as provisioning rate, and the quality of prey provisioned to nestlings (but see Wright et al., 1998).

This study aimed to determine the relationship between breeding productivity and quality of prey (i.e., energy value) provided to nestlings and whether adults adjust their provisioning rate to accommodate for prey quality, thus explaining the lack of relationship between nestling growth rate and provisioning rate found in previous studies. We used black-capped (*Poecile atricapillus*) and boreal (*Poecile hudsonicus*) chickadees as model species. Both species reproduce in artificial nest boxes and have very similar reproductive characteristics such as growth rate, number and mass of nestlings (see Supplementary material). We first documented the relationship between parental provisioning rate and nestling growth rate. We then investigated the relationship between prey quality and nestling growth rate and assessed whether variation in provisioning rate correlated with prey quality. We predicted that nestling growth rates would not correlate with provisioning rates, but would be related to the preys' energy value. We also hypothesized that adults would adjust their provisioning rate to compensate for prey of different energetic value. Specifically, we expected higher provisioning rates when prey energy value was low, and conversely, lower provisioning rates when prey of greater energetic value were consumed. Since adults were expected to adjust provisioning rates to prey quality, we also predicted nestling growth rate to be maintained across years.

1.5 METHODS

Breeding data

This study was carried out near Rimouski, Québec, Canada, in the Forêt d'enseignement et de recherche Macpès (48°18'24.8"N, 68°31'44.7"W). Beginning in 2011, we closely monitored the breeding effort of black-capped and boreal chickadees using artificial nest boxes. The first eggs are typically laid in May (mean lay date: May 25, range: May 8 to June 14), with nestlings from the first brood leaving the nest in July (mean fledge date: July 2, range: June 17 to July 20). From the day of hatching (herein, day 1 of the nestling period) up to day 15, nest boxes were visited every morning (daily measures, 24h ± 37 min)

to weigh (± 0.01 g) each nestling and determine daily growth rate (g day^{-1}). We calculated daily growth rate by subtracting the mass of the preceding day (M_{x-1}) from the mass of the current day (M_x ; thus, daily growth rate in $\text{g day}^{-1} = M_x - M_{x-1}$ adjusted to the exact time-interval between measures to have a growth rate per 24h). We then averaged the growth rate of all nestlings from the same brood to obtain a mean growth rate per brood (mean g day^{-1} for all nestlings of a brood). Nestlings from the same nest were differentiated from each other by clipping the tip of the claw from a specific digit. On day 13, nestlings were marked with a metal ring and a unique combination of plastic colored rings to facilitate identification further. Beginning on day 17, nest boxes were checked daily to determine the fledging date, which usually occurred around day 18 (mean \pm SD fledge day: 18.61 ± 0.99). All bird manipulations were approved by the animal care committee of the Université du Québec à Rimouski (CPA-69-17-90) and have been conducted under scientific and banding permits from Environment Canada–Canadian Wildlife Service.

Provisioning rate

Both male and female breeders were captured in nest boxes on the afternoon of day 13 by blocking the entrance with a sponge attached to a fishing line going through the box (see Cornelius Ruhs et al., 2019 for detailed procedure). Parents were not captured prior to this day as they are known to abandon the nest if captured too early (Vézina, per comm). Upon capture, adults were sexed by the presence of either a cloacal protuberance (male) or a brood patch (female) and were ringed with a US Geological Survey numbered metal ring, one colored plastic ring, and a passive integrated transponder (PIT) tag embedded within another colored plastic ring (2.3 mm EM4102, Eccel Technology Ltd, Groby, Leicester, UK). Adults were then released individually inside the nest box. Each nest box was fitted with a radio-frequency identification system (RFIDLog, Priority 1 Design, Melbourne, Australia) including a SD card and an antenna positioned at the nest box entrance to continuously measure provisioning rates by each parent until fledging. The RFID system registered a PIT-tag every time a bird passed through the antennae (Bridge & Bonter, 2011; Cornelius Ruhs et al., 2019). Since the raw data included both the entering and exiting of nest boxes, we divided the total number of detections by two to have only the number of provisioning visits

as our measure of provisioning rate (i.e., effort). As parents were banded with a PIT-Tag on day 13 after hatching, we then computed the mean number of visits per day per brood over days 14 to 20 (or the last day before fledging when happening earlier) to use in provisioning rate analyses. Although provisioning rate increases with nestling age, it is also highly repeatable across ages within broods (Fowler & Williams, 2015, see Supplementary material for an analysis on a smaller sample comparing provisioning data before day 13 to day 14-20 within brood, $r^2 = 0.85$, $p < 0.001$). Our measure of daily mean provisioning rates over days 14 to 20, therefore, reflects the provisioning rate of parents over the entire nestling period (see Supplementary material). Consequently, our data for this study were based on one mean provisioning rate value per breeding pair.

Prey quality

We used the energy content of ingested prey (arthropods) by nestlings as a measure of prey quality. Prey was obtained using a commonly implemented stomach flushing technique which provides ingested food samples from live birds without harming the animal (Major, 1990; Harris & Wanless, 1993; Sánchez-Bayo et al., 1999; Tsipoura & Burger, 1999; Neves et al., 2006; Goldsworthy et al., 2016). This technique allows for repeated sampling and is efficient to empty a birds' stomach (Major, 1990). Stomach contents were collected from each nestling between 2017 and 2019. Stomach flushing was performed in the morning (between 8:30 am and 11:30 am) on days 8 (which corresponds to peak daily growth rate in our population, see Fig. 1), 10 and 12, at which time nestling digestive systems should match that of adults in size (Vézina et al., 2009). Nestlings were removed from nest boxes immediately after a provisioning visit by an adult and weighed. Each nestling was then held in the hand, and a flexible surgical plastic tube (size 18.5 gauge for < 7 g nestlings and 14.4 gauge for ≥ 7 g nestlings) previously disinfected with chlorhexidine, rinsed in water and coated with Vaseline, was passed down the esophagus and into the gizzard, at which point warm water was injected (1.0 mL) slowly into the tube with a syringe. At first sign of regurgitation, the injection of water stopped, and the tube was gently removed. The process was conducted over a funnel to collect all stomach contents into a Nalgene container. Nestlings were then returned to their nest box. The procedure lasted on average 18 ± 12 min

per brood. All samples were kept on ice before being stored in a -80°C freezer until laboratory analyses. A total of 1,036 samples were collected, from 84 broods.

We used bomb calorimetry to determine the energetic value of stomach contents. Each sample (three per nestling, representing days 8, 10, and 12) was filtered individually using a $20\ \mu\text{m}$ filter and left to air dry overnight. The filters were weighed before and after use to obtain dry mass of samples. Since our samples had very low mass (mean \pm SD average sample mass = $2.90 \pm 3.70\ \text{mg}$), we pooled samples from a brood for each day of stomach flushing. This resulted in three samples per brood (days 8, 10, and 12). Those samples ($10.07 \pm 10.68\ \text{mg}$) were then each combined with a known amount of benzoic acid (a standard of known calorific value) to create pellets, which were then burned in a micro bomb calorimeter (1109A vessel with the 6725 semi-micro oxygen bomb from Parr Instrument Company, Moline, Illinois, USA) to obtain their energy content in joules mg^{-1} . We then subtracted the amount of energy released by the benzoic acid standard to obtain that of the original samples.

Statistical analyses

First, we compared nestlings' growth rate (g day^{-1} averaged for all nestlings of a pair over days 1 to 14), parental provisioning rate ($\text{visits day}^{-1}\ \text{pair}^{-1}$ averaged for days 14 to 20), prey quality (J mg^{-1} per brood), and dry mass of stomach samples (quantity of prey matter per brood, mg) among years. We then examined relationships between nestling growth rate, parental provisioning rate, prey quality, and quantity across the years. Analyses included data for 858 nestlings from 173 broods. Of those, 98 were black-capped chickadees, and 75 were boreal chickadees. All analyses used linear mixed-effects models and included species as a random variable. We pooled the species data to avoid duplication of results because nestling mass and growth rate patterns as well as parental provisioning rate and stomach content (quality and dry mass) did not differ significantly between the two species (see Supplementary material for growth rates and nestling masses per species).

Interannual variation in growth rate, provisioning rate and prey quality

Nestling growth rates were measured over eight breeding seasons (2011 – 2019, excluding 2016, where a separate investigation including brood manipulation took place, see

Cornelius Ruhs et al., 2019). We modelled yearly variation in the mean growth rate of broods by fitting a model with year, age of nestlings (from 1 to 14) and brood size (from 1 to 8) as fixed effects, and pair identity (a unique identification for each brood) and species as random factors.

Provisioning rates were calculated from 2014 (first use of RFID system) to 2019 (excluding 2016), and we used the mean number of visits per day over days 14 to 20 as an indicator of parental provisioning effort at the pair level (see Supplementary material). To investigate the yearly variation in provisioning rate, we constructed a model including mean provisioning rate as a dependent variable, year and brood size as fixed factors, and species as a random factor. As the mean provisioning rate was used for this analysis, each breeding pair was present only once in the data set. Therefore, the inclusion of pair identity as a random factor was not required for this analysis.

We assessed yearly variation in prey quality as well as the dry mass of stomach contents from 2017 to 2019 by fitting models with year, age of nestlings for each stomach flushing (8, 10, or 12) and brood size as fixed factors. We also included Julian date as a continuous covariate in models to control for the known influence of intra-seasonal variation in temperature on insect growth rate and abundance (Malmqvist & Sjöström, 1984; Perrins, 1991; van Noordwijk et al., 1995; Bale, 2002; Hansson et al., 2014). The models further included pair identity and species as random factors.

Inter-relation between growth rate, provisioning rate and prey quality across years

To assess whether growth rate per brood varied with provisioning rate, we fitted a model with provisioning rate as a continuous variable and brood size as a fixed factor. We also included year and species as random factors (one measure per breeding pair).

We examined the influence of prey quality (averaged for all three sampling days) on nestling growth rates by testing the effect of the stomach samples' energy content on brood's growth rate. The model also included brood size as a fixed factor and year and species as random factors (one measure per breeding pair).

The relationship between provisioning rate and prey quality was investigated by conducting a model testing for the effect of stomach samples' energy content on provisioning rate. The model also included brood size as a fixed factor and year and species as random factors (one measure per breeding pair).

We then determined whether the amount of food in nestlings' stomachs (averaged across the three samples) was related to prey quality. In this case, the model tested for an effect of prey quality on dry mass of stomach contents. The model included brood size as a fixed factor and year and species as random factors (one measure per breeding pair).

All analyses were performed in R v.3.6.1 (R Core Team 2019). Linear mixed-effects models were performed using the package "lme4" (Bates et al., 2019), and ANOVA tables were obtained using the "lmerTest" (Kuznetsova et al., 2019). For pairwise comparisons of means, we used the "emmeans" package (Lenth et al., 2019) to compute Tukey's HSD. All presented data are means \pm standard deviation.

1.6 RESULTS

Interannual variation in growth rate, provisioning rate and prey quality

Nestling growth rate did not differ significantly among years ($F_{7, 102} = 1.03$, $p = 0.4$; Fig. 2a), with an average growth rate of 0.66 ± 0.43 g day⁻¹ over all years. Brood size influenced growth rate ($F_{7, 214} = 5.47$, $p < 0.001$), but only for broods of either 1 or 8 nestlings (five cases out of 173 broods; same daily growth rate of 0.67 ± 0.52 g day⁻¹ on average for broods of 2 to 7 nestlings compared to 0.44 ± 0.42 g day⁻¹ for broods of 1 and 8 nestlings) (Tukey: $F_{1, 185} = 0.05$, $p = 0.1$). Daily growth rate did differ with age however ($F_{13, 1975} = 210.19$, $p < 0.001$), increasing from day 1 to its peak (1.05 ± 0.35 g day⁻¹) on day 6 (Fig. 1, Tukey: $F_{1, 1962} = 356.19$, $p < 0.001$), although the latter did not differ significantly from rates recorded on days 5 (Tukey: $F_{1, 1948} = 4.65$, $p = 0.6$) and 7, (Tukey: $F_{1, 1945} = 2.01$, $p = 0.9$). Daily growth rate then decreased until the end of our measurement period on day 14. The lowest recorded rate of growth occurred during day 14, with a mean growth rate of $0.09 \pm$

0.37g day⁻¹ (Tukey: $F_{1,2094} = 817.33$, $p < 0.001$). Brood size at fledging did not differ among years ($F_{2,54} = 0.89$, $p = 0.4$), with chickadees fledging on average 4.26 ± 2.00 nestlings.

Mean provisioning rate varied significantly among years ($F_{4,61} = 9.87$, $p < 0.001$), with a minimum in 2014 (119.08 ± 86.73 visits day⁻¹) and a maximum, 2.3 times higher, in 2018 (273.97 ± 88.19 visits day⁻¹, Tukey: $F_{1,60} = 30.77$, $p < 0.001$, Fig. 2b). Provisioning rate did not vary significantly with brood size ($F_{7,61} = 1.86$, $p = 0.1$).

Prey quality also varied significantly among years ($F_{1,54} = 13.43$, $p < 0.001$), being 31% higher in 2017 (17.97 ± 3.84 J mg⁻¹, Fig. 3) than in 2018 (13.68 ± 3.49 J mg⁻¹, Fig. 3) (Tukey: $F_{1,56} = 26.84$, $p < 0.001$). It did not vary over time within years, however, (Julian date: $F_{1,58} = 1.67$, $p = 0.2$), nor with nestling's age ($F_{2,129} = 2.76$, $p = 0.1$) or brood size ($F_{7,63} = 1.83$, $p = 0.1$). The amount of prey found in nestling stomachs also varied significantly among years ($F_{2,56} = 5.33$, $p = 0.007$) and showed an opposite pattern to prey quality (Fig. 3). In 2017, when prey quality was at its highest, stomachs contained the lowest amount of food (5.90 ± 7.70 mg). Inversely, in 2018, when food was at its lowest quality, dry mass of prey was at its highest, with parents bringing 2.1 times more food to their nestlings than in 2017 (12.40 ± 12.32 mg, Tukey: $F_{1,57} = 10.63$, $p = 0.005$, Fig. 3). Dry mass of stomach contents did not vary over time within years (Julian date: $F_{1,59} = 0.01$, $p = 0.9$) but did vary with age of nestlings ($F_{2,131} = 12.46$, $p < 0.001$), being 110% higher on days 10 and 12 (mean 12.56 ± 11.33 mg per brood, no significant difference, Tukey : $F_{1,125} = 0.64$, $p = 0.7$) compared to day 8 (5.99 ± 5.98 mg, Tukey: $F_{1,146} = 20.94$, $p < 0.001$). Not surprisingly, as our samples pooled stomach contents from all nestlings in a brood, brood size also affected dry mass of stomach contents ($F_{7,66} = 2.37$, $p = 0.03$). Stomachs in broods of 3 contained an average of 5.67 ± 10.93 mg dry mass of food compared to 10.44 ± 9.18 mg in a brood of 5. However, this effect remained statistically weak, since a post-hoc Tukey test could not detect any significant differences among means.

Inter-relation between growth rate, provisioning rate and prey quality across years

Nestling growth rate was not significantly related to provisioning rate ($F_{1,58} = 3.10$, $p = 0.08$, Fig. 4a) or to prey quality ($F_{1,24} = 0.03$, $p = 0.8$) across years. However, provisioning

rate varied negatively with prey quality found in nestling stomachs ($F_{1,34} = 15.80$, $p < 0.001$, Fig. 4b). Similarly, nestlings had more food in their stomachs when prey quality was lower ($F_{1,54} = 28.78$, $p < 0.001$, Fig. 4c).

1.7 DISCUSSION

In this study, we monitored the breeding behavior of black-capped and boreal chickadees over eight years. As expected, we found no support for an influence of provisioning rate, measured as the number of daily visits by breeding pairs, on nestling growth rate. We also found that the mean daily growth rate was consistent across years, suggesting that optimal growth is maintained despite marked variation in prey quality among years. Provisioning rate did however differ across years, being twice as high in 2018, a low prey quality year, as in 2017 where prey quality was high. Hence, this suggests that adults adjust foraging and provisioning efforts to prey quality. Indeed, variation in provisioning rate and the amount of food provided to nestlings correlated negatively with prey quality across years, and this most likely explained the lack of a relationship between growth rate and provisioning rate.

Interannual variation in growth rate, provisioning rate and prey quality

The average nestling growth rate was consistent across years, despite considerable yearly variation in prey quality and provisioning rates. This constant growth rate supports the idea that growth is maximized to achieve early nest departure in nestlings (Ricklefs, 1969; Drent & Daan, 1980; Killpack & Karasov, 2012). Nevertheless, our data also showed large variation in prey energy content across years, likely reflecting yearly variation in abiotic factors (e.g., temperature), which can influence arthropod development (Malmqvist & Sjöström, 1984; Perrins, 1991; van Noordwijk et al., 1995; Bale, 2002; Hansson et al., 2014). Previous studies have shown that breeding birds can respond spatially (e.g., foraging adjusted to arthropod distribution) and temporarily (e.g., timing of breeding. cf. Verboven & Visser, 1998; Visser et al., 2003; Visser et al., 2006; García-Navas & Sanz, 2011a) to variations in abundance and size of prey (Drent & Daan, 1980; Perrins, 1991; Wright et al., 1998; Naef-

Daenzer & Keller, 1999; Naef-Daenzer et al., 2000; García-Navas & Sanz, 2011b). Some bird species also appear to maintain optimal growth by reducing brood size in poor years (Fowler & Williams, 2017). In chickadees, brood size at fledging did not vary among years, but we found that provisioning rate was 60% higher in 2018 than in 2017. In 2018, the prey found in nestlings stomachs contained only 76% of the energy measured in 2017 and nestling stomachs contained twice as much prey matter compared to 2017. To our knowledge, this is the first study reporting higher provisioning rates and increased delivery to nestlings in years of low prey quality in passerines. Clearly, both chickadee species were able to compensate lower prey quality to maintain optimal growth rate in nestlings.

Inter-relation between growth rate, provisioning rate and prey quality across years

Growth rate was not related to variation in provisioning rate. This lack of relationship has been reported several times before (Dawson & Bortolotti, 2003; Stauss et al., 2005; Schwagmeyer & Mock, 2008; Ringsby et al., 2009; Mariette et al., 2011; García-Navas et al., 2012; Fowler & Williams, 2015) and suggests that breeding adults adjust their provisioning effort to prey quality. Indeed, prey quality explained more than 30% of the variation in provisioning rate, and chickadees were provisioning nestlings at higher rates when prey contained less energy per unit mass. Nestling stomachs also contained more dry matter when food had lower energy content. Our study, therefore, supports the hypothesis that nestling growth rates are independent from provisioning rates due to parental behavioral adjustment in response to prey quality. This reasoning is also compatible with observations made by Stauss et al. (2005) who compared breeding effort in blue tits (*Parus caeruleus*) nesting in two habitats differing in quality. In this particular case, provisioning rates did not differ between breeding sites. However, birds provisioning nestlings in a low-quality habitat had to compensate by flying greater distances to maintain nestling growth compared to those breeding in a high-quality habitat (Stauss et al., 2005).

We predicted that growth rate should also correlate with prey quality, but found a non-significant relationship, although positive, between these variables. While the direction of this trend agrees with our prediction, this weak relationship is not surprising. It is

ultimately the daily energy and nutrient intake by nestlings that should be the primary driver of growth (Killpack & Karasov, 2012; Killpack et al., 2014), and our technique was not optimal for measuring these variables. Stomach energy contents were obtained over three single events per brood representing the energy available to nestlings at those specific time points within a sampling day. Although the approach is valid for measuring prey quality, it does not provide detailed information on total energy delivered to nestlings for those specific sampling days, or for the complete growth period. Therefore, it appears that energy delivery predominates over prey quality in determining growth rate, which forces adults to increase provisioning rates on years of low prey quality to maintain optimal nestling growth rate.

Two mechanisms could allow adult chickadees to adjust provisioning rates to prey quality. Parents consuming the same prey as their nestlings could detect prey quality themselves and adjust their own food intake and food delivery to nestlings, in response to prey quality. For example, experimental studies have shown increases in food consumption when food items have lower digestibility (Geluso & Hayes, 1999; Williams & Tieleman, 2000; Barceló et al., 2016). Alternatively, but not exclusively, parents could adjust energy delivery to begging levels in nestlings. Begging intensity is related to hunger (Cotton et al., 1996; Royle et al., 2002) and is considered an honest signal of nestling requirements (Kilner & Johnstone, 1997). Thus, parents feed their nestlings proportionally to the intensity of begging (Macnair & Parker, 1979; Hamer et al., 1999; Godfray & Johnstone, 2000). Consequently, nestlings in poorer condition that beg at higher rates should receive more food than nestlings in better condition (Godfray & Johnstone, 2000; Leonard & Horn 2001, 2005; Sacchi et al., 2002; Marques et al., 2008, 2009; Klenova, 2015). Hence, begging should be higher in years of low food quality in chickadees.

This study shows that variation in prey quality forces breeding chickadees to adjust their provisioning rate in order to maintain optimal growth in nestlings. This leads to a lack of relationship between growth rate and provisioning rate. Therefore, although provisioning rate should still reflect breeding effort through the costs of locomotion (see Williams, 2018), it cannot be interpreted as an indicator of energy delivery to nestlings.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the members of the Vézina laboratory for comments on earlier versions of this paper and for help with this project. We are also grateful Tony D. Williams and Joël Bêty for constructive suggestions on the manuscript and to all the field assistants and interns that have helped monitor chickadee breeding activity since 2011. This project would not exist without their efforts and input. Our gratitude also goes to the Corporation de la Forêt d'enseignement et de recherche (FER) Macpès and to the Mitacs Accelerate program for funding to S.S. and J.-C.R., as well as to the FER Macpès for allowing access to their field facilities. This research was funded by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Fonds Québécois de la recherche sur la nature et les technologies to F.V. and C.N.

1.9 AUTHOR CONTRIBUTIONS

The study was conceived by S.S. and F.V., and developed with input from J.-C.R. and C.N. Statistical analyses were performed by S.S., with input from F.V. and R.S.O. S.S., F.H. and F.V. coordinated fieldwork and managed the database. S.S. drafted the manuscript with substantial input from all authors.

1.10 REFERENCES

- Bale, J. S. (2002). Insects and low temperatures: From molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357, 849–862. doi:10.1098/rstb.2002.1074
- Barceló, G., Love, O. P., & Vézina, F. (2016). Uncoupling basal and summit metabolic rates in White-throated sparrows: Digestive demand drives maintenance costs, but changes in muscle mass are not needed to improve thermogenic capacity. *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(2), 153–165. doi: 10.1086/689290
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2019). Lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4. R package version 1.1-21. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bridge, E. S., & Bontar, D. N. (2011). A low-cost radio frequency identification device for ornithological research. *Journal of Field Ornithology*, 82(1), 52–59. doi: 10.1111/j.1557-9263.2010.00307.x
- Cornelius Ruhs, E., Vézina, F., Walker, M. A., & Karasov, W. H. (2019). Who pays the bill? The effects of altered brood size on parental and nestling physiology. *Journal of Ornithology*, 161(1), 275–288. doi: 10.1007/s10336-019-01715-1
- Cotton, P. A., Kacelnik, A., & Wright, J. (1996). Chick begging as a signal: Are nestlings honest? *Behavioral Ecology*, 7(2), 178–182. doi: 10.1093/beheco/7.2.178
- Dawson, R. D., & Bortolotti, G. R. (2003). Parental effort of American kestrels: The role of variation in brood size. *Canadian Journal of Zoology*, 81(5), 852–860. doi: 10.1139/z03-064
- Drent, R. H., & Daan, S. (1980). The Prudent Parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68, 225–252.
- Fowler, M. A., & Williams, T. D. (2015). Individual variation in parental workload and breeding productivity in female European starlings: Is the effort worth it? *Ecology and Evolution*, 5(17), 3585–3599. doi: 10.1002/ece3.1625
- Fowler, M. A., & Williams, T. D. (2017). A physiological signature of the cost of reproduction associated with parental care. *American Naturalist*, 190(6), 762–773. doi: 10.1086/694123
- García-navas, V., & Sanz, J. J. (2011a). Seasonal decline in provisioning effort and nestling mass of Blue Tits *Cyanistes caeruleus*: Experimental support for the parent quality hypothesis. *Ibis*, 153(1), 59–69. doi: 10.1111/j.1474-919X.2010.01077.x
- García-Navas, V., & Sanz, J. J. (2011b). The importance of a main dish: Nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia*, 165(3), 639–649. doi: 10.1007/s00442-010-1858-z

- García-Navas, V., Ferrer, E. S., & Sanz, J. J. (2012). Prey selectivity and parental feeding rates of Blue tits *Cyanistes caeruleus* in relation to nestling age. *Bird Study*, *59*(2), 236–242. doi: 10.1080/00063657.2012.662939
- Geluso, K., & Hayes, J. P. (1999). Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, *72*(2), 189–197.
- Godfray, H. C. J., & Johnstone, R. A. (2000). Begging and bleating: The evolution of parent-offspring signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *355*(1403), 1581–1591. doi: 10.1098/rstb.2000.0719
- Goldsworthy, B., Young, M. J., Seddon, P. J., & van Heezik, Y. (2016). Stomach flushing does not affect apparent adult survival, chick hatching, or fledging success in Yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*). *Biological Conservation*, *196*, 115–123. doi: 10.1016/j.biocon.2016.02.009
- Hamer, K. C., Lynnes, A. S., & Hill, J. K. (1999). Parent-offspring interactions in food provisioning of Manx shearwaters: Implications for nestling obesity. *Animal Behaviour*, *57*(3), 627–631. doi: 10.1006/anbe.1998.0994
- Hansson, L. A., Ekvall, M. K., Ekvall, M. T., Ahlgren, J., Holm, W. S., Dessborn, L., & Brönmark, C. (2014). Experimental evidence for a mismatch between insect emergence and waterfowl hatching under increased spring temperatures. *Ecosphere*, *5*(9), 1–9. doi: 10.1890/ES14-00133.1
- Harris, M. P., & Wanless, S. (1993). The diet of shags *Phalacrocorax aristotelis* during the chick-rearing period assessed by three methods. *Bird Study*, *40*(2), 135–139. doi: 10.1080/00063659309477138
- Killpack, T. L., & Karasov, W. H. (2012). Growth and development of House sparrows (*Passer domesticus*) in response to chronic food restriction throughout the nestling period. *Journal of Experimental Biology*, *215*(11), 1806–1815. doi: 10.1242/jeb.066316
- Killpack, T. L., Tie, D. N., & Karasov, W. H. (2014). Compensatory growth in nestling Zebra finches impacts body composition but not adaptive immune function. *The Auk*, *131*(3), 396–406. doi: 10.1642/auk-14-1.1
- Kilner, R., & Johnstone, R. A. (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Tree*, *12*(1), 11–15.
- Klenova, A. V. (2015). Chick begging calls reflect degree of hunger in three auk species (Charadriiformes: Alcidae). *PLoS ONE*, *10*(11), 4–6. doi: 10.1371/journal.pone.0140151
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., & R. H. Christensen. (2019). lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models (lmer objects of lme4 package). R package version 2.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>

- Lenth, R. V., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P. & Herve, M. (2019). emmeans: Estimated marginal means. R package version 1.4.6. <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2001). Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling Tree swallows. *Animal Behaviour*, *61*(1), 87–93. doi: 10.1006/anbe.2000.1575
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2005). Ambient noise and the design of begging signals. *Proceedings: Biological Sciences*, *272* 651–656. doi: 10.1098/rspb.2004.3021
- Macnair, M. R., & Parker, G. A. (1979). Models of parent-offspring conflict. III. Intra-brood conflict. *Animal Behaviour*, *27*(4), 1202–1209. doi: 10.1016/0003-3472(79)90067-8
- Major, R. E. (1990). Stomach flushing of an insectivorous bird: An assessment of differential digestibility of prey and the risk to birds. *Australian Wildlife Research*, *17*(6), 647–657. doi: 10.1071/WR9900647
- Malmqvist, B., & Sjöström, P. (1984). The microdistribution of some lotic insect predators in relation to their prey and to abiotic factors. *Freshwater Biology*, *14*, 649–656. doi:10.1111/j.1365-2427.1984.tb00184.x.
- Mariette, M. M., Pariser, E. C., Gilby, A. J., Magrath, M. J. L., Pryke, S. R., & Griffith, S. C. (2011). Using an electronic monitoring system to link offspring provisioning and foraging behavior of a wild Passerine. *The Auk*, *128*(1), 26–35. doi: 10.1525/auk.2011.10117
- Marques, P. A. M., Vicente, L., & Márquez, R. (2008). Iberian azure-winged magpie cyanopica (cyana) cooki nestlings begging calls: Call characterization and hunger signalling. *Bioacoustics*, *18*(2), 133–149. doi: 10.1080/09524622.2008.9753596
- Marques, P. A. M., Vicente, L., & Márquez, R. (2009). Nestling begging call structure and bout variation honestly signal need but not condition in Spanish sparrows. *Zoological Studies*, *48*(5), 587–595.
- Naef-Daenzer, B., & Keller, L. F. (1999). The foraging performance of Great and Blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, *68*(4), 708–718. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00318.x
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B., & Nager, R. G. (2000). Prey selection and foraging performance of breeding Great tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology*, *31*(2), 206–214. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x
- Neves, V. C., Bolton, M., & Monteiro, L. R. (2006). Validation of the water offloading technique for diet assessment: An experimental study with Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*). *Journal of Ornithology*, *147*(3), 474–478. doi: 10.1007/s10336-005-0040-6

- van Noordwijk, A. J., McCleery, R. H., & Perrins, C. M. (1995). Selection for the timing of Great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *The Journal of Animal Ecology*, 64(4), 451. doi: 10.2307/5648
- van Oort, H., & Otter, K. A. (2005). Natal nutrition and the habitat distributions of male and female Black-capped chickadees. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1495–1501. doi: 10.1139/z05-147
- Perrins, C. M. (1991). Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133, 49–54. doi: 10.1111/j.1474-919X.1991.tb07668.x
- Perrins, C. M., & McCleery, R. H. (2001). The effect of fledging mass on the lives of Great tits *Parus major*. *Ardea*, 89, 142.
- Ricklefs, R. E. (1969). Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology*, 50(6), 1031–1039.
- Ringsby, T. H., Berge, T., Saether, B. E., & Jensen, H. (2009). Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology*, 150(2), 469–481. doi: 10.1007/s10336-008-0365-z
- Royle, N. J., Hartley, I. R., & Parker, G. A. (2002). Begging for control: When are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology and Evolution*, 17(9), 434–440. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02565-X
- Sacchi, R., Saino, N., & Galeotti, P. (2002). Features of begging calls reveal general condition and need of food of Barn swallow (*Hirundo rustica*) nestlings. *Behavioral Ecology*, 13(2), 268–273. doi: 10.1093/beheco/13.2.268
- Sánchez-Bayo, F., Ward, R., & Beasley, H. (1999). A new technique to measure bird's dietary exposure to pesticides. *Analytica Chimica Acta*, 399(1–2), 173–183. doi: 10.1016/S0003-2670(99)00588-7
- Schwagmeyer, P. L., & Mock, D. W. (2008). Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Animal Behaviour*, 75(1), 291–298. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.05.023
- Stauss, M. J., Burkhardt, J. F., & Tomiuk, J. (2005). Foraging Flight Distances as a Measure of Parental Effort in Blue Tits *Parus caeruleus* Differ with Environmental Conditions. *Journal of Avian Biology*, 36(1), 47–56.
- Stodola, K. W., Linder, E. T., Buehler, D. A., Franzreb, K. E., Kim, D. H., & Cooper, R. J. (2010). Relative influence of male and female care in determining nestling mass in a migratory songbird. *Journal of Avian Biology*, 41(5), 515–522. doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04751.x
- Tinbergen, J. M., & Boerlijst, M. C. (1990). Nestling weight and survival in individual Great tits (*Parus major*). *The Journal of Animal Ecology*, 59(3), 1113. doi: 10.2307/5035
- Tsipoura, N., & Burger, J. (1999). Shorebird diet during spring migration stopover on Delaware Bay. *The Condor*, 101(3), 635–644.

- Verboven, N., & Visser, M. E. (1998). Seasonal variation in local recruitment of Great tits: The importance of being early. *Oikos*, *81*(3), 511. doi: 10.2307/3546771
- Vézina, F., Love, O. P., Lessard, M., & Williams, T. D. (2009). Shifts in metabolic demands in growing altricial nestlings illustrate context-specific relationships between basal metabolic rate and body composition. *Physiological and Biochemical Zoology*, *82*(3), 248–257. doi: 10.1086/597548
- Visser, M. E., Adriaensen, F., van Balen, J. H., Blondel, J., Dhondt, A. A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E., Kerimov, A.B., de Laet, J., Matthysen, J., McCleery, R., Orell, M., & Thomson, D. L. (2003). Variable responses to large-scale climate change in European Parus populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *270*(1513), 367–372. doi: 10.1098/rspb.2002.2244
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Gienapp, P. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, *147*(1), 164–172. doi: 10.1007/s00442-005-0299-6
- Williams, J. B., & Tieleman, B. I. (2000). Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology*, *203*(20), 3153–3159
- Williams, T. D., & Fowler, M. A. (2015). Individual variation in workload during parental care: can we detect a physiological signature of quality or cost of reproduction? *Journal of Ornithology*, *156*, 441–451. doi: 10.1007/s10336-015-1213-6
- Williams, T. D. (2018). Physiology, activity and costs of parental care in birds. *Journal of Experimental Biology*, *221*(17). doi: 10.1242/jeb.169433
- Wright, J., Both, C., Cotton, P. A., & Bryant, D. (1998). Quality vs. Quantity: Energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning. *Journal of Animal Ecology*, *67*(4), 620–634.

1.11 FIGURES

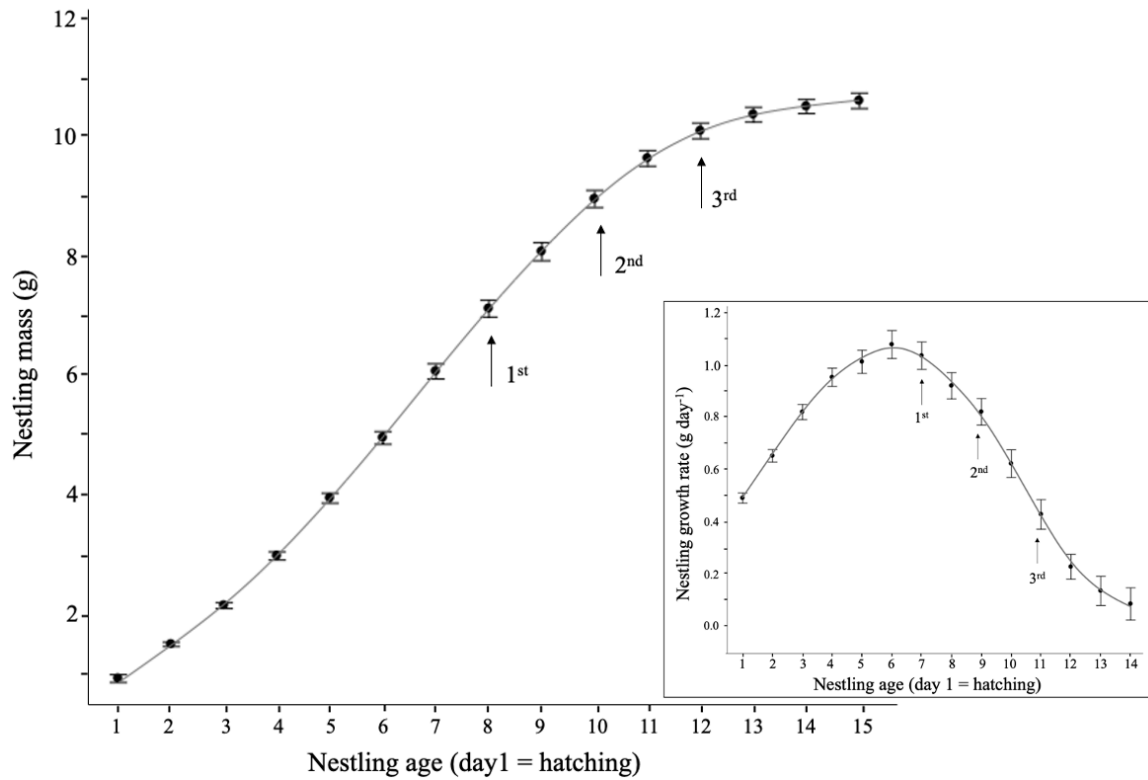


Figure 1: Growth curve showing nestling mean daily mass in black-capped and boreal chickadees (both species combined, see text) according to age in days since hatching. The three arrows show the days of stomach contents sampling. Insert shows the evolution of daily growth rate according to nestling age. Data are mean \pm 95% confidence interval.

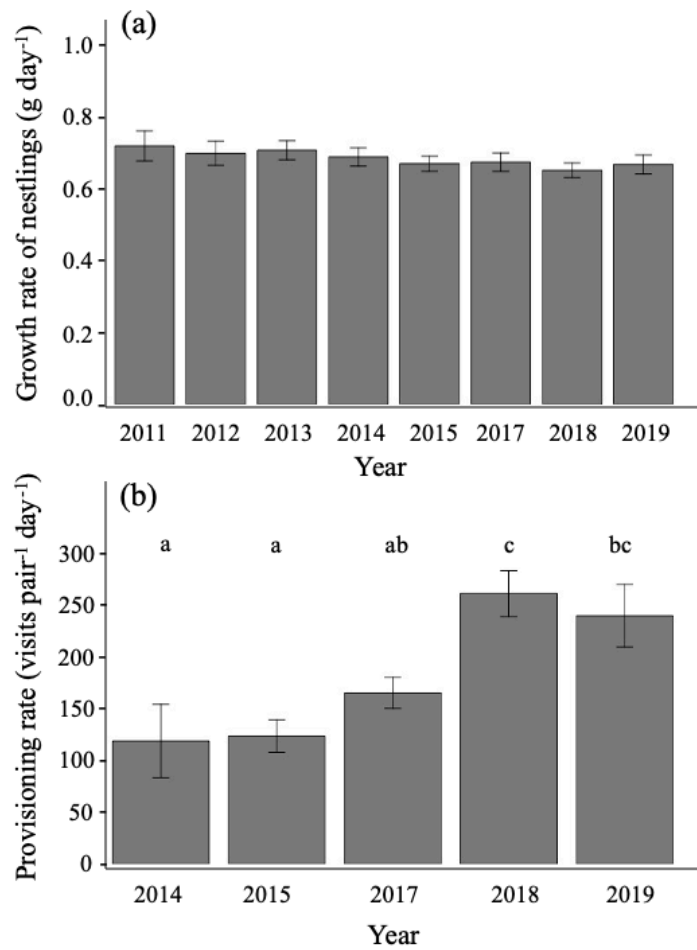


Figure 2: Yearly variation in nestling growth rate (a) and provisioning rate (b) in black-capped and boreal chickadees (data combined, see text). Growth rate did not differ among years while provisioning rate was at its highest in 2018. Different letters in (b) reflect significant differences among years. Data are mean \pm 95% confidence interval.

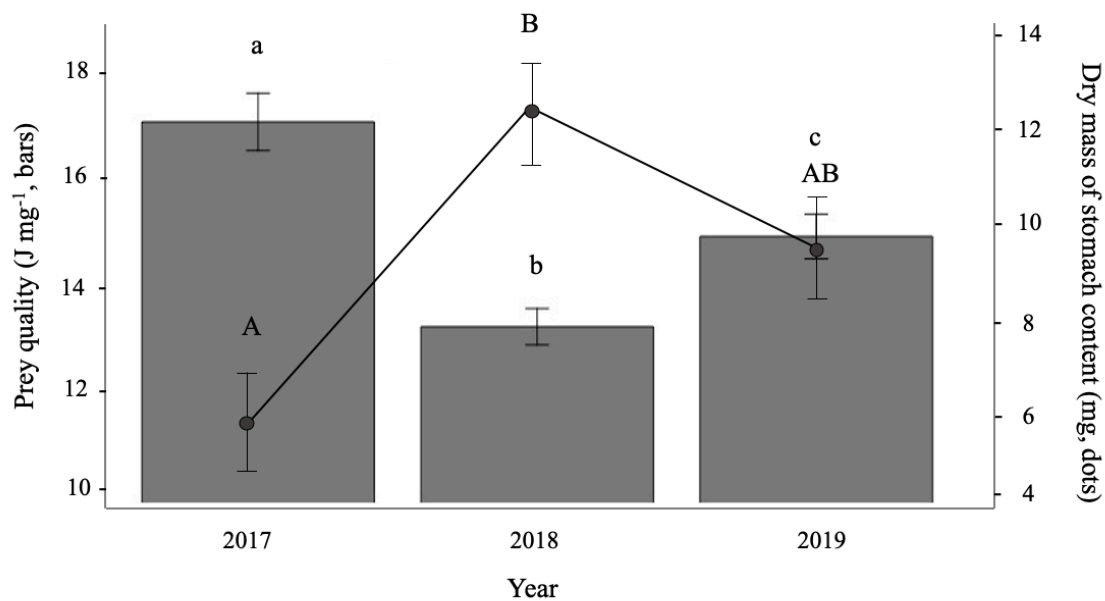


Figure 3: Variation in mean prey quality (bars) and dry mass of prey matter (dots) found in nestling's stomachs over three years in black-capped and boreal chickadees (data combined, see text). Stomachs contained more dry matter in years of low food quality. Different letters (lower case for prey quality and upper case for stomach contents) reflect significant differences among years. Data are mean \pm 95% confidence interval.

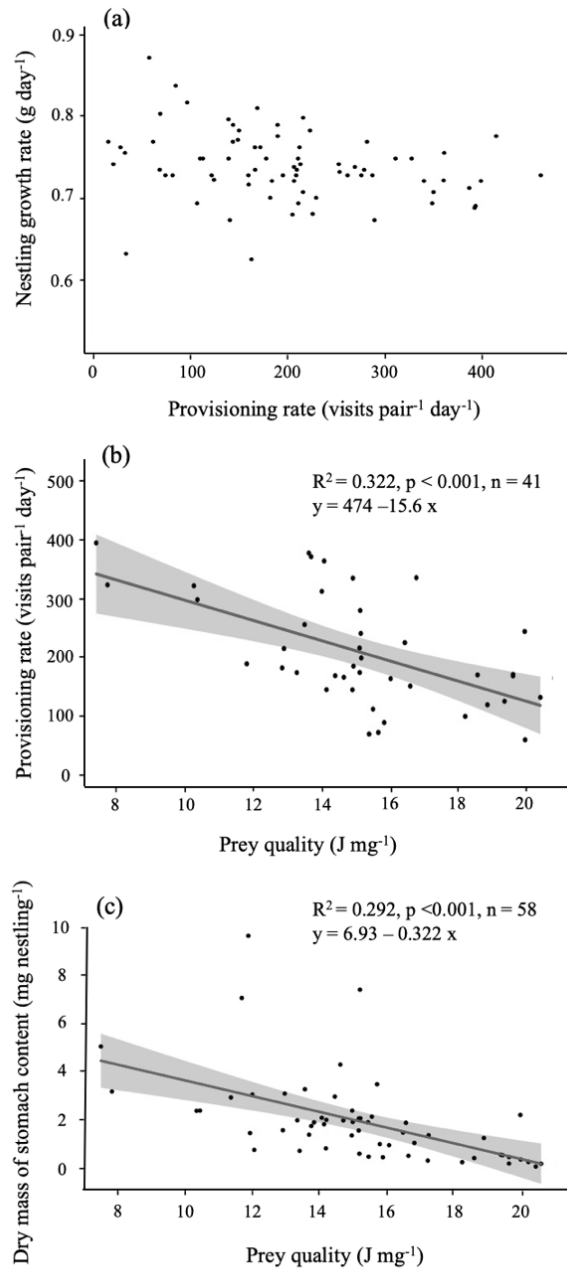


Figure 4: Simple linear regressions between provisioning rate and growth rate (a), between prey quality and provisioning rate (b) and between prey quality and dry mass of stomach contents per nestling (total dry mass for a brood divided by the number of nestlings) (c) in nestlings of black-capped and boreal chickadees (data combined, see text). Growth rate varied independently from provisioning rate, but birds visited their nests more often when food was of lower quality. More food was also found in nestling stomachs when food was of lower quality. See text for full mixed model results. The grey bands show 95% confidence intervals.

1.12 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Provisioning data

In our study, most breeding adults were ringed on day 13 (day 1 being the hatching day), since captures of adults before this day increase the risk of nest abandonment. If breeding pairs included at least one adult already ringed with a PIT-tag from a previous year, the RFID system was installed on the nest box on day 1 or as soon as the adult was identified.

To confirm that our measure of provisioning rate after day 13 reflected that of the whole nestling growth period, we calculated repeatability of individual daily provisioning rate by comparing measurements taken before and after day 13 in pairs for which this data was available for at least one bird. We modelled variation in provisioning rate (per individual adult) by fitting a linear mixed-effect model with brood size and nestling age as fixed effects and adult identification number as well as pair identity as random factors. We used data from 101 individuals from 60 pairs (17 pairs with data for both adults from day 1). The individual explained more than 51% of the variance.

Table S1. Variation in provisioning rate per individual within year

Random factor	Variance	Standard Deviation
Breeder ID	10940	104.60
Pair ID	3091	55.60
Residual	7092	84.21

To validate the use of a mean number of visits per day per breeding pairs, we also tested for a correlation between mean daily provisioning rate measured when nestlings were 1 to 12 days old and mean daily provisioning rate from day 14 to day 20 (adults were captured on day 13). This analysis included individuals from 17 pairs.

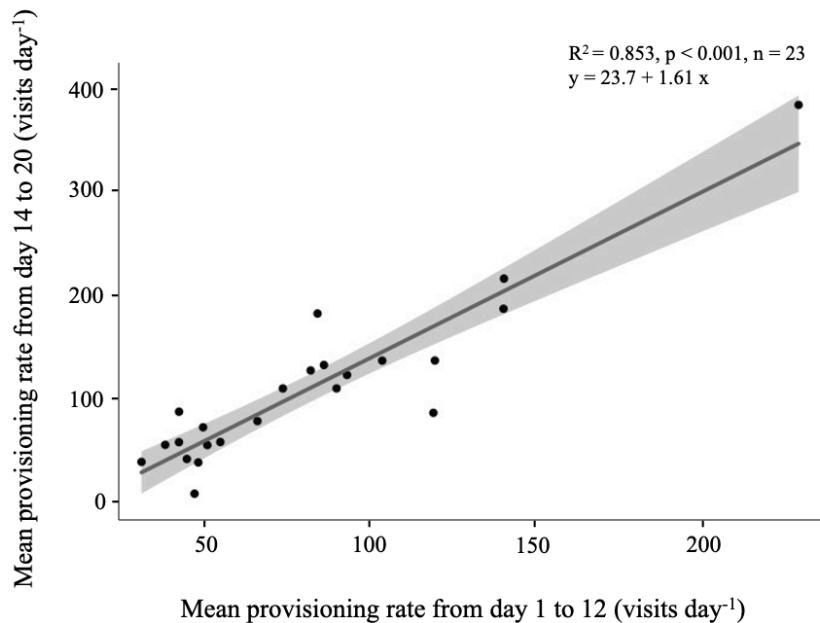


Figure S-1. Provisioning rate of breeding black-capped and boreal chickadees comparing rates between days 1 to 12 to those recorded between days 14 to 20. The grey bands show 95% confidence intervals.

Provisioning rate increased with nestlings age but is highly repeatable among periods ($r^2 = 0.853$, $F_{1,21} = 121.9$, $p < 0.001$). Note that removing the extreme high value point does not change the outcome of this analysis.

Patterns of growth in black-capped and boreal chickadees

Preliminary analyses revealed very close patterns of nestling mass and growth rates from day 1 to 15 in black-capped and boreal chickadees. These analyses used linear mixed-effect models and tested for an effect of age on nestling mass or growth rate while considering the effects of species and brood size as fixed factors, where year and pair identity were included as random factors. Results showed very similar patterns of growth in both species (species: $F_{1,2814} = 2.47$, $p = 0.1$; brood size: $F_{7,2184} = 7.43$, $p < 0.001$). We therefore included species as a random variable in the main article analyses to avoid duplication of results. Daily masses and growth rates per species are presented here for reference.

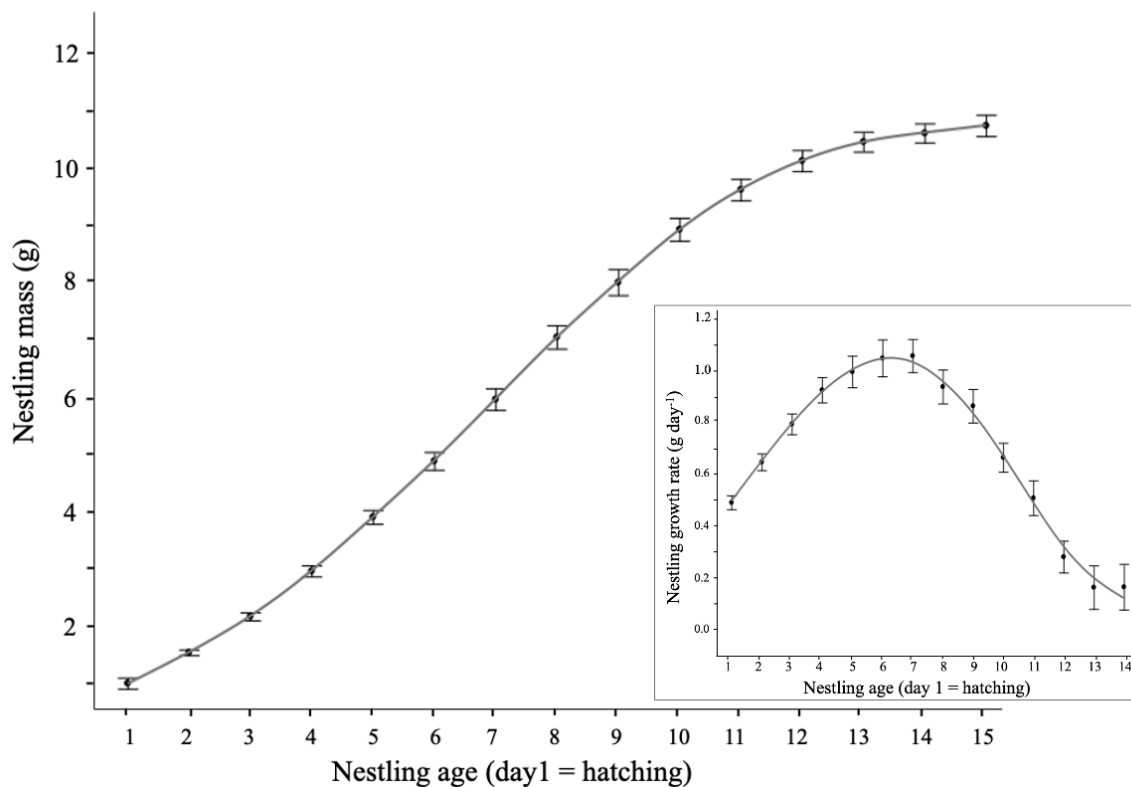


Figure S-2: Growth curve showing mass of black-capped chickadee nestlings according to age in days since hatching. Insert show the evolution of daily growth rate according to nestling age. Data are mean \pm 95% confidence interval.

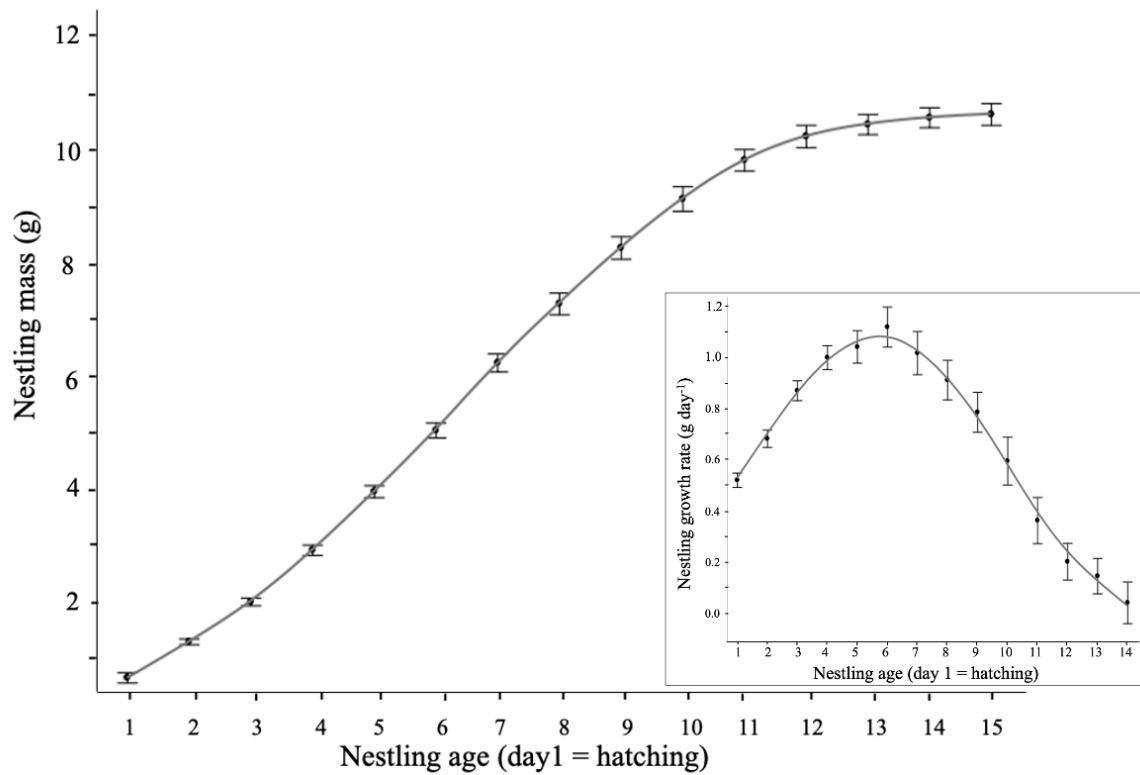


Figure S-3: Growth curve showing mass of boreal chickadee nestlings according to age in days since hatching. Insert show the evolution of daily growth rate according to nestling age. Data are mean \pm 95% confidence interval.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Chez les oiseaux nidicoles, la nutrition des oisillons pendant la période de soins parentaux peut avoir un impact significatif sur la valeur sélective de ces derniers en augmentant les chances de survie et de recrutement après l'envol (Naef-Daenzer & Keller, 1999; Perrins & McCleery, 2001; van Oort & Otter, 2005). L'effort investi par les parents pour approvisionner les jeunes peut donc refléter le niveau de disponibilité des ressources dans l'environnement (Wright et al., 1998; Naef-Daenzer & Keller, 1999). Les espèces nidicoles doivent ainsi acquérir les ressources nécessaires pour soutenir un taux de croissance optimale (Ricklefs, 1969; Drent & Daan, 1980; Killpack & Karasov, 2012), et doivent s'ajuster face à certains facteurs environnementaux incontrôlables, comme la quantité et la qualité nutritionnelle et énergétique des proies (Wright et al., 1998). En utilisant la mésange à tête noire et la mésange à tête brune comme modèles, cette étude visait à examiner la relation entre la croissance des oisillons, l'effort de nourrissage des parents, la qualité et la quantité de nourriture apportée aux oisillons. Notre **hypothèse**, qui indiquait que l'effort d'approvisionnement n'influencerait pas le taux de croissance, puisqu'il refléterait un ajustement compensatoire à la qualité des proies pour maximiser la croissance des oisillons, a été confirmée.

Notre étude apporte de nouvelles informations importantes sur les causes sous-jacentes aux variations interindividuelles de taux d'approvisionnement par les couples reproducteurs. Conformément à nos **prédictions 1 et 2**, nos données supportent l'idée que les variations annuelles de qualité des proies forcent les adultes à faire des compromis sur la quantité de proies rapportées à leurs oisillons, et donc sur le nombre journalier de visites au nid, afin de maintenir une croissance optimale jusqu'à l'envol. Par conséquent, cela reflète des décisions comportementales qui ont probablement des conséquences directes sur la valeur sélective des adultes et des jeunes. Les adultes pourraient en effet modifier le nombre

de visites au nid et changer le type de proies apportées pour s'adapter à leur environnement et aux demandes de la couvée et ainsi minimiser les risques de débalancement de leur budget énergétique (Wright et al., 1998; Naef-Daenzer & Keller, 1999). Cette compensation a permis de maintenir un taux de croissance annuel stable (**prédiction 3**), et explique l'absence de corrélation entre le taux de croissance moyen des oisillons et le taux d'approvisionnement des adultes (**prédiction 4**). Notre étude confirme donc que la mesure du taux d'approvisionnement par le nombre de visites au nid n'est pas un bon indicateur de l'énergie apportée aux oisillons, du moins chez les espèces étudiées. Nous suggérons donc d'être prudents dans l'interprétation de ce type de données si la qualité ou la disponibilité de la ressource n'est pas prise en compte. Le nombre de visites au nid reste cependant un indicateur potentiel de l'effort parental.

Contributions de l'étude

Nos résultats appuient ceux d'études précédentes et confirment que le taux d'approvisionnement des couples reproducteurs n'est pas lié au taux de croissance de leurs oisillons (Dawson & Bortolotti, 2003; Schwagmeyer & Mock, 2008; Ringsby et al., 2009; Mariette et al., 2011; García-Navas et al., 2012; Fowler & Williams, 2015). Nous avons également démontré que, malgré de fortes variations interannuelles dans la qualité (ou valeur énergétique) des proies rapportées au nid, le taux de croissance moyen des oisillons ne variait pas entre les huit années de suivi (2011-2019, excluant 2016). Ceci suggère donc un maintien de la croissance maximale chez les jeunes (Ricklefs, 1969; Drent & Daan, 1980; Killpack & Karasov, 2012), malgré des conditions environnementales (telles la température et la disponibilité en arthropodes) changeantes d'une année à l'autre.

La croissance est cantonnée à une fenêtre temporelle étroite dans la vie des jeunes oiseaux, où la quantité d'hormones de croissance finit par diminuer pour permettre l'augmentation des niveaux d'hormones sexuelles (Scanes & Balthazart, 1981; Schew et al., 1996). Cela peut refléter une limite physiologique dans la capacité de croissance des oisillons, conduisant à un effet de goulot d'étranglement au niveau du taux de croissance (Ricklefs, 1969), où une partie de l'énergie métabolisable qui était auparavant allouée à la croissance

rapide doit maintenant être utilisée pour d'autres fonctions physiologiques (Ricklefs & Webb, 1985; Andreasson et al., 2016). Par exemple, l'apparition des plumes chez les oisillons correspond au moment où ils parviennent à thermoréguler par eux-mêmes, les forçant à investir plus d'énergie dans la production de chaleur que dans la croissance rapide (Ricklefs, 1969; Ricklefs & Webb, 1985; Andreasson et al., 2016). Des conséquences permanentes sur la taille, la condition et la survie peuvent alors résulter d'une croissance ralentie pendant cette fenêtre temporelle critique (Emlen et al., 1991; Searcy et al., 2004; Takenaka et al., 2005; Miller, 2010). Il a d'ailleurs été démontré qu'une réduction de la taille corporelle résultant d'une restriction alimentaire pendant la croissance retarde l'envol (Cruz & Cruz, 1990; Emlen et al., 1991; Searcy et al., 2004; Takenaka et al., 2005; Miller, 2010), diminue le rang social (Richner et al., 1989) ainsi que le recrutement et la survie des individus (Emlen & Wrege, 1991).

Nos résultats indiquent également de fortes variations interannuelles dans les taux d'approvisionnement au nid par les adultes, étant plus élevés lorsque la qualité des proies était plus faible (2018), et moins élevés les années où les proies avaient un fort contenu énergétique (2017 et 2019). Effectivement, le taux d'approvisionnement était 65% plus élevé en 2018 qu'en 2017, alors que la nourriture récoltée dans l'estomac des oisillons contenait 76% moins d'énergie par mg. Les oisillons avaient également jusqu'à 110% plus de nourriture (masse sèche) dans leur estomac lorsque la qualité des proies était moindre. À notre connaissance, il s'agit de la première étude démontrant clairement cet effet compensatoire dans l'effort parental d'approvisionnement tant en masse sèche fournie aux oisillons qu'en nombre de visites journalières. Il semble donc que les adultes soient en mesure de détecter la qualité des proies et d'ajuster leur effort en conséquence pour maintenir une croissance optimale chez les oisillons. En accord avec nos résultats, Royama (1966) et van Balen (1973) ont démontré qu'une augmentation de la taille des proies apportées au nid chez les mésanges charbonnières entraînait une diminution du nombre de visites (cf. Grieco, 2002; Köhler et al., 2006).

Nos données suggèrent donc une réponse compensatoire des adultes face à la variation de qualité de ressource alimentaire. Cependant, les mécanismes sous-jacents ne sont pas clairs. Nous émettons donc deux hypothèses. Tout d'abord, les parents qui se nourrissent des mêmes proies que leurs oisillons sont probablement en mesure de détecter eux-mêmes la qualité des proies via l'effet sur leur bilan énergétique (Geluso & Hayes, 1999; Williams & Tieleman, 2000; Barceló et al., 2016) et ainsi d'ajuster la livraison aux oisillons pour permettre une croissance maximale. Alternativement, le comportement de quémandage (*begging*) des oisillons pourrait être un autre mécanisme derrière cet ajustement. L'intensité du quémandage est considérée comme un signal honnête des besoins des oisillons (modèles de signalisation honnête, cf. Kilner & Johnstone, 1997). Ainsi, les parents devraient nourrir les oisillons proportionnellement à l'intensité du stimulus (Macnair & Parker, 1979; Hamer et al., 1999; Godfray & Johnstone, 2000). En effet, les oisillons sous-alimentés quémandent plus que les oisillons bien nourris (Leonard & Horn, 2001, 2005; Sacchi et al., 2002; Marques et al., 2008, 2009; Klenova, 2015) et devraient donc recevoir plus de nourriture que les oisillons en bonne condition (Godfray & Johnstone, 2000).

Notre étude démontre que les variations de la qualité des proies force les adultes reproducteurs à ajuster leur taux d'approvisionnement journalier pour maintenir une croissance optimale chez les oisillons. Cela mène à une absence de relation entre le taux de croissance des jeunes et le taux d'approvisionnement au nid. Malgré le fait que le taux d'approvisionnement puisse quand même refléter un effort de nourrissage, sous forme de coûts de recherche de proies par exemple (Williams, 2018), cela ne peut pas être interprété comme une mesure de la quantité d'énergie apportée aux oisillons.

Limites de l'étude

Analyses intra-couvées

Nous n'avons pas pu expliquer les taux de croissance des oisillons à l'aide de la valeur énergétique des proies apportées. Nous avons prédit que, la croissance et l'approvisionnement n'étant pas corrélés, le taux de croissance devrait être fortement relié à

la qualité des proies, mais bien que nous ayons trouvé une relation positive entre ces deux variables, cette relation était faible et non significative. Il convient cependant de mentionner ici que notre analyse a été menée à l'échelle de la couvée, en regroupant les valeurs de contenus stomacaux et de taux de croissance par couvée. En effet, des tests préliminaires en laboratoire servant à développer la méthode nous ont permis de conclure que la masse des contenus stomacaux était trop petite pour permettre des analyses à l'échelle individuelle. De plus, le contenu de l'estomac a été obtenu sur trois événements uniques (aux âges de 8, 10 et 12 jours) alors que la croissance était mesurée chaque jour. Des mesures plus détaillées de la quantité d'énergie totale apportée aux oisillons pendant la période de croissance (par exemple le nombre total de kJ apportés par jour par oisillon) pourraient permettre d'en comprendre davantage sur l'influence de la qualité de la nourriture sur la croissance des oisillons. Bien que notre technique permette clairement de détecter des ajustements comportementaux chez les adultes en réponse à la qualité de la ressource alimentaire, elle n'est peut-être pas suffisamment précise pour étudier les variations fines de l'apport énergétique chez les oisillons. De futures études expérimentales devraient donc être privilégiées pour ce type de questions.

Abondance de proies

Un point qui n'a pas été abordé dans notre étude est l'abondance des proies disponibles pour les mésanges dans l'habitat. L'abondance des proies peut refléter l'interaction de divers facteurs environnementaux (par exemple la température et les précipitations) influençant le développement et le contenu nutritionnel des arthropodes (Perrins, 1991; van Noordwijk et al., 1995; Naef-Daenzer & Keller, 1999; Hansson et al., 2014). Il a en effet été démontré que les oiseaux nicheurs peuvent réagir à la fois spatialement et temporellement aux variations d'abondances de proies (Drent & Daan, 1980; Perrins, 1991; Naef-Daenzer & Keller, 1999; Naef-Daenzer et al., 2000). Par exemple, une étude effectuée sur la mésange charbonnière et la mésange bleue a démontré que le nombre de visites augmentait avec l'abondance de proies, entraînant une croissance et une masse à

l'envol plus élevées en raison d'une plus grande disponibilité de nourriture (Naef-Daenzer & Keller, 1999).

Un projet de recherche parallèle à celui présenté dans ce mémoire s'est déroulé au même site d'étude en 2017 et 2018 et avait notamment pour but d'étudier l'abondance des arthropodes pendant la saison de reproduction des mésanges. Cette étude (Riva et al., In prep.) a démontré que l'abondance en arthropodes était très variable entre les deux années de suivi, et que, pendant le pic d'abondance des arthropodes (correspondant à la période de l'été où les oisillons ont des besoins énergétiques importants), ces derniers étaient plus abondants en 2017 (année où la qualité était haute) qu'en 2018 (qualité faible) (Figure C-1). Il semblerait donc que les facteurs abiotiques influençant la qualité des proies puissent également avoir un impact sur leur abondance (Malmqvist & Sjöström, 1984; Bale, 2002).

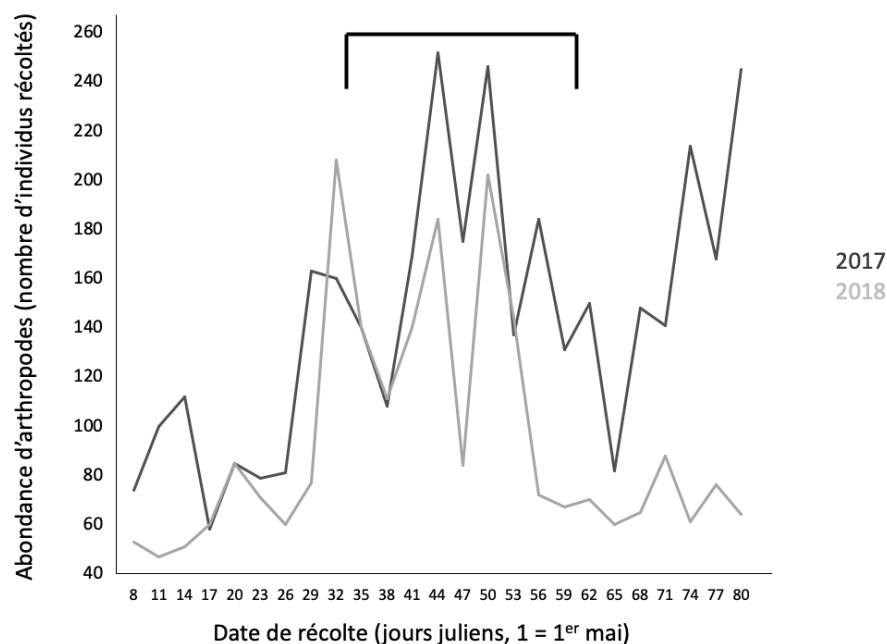


Figure C-1 : Profil d'émergence des proies (lépidoptères, hyménoptères, diptères et araignées) pendant la saison de reproduction des mésanges (mai à juillet) selon l'année (2017 et 2018). La bande noire représente la période de l'été où la majorité des oisillons étaient âgés de 5 à 10 jours, soit pendant la croissance maximale, correspondant également au pic d'abondance de proies.

Perspectives de recherche

Secondes couvées

Seules les données de premières couvées pour chaque année ont été conservées pour la présente étude. Cependant, en 2017 et en 2019, nous avons observé des événements de secondes pontes, un phénomène peu rapporté pour les espèces étudiées. Comme la seconde ponte se déroule plus tard dans la saison, l'approvisionnement des oisillons a généralement lieu pendant une période où l'abondance de proies est plus faible (Krapu, 1974; te Marvelde et al., 2011; Hansson et al., 2014). Les secondes couvées entraînent donc des défis supplémentaires chez les adultes. Des analyses préliminaires de nos données comparant l'effort de nourrissage au cours de la première couvée chez des individus ayant effectué une seconde ponte *versus* les individus n'ayant effectué qu'une seule couvée pour la même année ont permis de montrer des différences au niveau de l'effort de nourrissage (évalué par le nombre de visites au nid par jour en moyenne pendant la première couvée). En effet, chez les mâles, les individus ayant initié des secondes couvées avaient des taux de nourrissage plus élevés que les individus n'ayant pas initié de seconde couvée ($F_{1,15} = 5.09$; $p = 0.03$). Par contre, cet effet n'a pas été observé chez les femelles ($F_{1,22} = 1.07$; $p = 0.3$). Il semblerait donc que les couples avec un mâle participant beaucoup au nourrissage et aux soins parentaux de la première couvée soient plus sujets à initier des secondes couvées que les couples où les deux parents fournissent un effort similaire (Figure C-2). Cela pourrait s'expliquer par le fait que les mâles qui fournissent un effort reproducteur plus important que les autres ont une chance de survie réduite, contrairement aux femelles chez qui cet effet n'est pas retrouvé (Santos & Nakagawa, 2012). Ces mâles avec une survie réduite pourraient tenter de maximiser leur reproduction en un court laps de temps (plusieurs couvées par saison) pour mener à un nombre de oisillons à l'envol total (nombre de descendant produits au cours d'une vie) similaire aux mâles ne faisant qu'une seule couvée par année, mais se reproduisant pendant plus longtemps (plusieurs années). Les variations d'effort entre les sexes n'ont pas été abordées lors de la présente étude, puisque l'objectif était de comparer les variables à l'échelle des couvées (l'effort de nourrissage total). Des travaux futurs devraient privilégier

l'analyse de l'effort séparément selon les sexes et ainsi tenter de comprendre comment chaque individu ajuste son effort de reproduction, soit au cours de la première couvée ou entre deux couvées, en fonction des soins parentaux apportés par leur partenaire.

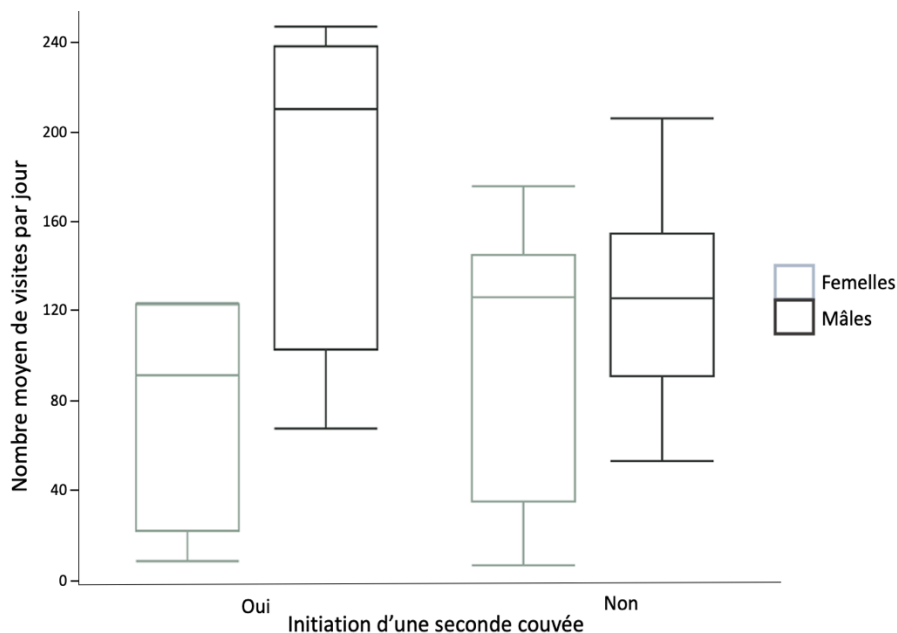


Figure C-2 : Effort de nourrissage pendant la première couvée (nombre de visites au nid par jour) des individus n'ayant pas initié de seconde couvée en comparaison avec ceux en ayant initié une selon les sexes.

Personnalité

En milieu naturel, des traits comportementaux répétables comme l'exploration ou l'agressivité covarient avec la survie et/ou le succès reproducteur, ce qui implique que les phénotypes comportementaux sont soumis à la sélection naturelle (Mutzel et al., 2013; Class et al., 2014). En effet, les phénotypes de la personnalité peuvent être fortement sélectionnés, et cette sélection peut varier selon les conditions environnementales et les ressources de l'habitat (Réale et al., 2007; Bell et al., 2009; Fresneau et al., 2014). Par exemple, chez la mésange charbonnière, le comportement exploratoire est lié à la dispersion et à la capacité de monopoliser les aliments concentrés dans la nature (Dingemanse et al., 2012), ce qui permettrait de maximiser le gain énergétique net dans la recherche de nourriture (Dingemanse et al., 2004).

Pour étudier le comportement d'exploration des individus capturés de 2017 à 2019, la réaction des oiseaux placés dans une boîte expérimentale (basée sur le modèle de Mutzel et al., 2013) a été mesurée. Selon ce test, plus un individu effectue de mouvements dans la boîte en cinq minutes, plus il est considéré comme ayant une « exploration de surface », autrement dit, l'exploration de son environnement se fait rapidement et de manière superficielle. Chez la mésange charbonnière, les individus qualifiés « d'explorateurs de surface » acquièrent des territoires riches en ressources alimentaires et sont jugés comme des individus de haute qualité (Both et al., 2005). De plus, les individus dont l'exploration est superficielle auront tendance à être également agressifs (Both et al., 2005; Hollander et al., 2008), créant ainsi un avantage dans la capacité à obtenir un territoire de haute qualité puisque les individus agressifs seront généralement des dominants au sein d'une population (Verbeek et al., 1996). À l'inverse, moins un individu effectue de mouvements, plus il est considéré comme faisant une « exploration approfondie », autrement dit, l'exploration de son environnement se fait lentement, de manière plus poussée (Both et al., 2005). Les individus au comportement d'exploration approfondi sont bien adaptés à la recherche de nourriture lors de changements environnementaux soudains et, par conséquent, s'adaptent mieux aux changements de distribution de la nourriture et explorent continuellement d'autres options alimentaires (Verbeek et al., 1994).

Des analyses préliminaires des données de premières couvées démontrent que les femelles avec un score d'exploration faible, c'est-à-dire qui explorent de façon approfondie et qui ont une meilleure connaissance de leur habitat, ont des oisillons qui présentent un taux de croissance plus élevé que les oisillons provenant de couvées où les femelles étaient plutôt caractérisées par une exploration superficielle et rapide (Figure C-3). Cet effet n'a par contre pas été retrouvé chez les mâles ($F_{1,57} = 0.01$; $p = 0.9$).

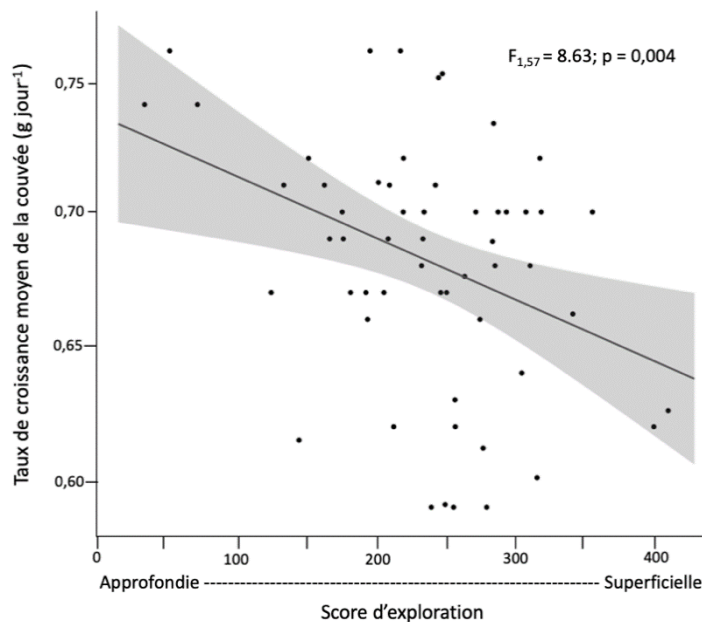


Figure C-3 : Taux de croissance moyen des oisillons de première couvée (g jour⁻¹) en fonction du score d'exploration (nombre de mouvements effectués dans la boîte expérimentale pendant 5 minutes) des femelles.

Ceci suggère donc que non seulement les adultes sont en mesure d'ajuster leur effort d'approvisionnement à la qualité des proies, mais aussi que la sélection des proies ou la livraison d'énergie au nid pourrait différer selon la stratégie d'exploration (superficielle ou approfondie) des individus. Il y a cependant un manque de connaissance à cet effet. Si des liens ont été démontrés entre le comportement d'exploration des adultes et l'exploitation de leur environnement dans le contexte de l'effort parental d'approvisionnement des oisillons (Mutzel et al., 2013; Class et al., 2014; Dubuc-Messier et al., 2016), ces études ne tiennent généralement pas compte de la valeur nutritive et énergétique des proies apportées par les parents. À l'heure actuelle, le lien potentiel entre le succès reproducteur des parents en fonction de leur personnalité, l'exploitation de proies de différentes qualités et le taux de croissance des oisillons reste à étudier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andreasson, F., Nord, A., & Nilsson, J. Å. (2016). Brood size constrains the development of endothermy in blue tits. *Journal of Experimental Biology*, 219(14), 2212–2219. doi: 10.1242/jeb.135350
- Bale, J. S. (2002). Insects and low temperatures: From molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1423), 849–862. doi: 10.1098/rstb.2002.1074
- van Balen, J. H. (1973). A Comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 55(1–2), 1–93. doi: 10.5253/arde.v61.p1
- Barceló, G., Love, O. P., & Vézina, F. (2016). Uncoupling basal and summit metabolic rates in white-throated Sparrows: Digestive demand drives maintenance costs, but changes in muscle mass are not needed to improve thermogenic capacity. *Physiological and Biochemical Zoology*, 90(2), 153–165. doi: 10.1086/689290
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771–783. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.12.022.Bell
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M., & Perret, P. (1991). Feeding ecology and life history variation of the Blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88(1), 9–14. doi: 10.1007/BF00328397
- Blount, J. D., Metcalfe, N. B., Arnold, K. E., Surai, P. F., Devevey, G. L., & Monaghan, P. (2003). Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1525), 1691–1696. doi: 10.1098/rspb.2003.2411
- Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74(4), 667–674. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00962.x
- Brown, C. R., & Brown, M. B. (1999). Fitness components associated with laying date in the Cliff swallow. *The Condor*, 101(2), 230–245. doi: 10.2307/1369986
- Class, B., Klunen, E., & Brommer, J. E. (2014). Evolutionary quantitative genetics of behavioral responses to handling in a wild passerine. *Ecology and Evolution*, 4(4), 427–440. doi: 10.1002/ece3.945
- Cornelius Ruhs, E., Vézina, F., Walker, M. A., & Karasov, W. H. (2019). Who pays the bill? The effects of altered brood size on parental and nestling physiology. *Journal of Ornithology*, 161(1), 275–288. doi: 10.1007/s10336-019-01715-1
- Cotton, P. A., Kacelnik, A., & Wright, J. (1996). Chick begging as a signal: Are nestlings honest? *Behavioral Ecology*, 7(2), 178–182. doi: 10.1093/beheco/7.2.178

- Cruz, J. B., & Cruz, F. (1990). Effect of El Niño-Southern oscillation conditions on nestling growth rate in the Dark-rumped petrel. *The Condor*, *92*(1), 160–165.
- Dawson, R. D., & Bortolotti, G. R. (2003). Parental effort of American kestrels: The role of variation in brood size. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(5), 852–860. doi: 10.1139/z03-064
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*(1541), 847–852. doi: 10.1098/rspb.2004.2680
- Dingemanse, N. J., Bouwman, K. M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S. C., Matthyssen, E., & Quinn, J. L. (2012). Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, *81*(1), 116–126. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01877.x
- Drent, R. H., & Daan, S. (1980). The Prudent Parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, *68*, 225–252.
- Drent, R. (2006). The timing of birds' breeding seasons: the Perrin's hypothesis revisited especially for migrants. *Ardea*, *94*, 305–322.
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P., & Charmantier, A. (2016). Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, *28*(2), 448–459. doi: 10.1093/beheco/arw148
- Dzus, E. H., & Clark, R. G. (1998). Brood Survival and Recruitment of Mallards in Relation to Wetland Density and Hatching Date. *The Auk*, *115*(2), 311–318. doi: 10.2307/4089189
- Ekman, J. B., & Lilliendahl, K. (1993). Using priority to food access: Fattening strategies in dominance-structured willow tit (*Parus montanus*) flocks. *Behavioral Ecology*, *4*(3), 232–238. doi: 10.1093/beheco/4.3.232
- Elliott, K. H., Le Vaillant, M., Kato, A., Gaston, A. J., Ropert-Coudert, Y., Hare, J. F., Speakman, J. R., & Croll, D. (2014). Age-related variation in energy expenditure in a long-lived bird within the envelope of an energy ceiling. *Journal of Animal Ecology*, *83*(1), 136–146. doi: 10.1111/1365-2656.12126
- Emlen, S. T., & Wrege, P. H. (1991). Breeding Biology of White-Fronted Bee-Eaters at Nakuru: The influence of helpers on breeder fitness. *The Journal of Animal Ecology*, *60*(1), 309. doi: 10.2307/5462
- Emlen, S. T., Wrege, P. H., Demong, N. J., & Hegner, R. E. (1991). Flexible growth rates in nestling White-fronted bee-eaters: A possible adaptation to short-term food shortage. *The Condor*, *93*(3), 591–597. doi: 10.2307/1368191
- Fowler, M. A., & Williams, T. D. (2015). Individual variation in parental workload and breeding productivity in female European starlings: Is the effort worth it? *Ecology and Evolution*, *5*(17), 3585–3599. doi: 10.1002/ece3.1625

- Fowler, M. A., & Williams, T. D. (2017). A physiological signature of the cost of reproduction associated with parental care. *American Naturalist*, *190*(6), 762–773. doi: 10.1086/694123
- Fresneau, N., Klunen, E., & Brommer, J. E. (2014). A sex-specific behavioral syndrome in a wild passerine. *Behavioral Ecology*, *25*(2), 359–367. doi: 10.1093/beheco/aru008
- García-Navas, V., Ferrer, E. S., & Sanz, J. J. (2012). Prey selectivity and parental feeding rates of Blue tits *Cyanistes caeruleus* in relation to nestling age. *Bird Study*, *59*(2), 236–242. doi: 10.1080/00063657.2012.662939
- Geluso, K., & Hayes, J. P. (1999). Effects of dietary quality on basal metabolic rate and internal morphology of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, *72*(2), 189–197.
- Godfray, H. C. J., & Johnstone, R. A. (2000). Begging and bleating: The evolution of parent-offspring signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *355*(1403), 1581–1591. doi: 10.1098/rstb.2000.0719
- Grieco, F. (2002). Time constraint on food choice in provisioning blue tits, *Parus caeruleus*: The relationship between feeding rate and prey size. *Animal Behaviour*, *64*(4), 517–526. doi: 10.1006/anbe.2002.3073
- Hamel, S., Côté, S. D., Gaillard, J. M., & Festa-Bianchet, M. (2009). Physical defences wear you down: progressive and. *Journal of Animal Ecology*, *78*, 143–151. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01459.x
- Hamer, K. C., Lynnes, A. S., & Hill, J. K. (1999). Parent-offspring interactions in food provisioning of Manx shearwaters: Implications for nestling obesity. *Animal Behaviour*, *57*(3), 627–631. doi: 10.1006/anbe.1998.0994
- Hansson, L. A., Ekvall, M. K., Ekvall, M. T., Ahlgren, J., Holm, W. S., Dessborn, L., & Brönmark, C. (2014). Experimental evidence for a mismatch between insect emergence and waterfowl hatching under increased spring temperatures. *Ecosphere*, *5*(9), 1–9. doi: 10.1890/ES14-00133.1
- Harshman, L. G., & Zera, A. J. (2007). The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*(2), 80–86. doi: 10.1016/j.tree.2006.10.008
- Hollander, F. A., Van Overveld, T., Tokka, I., & Matthysen, E. (2008). Personality and nest defence in the Great tit (*Parus major*). *Ethology*, *114*(4), 405–412. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01488.x
- Kacelnik, A. (1984). Central place foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *The Journal of Animal Ecology*, *53*(1), 283. doi: 10.2307/4357
- Killpack, T. L., & Karasov, W. H. (2012). Growth and development of House sparrows (*Passer domesticus*) in response to chronic food restriction throughout the nestling period. *Journal of Experimental Biology*, *215*(11), 1806–1815. doi: 10.1242/jeb.066316

- Kilner, R., & Johnstone, R. A. (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Tree*, *12*(1), 11–15.
- Klenova, A. V. (2015). Chick begging calls reflect degree of hunger in three auk species (Charadriiformes: Alcidae). *PLoS ONE*, *10*(11), 4–6. doi: 10.1371/journal.pone.0140151
- Kluyver, H. N. (1961). Food consumption in relation to habitat in breeding chickadees. *The Auk*, *78*, 532–550.
- Köhler, A., Verbugt, L., & Nicolson, S. W. (2006). Short-term energy regulation of whitebellied sunbirds (*Nectarinia talatala*): Effects of food concentration on feeding frequency and duration. *Journal of Experimental Biology*, *209*(15), 2880–2887. doi: 10.1242/jeb.02326
- Krapu, G. L. (1974). Feeding ecology of pintail hens during reproduction. *The Auk*, *91*, 278–290.
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2001). Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Animal Behaviour*, *61*(1), 87–93. doi: 10.1006/anbe.2000.1575
- Leonard, M. L., & Horn, A. G. (2005). Ambient noise and the design of begging signals. *Proceedings: Biological Sciences*, *272*(1563), 651–656. doi: 10.1098/rspb.2004.3021
- Lescroël, A., Ballard, G., Toniolo, V., Barton, K. J., Wilson, P. R., Lyver, P. O. B., & Ainley, D. G. (2010). Working less to gain more: When breeding quality relates to foraging efficiency. *Ecology*, *91*(7), 2044–2055. doi: 10.1890/09-0766.1
- Lewis, S., Wanless, S., Elston, D. A., Schultz, M. D., Mackley, E., Du Toit, M., Underhill, J. G., Harris, M. P. (2006). Determinants of quality in a long-lived colonial species. *Journal of Animal Ecology*, *75*(6), 1304–1312. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01152.x
- Lucass, C., Fresneau, N., Eens, M., & Müller, W. (2016). Sex roles in nest keeping - how information asymmetry contributes to parent-offspring co-adaptation. *Ecology and Evolution*, *6*(6), 1825–1833. doi: 10.1002/ece3.1976
- Maccarone, A. D., Brzorad, J. N., & Stone, H. M. (2012). A telemetry-based study of Snowy egret (*Egretta thula*) nest-activity patterns, food-provisioning rates and foraging energetics. *Waterbirds*, *35*(3), 394–401. doi: 10.1675/063.035.0304
- Macnair, M. R., & Parker, G. A. (1979). Models of parent-offspring conflict. III. Intra-brood conflict. *Animal Behaviour*, *27*(4), 1202–1209. doi: 10.1016/0003-3472(79)90067-8
- Malmqvist, B., & Sjöström, P. (1984). The microdistribution of some lotic insect predators in relation to their prey and to abiotic factors. *Freshwater Biology*, *14*(6), 649–656. doi: 10.1111/j.1365-2427.1984.tb00184.x
- Mariette, M. M., Pariser, E. C., Gilby, A. J., Magrath, M. J. L., Pryke, S. R., & Griffith, S. C. (2011). Using an electronic monitoring system to link offspring provisioning and foraging behavior of a wild passerine. *The Auk*, *128*(1), 26–35. doi: 10.1525/auk.2011.10117

- Marques, P. A. M., Vicente, L., & Márquez, R. (2008). Iberian azure-winged magpie *Cyanopica cyana* cooki nestlings begging calls: Call characterization and hunger signalling. *Bioacoustics*, *18*(2), 133–149. doi: 10.1080/09524622.2008.9753596
- Marques, P. A. M., Vicente, L., & Márquez, R. (2009). Nestling begging call structure and bout variation honestly signal need but not condition in Spanish sparrows. *Zoological Studies*, *48*(5), 587–595.
- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds : A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 453–487.
- te Marvelde, L., Webber, S. L., Meijer, H. A. J., & Visser, M. E. (2011). Mismatched reproduction is energetically costly for chick feeding female great tits. *Functional Ecology*, *25*(6), 1302–1308. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01889.x
- Masman, D., Daan, S., & Dijkstra, C. (1988). Time allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*), and the principle of energy minimization. *The Journal of Animal Ecology*, *57*(2), 411. doi: 10.2307/4914
- McCarty, J. P. (2002). The Number of visits to the nest by parents is an accurate measure of food delivered to nestlings in Tree swallows. *Journal of Field Ornithology*, *73*(1), 9–14. doi: 10.2307/4131060
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., & Bêty, J. (2012). Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, *90*(8), 961–971. doi: 10.1139/Z2012-064
- McLaren, M. A. (1975). Breeding Biology of the Boreal Chickadee. *Wilson Bulletin*, *87*(3), 344–354.
- Mennill, D. J., Ramsay, S. M., Boag, P. T., & Ratcliffe, L. M. (2004). Patterns of extrapair mating in relation to male dominance status and female nest placement in black-capped chickadees. *Behavioral Ecology*, *15*(5), 757–765. doi: 10.1093/beheco/arh076
- Miller, D. A. (2010). Morphological plasticity reduces the effect of poor developmental conditions on fledging age in mourning doves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1688), 1659–1665. doi: 10.1098/rspb.2010.0022
- Mutzel, A., Dingemanse, N. J., Araya-Ajoy, Y. G., & Kempenaers, B. (2013). Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1764). doi: 10.1098/rspb.2013.1019
- Naef-Daenzer, B., & Keller, L. F. (1999). The foraging performance of Great and Blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, *68*(4), 708–718. doi: 10.1046/j.1365-2656.1999.00318.x
- Naef-Daenzer, B. (2000). Patch time allocation and patch sampling by foraging Great and Blue tits. *Animal Behaviour*, *59*(5), 989–999. doi: 10.1006/anbe.1999.1380

- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B., & Nager, R. G. (2000). Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology*, *31*(2), 206–214. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x
- Nilsson, A. J.-åke, & Smith, H. G. (1985). Early fledgling mortality and the timing of juvenile dispersal in the Marsh tit *Parus palustris*. *Ornis Scandinavica*, *16*(4), 293–298.
- van Noordwijk, A. J., McCleery, R. H., & Perrins, C. M. (1995). Selection for the timing of Great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *The Journal of Animal Ecology*, *64*(4), 451. doi: 10.2307/5648
- Nour, N., Currie, D., Matthysen, E., & van Damme, R. (1998). Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (Great tit and Blue tit). *Oecologia*, *114*, 522–530.
- Odum, E. P. (1941a). Annual cycle of the Black-capped chickadee : 1. *The Auk*, *58*(3), 314–333.
- Odum, E. P. (1941b). Annual cycle of the Black-capped chickadee : 2. *The Auk*, *58*(4), 518–535.
- van Oort, H., & Otter, K. A. (2005). Natal nutrition and the habitat distributions of male and female Black-capped chickadees. *Canadian Journal of Zoology*, *83*(11), 1495–1501. doi: 10.1139/z05-147
- Perrins, C. M. (1991). Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, *133*, 49–54. doi: 10.1111/j.1474-919X.1991.tb07668.x
- Perrins, C. M., & McCleery, R. H. (2001). The effect of fledging mass on the lives of Great tits *Parus major*. *Ardea*, *89*, 142.
- Piersma, T. (2011). Why marathon migrants get away with high metabolic ceilings: Towards an ecology of physiological restraint. *Journal of Experimental Biology*, *214*(2), 295–302. doi: 10.1242/jeb.046748
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, *82*(2), 291–318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Richner, H. (1989). Habitat-specific growth and fitness in Carrion crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology*, *58*, 427–440.
- Ricklefs, R. E. (1969). Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology*, *50*(6), 1031–1039.
- Ricklefs, R. E., & Webb, T. I. M. (1985). Water content, thermogenesis, and growth rate of skeletal muscles in the European starling. *The Auk*, *102*(2), 369–376.
- Ringsby, T. H., Berge, T., Saether, B. E., & Jensen, H. (2009). Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology*, *150*(2), 469–481. doi: 10.1007/s10336-008-0365-z

- Royama, T. R. (1966). Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great tits *Parus Major*. *Ibis*, *108*(3), 313–347. doi: 10.1111/j.1474-919X.1966.tb07348.x
- Royle, N. J., Hartley, I. R., & Parker, G. A. (2002). Begging for control: When are offspring solicitation behaviours honest? *Trends in Ecology and Evolution*, *17*(9), 434–440. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02565-X
- Rytkönen, S., & Krams, I. (2003). Does foraging behaviour explain the poor breeding success of Great tits *Parus major* in northern Europe? *Journal of Avian Biology*, *34*(3), 288–297. doi: 10.1034/j.1600-048X.2003.03041.x
- Sacchi, R., Saino, N., & Galeotti, P. (2002). Features of begging calls reveal general condition and need of food of Barn swallow (*Hirundo rustica*) nestlings. *Behavioral Ecology*, *13*(2), 268–273. doi: 10.1093/beheco/13.2.268
- Santos, E. S. A., & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: A meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*(9), 1911–1917. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x
- Scanes, C. G., & Balthazart, J. (1981). Circulating concentrations of growth hormone during growth, maturation, and reproductive cycles in Ring doves (*Streptopelia risoria*). *General and Comparative Endocrinology*, *45*, 381–385.
- Schew, W. A., McNabb, F. M. A., & Scanes, C. G. (1996). Comparison of the ontogenesis of thyroid hormones, growth hormone, and insulin-like growth factor-I in ad libitum and food-restricted (altricial) European starlings and (precocial) Japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, *101*(3), 304–316. doi: 10.1006/gcen.1996.0033
- Schroeder, J., Cleasby, I., Dugdale, H. L., Nakagawa, S., & Burke, T. (2013). Social and genetic benefits of parental investment suggest sex differences in selection pressures. *Journal of Avian Biology*, *44*(2), 133–140. doi: 10.1111/j.1600-048X.2012.00010.x
- Schwagmeyer, P. L., & Mock, D. W. (2003). How consistently are good parents good parents? Repeatability of parental care in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Ethology*, *109*(4), 303–313. doi: 10.1046/j.1439-0310.2003.00868.x
- Schwagmeyer, P. L., & Mock, D. W. (2008). Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Animal Behaviour*, *75*(1), 291–298. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.05.023
- Searcy, W. A., Peters, S., & Nowicki, S. (2004). Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology*, *35*(3), 269–279. doi: 10.1111/j.0908-8857.2004.03247.x
- Smith, S.M. 1991. *The Black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, N.Y.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, *3*(3), 259–268. doi: 10.2337/diacare.14.7.612b

- Swanson, D. L., McKechnie, A. E., & Vézina, F. (2017). How low can you go? An adaptive energetic framework for interpreting basal metabolic rate variation in endotherms. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 187(8), 1039–1056. doi: 10.1007/s00360-017-1096-3
- Takenaka, M., Niizuma, Y., & Watanuki, Y. (2005). Resource allocation in fledglings of the rhinoceros auklet under different feeding conditions: An experiment manipulating meal size and frequency. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1476–1485. doi: 10.1139/z05-145
- Teglhøj, P. G. (2017). A comparative study of insect abundance and reproductive success of barn swallows *Hirundo rustica* in two urban habitats. *Journal of Avian Biology*, 48(6), 846–853. doi: 10.1111/jav.01086
- Tinbergen, J. M. (1981). Foraging decisions in Starlings (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea*, 38–90, 1–67. doi: 10.5253/arde.v69.p1
- Tremblay, I., Thomas, D. W., Lambrechts, M. M., Blondel, J., & Perret, P. (2003). Variation in Blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology*, 84(11), 3033–3043. doi: 10.1890/02-0663
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man: The Darwinian Pivot* (pp. 136–179). doi: 10.4324/9781315129266-7
- Verbeek, M. E. M., Drent, P. J., & Wiepkema, P. R. (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48, 1113–1121.
- Verbeek, M. E. M., Boon, A., & Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, 133, 945–963.
- Verhulst, S., & 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 B: Biological Sciences*, 363(1490), 399–410. doi: 10.1098/rstb.2007.2146
- Visser, M. E., Both, C., & Lambrechts, M. M. (2004). Global climate change leads to mistimed avian reproduction. *Advances in Ecological Research*, 35, 89–110. doi: 10.1016/S0065-2504(04)35005-1
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Gienapp, P. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 147(1), 164–172. doi: 10.1007/s00442-005-0299-6
- Weimerskirch, H., Ancel, A., Caloin, M., Zahariev, A., Spagiari, J., Kersten, M., & Chastel, O. (2003). Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 500–508. doi: 10.1046/j.1365-2656.2002.00720.x

- Weise, M., & Meyer, J. R. (1979). Juvenile dispersal and development of site-fidelity in the black-capped chickadee. *The Auk*, *96*, 40–55.
- Westneat, D. F., Hatch, M. I., Wetzel, D. P., & Ensminger, A. L. (2011). Individual variation in parental care reaction norms: Integration of personality and plasticity. *American Naturalist*, *178*(5), 652–667. doi: 10.1086/662173
- Wilkin, T. A., King, L. E., & Sheldon, B. C. (2009). Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, *40*(2), 135–145. doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04362.x
- Williams, G. C. (1966). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, *100*(916), 687–690.
- Williams, J. B., & Tieleman, B. I. (2000). Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures. *Journal of Experimental Biology*, *203*(20), 3153–3159.
- Williams, T. D., & Fowler, M. A. (2015). Individual variation in workload during parental care: can we detect a physiological signature of quality or cost of reproduction? *Journal of Ornithology*, *156*, 441–451. doi: 10.1007/s10336-015-1213-6
- Williams, T. D. (2018). Physiology, activity and costs of parental care in birds. *Journal of Experimental Biology*, *221*(17). doi: 10.1242/jeb.169433
- Wright, J., & Cuthill, I. (1989). Manipulation of sex differences in parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *25*(3), 171–181. doi: 10.1007/BF00302916
- Wright, J., & Cuthill, I. (1990). Biparental care: Short-term manipulation of partner contribution and brood size in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, *1*(2), 116–124. doi: 10.1093/beheco/1.2.116
- Wright, J., Both, C., Cotton, P. A., & Bryant, D. (1998). Quality vs. Quantity: Energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning. *Journal of Animal Ecology*, *67*(4), 620–634.

