







Université du Québec  
à Rimouski

**Synchronisme phénologique entre les paridés et leurs proies :  
effets sur le succès reproducteur et l'effort de nourrissage de  
deux espèces de mésanges de l'est du Québec**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Julie-Camille Riva**

**Aout 2021**



**Composition du jury :**

**Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Christian Nozais, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**François Vézina, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Jean-Philippe Lessard, examinateur externe, Université Concordia**

Dépôt initial le 30 avril 2021

Dépôt final le 20 août 2021



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.





À mes parents, Agnès, Carmen,  
Jean-Charles et Jean-Philippe, à ma  
sœur, Anouk.

« Odi panem quid meliora. Ça  
veut rien dire, mais je trouve que ça  
boucle bien. » François Rollin (Loth  
d'Orcanie), Kaamelott, Livre V, tome 1,  
écrit par Alexandre Astier.



## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin à la réalisation de ce mémoire, que ce soit au niveau financier, logistique ou comme support moral.

D'abord, je tiens à remercier mon superviseur, Christian Nozais pour m'avoir donné l'opportunité de travailler sur ce projet et m'avoir fait confiance tout le long. J'ai tellement appris aux cours de ces années, sur la science évidemment, mais surtout sur moi-même. Merci de m'avoir permis de vivre cette expérience, pour ta patience, ton optimisme et ton soutien.

Je tiens également à remercier mon co-superviseur François Vézina. Merci de m'avoir accueilli dans ton laboratoire et d'y maintenir une ambiance chaleureuse et motivante. Merci pour tes relectures, tes précieux conseils sur les oiseaux et pour ton enthousiasme.

Un énorme merci aussi au membre du laboratoire d'écophysiologie aviaire, Audrey, Lyette, Ryan et Sarah pour la bonne ambiance, votre humour, les discussions et les bières au Baromètre. Un merci spécial à mon amie et coéquipière Sarah Sénécal, pour l'organisation du terrain, la sélection de nos super assistants et l'entraide. J'ai eu tellement de plaisir et de fun à travailler avec toi, merci.

En parlant des assistants de terrain, ce projet n'aurait pas été possible sans leur aide. Merci à Célia, Gabrielle, Laura, Sébastien, Félix, Karelle, Maëliiss, Roland, Virginie, Mireille, Judith et Antony pour avoir enduré les mouches, la chaleur et la pluie afin de récupérer nos précieuses données. Un merci particulier à l'équipe 2018 qui a pré-trillé mes échantillons d'insectes et aussi à Célia, qui a réalisé les identifications des insectes aquatiques. Vous m'avez fait gagner tellement de temps ! Merci aussi à Chloé pour avoir pris mes mesures de biomasse et être restée des heures à peser des petites nacelles en alu au laboratoire.

La récolte des données n'aurait pas non plus été possible sans la collaboration et le soutien de la Corporation de la Forêt d'Enseignement et de Recherche Macpès. Merci de nous permettre d'utiliser la forêt et vos installations pour nos recherches.

Merci à la communauté de l'UQAR pour m'avoir offert de si belles années d'études, riches en rencontres et en engagements associatifs. Merci à mes amis Clémence, Jessie, Marie et Vincent ainsi que les autres membres du club des « piliers du Baromètre » pour votre amitié, votre soutien et les innombrables fous rires. Merci aux habitants de mes différentes colocations pour votre joie de vivre, en particulier la colocation de la Tour de Pise.

Merci à mes parents, de toujours me soutenir dans mes projets malgré la distance et de m'avoir donné tant de forces.

Pour finir, un immense merci à Benjamin pour ton soutien sans faille, dans les bons comme les mauvais moments. Tu m'apportes tellement de joie au quotidien.

## RÉSUMÉ

Cette étude avait pour objet la phénologie de reproduction de la mésange à tête brune et de la mésange à tête noire, deux paridés résidants de l'est du Québec (Rimouski, Canada). Elle visait à déterminer le taux de synchronie entre la phénologie de reproduction des deux espèces de mésanges et la phénologie des différents arthropodes qu'elles consomment, puis d'en évaluer les impacts sur leur succès reproducteur. Nos hypothèses étaient que les mésanges à tête brune et les mésanges à tête noire ajustent leur reproduction afin que les oisillons soient élevés pendant la période où la disponibilité en proie est maximale. La synchronie devrait donc influencer fortement le succès reproducteur des mésanges et l'effort de nourrissage des adultes. Pour répondre à ses objectifs, nous avons suivi en 2017 et en 2018, la reproduction des deux espèces de mésanges grâce à un réseau de nichoirs artificiels équipés de systèmes d'identification par radiofréquence. Dans le même temps, nous avons échantillonné les arthropodes dans la végétation et déterminé l'abondance et la biomasse journalière disponible. Dans cette étude, la synchronie a été mesurée comme le chevauchement entre la période où les oisillons sont dans le nid et l'étendue temporelle des pics de disponibilité (abondance et biomasse) des différents groupes de proies. Notre étude a démontré que les populations de mésanges de l'est du Québec ont leur phénologie de reproduction synchronisée avec le pic d'abondance et de biomasse des larves de lépidoptères. Cette synchronie est d'autant plus importante pour les adultes, qu'une forte synchronie avec le pic de biomasse de larves de lépidoptères permet de diminuer le taux de mortalité des oisillons. La mesure de la synchronie avec plusieurs groupes de proie a également permis de mettre en évidence le potentiel qualitatif des araignées comme nourriture complémentaire pour les oisillons.



## **ABSTRACT**

This study focused on the reproductive phenology of the Black-Capped chickadee and the Boreal chickadee, two parids residing in eastern Quebec (Rimouski, Canada). First, we aimed to determine the rate of synchrony between the reproductive phenology of the two chickadee species and the phenology of the different arthropods they consume. Then, we assess the impact of synchrony on their reproductive success. Our hypotheses were that Boreal and Black-Capped chickadees adjust their reproduction, so the nestlings are reared during the period of maximum prey availability. Synchrony should therefore strongly influence the reproductive success of chickadees and the parental provisioning effort. To meet these objectives, in 2017 and 2018 we monitored the reproduction of the two chickadee species with a network of artificial nesting boxes equipped with radio frequency identification systems. At the same time, we sampled the arthropods in the vegetation and determined the daily abundance and biomass available. In this study, the synchrony was measured as the temporal overlap between the nestling period and duration of the availability peaks (abundance and biomass) of the different prey groups. Our study showed that Black-Capped and Boreal chickadees at our study site in eastern Quebec have their reproductive phenology synchronized with the peak abundance and biomass of lepidopteran larvae. This synchrony is particularly important for adults, as a high synchrony with the peak of lepidopteran larvae biomass decreases the probability of nestling loss. The measurement of synchrony with several groups of prey also made it possible to highlight the qualitative potential of spiders as complementary food source for nestling.





## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 EFFETS DE LA SYNCHRONIE SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR ET L'EFFORT DE NOURRISSAGE DES MESANGES.....	11
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	11
1.2 EFFECTS OF SYNCHRONY ON REPRODUCTIVE SUCCESS AND PROVISIONING EFFORT OF CHICKADEES.....	13
1.3 ABSTRACT.....	14
1.4 INTRODUCTION.....	15
1.5 MATERIAL AND METHODS.....	17
1.6 RESULTS.....	22
1.7 DISCUSSION.....	30
1.8 REFERENCES.....	35
1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	43
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	49

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES ..... 56

## **LISTE DES TABLEAUX**

Table 1 : Nest distribution for each synchrony scores, per year and per clutch .....	26
Table 2: Summary of model selection for each of the four reproductive parameters testing the effects of synchrony scores, years and species. ....	29
Table S1: percentage of the collected arthropods per year. Arthropod's families .....	43
Table S2: Parameters of the selected models for each fitness component. ....	44



## LISTE DES FIGURES

Figure I.1 : Vue d'ensemble des populations européennes de mésanges ayant fait l'objet d'études sur la synchronie entre leur phénologie de reproduction et celle de leur proie.....	8
Figure 1 : Map of the study area, the Forêt de Recherche et d'Enseignement (F.E.R.) Macpès, Québec, Canada.....	19
Figure 2 : Seasonal variation in arthropod (biomass and abundance) for each prey group and year, in comparison with nestling timing.....	25
Figure 3 : Arthropod availability in relation to the annual median timing of breeding in chickadees .....	27



## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>FER</b>	Forêt d'enseignement et de recherche.
<b>MMH</b>	Match/mismatch hypothesis.
<b>PIT</b>	Passive integrated transponder.
<b>RFID</b>	Radio frequency identification.
<b>TBE</b>	Tordeuse des bourgeons de l'épinette.





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Synchronisme phénologique**

La phénologie est l'étude des phénomènes biologiques périodiques, le plus souvent annuels, reliés aux variations saisonnières de l'environnement. La germination et la floraison des plantes, l'arrivée et le départ des animaux migrateurs, la nidification ou bien encore l'entrée en hibernation sont des exemples de ces phénomènes périodiques. Chez les animaux, la phénologie est également fortement influencée par les interactions trophiques. En effet, la phénologie des animaux appartenant à niveau trophique donné, est souvent déterminée par la répartition temporelle et spatiale des ressources des niveaux inférieurs qu'ils exploitent (McNamara et al., 2011). L'hypothèse « match/mismatch » (MMH) vise à expliquer les variations dans le recrutement d'une population de consommateurs (c'est-à-dire, le nombre de nouveaux arrivants dans la population) grâce à la relation entre la phénologie des individus et celles de la ressource alimentaire (Cushing, 1990; Durant et al., 2007). Selon la MMH, le recrutement d'un consommateur sera élevé si sa reproduction est synchronisée (match) avec le pic d'abondance de sa ressource alimentaire. En revanche, si la reproduction du consommateur et le pic d'abondance de ressources alimentaires sont désynchronisés (mismatch), le taux de recrutement sera faible (Cushing, 1990; Durant et al., 2007; Krapu, 1974). Deux conditions sont cependant pré-requises à l'application de l'hypothèse « match/mismatch ». Le consommateur et la ressource doivent présenter un certain degré de saisonnalité et la survie ou le recrutement du consommateur doivent dépendre de son accès aux ressources (contrôle par la ressource) (Cury et al., 2003; Durant et al., 2007).

### *Importance de la synchronie pour la reproduction des oiseaux*

Chez les oiseaux insectivores, l'accès à une abondance suffisante de proies de qualité pendant la période d'élevage des oisillons est un déterminant important du succès

reproducteur (Martin, 1987; Marvelde et al., 2011; B. Naef-Daenzer et Keller, 1999; Otter, 2007). Dans les environnements présentant une saisonnalité marquée, la fenêtre temporelle de disponibilité des arthropodes est courte (Both, 2010; van Noordwijk et al., 1995). Les oiseaux insectivores vivant dans ces environnements ont donc été sélectionnés pour se reproduire durant cette période où climat et disponibilité en nourriture permettent une meilleure alimentation, à la fois des oisillons et des parents (Hansson et al., 2014; Krapu, 1974).

Lorsque les oiseaux se reproduisent en dehors de la période optimale, des conséquences négatives peuvent être observées chez les adultes et les oisillons. Par exemple, les adultes étant limités par leur capacité maximale d'approvisionnement, une réduction de la taille de couvée, de même qu'une diminution de la condition physique des oisillons à l'envol, ont été observées lorsque la nourriture est trop peu abondante (Thomas et al., 2001; Vatka et al., 2011, mais voir Senécal 2021). Les adultes de ces couvées doivent également consommer davantage d'énergie pour nourrir leurs oisillons, soit en augmentant le temps de quête de nourriture pour trouver des proies de bonne qualité (Mols et al., 2004; B. Naef-Daenzer et Keller, 1999), soit en augmentant la fréquence de nourrissage avec des proies de moins bonne qualité, mais plus abondantes (García-Navas et Sanz, 2010; Senécal et al., 2021). Cette augmentation des dépenses énergétiques par les adultes peut affecter négativement leur survie et leurs futures reproductions (Nur, 1984; Thomas et al., 2001).

Si le rôle de la photopériode dans l'induction du développement des gonades des mâles et des femelles est bien connu (Wingfield et al., 1992), d'autres signaux environnementaux comme la température et la phénologie de la végétation permettraient aux individus de décider du meilleur moment pour initier leur reproduction afin d'augmenter les « chances » de synchronie avec le pic d'abondance d'arthropodes (Cole et al., 2015; Hinks et al., 2015; Marcel E. Visser et al., 2012). Par exemple, Källander et al., (2017) ont montré que pour les mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*), charbonnières (*Parus Major*) et nonnettes (*Poecile palustris*) de Suède, la date moyenne de ponte du premier œuf était liée aux températures des 30 jours qui précèdent. Hinks et al. (2015) ont également observé que la phénologie des

chênes (*Quercus* Spp.) à une échelle très locale était un bon prédicteur de la reproduction des mésanges charbonnières du Royaume-Unis. Outre les signaux environnementaux, des caractéristiques inhérentes aux individus, tels que la condition physique et l'expérience entrent également en jeu et conduisent souvent à un début de reproduction plus précoce chez les individus considérés de qualité (Williams et Fowler, 2015).

#### *Phénologie des arthropodes et effet de la température*

Si les oiseaux insectivores doivent synchroniser leur reproduction avec le pic d'abondance d'arthropodes, ces derniers doivent également synchroniser leur développement avec leurs propres ressources (A. F. Hunter et Elkinton, 2000; M. D. Hunter, 1992). Chez les insectes herbivores, l'appariement temporel avec les plantes hôtes, qui ne peuvent servir de nourriture que pendant une courte période, est répandu (par exemple : Aide and Londoño, 1989; Singer and Parmesan, 2010; van Asch and Visser, 2007) et dépend fortement de la température (Badeck et al., 2004; Chuine, 2010). En fait, la température agit sur la phénologie des insectes de deux façons. Premièrement, les variations annuelles de la température de l'air jouent un rôle majeur dans la date d'apparition des insectes herbivores et du débourrement de leurs hôtes (Hodkinson, 2009, Campbell et al., 1974 ; Menzel et al., 2006). Deuxièmement, en tant qu'ectothermes, la température affecte directement la physiologie des insectes, notamment leur vitesse de développement et de croissance (Deutsch et al., 2008; Frazier et al., 2006; Gilbert et Raworth, 1996; Huey et Berrigan, 2001).

#### **Estimation de la synchronie et définition de la disponibilité en nourriture**

Pour mieux comprendre les conséquences que peuvent avoir des changements phénologiques dans les interactions et en particulier dans le cas de la MMH, il est nécessaire de définir comment mesurer la synchronie de façon simple et pratique. Historiquement, la plupart des publications sur la MMH mesurent le degré de synchronie comme étant la différence entre la date du pic de demande énergétique du consommateur et la date de pic d'abondance de la ressource. Des études récentes ont souligné que cette mesure ne permet

pas de capturer complètement tous les aspects de l'interaction (Lindén, 2018; Vatka et al., 2016). En effet, la forme du pic, c'est-à-dire sa largeur et sa hauteur, lesquelles traduisent respectivement l'étendue temporelle du pic de ressources et la quantité de ressources disponibles, sont des éléments importants pour déterminer la force de l'interaction entre les espèces.

La plupart des recherches sur la MMH se concentrent également sur des interactions entre deux espèces binômes, un prédateur et sa proie, un herbivore et une plante hôte ou encore, un pollinisateur et une plante. Ce choix peut se justifier pour un prédateur, du fait qu'un certain type de proie peut être considéré comme une « nourriture optimale ». Une nourriture optimale se caractérise par sa disponibilité, la facilité avec laquelle le prédateur va pouvoir la manipuler, sa taille et sa teneur en énergie et en nutriments (Krebs, 1977). Par exemple, les larves de lépidoptères (Lepidoptera) sont considérées comme étant la nourriture optimale pour l'alimentation des oisillons de paridés bien que ceux-ci utilisent aussi couramment d'autres types d'aliments, comme les graines ou d'autres types de proies comme les araignées (Betts, 1955; Kluyver, 1961; B. Naef-Daenzer et Keller, 1999). On peut également supposer que le régime alimentaire du prédateur se compose en grande partie d'une seule espèce de proie. Par exemple, Cresswell et McCleery, (2003) supposent que les mésanges charbonnières nourrissent majoritairement leurs oisillons avec des larves d'*Arpenteuse tardive* (*Operopthera brumata*) (mais voir Nour et al., 1998). Toutefois, la majorité des prédateurs ne sont pas des spécialistes stricts et consomment plusieurs espèces de proies. Dans les études où plusieurs espèces proies ont été prises en compte, la disponibilité en nourriture a souvent été considérée comme une entité globale (Both et al., 2009; Vatka et al., 2014; Visser et al., 1998). Cependant, les changements dans la phénologie et l'abondance de chaque espèce proie jouent un rôle important dans la date et la forme du pic de nourriture totale et donc sur la sélection de la phénologie du prédateur (Vatka et al., 2016; Marcel E. Visser et Gienapp, 2019).

Bien que la disponibilité en nourriture soit un facteur limitant crucial, plusieurs études ont également montré que la seule quantité n'est pas toujours suffisante pour assurer la survie

et la reproduction des animaux et que la qualité peut avoir des effets tout aussi important (Gils et al., 2005; Karasov et Martínez del Rio, 2007; Oudman et al., 2014; Piersma, 2012). Nous avons vu plus haut que de nombreuses études considèrent les larves de lépidoptères comme étant une « nourriture optimale » pour nourrir les oisillons de paridés, mais également que celles-ci composaient une grande partie de leur diète. En effet, de par leur teneur élevée en lipides et leur faible teneur en chitine, les larves de lépidoptères constituent une composante importante du régime alimentaire de nombreux oiseaux (Crawford and Jennings, 1989; Holmes and Schultz, 1988; Razeng and Watson, 2015; Robinson and Holmes, 1982; Sample et al., 1993). De plus, au sein de la classe des insectes, l'ordre des Lépidoptères est le plus répandu dans le monde et ses membres sont présents dans presque tous les environnements terrestres. Dans les forêts tempérées, les épidémies périodiques de Lépidoptères sont courantes. Parmi les espèces à cycle épidémique, les plus connues sont la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) et la Livrée des forêts (*Malacosoma disstria*) en Amérique du Nord ou encore l'Epirrite automnale (*Epirrita autumnata*) et l'Arpenteuse tardive en Europe. Cependant, plusieurs études ont souligné l'importance des araignées (Araneae) et des larves de coléoptères (Coleoptera) dans la diète des oisillons de certaines populations de mésanges (Eeva et al., 2000; L. Naef-Daenzer et al., 2000; Norris et al., 2013; Serrano-Davies et Sanz, 2017).

## **Paridés et synchronisation de la reproduction**

### *Synchronie, saison de croissance et climat*

Les paridés et leurs proies principales, les chenilles, ont longtemps été un système modèle pour étudier la MMH. Les données proviennent essentiellement d'Europe où il semble que les synchronies des différentes populations de mésanges soient influencées par la saison de croissance des végétaux et le type de climat (Figure I.1). En effet, au sein d'une même zone climatique, les populations de mésanges vivant dans des zones caractérisées par une saison de croissance relativement longue, semblent bénéficier d'une plus grande

flexibilité quant à la date d'initiation de leur reproduction. La saison de croissance, permettant une croissance normale des plantes, correspond généralement au nombre de jours entre la première période de cinq jours consécutifs avec des températures moyennes supérieures à 5 °C et la première période de cinq jours consécutifs avec des températures moyennes inférieures à 5 °C (Zhang et Yang, 2004).

Dans les régions où la saison de croissance est courte comme en Laponie finlandaise, on retrouve des populations de mésanges charbonnières et de mésanges laponnes (*Poecile cinctus*) chez lesquelles l'envol des jeunes intervient avant le pic d'abondance d'arthropodes (Eeva et al., 2000). En effet, une reproduction précoce est essentielle au recrutement de ces populations car, trop retardée, celle-ci risque d'empiéter sur la mue et la préparation à l'hiver. Dans ces zones, la phénologie des mésanges est donc davantage influencée par les contraintes environnementales que par la synchronie avec les ressources (Eeva et al., 2000).

Dans les zones où la saison de croissance des végétaux, est plus longue, l'augmentation rapide des températures printanières causées par les changements climatiques peut mener à une asynchronie car elles avancent la phénologie des plantes et des insectes. Dans une revue de littérature traitant de l'évolution des synchronies de populations de mésanges d'Europe, en lien avec les changements climatiques, Visser et al. (2012) démontrent que les populations de ces zones tempérées (Belgique et Royaume-Unis), tout comme les populations de mésange charbonnière de la Tchéquie (climat continental), ont avancé le moment de leur reproduction pour être synchrones avec le pic d'abondance de chenilles. Cependant, toutes les populations ne se sont pas adaptées aux changements climatiques. Ainsi, la population de mésange charbonnière de Hoge Veluwe aux Pays-Bas est devenue asynchrone en raison de l'avancement de la date d'émergence des chenilles car les contraintes associées aux températures printanières froides empêchent les mésanges d'avancer d'autant leur phénologie (Marcel E. Visser et al., 2006). Cette asynchronie entre la disponibilité des chenilles et la reproduction des mésanges a réduit le succès reproducteur de la population (Nussey et al., 2005)

*Les populations de mésanges en milieu boréal.*

La zone boréale semble être une zone intermédiaire où la MMH ne permet pas d'expliquer à elle seule la phénologie de reproduction des mésanges. Vatka et al. (2014, 2011) ont étudié l'évolution de la synchronie entre la reproduction et le pic d'abondance des chenilles chez trois populations de mésanges vivant à Oulu, en Finlande. Ils ont également comparé les effets de la synchronie sur le succès reproducteur de trois espèces, l'une résidant principalement en forêt boréale, la mésange boréale (*Poecile montanus*) et les deux autres originaires des forêts tempérées, la mésange charbonnière et la mésange bleue. Historiquement, la période de nidification (l'envol des oisillons) des mésanges boréales finissait avant le pic d'abondance de chenilles alors que le pic de demande énergétique des oisillons des deux autres espèces (entre les jours 11 et 13) intervenait au même moment que ce pic d'abondance de chenilles. Au cours de la dernière décennie, sous l'effet des changements climatiques, les phénologies des chenilles, des mésanges charbonnières et des mésanges boréales ont avancé, mais à des rythmes différents. Dans le cas des mésanges boréales, l'amélioration de la synchronie entre la période de reproduction et le pic d'abondance de chenille n'a pratiquement pas eu d'effet sur son succès reproducteur. La mésange boréale semble donc être moins dépendante de la ressource chenille pour son succès reproducteur que les espèces originaires des régions tempérées où les chenilles sont plus abondantes (Rytönen et al., 1996; Rytönen et Krams, 2003). D'autre part, les périodes de reproduction des mésanges bleues et charbonnières demeurent synchronisées avec le pic d'abondance de chenille, mais l'effet de la synchronie n'est apparu que sous certaines conditions, telles que des abondances élevées de chenilles ou des densités de reproduction importantes. Dans ce contexte, d'autres facteurs comme les contraintes énergétiques ou la compétition interspécifique jouent probablement un rôle plus important que la synchronie sur le succès reproducteur des mésanges (Vatka et al., 2011, 2014).

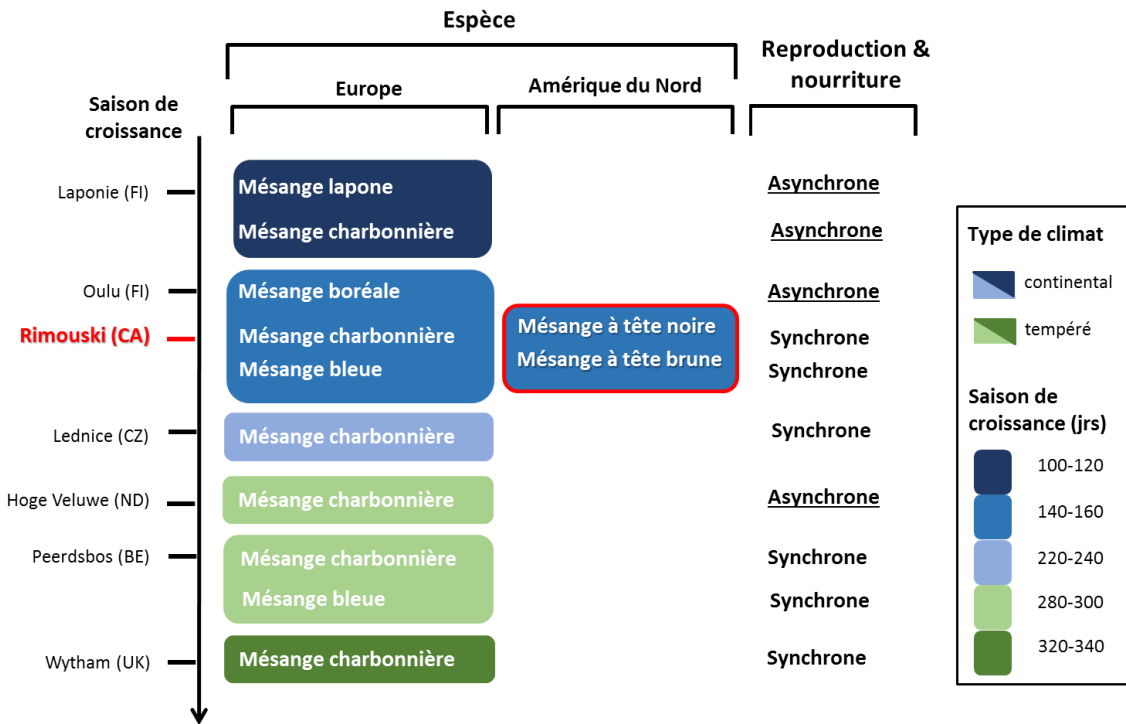


Figure I.1 : Vue d'ensemble des populations européennes de mésanges ayant fait l'objet d'études sur la synchronie entre leur phénologie de reproduction et celle de leur proie. La saison de croissance correspond au nombre de jours entre la première période avec des températures moyennes  $> 5^{\circ}\text{C}$  (cinq jours consécutifs) et la première période avec des températures  $< 5^{\circ}\text{C}$  (cinq jours consécutifs). Les types de climats sont issus de la classification de Köppen-Geiger.

### Mésanges à tête noire (*Pæcile atricapillus*) et mésanges à tête brune (*Pæcile hudsonicus*) : deux passereaux résidents de l'est du Québec.

Les mésanges à tête noire et mésanges à tête brune sont des passereaux non-migrateurs d'Amérique du Nord. La mésange à tête brune appartient aux espèces d'oiseaux dont l'aire de répartition est presque entièrement limitée à la forêt boréale canadienne et états-unienne. On la retrouve principalement dans les forêts de conifères (McLaren, 1975). La mésange à tête noire, quant à elle, est l'un des oiseaux les plus communs d'Amérique du Nord. Son aire de répartition englobe une grande partie du Canada et les deux tiers nord des États-Unis. On la trouve principalement dans les forêts matures et dans les habitats perturbés (Smith, 1991).



Comme la plupart des autres mésanges, les deux espèces sont territoriales pendant la saison de reproduction, mais vivent en groupes sociaux structurés le reste de l'année. À partir de la fin avril, les mésanges commencent à excaver des cavités dans les arbres afin d'y aménager leur nid. Elles pondent généralement un œuf par jour et la taille des couvées est de 7 œufs en moyenne. La femelle incube seule les œufs durant environ 13 jours pendant lesquels le mâle la nourrit. Après l'éclosion, il faut compter en moyenne 17 à 20 jours jusqu'à l'envol des oisillons (Odum, 1941a, 1941b). En période de reproduction, le régime alimentaire des mésanges est majoritairement insectivore (Otter, 2007). Elles consomment principalement des lépidoptères, des diptères et des araignées qu'elles obtiennent en fourrageant dans les arbres entre 2 et 5 m de hauteur (Gray, 1993; Kluyver, 1961; L. Naef-Daenzer et al., 2000). Cependant, bien que les mécanismes de sélection des proies et la diète des oisillons des mésanges d'Europe aient été largement étudiés, ces derniers sont mal connus pour les mésanges d'Amérique du Nord et on ne connaît pas précisément la diète des oisillons des mésanges à tête noire et à tête brune.

### **Objectifs de l'étude**

Cette étude vise à déterminer le taux de synchronie entre la phénologie de reproduction des mésanges à tête noire et des mésanges à tête brune et la phénologie des différents arthropodes qu'elles consomment, puis d'en évaluer les impacts sur leur succès de reproduction. À l'aide d'un réseau de nichoirs utilisés par les mésanges à tête noire et à tête brune et de la collecte régulière d'arthropodes pendant la saison de reproduction, nous visons deux objectifs :

Le **premier objectif** est de déterminer le niveau de synchronie entre la phénologie de reproduction des mésanges et la phénologie de différents groupes de proies, mesurée en termes d'abondance et de biomasse. **L'hypothèse** de travail est que la phénologie de reproduction des mésanges à tête noire et à tête brune est synchronique avec la phénologie de la ressource alimentaire en arthropodes (Figure I.1). Les adultes de ces populations ajusteraient

donc leur reproduction de façon à maximiser la croissance des oisillons au moment où la disponibilité des arthropodes est maximale. **Nous prédisons** donc que la majorité des oisillons sera élevée pendant le pic d'abondance ou de biomasse des différents groupes de proies. Compte tenu des études antérieures sur les paridés, nous nous attendons à ce qu'en particulier, le taux de croissance maximal des oisillons intervienne pendant le pic de biomasse des larves de lépidoptères.

Notre **deuxième objectif** vise à tester **l'hypothèse** selon laquelle la synchronie avec les pics d'abondance et de biomasse des différents groupes de proies influence fortement le succès reproducteur des mésanges et l'effort de nourrissage. **Nous prédisons** donc qu'une faible synchronie avec le pic d'abondance et/ou le pic de biomasse de certains groupes ou de tous les groupes de proies cumulés entraînera un effet négatif sur le nombre et la masse des oisillons à l'envol et sur le taux de survie des oisillons avant l'envol. Néanmoins, le sud-est du Québec ayant une saison de croissance des végétaux équivalente à celle d'Oulu en Finlande (Figure I.1), nous pouvons nous attendre à ce que la synchronie avec les larves de lépidoptère ait des effets sur le succès reproducteur des mésanges moins prononcés qu'en milieu tempéré. Nous pouvons également nous attendre à ce que la synchronie avec les larves de lépidoptère ait des effets moins forts sur le succès reproducteur des mésanges à tête brunes que chez la mésange à tête noire, car cette dernière est originaire de zones plus tempérées où les larves de lépidoptères sont généralement plus abondantes. Concernant l'effort de nourrissage, nous prédisons que les adultes devraient diminuer le nombre d'aller-retour au nid lorsque la synchronie avec le pic de biomasse d'un des différents groupes de proies est élevée. En particulier, l'effort de nourrissage devrait diminuer lorsque la synchronie avec les larves de lépidoptère est élevée, puisque celles-ci sont considérées comme étant une « nourriture optimale ».

# CHAPITRE 1

## EFFETS DE LA SYNCHRONIE SUR LE SUCCES REPRODUCTEUR ET L'EFFORT DE NOURRISSAGE DES MESANGES

### 1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Selon l'hypothèse « match/mismatch » (MMH), le recrutement d'un consommateur sera élevé si sa reproduction est synchronisée avec le pic d'abondance de sa ressource alimentaire. La plupart des recherches testant la MMH se concentrent sur des binômes d'interactions et ainsi, les oiseaux insectivores et leurs proies principales (chenilles) ont longtemps été un système modèle pour l'étudier. Cependant, la phénologie d'un prédateur est souvent déterminée par la répartition temporelle et spatiale de l'ensemble des espèces qu'ils exploitent. De plus, un nombre croissant d'études ont mis en évidence que la qualité de la nourriture consommée peut avoir des conséquences tout aussi importantes sur le succès reproducteur du consommateur, que la quantité de nourriture disponible. Nous avons étudié l'effet de la synchronie de différents groupes de proies (larve de lépidoptère, larve d'hyménoptère, chrysalide et araignée) sur le succès reproducteur et le taux d'approvisionnement parental de mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) et de mésanges à tête brune (*Poecile hudsonicus*). En 2017 et 2018, nous avons suivi la reproduction de ces deux espèces grâce à un réseau de nichoirs artificiels équipés de systèmes d'identification par radiofréquence. Dans le même temps, nous avons échantillonné les arthropodes dans la végétation et déterminé l'abondance et la biomasse journalière disponible. Durant la période étudiée, nous avons constaté que pour la première couvée la majorité des nids avaient des oisillons lorsque la disponibilité générale en arthropodes (tous groupes de proies confondus) et plus particulièrement en larves de lépidoptères étaient maximales. Le taux de mortalité des oisillons était moins important lorsque la synchronie avec la biomasse de larves de lépidoptères était plus élevée et différait également entre les deux espèces. Nous n'avons pas

constaté d'effets importants de la synchronie ni sur le nombre, ni sur la masse des oisillons à l'envol. Cependant, le taux d'approvisionnement parental diminuait lorsque la synchronie avec l'abondance d'araignées augmentait et différait aussi grandement entre les deux années. Ces résultats confirment l'importance des larves de lépidoptères pour le succès reproducteur des mésanges et soulignent le rôle important des araignées comme nourriture complémentaire pour les oisillons.

Cet article, intitulé « *Effects of synchrony on reproductive success and provisioning effort of chickadees* », sera soumis prochainement. Il a été corédigé par moi-même ainsi que par le professeur Christian Nozais. Le professeur François Vézina a cosupervisé le projet en me faisant bénéficier de son expertise sur les oiseaux. Toutes ces personnes ont également contribué à la rédaction et à la révision de cet article. En tant que premier auteur, j'ai élaboré le projet, construis les protocoles de terrain et les pièges nécessaires à la capture des arthropodes. J'ai également aidé ma collègue Sarah Sénéchal à la coordination des différentes équipes sur le terrain et j'ai participé à l'échantillonnage en 2017 et 2018. En laboratoire, j'ai effectué l'identification des échantillons récoltés puis j'ai réalisé les analyses statistiques. Sarah Sénéchal, la deuxième auteure a également participé à l'élaboration du projet.

## **1.2 EFFECTS OF SYNCHRONY ON REPRODUCTIVE SUCCESS AND PROVISIONING EFFORT OF CHICKADEES**

Riva, Julie-Camille <sup>1,2</sup> ; Senécal, Sarah <sup>1,2,3</sup> ; Vézina, François <sup>1,2,3</sup> ; and Nozais, Christian <sup>1,3,4</sup>

1. Département de Biologie, Chimie et Géographie, Groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.
2. Center for Northern Studies, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.
3. Quebec Center for Biodiversity Science, McGill University, Montréal, Canada.
4. Québec Océan, Université Laval, Québec, Canada.

### 1.3 ABSTRACT

Following the match/mismatch hypothesis (MMH), consumer recruitment will be high if its reproduction is synchronized with its resource's peak. Research on the match/mismatch hypothesis mostly focused on paired interactions. Hence, parids and their main caterpillar prey have long been used as model systems for testing the match/mismatch hypothesis. However, selective pressure on the phenology of a predator depends on the phenology of the multiple species it interacts with. Moreover, an increasing number of studies put forward that the quality of the food consumed could be as important as food quantity for the reproductive success of the consumer. We studied the effect of the synchrony of various prey groups (lepidopteran larvae, hymenopteran larvae, chrysalides and spiders) on reproductive success and parental provisioning rate of Black-Capped Chickadee (*Poecile atricapillus*) and Boreal chickadee (*Poecile hudsonicus*). In 2017 and 2018, we monitored the breeding season of both species using a network of artificial nests equipped with a radio frequency identification. Simultaneously, we determined the daily abundance and biomass the arthropods collected. For the duration of the study, we observed that for the first brood most nests contained nestlings when total arthropods availability (all prey groups combined), particularly lepidopteran larvae were at the maximum. The nestling mortality rate was less important when synchrony with lepidopteran larvae biomass was high and differed between both chickadee species. There was no important effect of synchrony on the number or weight of fledglings. However, the parental provisioning rate was lower when synchrony with spider abundance was high as well as between years. Those results confirm the importance of lepidopteran larvae for the chickadees' reproductive success and highlight the substantial role of spiders as a complementary food source for nestlings.

*Keywords:* Synchrony, Reproductive success, Provisioning rate, Arthropods, Phenology, Food availability, Paridae

## 1.4 INTRODUCTION

In avian systems, the match/mismatch hypothesis (Cushing, 1990; Durant et al., 2007) stipulates that a temporal overlap between food availability and the nestling period is an important determinant of reproductive success and thus fitness (Martin, 1987; Marvelde et al., 2011; B. Naef-Daenzer & Keller, 1999; Otter, 2007; Twining et al., 2018). For example, adult birds provisioning altricial nestlings outside of an optimal window of food availability (e.g., breeding too early or too late) have been shown to spend more energy (Marvelde et al., 2011; Thomas et al., 2001) and to have lower reproductive success than those whose provisioning activity is matched with the peak of food abundance (Both et al., 2006; Gaston et al., 2009; B. Naef-Daenzer & Keller, 1999; Otter, 2007; Visser et al., 2006). Increased energy expenditure by parents provisioning during suboptimal food availability can also reduce their survival and future reproductive success (Nur, 1984; Thomas et al., 2001).

For insectivorous birds breeding in seasonal environments, the relatively short period of arthropods availability defines the optimal window for provisioning nestlings and the nestling period is known to match the peak of food availability in several species (Lack, 1954; Perrins, 1970). In these birds, the ability to time the onset of breeding to match the peak of food availability using predictive environmental cues is therefore expected to be under strong selective pressure (Carey, 2009; McNamara et al., 2011; Nussey et al., 2005; Thomas et al., 2001). While the increase in day length is a well-known initiator of gonadal development (Wingfield et al., 1992), allowing birds to roughly time their reproductive activities with food availability, recent studies reported temperature and vegetation green-up as additional cues for fine-tuning the timing of reproduction (Cole et al., 2015; Dunn, 2004; Gienapp et al., 2005; Hansson et al., 2014; Källander et al., 2017; Simmonds et al., 2017; Visser et al., 2009). Most avian studies on the match/mismatch hypothesis measure the degree of synchrony between breeding and food resources as the difference between the peak date of nestling energetic demand (or the date of maximal growth rate) and the peak date of arthropod availability. However, recent studies have pointed out that this measure does not fully capture all aspects of the interaction between the timing of breeding and food

availability (Lindén, 2018; Vatka et al., 2016). Indeed, the shape of the food peak, i.e., the width and the height, which respectively reflect the duration of the peak and the quantity of food available, are also important elements to determine the strength of this interaction.

Research on the match/mismatch hypothesis mostly focused on interactions between two species, a predator and a prey or an herbivore and a host plant. However, most predators are not strict specialists and use several prey species and different populations of the same predator species may differ in their levels of diet specialization depending on their specific habitat (Pagani-Núñez et al., 2016; Serrano-Davies & Sanz, 2017). For example, Blue Tits (*Cyanistes caeruleus*) breeding in the sclerophyllous habitat of Corsica island, bring much more diverse food (fewer caterpillars and a wider range of taxa) to nestlings than Blue tits breeding in the mainland (Blondel et al., 1991). Yet, both populations time their breeding to match the peak of caterpillar availability (Bañbura et al., 1994; Blondel et al., 1991). In addition, several studies have shown that the quantity of food alone is not always sufficient to ensure the survival and reproduction of animals and that quality can have equally important effects (Gils et al., 2005; Karasov & Martínez del Rio, 2007; Oudman et al., 2014; Piersma, 2012; Twining et al., 2018). Although they commonly use other types of food, such as seeds or other types of prey, such as spiders (Betts, 1955; Kluyver, 1961; B. Naef-Daenzer & Keller, 1999; Pagani-Núñez et al., 2014), parids and their main caterpillar prey, have long been used as model systems for testing the match/mismatch hypothesis. However, numerous studies reported a high proportion of spiders in the early diet of nestling in different parid populations, suggesting that spiders may provide an important nutritional resource for early nestling development (Eeva et al., 2000; García-Navas et al., 2012; L. Naef-Daenzer et al., 2000; Norris et al., 2013; Serrano-Davies & Sanz, 2017). Thus, changes in the phenology and availability of each prey species may play an important role in the timing and shape of the total food peak and, therefore, in the selective pressure acting on predator phenology (Vatka et al., 2016; Visser & Gienapp, 2019).

In this two-year study, we examined reproductive performance in Black-Capped (*Poecile atricapillus*) and Boreal (*Poecile hudsonicus*) Chickadees in relation to the



availability of different groups of prey. Considering synchrony as the level of temporal overlap between the nestling period and the duration of the food peak, the main objectives were (i) to measure the annual synchrony between chickadee's nestling period and availability of different prey groups and (ii) determine whether this synchrony influenced chickadee's reproductive success. We predicted that most nestlings in both species would be raised during the lepidopteran larvae peak. We also predicted better reproductive success in pairs provisioning nestlings in high synchrony with all prey groups than in those whose provisioning activity was less matched with the peak of food availability. Therefore, we expected a higher provisioning rate, i.e. an increase of energy expenditure by parents, when nestlings were raised outside the peak of lepidopteran larvae availability (Senécal et al., 2021).

## 1.5 MATERIAL AND METHODS

### Study area and data collection

This study took place in 2017 and 2018, at the Forêt d'Enseignement et de Recherche Macpès (FER Macpès), a mixed forest of 23km<sup>2</sup> located near Rimouski, Québec, Canada (48°30' N, 68°52' W); (Figure 1). This forest belongs to the Balsam fir-yellow birch bioclimatic domain and is characterized by mixed stands of yellow birch *Betula alleghaniensis* and softwoods, such as the balsam fir *Abies balsamea*, white spruce *Picea glauca* and white cedar *Thuja occidentalis* (*Vegetation Zones and Bioclimatic Domains in Québec*, 2003).

Since 2010, ~1200 nest boxes have been installed in the study area and the reproduction of Black-Capped and Boreal chickadees is monitored (Cornelius Ruhs et al., 2020; Senécal et al., 2021). For the present study, two years of breeding data (2017 – 2018) were used for both species. All nest boxes were visited at least once a week from May to the end of July. We determined the timing of egg-laying, clutch size, incubation and hatching dates and the

number of hatched and fledged young for each brood. Individual nestling masses were measured daily with an electronic balance (accuracy:  $\pm 0.1$  g), from the hatching day until day 15 (Senécal et al., 2021). On average, nestlings of both species leave the nest after 20 days (Odum, 1941) and the daily growth rate peaks between days 5 and 7 (Senécal et al., 2021). We, therefore, stopped handling nestlings after day 15 to avoid premature fledging. At 13-days old, nestlings were identified with a unique combination of one US Geological Survey numbered metal ring and three plastic color rings. The same day, in the afternoon, breeding adults were captured in their nest boxes (see Cornelius Ruhs et al., 2020). Unmarked adults were sexed and identified, with two plastic color rings, including one equipped with a passive integrated transponder (PIT) tag (2.3 mm EM4102, Eccel Technology Ltd, Groby, Leicester, UK) and a US Geological Survey numbered metal ring. Using a Radio-Frequency Identification system (RFIDLog, Priority 1 Design, Melbourne, Australia) with an antenna placed at the nest box entrance, we could quantify the provisioning rates of each parent. Mean parental provisioning rate per brood (visits  $\text{day}^{-1}$   $\text{pair}^{-1}$  averaged for days 14 to 20) was calculated as the sum of each parent's visits divided per the number of monitoring days (Senécal et al., 2021).

Arthropod availability during the bird's breeding season was estimated using the beat sheet method (Upton & Chapman, 2010). From the beginning of May until the fledging event, arthropods samples were collected every three days at nine sampling stations. These stations were selected to represent our study area's habitat diversity (hardwood, coniferous and mixed) and the spatial heterogeneity of past nest box attendance (zones historically densely used for nesting and zones only sparsely used). At each station, two new trees were chosen randomly; the beat sheet (1  $\text{m}^2$ ) was held in one hand while striking tree branches several times with a 1.5m stick in the other hand. Each tree was strike for 30 seconds and branches were situated between 2- and 3-meters height to reach chickadees foraging area. All arthropods were retrieved from the sheet and stored in a 70% ethanol solution. Collected arthropods were identified to the family or order levels (Lepidoptera: Gilligan & Passoa, 2014; Insects: Marshall, 2006; Diptera: Mcalpine, 1981; Araneae: Paquin & Dupérré, 2003). Based on visual field observations and scientific literature (Hewlette S. Crawford & Jennings,

1989; Eeva et al., 2000; Mitchell, 1952; Otter, 2007), we focused on lepidopteran larvae and pupae, hymenopteran (sub-order: Symphyta) larvae and Araneae. The prey's dry biomass was obtained by drying the samples for 24 hours on a stove at 65 °C and measured with a 0.0001 g precision scale. Three other types of arthropods traps (pitfall, emergence and interception traps) were also used in the study area but results are not presented in this article.

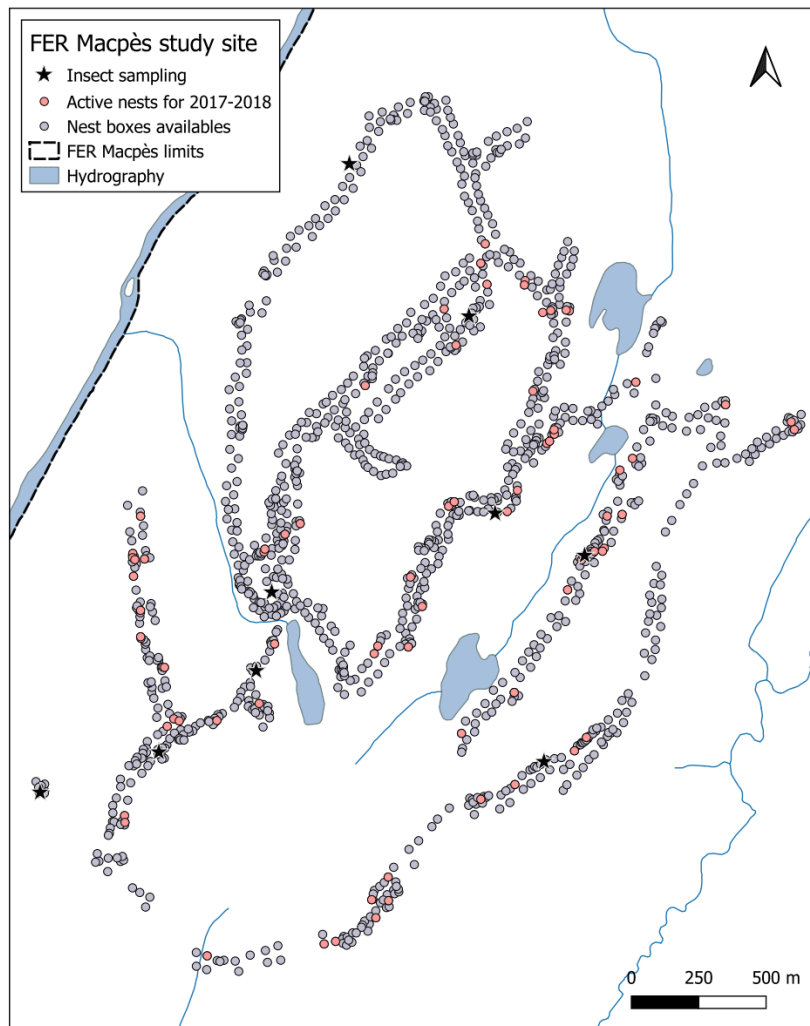


Figure 1 : Map of the study area, the Forêt de Recherche et d'Enseignement (F.E.R.) Macpès, Québec, Canada. Nests were considered active if they had, at least, one egg inside during the season.

## Data analyses

### *Seasonal availability of arthropods*

Seasonal variations in arthropod biomass and abundance were described graphically for each prey group and year (prey groups: Lepidopteran larvae, Lepidopteran pupae, Hymenopteran larvae and Araneae). The daily biomass ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) of arthropod was calculated as the sum of biomass collected at each sampling site, divided by three days (one sample collected every 3 days) and a 6-day moving average was used on the values to smooth the curve. The biomass peak period was defined as the days where the daily biomass was higher than the annual mean biomass. The annual mean biomass was calculated from non-averaged biomass data. The same procedure was used to calculate the daily abundance ( $\text{ind}\cdot\text{day}^{-1}$ ), annual mean abundance and abundance peak periods. Arthropod families representing less than 1% of the arthropod collected in biomass and abundance were considered a negligible food source and not included (see Supplementary material). A Wilcoxon test was performed to determine if the abundance and the biomass of prey groups, all combined and separately, differed between years.

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

We evaluated synchrony between the nestling period and arthropod availability on two levels, prey groups and taxonomic families. First, the synchrony score (ranging from 0 to 1) of each brood was calculated as the proportion of days nestlings were exposed to the biomass peak periods (SYNbio<sub>-</sub>) and abundance peak periods (SYNab<sub>-</sub>) of the combined and separate prey groups. A score of 1 indicated that all the nestling period of a brood (i.e., the period for which handling the nestling was possible, 15 days) was matched with the period of maximal availability (biomass peak or abundance peak). A score of 0.6 indicated that 9 days of the nestling period was matched with the period of maximal availability. We used 0.6 as a threshold value because 9 days approximately correspond to half the duration of the average nestling period (20 days) for both species. The distribution of the synchrony scores was obtained per year and synchrony was considered good when most nestlings between 5

and 7 days old (peak of nestling's daily growth rate, Senécal et al., 2021) were raised during a peak period (per prey groups or combined). Second, we examined the annual median timing of nestling growth with the availability of prey group families (biomass and abundance peak periods) graphically for the two years. Black-Capped and Boreal chickadees data were pooled, as no significant difference was found in median hatching dates over the two years (see Supplementary material).

### *Effects of synchrony scores on the bird's reproductive performance*

Mixed-effects models were used to examine variation in reproductive parameters in relation to biomass synchrony scores and abundance synchrony scores. Breeding variables were measured for each brood ( $n = 56$ ), including second broods in 2017 and we excluded broods with predated nestlings and single parents. Breeding variables comprised mean fledgling mass (MASSf,  $\text{g.brood}^{-1}$ ) and fledgling number (NUMf, count per brood, from 1 to 7). The total number of fledglings was divided into two sub-variables, fledgling number (NUMf) and probability of nestling loss (PROBlost, binary 0 1, per nestlings) as the distribution of the total number of fledglings was strongly zero-inflated due to the failure of many adults each year to raise any nestlings (Reed et al., 2013). Reproductive variables also comprised mean parental provisioning rate to investigate whether parents adjust provisioning effort to specific prey group availability (RATEpp,  $\text{visits.day}^{-1}.\text{pair}^{-1}$  averaged for days 14 to 20,).

Reproductive parameters (i.e., parental provisioning rate and mean fledgling mass), measured as continuous variables, were analyzed using linear mixed-effect models (LMM). Z corrections were used on numeric variables to avoid convergence errors caused by different ranges of scale. Normality, independence and variance homogeneity of residuals were validated graphically. The fledgling number and probability of nestling loss were analyzed using generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson error and Log-link function (fledgling number) or binomial error and Logit-link function (probability of nestling loss). We checked for overdispersion using the `overdisp_fun` function (Bolker et al., 2011).

Candidate models contained the following fixed effects: intercept, synchrony score, species (SP, 2 levels) and year (YEAR, 2 levels). We also included the interaction terms between the synchrony score and each categorical variable. Synchrony scores for all prey groups combined (SYNbio\_TOT, SYNab\_TOT) and prey group individually as lepidopteran larvae (SYNbio\_LL, SYNab\_LL), lepidopteran pupae (SYNbio\_LC, SYNab\_LC), Araneae (SYNbio\_A, SYNab\_A) and Hymenoptera Symphyta (SYNbio\_H, SYNab\_H) were tested for each reproductive parameter. Two other candidate models, one including only the year and the second, only the species, were also tested for each reproductive parameter so that a total of twelve candidate models were built for each reproductive parameter. The model best explaining each reproductive parameter was identified using the AIC criterion selection.

All models included clutch number (CLUTCH, 2 levels, first and second) as a random factor and models analyzing parental provisioning rate (RATEpp) and fledgling number (NUMf) also included the number of hatched eggs (nHATCH, 8 levels, ranging from 0 to 7) as a random factor. Models testing PROblast only included nest ID (IDnest) as a random factor. Even if they had a weak effect, we still included random intercepts to capture the dependence in the data. All graphics and statistical analyses were conducted in R v .3.6.1. (R Core Team, 2019). LMM and GLMM models were performed using the package “lme4” (Bates et al., 2015) and “lmerTest” (Kuznetsova et al., 2017).

## 1.6 RESULTS

### Seasonal availability of arthropods

A total of 36 778 arthropods belonging to 25 orders and 162 families were collected. Arthropods from prey groups (i.e., Lepidopteran larvae and pupae, Hymenopteran larvae and Araneae) represented 16% of the total. In terms of abundance, Araneae represented 70% (Linyphiidae 26%, Araneidae 17% and Dictynidae 14%) of the prey groups, while Lepidoptera (Tortricidae 67% and Geometridae 20%) represented 68% of the biomass

(Supplementary Table S1). Lepidopteran larvae were the prey that determined the timing of the total food peak period, both for abundance and biomass (Figure 2).

Total arthropod abundance and biomass (i.e., all prey groups combined) were significantly lower in 2018 (median + IQR, abundance =  $17.67 \pm 5.33$  ind.day<sup>-1</sup>, biomass =  $18.8 + 37.2$  mg.day<sup>-1</sup>) compared to 2017 (abundance =  $37.67 + 23$  ind.day<sup>-1</sup>, biomass =  $46.07 \pm 99.36$  mg.day<sup>-1</sup>; Wilcox test on abundance value  $W = 7563$ ,  $p < 0.001$ ; Wilcox test on biomass value  $W = 5584.5$ ,  $p < 0.001$ ). The only group that did not differ significantly in biomass between years was the lepidopteran larvae (2017 biomass =  $11.73 \pm 33.37$  mg.day<sup>-1</sup>; 2018 biomass =  $7.4 \pm 22.3$  mg.day<sup>-1</sup>, Wilcox test,  $p > 0.05$ ). (Figure 2). Total abundance and biomass peaks were also higher in 2017 (abundance max value: 84 ind.day<sup>-1</sup>, biomass max value: 0.484 g.day<sup>-1</sup>) than in 2018 (abundance max value: 45 ind/day, biomass max value 0.341 g/day) but not necessarily wider (2017 abundance peak = 52 days, 2018 abundance peak = 32 days; 2017 biomass peak = 32 days; 2018 biomass peak = 35 days) (Figure 2).

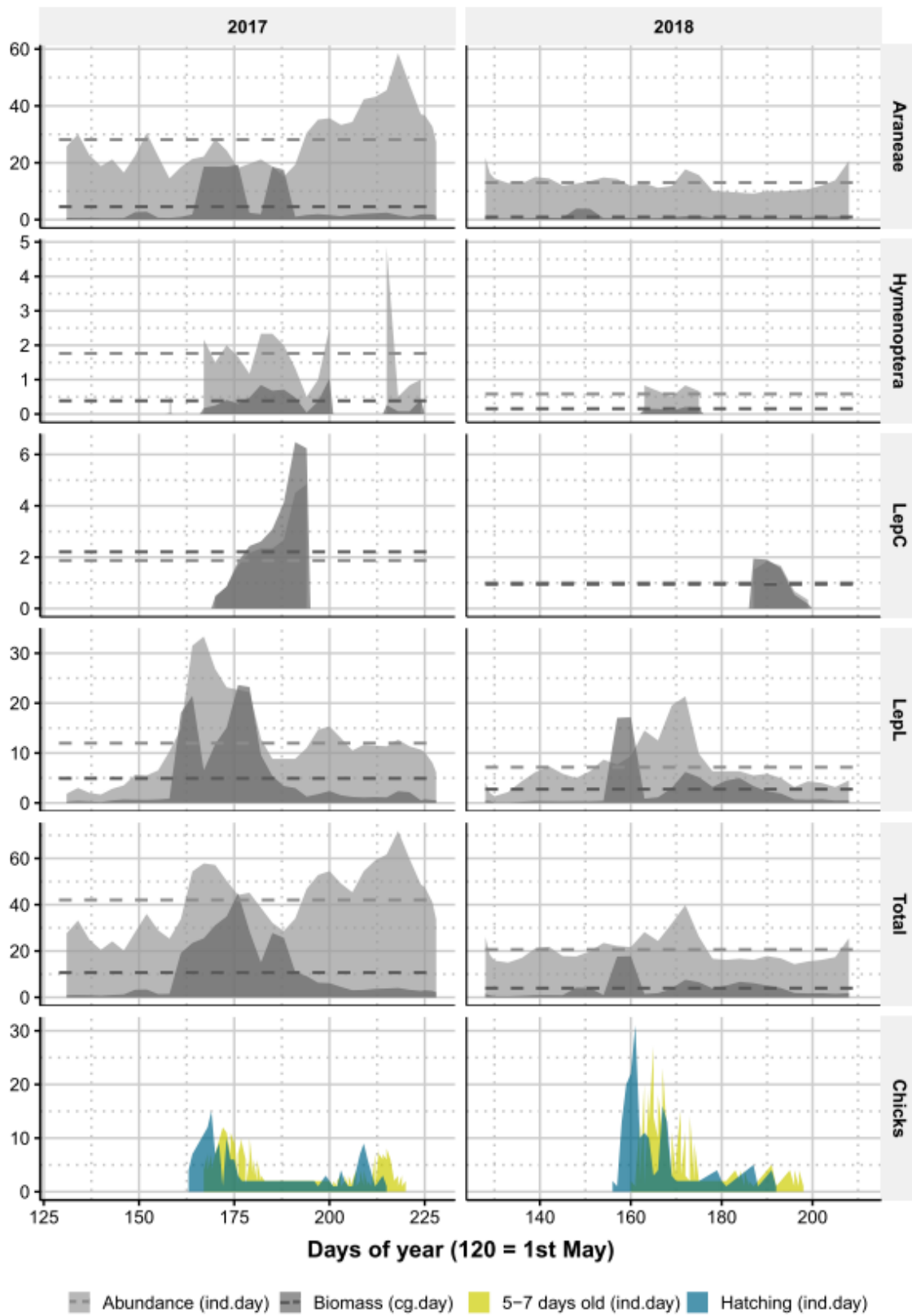




Figure 2 : Seasonal variation in arthropod (biomass and abundance) for each prey group and year, in comparison with nestling timing. Annual mean biomass (dashed dark grey lines) and annual mean abundance (dashed light grey lines) are delimiting the periods of maximal availability (biomass peak and abundance peak) for each prey group and year.

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

A total of 57 nests were monitored (35 and 42 nests in 2017 and 2018, respectively). The median hatching date for the first clutch was June 22 (day 170) in 2017 and June 11 (day 162) in 2018. Although the median hatching date was later in 2017 than in 2018, we observed a second clutch in 2017 (Figure 2).

In 2017, for the first clutch, 76,47% of the nests with at least one hatched egg, had an abundance synchrony score higher or equal to 0.6 (SYNab\_TOT). Thus, those nestlings were provisioned for 9 days or more during the total peak of abundance. In 2018, the number of nestlings raised for more than 9 days during the total peak of abundance increased to 86,49%. The same pattern was observed with the abundance synchrony score for lepidopteran larvae (2017: SYNab\_lepL  $\geq$  0.6 = 94.12%; 2018: SYNab\_lepL  $\geq$  0.6 = 86.89%). In terms of biomass, for all prey groups combined (SYNbio\_TOT) in 2017, 94.12% of the nests had a synchrony score higher or equal to 0.6 and it dropped to 37.84% in 2018 (Table 1). For the biomass synchrony score with lepidopteran larvae (SYNbio\_lepL). In 2017, 94.12 % of nests had a synchrony score higher or equal to 0.6 and 83.78% in 2018 (Table 1).

At the population level (Figure 3), the median nestling period matched the biomass peak and abundance peak of several arthropod families, particularly Noctuidae, Tortricidae, Dictynidae and Symphyta. For both years, the nestling period of the first clutch matched with the Tortricidae, Noctuidae, Lepidoptera pupas, Dictynidae and Symphyta larvae biomass peak dates and periods. In 2017, they also matched the Araneidae, Linyphiidae and Theridiidae biomass peak dates. In terms of abundance, in 2017, the first clutch nestling period matched Noctuidae, Tortricidae, Lepidoptera pupas and Symphyta larvae peak dates. In 2018, the nestling period matched Noctuidae, Tortricidae, Dictynidae and Symphyta peak

dates. The nestling period of 2017's second clutch matched all Araneae family abundance peak dates, plus Geometridae. It also matched the biomass peak dates of Philodromidae and Geometridae.

Peak nestling growth only matched the Dictynidae biomass peak date, which happened only in 2017 (Figure 3). In 2017's first clutch, 5-7 days old nestlings (peak nestling growth) were more numerous during the total biomass peak, lepidopteran larvae biomass and abundance peaks and Aranea biomass peak. Nestlings of 5-7 days of age during the second breeding attempt were more numerous during the Araneae abundance peak. In 2018, 5-7 days old nestlings were more numerous during the total abundance peak and lepidopteran larvae abundance peak (Figure 2).

Table 1: Nest distribution for each synchrony scores, per year and per clutch. A synchrony score of 1 means that all the nestling period (here 15 days) matched the peak period. For each prey group (ara, hym, etc), year and clutch, the synchrony score with the highest percentage of nest is in bold.

Year	CLUTCH	Synchrony score	BIOMASS (SYNbio)					ABUNDANCE (SYNab)				
			ara	hym	lepC	lepL	TOT	ara	hym	lepC	lepL	TOT
2017	1	0 - 0.19	5.88%	17.65%	23.53%	5.88%	5.88%	<b>88.24%</b>	5.88%	23.53%	0.00%	0.00%
2017	1	0.2 - 0.39	0.00%	5.88%	23.53%	0.00%	0.00%	5.88%	0.00%	23.53%	0.00%	0.00%
2017	1	0.4 - 0.59	0.00%	<b>47.06%</b>	23.53%	0.00%	0.00%	0.00%	<b>64.71%</b>	23.53%	5.88%	23.53%
2017	1	0.6 - 0.79	<b>64.71%</b>	23.53%	23.53%	5.88%	0.00%	0.00%	29.41%	23.53%	29.41%	23.53%
2017	1	0.8 - 1.0	29.41%	5.88%	5.88%	<b>88.24%</b>	<b>94.12%</b>	5.88%	0.00%	5.88%	<b>64.71%</b>	<b>52.94%</b>
2017	2	0 - 0.19	<b>100.00%</b>	<b>100.00%</b>	<b>100.00%</b>	<b>100.00%</b>	<b>100.00%</b>	0.00%	11.11%	<b>100.00%</b>	11.11%	0.00%
2017	2	0.2 - 0.39	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	<b>88.89%</b>	0.00%	<b>77.78%</b>	0.00%
2017	2	0.4 - 0.59	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	11.11%	0.00%
2017	2	0.6 - 0.79	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%
2017	2	0.8 - 1.0	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	0.00%	<b>100.00%</b>	0.00%	0.00%	0.00%	<b>100.00%</b>
2018	1	0 - 0.19	35.14%	29.73%	<b>91.89%</b>	5.41%	2.70%	27.03%	16.22%	<b>91.89%</b>	8.11%	8.11%
2018	1	0.2 - 0.39	24.32%	<b>48.65%</b>	2.70%	5.41%	8.11%	29.73%	2.70%	2.70%	2.70%	2.70%
2018	1	0.4 - 0.59	<b>40.54%</b>	21.62%	2.70%	5.41%	<b>51.35%</b>	<b>43.24%</b>	40.54%	2.70%	2.70%	2.70%
2018	1	0.6 - 0.79	0.00%	0.00%	0.00%	<b>51.35%</b>	16.22%	0.00%	40.54%	0.00%	10.81%	16.22%
2018	1	0.8 - 1.0	0.00%	0.00%	2.70%	32.43%	21.62%	0.00%	2.70%	<b>75.68%</b>	<b>70.27%</b>	

ara: Araneae, hym: hymenopteran larvae, lepC: lepidopteran pupae, lepL: lepidopteran larvae

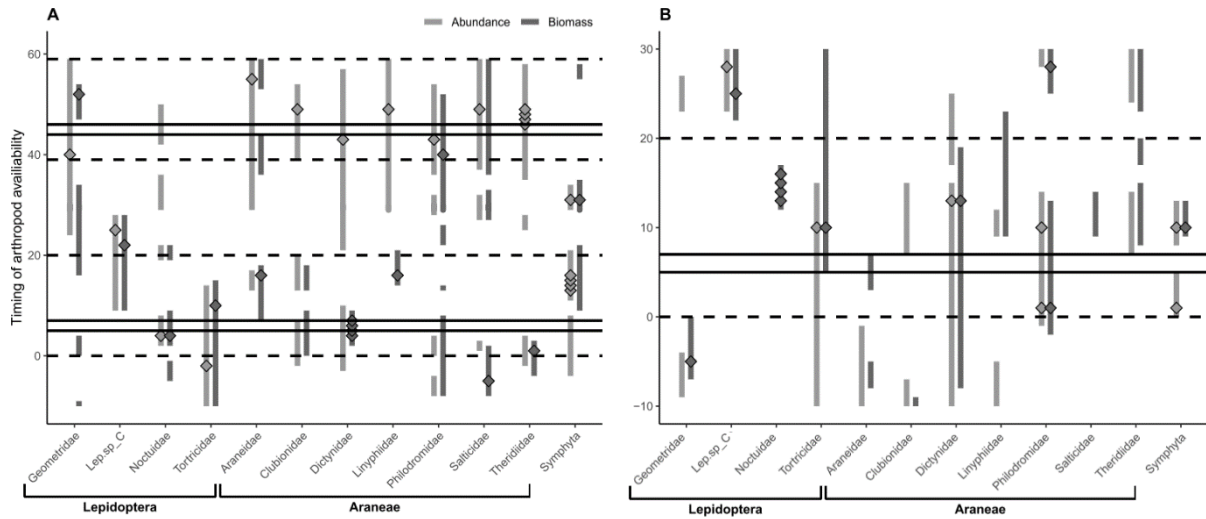


Figure 3 : Arthropod availability in relation to the annual median timing of breeding in chickadees. For each year (A: 2017, B: 2018) abundance period (light greys bars), biomass period (dark grey bars) and them respective peak dates (diamonds) are displayed. The arthropod timing is expressed relatively to the median hatching date of the chickadees (0 = median hatching date of the first clutch). In 2017, the two nestling periods (delimited by broken lines) represent the two clutches recorded this year. Nestlings reach them maximum growth rate when they are 5-7 days old (solid lines).

### Effects of synchrony on breeding parameters

The probability of losing nestlings (PROBlost) was significantly associated with the peak of lepidopteran larvae biomass (SYNbio\_lepL) and chickadee species (SP) (marginal  $R^2 = 0.38$ ). The best model selected after comparison of AIC, contained a significant negative effect of SYNbio\_lepL (synchrony score between the biomass peak period of lepidopteran larvae and nestling period; beta = -10.16, 95% CI [-16.75, -3.58],  $p < 0.01$ ) and was significantly influenced by the specie (SP [BOCH]; beta = -3.93, 95% CI [-7.63, -0.23],  $p < 0.05$ ). The species considered alone also had a significant influence on the probability of losing nestlings in seven other selected models ( $p < 0.05$ ) (Table 2). In other words, birds were more likely to lose their nestlings as their occurred asynchronously with the biomass peak of lepidopteran larvae. Boreal chickadees were also less likely to lose their nestlings than Black-Capped chickadees.

The number of fledglings produced (NUMf) was not significantly affected by any synchrony scores and did not vary between years or species (Table 2). Furthermore, none of the selected models seemed to be most parsimonious ( $\Delta AIC < 4$ ) and the fixed effect of the best model selected only explained 7% of the variation in fledgling number (marginal  $R^2 = 0.07$ ) (Table 2).

The parental provisioning rate (RATEpp) was associated significantly with the seasonal peak of the Araneae abundance (SYNab\_ara) and the year (YEAR). The best model selected contained a significant negative effect of SYNab\_ara (beta = -295.48, 95% CI [-526.38, -64.58],  $p < 0.05$ ) and a significant effect of the year (YEAR [2018]; beta = 284.36, 95% CI [174.22, 394.50],  $p < 0.001$ ). All other selected models also contained a significant effect of the year ( $p < 0.001$ ) (Table 2). Thus, the provisioning rate decreased with Aranea abundance and the provisioning rate was lower in 2017 than in 2018.

Results revealed that fledgling mass (MASSf) was positively and most affected by the synchrony with the peak of biomass of Araneae (SYNbio\_ara, beta = 0.87, 95% CI [0.17, 1.57],  $p < 0.05$ ) (Table 2), suggesting that access to spiders might be profitable for nestling growth. However, the marginal  $R^2$  value suggested that the model explained a relatively small amount of the variation in fledgling mass (marginal  $R^2 = 0.04$ ).

Table 2: Summary of model selection for each of the four reproductive parameters testing the effects of synchrony scores, years and species. Delta Akaike information criterion ( $\Delta$ AIC), Akaike information criterion (AIC), residual degrees of freedom (df) and number of parameters (k). Variable in bolt indicate a significant effect ( $p < 0.05$ )

Reproductive parameters	Model selected (fixed effects)	$\Delta$ AIC	AIC	df	k
PROBlost (binomial) probability of nestling death	<b>SYNbio_lepL + SP</b>	0.0	163.5	280	3
	<b>SYNab_ara:YEAR + SYNab_ara + YEAR + SP</b>	2.1	165.6	278	4
	<b>SYNbio_TOT + SP</b>	2.2	165.7	280	3
	<b>SYNbio_hym + SP</b>	2.6	166.1	280	3
	<b>SYNbio_ara + YEAR + SP</b>	6.0	169.5	279	4
	<b>SYNbio_lepC:YEAR + SYNbio_lepC + YEAR + SP</b>	6.9	170.5	278	4
	<b>SYNab_lepC:YEAR + SYNab_lepC + YEAR + SP</b>	6.9	170.5	278	4
	<b>SYNab_lepL:YEAR + SYNab_lepL + YEAR + SP</b>	7.8	171.3	278	4
	<b>SYNab_hym + SP</b>	11.2	174.8	280	3
	<b>SYNab_TOT:YEAR + SYNab_TOT + YEAR + SP</b>	12.1	175.7	278	4
	SP	13.4	176.9	281	2
	YEAR	14.0	177.5	281	2
	NUMf (poisson) number of fledglings	SYNab_ara	0.0	107.8	42
SYNbio_TOT		1.2	109.1	42	3
SYNbio_lepL		1.5	109.6	42	3
SYNbio_lepC		3.0	110.0	42	3
SYNab_lepC		3.0	110.0	42	3
SYNab_lepL		3.1	110.7	42	3
SYNbio_ara		3.2	111.1	42	3
SYNab_TOT		3.4	111.2	42	3
SYNbio_hym		3.5	112.0	42	3
SYNab_hym		3.6	112.3	42	3
YEAR		3.8	112.3	42	3
SP		3.9	112.6	42	3
RATEpp (normal) parental provisioning rate		<b>SYNab_ara + YEAR</b>	0.0	178.9	32
	<b>YEAR</b>	1.4	180.1	33	3
	<b>SYNbio_lepC + YEAR</b>	1.6	180.4	32	4
	<b>SYNab_lepC + YEAR</b>	1.6	181.9	32	4
	<b>SYNab_TOT + YEAR</b>	2.3	181.9	32	4
	<b>SYNbio_hym:YEAR + SYNbio_hym+YEAR + SP</b>	2.4	182.0	30	5
	<b>SYNbio_ara:YEAR + SYNbio_ara + YEAR + SP</b>	2.7	182.1	30	5
	<b>SYNab_hym:YEAR + SYNab_hym + YEAR + SP</b>	2.7	182.3	30	5
	<b>SYNbio_TOT + YEAR</b>	3.1	182.4	32	4
	<b>SYNbio_lepL + YEAR</b>	4.2	182.5	32	4
	<b>SYNab_lepL + YEAR</b>	4.6	182.7	32	4
	SP	15.8	182.8	33	3

Table 2 (continue)

MASSf (normal) fledgling mean mass	<b>SYNbio_ara</b>	0.0	99.7	42	2
	YEAR	1.3	101.2	42	2
	SYNab_lepL + YEAR	1.8	101.3	41	3
	SYNab_ara	2.3	101.3	42	2
	SYNbio_lepL	2.3	102.1	42	2
	SYNbio_TOT	2.9	102.2	42	2
	SYNab_hym + YEAR	3.3	102.4	41	3
	SYNab_TOT+ YEAR	3.5	102.5	41	3
	SP	4.2	102.8	42	2
	SYNab_lepC + YEAR	4.6	103.9	41	3
	SYNbio_lepC + YEAR	4.6	104.4	41	3
	SYNbio_hym + YEAR	4.8	115.5	42	3

## 1.7 DISCUSSION

While the temporal synchrony among populations of Paridae and their caterpillar prey is well documented in Europe (e.g., Cole et al., 2015; Eeva et al., 2000; Hinks et al., 2015; Vatka et al., 2014; Visser et al., 2012), there are few such studies on their North American representatives (but see Hajdasz et al., 2019; Norris et al., 2013). This study explored the synchrony between arthropod availability and reproductive parameters of two Paridae populations of North-East America. We found that most pairs of Black-Capped and Boreal chickadees raised their nestlings during the peak of biomass and abundance of lepidopteran larvae and that this period also coincided with the total arthropod abundance peak. During this two-year study, the median nestling period occurred in synchrony with the abundance and biomass peaks of lepidopteran larvae. As reported in previous studies on boreal populations of parids, we found no strong effects of synchrony on the number or the mean mass of fledglings (Hajdasz et al., 2019; Vatka et al., 2011, 2014). However, we found that an increase of the synchrony score between the nestling period and the biomass peak of lepidopteran larvae decreased the probability of nestling's death. The probability of losing nestlings was also lower for Boreal than for Black-Capped chickadees, although we did not detect any significant differences in synchrony score between the two species. On the other hand, parental effort, measured as parental provisioning rate, significantly increased in 2018,

a year with fewer arthropods availability, but decreased when the synchrony between nestling and Araneae abundance increased.

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

According to the match/mismatch hypothesis, reproductive success is expected to be higher when the most energy-consuming breeding phase matches the highest food availability (Durant et al., 2007). Thus, the timing of breeding is expected to be adapted to match the peak of food availability. As expected, our studied chickadees' populations seemed to breed in synchrony with lepidopteran larval abundance and biomass and we did not find differences in the timing of breeding of both chickadees' species. Indeed, most broods had a high synchrony score with lepidopteran larvae peaks and 5-7 days old nestlings (age of peak nestling growth) were more numerous during these same periods. Synchrony between the peak of lepidopteran larvae and parid breeding phenology is found among many populations (e.g., Hinks et al., 2015; Votka et al., 2014; reviewed in part by Visser et al., 2012). Only northern species, adapted to a lepidopteran poor habitat and constrained by a shorter favorable season, seem to breed before lepidopteran larvae reach their availability peak (Eeva et al., 2000; Votka et al., 2011). Even if the distribution of Boreal chickadees is typically higher north relative to Black-Capped chickadee and that our study area presents a similar growing season length to that of Oulu (Finland), the breeding phenology of Boreal chickadees still matched the lepidopteran larvae peaks. It could be that, as for the Willow tit (*Parus montanus*) population of the Oulu area, the synchrony has improved during the last decades because of climate change (Votka et al., 2011).

During our two-year study, the biomass peak of Tortricidae occurred when nestlings were on average 10 days old. In other studies, this age is considered as the nestling peak of energetic demand. For example, in Great tits and Blue tits, the peak of energetic demand occurs between ten and eleven days after the hatch date (Perrins 1965) and in Willow tits, the peak occurs when nestlings are between eight and thirteen days old (Votka et al., 2011). Several studies have shown that parids synchronize their breeding phenology in the natural environment, so that nestling around the age of ten days are raised during the peak of

caterpillar abundance (Charmantier et al., 2008; Hajdasz et al., 2019; B. Naef-Daenzer & Keller, 1999; Vatka et al., 2014). Our study suggests that Black-Capped and Boreal chickadees are no exception and might also synchronize their breeding cycle to coincide nestling energy demands with tortricid biomass peak.

### **Effects of synchrony on reproductive parameters**

The finding that the peak of lepidopteran biomass likely reduces nestling death probability is consistent with caterpillars being an important food source for the survival of chickadee nestlings. Compared with other types of prey, lepidopterans contain a high proportion of fat and water (Razeng & Watson, 2015) which are essential for bird species that obtain much of their energy and water from their food. According to the optimal foraging theory, adult birds should prefer the most energetically efficient (i.e., greatest energy content per handling time) prey items when delivering food to nestling (Krebs, 1977). Thus, single prey loaders as parids will tend to select larger prey that can satiate the nestlings with fewer visits. Indeed, as is the case for other European parids species (e.g., Balen, 1973; Betts, 1955; Grieco, 2002; Perrins, 1991), it appears that chickadees took advantage of lepidopteran larvae, especially spruce budworms (*Choristoneura fumiferana*, Lepidoptera Tortricidae), during the breeding season (H. S. Crawford et al., 1983; Venier & Holmes, 2010). This is particularly interesting since this study occurred during a spruce budworm outbreak in parts of Quebec, including our study area. Although not being specialized in this type of prey, the Black-Capped chickadee is one species that most consume spruce budworms even outside of outbreak periods, while Boreal chickadee consumes at least two times fewer individuals (Hewlette S. Crawford & Jennings, 1989; Venier & Holmes, 2010).

The higher nestling survival found in Boreal chickadees may be explained by a higher capability of exploiting subsidiary food sources in this species. Indeed, Boreal chickadee mainly inhabits evergreen forests (McLaren, 1975) and excepted during outbreak periods, lepidopteran larvae availability is substantially lower in this environment than in temperate broad-leaved forests (Blondel et al., 1991; Mägi et al., 2009; Rytönen & Krams, 2003). A similar pattern has also been observed in Finland, where the northern population of Great tits



suffers from higher nestling mortality than the more generalist Willow tits (Orell & Ojanen, 1983; Rytkönen & Orell, 2001; Votka et al., 2011). Similarly, Barrientos et al., (2016) reported Blue tits, a generalist species, being more efficient to exploit food availability of different prey and showing higher fledging rates than Great tits, which were considered more specialized.

There was no significant relationship between the number or the mean mass of fledgling and the synchrony score in either of our prey groups. The effects of mismatched breeding on reproductive parameters have been found in several studies (Reed et al., 2013; Thomas et al., 2001; Visser et al., 2012), but not in all (Charmantier et al., 2008; Franks et al., 2018; Hajdasz et al., 2019; Votka et al., 2011). This result is not so surprising as most of the individuals of our study raised their nestlings during the peak of lepidopteran larvae availability and that, as seen above, adults can compensate for a low abundance food situation. This result may also suggest that, like Votka et al., (2014) who also studied parid's synchrony in boreal habitats, the effect of synchrony arose only in certain conditions like high breeding density or in a year with high caterpillar abundance.

The parental response of Black-Capped and Boreal chickadees to prey availability was similar. There were no significant differences in mean hatching dates within years nor in the parental provisioning rate between the two species. Parental provisioning rate significantly increased in 2018 in both species, the year where, except for the biomass of lepidopteran larvae, fewer preys were available. The synchrony with the abundance of Araneae was also associated with lower rates of provisioning rates.

The significant increase in parental provisioning rate in 2018 is consistent with previous observations in the same population. Indeed, Senécal et al. (2021), reported that prey quality, measured in energy content, explained more than 30% of the variation in parental provisioning rate and that chickadees were provisioning nestlings at higher rates in 2018 when prey contained less energy per unit mass (Senécal et al., 2021) compared to other years where food was of better quality. Furthermore, when facing a low abundance food situation, adults may compensate by increasing the time spent foraging for good quality preys

(Mols et al., 2004; Naef-Daenzer and Keller, 1999), or feed nestlings with prey s of lower quality at higher rates (García-Navas & Sanz, 2010; Senécal et al., 2021). Considering these results, the decrease of parental provisioning rate in birds showing better synchrony with the abundance of Aranea suggests that Araneae could be an important alternate or supplemental food source to provision nestling in chickadees. This reasoning is also compatible with the observations of Razeng & Watson (2015) showing that Araneae, although less rich in crude fat than lepidopteran larvae, is the group most consistently rich in micronutrient composition and crude protein content across all groups examined. Therefore, Araneae could provide some essential nutriment for nestling, in particular during the early days (L. Naef-Daenzer et al., 2000; Serrano-Davies & Sanz, 2017).

In conclusion, Black-Capped and Boreal chickadees at our study site in eastern Quebec have their reproductive phenology synchronized with the peak abundance and biomass of Lepidoptera larvae. This synchrony is particularly important for adults, as high synchrony with the peak of lepidopteran larvae biomass decreases the probability of nestling loss. The measurement of synchrony with several groups of prey also made it possible to highlight the qualitative potential of spiders as an additional food source for nestling.

## 1.8 REFERENCES

- Bañbura, J., Blondel, J., de Wilde-Lambrechts, H., Galan, M.-J., & Maistre, M. (1994). Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus*: Effects of years, territories and individuals. *Oecologia*, *100*(4), 413–420. <https://doi.org/10.1007/BF00317863>
- Barrientos, R., Bueno-Enciso, J., & Sanz, J. J. (2016). Hatching asynchrony vs foraging efficiency: The response to food availability in specialist vs generalist tit species. *Scientific Reports*, *6*(1), 37750. <https://doi.org/10.1038/srep37750>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Betts, M. M. (1955). The Food of Titmice in Oak Woodland. *Journal of Animal Ecology*, *24*(2), 282–323. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1715>
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF00328397>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J.-S. S. (2011). *GLMMs in action: Gene-by-environment interaction in total fruit production of wild populations of Arabidopsis thaliana* Revised version, part 1. <https://www.cell.com/cms/10.1016/j.tree.2008.10.008/attachment/2da9c73d-1b33-46b4-b254-aca6ecacfaa2/mmc1.pdf>
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, *441*(7089), 81–83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Carey, C. (2009). The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1534), 3321–3330. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0182>
- Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E. B., & Sheldon, B. C. (2008). Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science*, *320*(5877), 800–803. <https://doi.org/10.1126/science.1157174>

- Cole, E. F., Long, P. R., Zelazowski, P., Szulkin, M., & Sheldon, B. C. (2015). Predicting bird phenology from space: Satellite-derived vegetation green-up signal uncovers spatial variation in phenological synchrony between birds and their environment. *Ecology and Evolution*, 5(21), 5057–5074. <https://doi.org/10.1002/ece3.1745>
- Cornelius Ruhs, E., Vézina, F., Walker, M. A., & Karasov, W. H. (2020). Who pays the bill? The effects of altered brood size on parental and nestling physiology. *Journal of Ornithology*, 161(1), 275–288. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01715-1>
- Crawford, H. S., Titterton, R. W., & Jennings, D. T. (1983). Bird Predation and Spruce Budworm Populations. *Journal of Forestry*, 81(7), 433–478.
- Crawford, H. S., & Jennings, D. T. (1989). Predation by Birds on Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*: Functional, Numerical and Total Responses. *Ecology*, 70(1), 152–163. <https://doi.org/10.2307/1938422>
- Cushing, D. H. (1990). Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: An Update of the Match/Mismatch Hypothesis. In J. H. S. Blaxter & A. J. Southward (Eds.), *Advances in Marine Biology* (Vol. 26, pp. 249–293). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- Dunn, P. (2004). Breeding Dates and Reproductive Performance. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 35, pp. 69–87). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35004-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35004-X)
- Durant, J., Hjernann, D., Ottersen, G., & Stenseth, N. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33, 271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Eeva, T., Veistola, S., & Lehikoinen, E. (2000). *Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability*. 78, 12.
- Franks, S. E., Pearce-Higgins, J. W., Atkinson, S., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Harrington, R., & Leech, D. I. (2018). The sensitivity of breeding songbirds to changes in seasonal timing is linked to population change but cannot be directly attributed to the effects of trophic asynchrony on productivity. *Global Change Biology*, 24(3), 957–971. <https://doi.org/10.1111/gcb.13960>
- 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. <https://doi.org/10.1080/00063657.2012.662939>

- García-Navas, V., & Sanz, J. J. (2010). Flexibility in the Foraging Behavior of Blue Tits in Response to Short-Term Manipulations of Brood Size. *Ethology*, *116*(8), 744–754. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01788.x>
- Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., Mallory, M. L., & Smith, P. A. (2009). Changes in Seasonal Events, Peak Food Availability and Consequent Breeding Adjustment in a Marine Bird: A Case of Progressive Mismatching. *The Condor*, *111*(1), 111–119. <https://doi.org/10.1525/cond.2009.080077>
- Gienapp, P., Hemerik, L., & Visser, M. E. (2005). A new statistical tool to predict phenology under climate change scenarios. *Global Change Biology*, *11*(4), 600–606. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00925.x>
- Gilligan, T. M., & Passoa, S. C. (2014, February). *LepIntercept, An identification resource for intercepted Lepidoptera larvae*. Identification Technology Program (ITP), USDA-APHIS-PPQ-S&T, Fort Collins, CO. [www.lepintercept.org](http://www.lepintercept.org)
- Gils, J. a. V., Rooij, S. R. D., Belle, J. V., Meer, J. V. D., Dekinga, A., Piersma, T., & Drent, R. (2005). Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology*, *74*(1), 105–119. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00903.x>
- 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. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3073>
- Hajdasz, A. C., Otter, K. A., Baldwin, L. K., & Reudink, M. W. (2019). Caterpillar phenology predicts differences in timing of mountain chickadee breeding in urban and rural habitats. *Urban Ecosystems*, *22*(6), 1113–1122. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00884-4>
- 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), art120. <https://doi.org/10.1890/ES14-00133.1>
- Hinks, A. E., Cole, E. F., Daniels, K. J., Wilkin, T. A., Nakagawa, S., & Sheldon, B. C. (2015). Scale-Dependent Phenological Synchrony between Songbirds and Their Caterpillar Food Source. *The American Naturalist*, *186*(1), 84–97. <https://doi.org/10.1086/681572>

- Källander, H., Hasselquist, D., Hedenström, A., Nord, A., Smith, H. G., & Nilsson, J.-Å. (2017). Variation in laying date in relation to spring temperature in three species of tits (Paridae) and pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden. *Journal of Avian Biology*, 48(1), 83–90. <https://doi.org/10.1111/jav.01287>
- Karasov, W. H. 1953-, & Martínez del Rio, C. 1956-. (2007). *Physiological ecology: How animals process energy, nutrients and toxins*. Princeton University Press. <http://catdir.loc.gov/catdir/toc/ecip074/2006037344.html>
- Kluyver, H. N. (1961). Food Consumption in Relation to Habitat in Breeding Chickadees. *The Auk*, 78(4), 532–550. <https://doi.org/10.2307/4082187>
- Krebs, J. (1977). Optimal foraging: Theory and experiment. *Nature*, 268(5621), 583–584. <https://doi.org/10.1038/268583a0>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13). <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19552902187>
- Lindén, A. (2018). Adaptive and nonadaptive changes in phenological synchrony. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(20), 5057–5059. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805698115>
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P., & Tilgar, V. (2009). Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: A role of food availability. *Écoscience*, 16(2), 145–157. <https://doi.org/10.2980/16-2-3215>
- Marshall, S. A. (Steven A. ). (2006). *Insects: Their natural history and diversity : with a photographic guide to insects of eastern North America*.
- Martin, T. E. (1987). FOOD AS A LIMIT ON BREEDING BIRDS: A LIFE-HISTORY PERSPECTIVE. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 453–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002321>
- Marvelde, L. te, 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.
- Mcalpine, J. F. (1981). *Manual of nearctic Diptera*. Research Branch Agriculture Canada. <https://bac-lac.on.worldcat.org/oclc/7925754>

- McLaren, M. A. (1975). Breeding Biology of the Boreal Chickadee. *The Wilson Bulletin*, 87(3), 344–354. JSTOR.
- McNamara, J. M., Barta, Z., Klaassen, M., & Bauer, S. (2011). Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, 14(12), 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x>
- Mitchell, R. T. (1952). Consumption of Spruce Budworms by Birds in a Maine Spruce-Fir Forest. *Journal of Forestry*, 50(5), 387–389. <https://doi.org/10.1093/jof/50.5.387>
- 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.
- 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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x>
- Norris, A. R., Drever, M. C., & Martin, K. (2013). Insect outbreaks increase populations and facilitate reproduction in a cavity-dependent songbird, the Mountain Chickadee *Poecile gambeli*. *Ibis*, 155(1), 165–176. <https://doi.org/10.1111/ibi.12005>
- Nur, N. (1984). The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 53(2), 479–496. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/4529>
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P., & Visser, M. E. (2005). Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science*, 310(5746), 304–306. <https://doi.org/10.1126/science.1117004>
- Odum, E. P. (1941). Annual Cycle of the Black-Capped Chickadee: 2. *The Auk*, 58(4), 518–535. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/4078636>
- Orell, M., & Ojanen, M. (1983). Effect of habitat, date of laying and density on clutch size of the Great Tit *Parus major* in northern Finland. *Ecography*, 6(4), 413–423. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1983.tb01237.x>
- Otter, K. A. (Ed.). (2007). *The ecology and behavior of chickadees and titmice: An integrated approach*. Oxford University Press.

- Oudman, T., Onrust, J., de Fouw, J., Spaans, B., Piersma, T., & van Gils, J. A. (2014). Digestive Capacity and Toxicity Cause Mixed Diets in Red Knots That Maximize Energy Intake Rate. *The American Naturalist*, 183(5), 650–659. <https://doi.org/10.1086/675759>
- Pagani-Núñez, E., Barnett, C. A., Gu, H., & Goodale, E. (2016). The need for new categorizations of dietary specialism incorporating spatio-temporal variability of individual diet specialization. *Journal of Zoology*, 300(1), 1–7. <https://doi.org/10.1111/jzo.12364>
- Pagani-Núñez, E., Hernández-Gómez, S., Riyahi, S., & Senar, J.-C. (2014). Year-Round Preference for Spiders by Mediterranean Great Tits *Parus major*. *Ardeola*, 61(2), 257–267. <https://doi.org/10.13157/arla.61.2.2014.257>
- Paquin, P., & Dupérré, N. (2003). *Guide d'identification des araignées (Araneae) du Québec*. Association des entomologistes amateurs du Québec.
- Perrins, C. M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, 112(2), 242–255. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x>
- Perrins, C. M. (1991). Tits and their caterpillar food supply. *Ibis*, 133, 49–54. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1991.tb07668.x>
- Piersma, T. (2012). What is habitat quality? Dissecting a research portfolio on shorebirds. In R. J. Fuller (Ed.), *Birds and Habitat* (pp. 383–407). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139021654.019>
- Razeng, E., & Watson, D. M. (2015). Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: Popularity reflects quality. *Journal of Avian Biology*, 46(1), 89–96. <https://doi.org/10.1111/jav.00475>
- Reed, T. E., Jenouvrier, S., & Visser, M. E. (2013). Phenological mismatch strongly affects individual fitness but not population demography in a woodland passerine. *Journal of Animal Ecology*, 82(1), 131–144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02020.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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2003.03041.x>
- Rytkönen, S., & Orell, M. (2001). Great tits, *Parus major*, lay too many eggs: Experimental evidence in mid-boreal habitats. *Oikos*, 93(3), 439–450. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.930309.x>



- Senécal, S., Riva, J.-C., O'Connor, R., Hallot, F., Nozais, C., & Vézina, F. (2021). *Poor prey quality is compensated by higher provisioning effort in breeding passerines* [Research Article].
- Serrano-Davies, E., & Sanz, J. J. (2017). Habitat structure modulates nestling diet composition and fitness of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* in the Mediterranean region. *Bird Study*, 64(3), 295–305. <https://doi.org/10.1080/00063657.2017.1357678>
- Simmonds, E. G., Sheldon, B. C., Coulson, T., & Cole, E. F. (2017). Incubation behavior adjustments, driven by ambient temperature variation, improve synchrony between hatch dates and caterpillar peak in a wild bird population. *Ecology and Evolution*, 7(22), 9415–9425. <https://doi.org/10.1002/ece3.3446>
- Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. M., & Speakman, J. R. (2001). Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science*, 291(5513), 2598–2600. <https://doi.org/10.1126/science.1057487>
- Twining, C. W., Shipley, J. R., & Winkler, D. W. (2018). Aquatic insects rich in omega-3 fatty acids drive breeding success in a widespread bird. *Ecology Letters*, 21(12), 1812–1820. <https://doi.org/10.1111/ele.13156>
- Upton, M., & Chapman, B. (2010). *Methods for Collecting, Preserving and Studying Insects and Other Terrestrial Arthropods*.
- 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. <https://doi.org/10.5253/arde.v61.p1>
- Vatka, E., Orell, M., & Rytönen, S. (2011). Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine: WARMING CLIMATE IMPROVES SYNCHRONY. *Global Change Biology*, 17(9), 3002–3009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02430.x>
- Vatka, E., Orell, M., & Rytönen, S. (2016). The relevance of food peak architecture in trophic interactions. *Global Change Biology*, 22(4), 1585–1594. <https://doi.org/10.1111/gcb.13144>
- Vatka, E., Rytönen, S., & Orell, M. (2014). Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? *Oecologia*, 176(2), 595–605. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3022-7>

- Vegetation Zones and Bioclimatic Domains in Québec*. (2003). [10/05/2019].  
Gouvernement Du Québec, Ministère Des Ressources Naturelles.  
<https://mern.gouv.qc.ca/english/publications/forest/publications/zone-a.pdf>
- Venier, L. A., & Holmes, S. B. (2010). A review of the interaction between forest birds and eastern spruce budworm. *Environmental Reviews*, 18(NA), 191–207.  
<https://doi.org/10.1139/A10-009>
- Visser, M. E., & Gienapp, P. (2019). Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6), 879–885.  
<https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature Has a Causal Effect on Avian Timing of Reproduction. *Proceedings: Biological Sciences*, 276(1665), 2323–2331.
- 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.
- Visser, M. E., Marvelde, L. te, & Lof, M. E. (2012). Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, 153(S1), 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>
- Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Levin, R., & Honey, P. (1992). Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology*, 261(2), 214–231. <https://doi.org/10.1002/jez.1402610212>

## 1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1: percentage of the collected arthropods per year. Arthropod's families representing less than 1% of the total collected are in light grey.

taxa	BIOMASS (g)					ABUNDANCE						
	2017		2018		total	2017		2018		total		
<b>Araneae</b>	<b>4.5492</b>	<b>42%</b>	<b>0.7632</b>	<b>23%</b>	<b>5.3124</b>	<b>37.82%</b>	<b>2863</b>	<b>67%</b>	<b>1095</b>	<b>63%</b>	<b>3958</b>	<b>65.99%</b>
Amaurobiidae	0.0012	0.0%			0.0012	0.0%	1	0.02%			1	0.02%
Araneidae	0.2541	2.4%	0.1103	3.3%	0.3644	2.6%	386	9.05%	178	10.27%	564	9.40%
Clubionidae	0.2738	2.6%	0.2675	8.1%	0.5413	3.9%	239	5.60%	77	4.44%	316	5.27%
Corinidae			0.0014	0.0%	0.0014	0.0%			1	0.06%	1	0.02%
Dictynidae	1.0949	10.2%	0.0565	1.7%	1.1514	8.2%	311	7.29%	140	8.08%	451	7.52%
Gnaphosidae	0.0144	0.1%			0.0144	0.1%	2	0.05%			2	0.03%
Linyphiidae	1.3552	12.6%	0.1555	4.7%	1.5107	10.8%	1221	28.63%	474	27.35%	1695	28.26%
Liocranidae	0.0028	0.0%			0.0028	0.0%	6	0.14%			6	0.10%
Lycosidae	0.0029	0.0%	0.0014	0.0%	0.0043	0.0%	1	0.02%	1	0.06%	2	0.03%
Mimetidae			0.0026	0.1%	0.0026	0.0%			1	0.06%	1	0.02%
Nesticidae	0.0173	0.2%			0.0173	0.1%	7	0.16%			7	0.12%
Philodromidae	0.1078	1.0%	0.0426	1.3%	0.1504	1.1%	219	5.13%	69	3.98%	288	4.80%
Salticidae	0.1479	1.4%	0.0383	1.2%	0.1862	1.3%	145	3.40%	39	2.25%	184	3.07%
Tetragnathidae	0.0897	0.8%	0.0238	0.7%	0.1135	0.8%	47	1.10%	17	0.98%	64	1.07%
Theridiidae	1.0689	10.0%	0.0469	1.4%	1.1158	7.9%	159	3.73%	69	3.98%	228	3.80%
Theridiosomatidae	0.0036	0.0%	0.0003	0.0%	0.0039	0.0%	8	0.19%	1	0.06%	9	0.15%
Thomisidae	0.0947	0.9%	0.0145	0.4%	0.1092	0.8%	30	0.70%	13	0.75%	43	0.72%
Araneae.sp	0.02	0.2%	0.0016	0.0%	0.0216	0.2%	81	1.90%	15	0.87%	96	1.60%
<b>Hymenoptera</b>	<b>0.2427</b>	<b>2%</b>	<b>0.0371</b>	<b>1%</b>	<b>0.2798</b>	<b>1.99%</b>	<b>111</b>	<b>3%</b>	<b>14</b>	<b>1%</b>	<b>125</b>	<b>2.08%</b>
Symphyla	0.2289	2.1%	0.0371	1.1%	0.266	1.9%	84	1.97%	14	0.81%	98	1.63%
<b>Lepidoptera</b>	<b>5.9359</b>	<b>55%</b>	<b>2.5185</b>	<b>76%</b>	<b>8.4544</b>	<b>60.19%</b>	<b>1291</b>	<b>30%</b>	<b>624</b>	<b>36%</b>	<b>1915</b>	<b>31.93%</b>
Arctiidae	0.0008	0.0%	0.0262	0.8%	0.027	0.2%	5	0.12%	4	0.23%	9	0.15%
Erebidae	0.0379	0.4%			0.0379	0.3%	25	0.59%			25	0.42%
Gelechiidae	0.0048	0.0%			0.0048	0.0%	17	0.40%			17	0.28%
Geometridae	0.472	4.4%	1.2107	36.5%	1.6827	12.0%	422	9.89%	135	7.79%	557	9.29%
Gracillariidae	0.0005	0.0%			0.0005	0.0%	2	0.05%			2	0.03%
Hesperiidae	0.0055	0.1%			0.0055	0.0%	1	0.02%			1	0.02%
Lasiocampidae	0.0821	0.8%			0.0821	0.6%	2	0.05%			2	0.03%
Limacodidae	0.0007	0.0%			0.0007	0.0%	1	0.02%			1	0.02%
Lycaenidae	0.0019	0.0%			0.0019	0.0%	1	0.02%			1	0.02%
Noctuidae	0.1867	1.7%	0.0251	0.8%	0.2118	1.5%	68	1.59%	14	0.81%	82	1.37%
Notodontidae	0.0621	0.6%			0.0621	0.4%	7	0.16%			7	0.12%
Pyralidae	0.0117	0.1%			0.0117	0.1%	5	0.12%			5	0.08%
Saturniidae	0.0211	0.2%			0.0211	0.2%	7	0.16%			7	0.12%
Tortricidae	4.4553	41.5%	1.2461	37.5%	5.7014	40.6%	646	15.15%	458	26.43%	1104	18.41%
Lepidoptera.sp	0.5928	5.5%	0.0104	0.3%	0.6032	4.3%	82	1.92%	13	0.75%	95	1.58%
<b>TOTAL</b>	<b>10.7278</b>		<b>3.3188</b>		<b>14.0466</b>		<b>4265</b>		<b>1733</b>		<b>5998</b>	

Table S2: Parameters of the selected models for each fitness component.

Reproductive parameters	Model	Effect	Term	Estimate	Std.error	Statistic	df	p.value
PROBlost (binomial)	SYNbio_lepL + SP	fixed	(Intercept)	3.706	2.131	1.739		0.082
		fixed	<b>SYNbio_lepL</b>	-10.162	3.359	-3.025		<b>0.002</b>
probability of nestling death	SYNab_ara*YEAR + SP	fixed	<b>SPBOCH</b>	-3.929	1.889	-2.080		<b>0.038</b>
		random	IDnest	4.890	NA	NA		NA
		fixed	(Intercept)	-6.575	1.952	-3.369		<b>0.001</b>
		fixed	<b>SYNab_ara</b>	9.929	3.208	3.095		<b>0.002</b>
	fixed	<b>Year2018</b>	7.472	2.994	2.496		<b>0.013</b>	
	fixed	SPBOCH	-3.692	1.909	-1.935		0.053	
	fixed	<b>SYN:Year2018</b>	-20.340	7.698	-2.642		<b>0.008</b>	
	random	IDnest	4.491	NA	NA		NA	
	fixed	(Intercept)	3.434	2.253	1.524		0.127	
	fixed	<b>SYNbio_TOT</b>	-9.653	3.248	-2.972		<b>0.003</b>	
	fixed	<b>SPBOCH</b>	-4.528	2.015	-2.247		<b>0.025</b>	
	random	IDnest	5.135	NA	NA		NA	
	fixed	(Intercept)	1.986	1.538	1.291		0.197	
	fixed	<b>SYNbio_hym</b>	-15.026	4.975	-3.020		<b>0.003</b>	
	fixed	<b>SPBOCH</b>	-3.661	1.691	-2.165		<b>0.030</b>	
	random	IDnest	4.289	NA	NA		NA	
fixed	(Intercept)	2.502	2.074	1.206		0.228		
fixed	<b>SYNbio_ara</b>	-10.628	3.606	-2.947		<b>0.003</b>		
fixed	Year 2018	-2.687	1.944	-1.382		0.167		
fixed	SP BOCH	-3.404	1.827	-1.863		0.062		
random	IDnest	5.064	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	2.170	1.901	1.142		0.254		
fixed	<b>SYNbio_lepC</b>	-18.355	6.996	-2.624		<b>0.009</b>		
fixed	<b>Year 2018</b>	-4.890	2.251	-2.173		<b>0.030</b>		
fixed	<b>SPBOCH</b>	-4.054	1.766	-2.295		<b>0.022</b>		
fixed	<b>SYN:Year 2018</b>	25.990	9.693	2.681		<b>0.007</b>		
random	IDnest	4.673	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	2.170	1.901	1.142		0.254		
fixed	<b>SYNab_lepC</b>	-18.355	6.996	-2.624		<b>0.009</b>		
fixed	<b>Year2018</b>	-4.890	2.251	-2.173		<b>0.030</b>		
fixed	<b>SP BOCH</b>	-4.054	1.766	-2.295		<b>0.022</b>		
fixed	<b>SYN:Year 2018</b>	25.990	9.693	2.681		<b>0.007</b>		
random	IDnest	4.673	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	7.769	3.321	2.339		<b>0.019</b>		
fixed	<b>SYNab_lepL</b>	-15.465	5.157	-2.999		<b>0.003</b>		
fixed	Year2018	-7.773	4.539	-1.713		0.087		
fixed	<b>SPBOCH</b>	-5.154	2.013	-2.560		<b>0.010</b>		
fixed	<b>SYN:Year 2018</b>	13.059	6.161	2.120		<b>0.034</b>		
random	IDnest	4.826	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	1.915	3.406	0.562		0.574		
fixed	<b>SYNab_hym</b>	-12.491	6.014	-2.077		<b>0.038</b>		
fixed	SPBOCH	-3.183	1.984	-1.605		0.109		
random	IDnest	6.650	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	-22.027	9.130	-2.413		<b>0.016</b>		
fixed	<b>SYNab_TOT</b>	23.120	9.883	2.339		<b>0.019</b>		
fixed	<b>Year2018</b>	21.314	9.768	2.182		<b>0.029</b>		
fixed	<b>SP BOCH</b>	-4.059	1.763	-2.302		<b>0.021</b>		
fixed	<b>SYN:Year2018</b>	-25.427	10.976	-2.317		<b>0.021</b>		
random	IDnest	4.944	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	-7.192	1.863	-3.861		<b>0.000</b>		
fixed	SPBOCH	-1.461	1.832	-0.797		0.425		
random	IDnest	10.458	NA	NA		NA		
fixed	(Intercept)	-7.811	1.787	-4.372		<b>0.000</b>		
fixed	Year2018	-0.325	1.680	-0.194		0.847		
random	IDnest	10.996	NA	NA		NA		

Table S2: (continue)

NUMf (poisson) number of fledglings	SYNab_ara	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.602	0.152	10.544		<b>0.000</b>
		fixed	SYNab_ara	-0.464	0.239	-1.945		0.052
		ran_pars	nHATCH	0.227	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNbio_TOT	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.198	0.203	5.899		<b>0.000</b>
		fixed	SYNbio_TOT	0.364	0.220	1.656		0.098
		ran_pars	nHATCH	0.246	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNbio_lepL	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.192	0.216	5.518		<b>0.000</b>
		fixed	SYNbio_lepL	0.357	0.232	1.544		0.123
		ran_pars	nHATCH	0.256	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNbio_lepC	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.390	0.147	9.446		<b>0.000</b>
		fixed	SYNbio_lepC	0.307	0.315	0.975		0.330
		ran_pars	nHATCH	0.246	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNab_lepC	fixed	(Intercept)	1.390	0.147	9.446		<b>0.000</b>
		fixed	SYNab_lepC	0.307	0.315	0.975		0.330
		ran_pars	nHATCH	0.246	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNab_lepL	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.261	0.245	5.156		<b>0.000</b>
		fixed	value	0.229	0.255	0.896		0.370
		ran_pars	nHATCH	0.251	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNbio_ara	fixed	(Intercept)	1.352	0.174	7.775		<b>0.000</b>
		fixed	SYNbio_ara	0.214	0.243	0.880		0.379
		ran_pars	nHATCH	0.257	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNab_TOT	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.632	0.284	5.752		<b>0.000</b>
		fixed	SYNab_TOT	-0.236	0.308	-0.766		0.444
		ran_pars	nHATCH	0.247	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNbio_hym	fixed	(Intercept)	1.358	0.183	7.409		<b>0.000</b>
		fixed	SYNbio_hym	0.251	0.358	0.700		0.484
		ran_pars	nHATCH	0.253	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	SYNab_hym	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.330	0.233	5.698		<b>0.000</b>
		fixed	SYNab_hym	0.219	0.368	0.595		0.552
		ran_pars	nHATCH	0.255	NA	NA		NA
	ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA	
	YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.412	0.159	8.873		<b>0.000</b>
		fixed	Year 2018	0.050	0.143	0.349		0.727
ran_pars		nHATCH	0.246	NA	NA		NA	
ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA		
SP	fixed	<b>(Intercept)</b>	1.451	0.153	9.506		<b>0.000</b>	
	fixed	SP BOCH	-0.022	0.140	-0.159		0.874	
	ran_pars	nHATCH	0.246	NA	NA		NA	
ran_pars	CLUTCH	0.000	NA	NA		NA		
RATEpp (normal) parental provisioning rate	SYNab_ara + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.536	0.577	-0.928	0.660	0.579
		fixed	<b>SYNab_ara</b>	-0.510	0.203	-2.508	11.029	<b>0.029</b>
		fixed	<b>Year2018</b>	1.459	0.288	5.060	24.659	<b>0.000</b>
		random	nHATCH	0.198	NA	NA	NA	NA
		random	CLUTCH	0.751	NA	NA	NA	NA
		random	Residual	0.717	NA	NA	NA	NA
	YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.693	0.195	-3.550	7.604	<b>0.008</b>
		fixed	<b>Year2018</b>	1.249	0.258	4.841	35.505	<b>0.000</b>
		random	nHATCH	0.079	NA	NA	NA	NA
		random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
		random	Residual	0.788	NA	NA	NA	NA

Table S2: (continue)

SYNbio_lepC + YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.858	0.204	-4.206	35.000	<b>0.000</b>
	fixed	SYNbio_lepC	0.293	0.148	1.982	35.000	0.055
	fixed	<b>Year2018</b>	1.552	0.294	5.283	35.000	<b>0.000</b>
	random	nHATCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.761	NA	NA	NA	NA
SYNab_lepC + YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.858	0.204	-4.206	35.000	<b>0.000</b>
	fixed	SYNab_lepC	0.293	0.148	1.982	35.000	0.055
	fixed	<b>Year2018</b>	1.552	0.294	5.283	35.000	<b>0.000</b>
	random	nHATCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.761	NA	NA	NA	NA
SYNab_TOT + YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.684	0.186	-3.684	35.000	<b>0.001</b>
	fixed	SYNab_TOT	-0.235	0.126	-1.871	35.000	0.070
	fixed	<b>Year2018</b>	1.237	0.250	4.956	35.000	<b>0.000</b>
	random	nHATCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.765	NA	NA	NA	NA
SYNbio_hym*YEAR + SP	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.695	0.236	-2.939	8.325	<b>0.018</b>
	fixed	SYNbio_hym	0.160	0.138	1.166	32.928	0.252
	fixed	<b>Year2018</b>	1.207	0.240	5.028	31.615	<b>0.000</b>
	fixed	SPBOCH	-0.124	0.260	-0.476	32.931	0.637
	fixed	<b>value:Year2018</b>	-0.974	0.380	-2.563	26.037	<b>0.017</b>
	random	nHATCH	0.177	NA	NA	NA	NA
SYNbio_ara*YEAR + SP	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.719	NA	NA	NA	NA
	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.791	0.259	-3.058	12.136	<b>0.010</b>
	fixed	SYNbio_ara	0.177	0.147	1.202	32.998	0.238
	fixed	<b>Year2018</b>	1.079	0.268	4.025	32.263	<b>0.000</b>
	fixed	SPBOCH	-0.017	0.282	-0.058	32.577	0.954
SYNab_hym*YEAR + SP	fixed	<b>value:Year2018</b>	-1.077	0.447	-2.411	31.227	<b>0.022</b>
	random	nHATCH	0.183	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.725	NA	NA	NA	NA
	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.496	0.219	-2.269	13.147	<b>0.041</b>
	fixed	SYNab_hym	0.227	0.190	1.195	32.473	0.241
SYNbio_TOT + YEAR	fixed	<b>Year2018</b>	1.297	0.251	5.156	31.580	<b>0.000</b>
	fixed	SPBOCH	-0.280	0.247	-1.134	32.824	0.265
	fixed	<b>value:Year2018</b>	-0.645	0.261	-2.470	31.411	<b>0.019</b>
	random	nHATCH	0.118	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.722	NA	NA	NA	NA
SYNbio_lepL + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.673	0.284	-2.370	0.171	0.665
	fixed	SYNbio_TOT	0.260	0.160	1.625	0.549	0.470
	fixed	<b>Year2018</b>	1.308	0.276	4.735	2.465	<b>0.027</b>
	random	nHATCH	0.134	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.280	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.762	NA	NA	NA	NA
SYNab_lepL + YEAR	fixed	<b>(Intercept)</b>	-0.673	0.200	-3.361	9.211	<b>0.008</b>
	fixed	SYNbio_lepL	0.159	0.131	1.214	33.843	0.233
	fixed	<b>Year2018</b>	1.200	0.260	4.613	33.945	<b>0.000</b>
	random	nHATCH	0.124	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.779	NA	NA	NA	NA
SYNab_lepL + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.856	0.413	-2.074	0.721	0.354
	fixed	SYNab_lepL	-0.206	0.175	-1.178	14.947	0.257
	fixed	<b>Year2018</b>	1.214	0.287	4.233	34.940	<b>0.000</b>
	random	nHATCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.487	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.782	NA	NA	NA	NA

Table S2: (continue)

SP	fixed	(Intercept)	-0.196	0.530	-0.370	1.159	0.767
	fixed	SPBOCH	-0.172	0.320	-0.538	35.901	0.594
	random	nHATCH	0.000	NA	NA	NA	NA
	random	CLUTCH	0.639	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.944	NA	NA	NA	NA
MASSf (normal) fledgling mean mass	fixed	(Intercept)	-0.607	0.854	-0.712	0.986	0.608
	fixed	<b>SYNbio_ara</b>	0.281	0.116	2.422	43.744	<b>0.020</b>
	random	CLUTCH	1.186	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.665	NA	NA	NA	NA
YEAR	fixed	(Intercept)	-0.653	1.189	-0.549	1.000	0.680
	fixed	Year2018	-0.384	0.222	-1.734	43.273	0.090
	random	CLUTCH	1.665	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.680	NA	NA	NA	NA
SYNab_lepL + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.427	0.917	-0.465	0.974	0.724
	fixed	SYNab_lepL	0.278	0.142	1.951	42.964	0.058
	fixed	Year2018	-0.398	0.216	-1.839	42.343	0.073
	random	CLUTCH	1.267	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.664	NA	NA	NA	NA
SYNab_ara	fixed	(Intercept)	-0.536	0.786	-0.682	0.933	0.625
	fixed	SYNab_ara	-0.272	0.159	-1.711	41.622	0.095
	random	CLUTCH	1.075	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.688	NA	NA	NA	NA
SYNbio_lepL	fixed	(Intercept)	-0.519	0.770	-0.674	0.916	0.631
	fixed	SYNbio_lepL	0.283	0.167	1.691	39.503	0.099
	random	CLUTCH	1.049	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.690	NA	NA	NA	NA
SYNbio_TOT	fixed	(Intercept)	-0.582	0.840	-0.693	0.953	0.619
	fixed	SYNbio_TOT	0.228	0.152	1.504	43.305	0.140
	random	CLUTCH	1.156	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.692	NA	NA	NA	NA
SYNab_hym + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.510	1.043	-0.489	0.996	0.711
	fixed	SYNab_hym	0.194	0.126	1.538	42.642	0.132
	fixed	Year2018	-0.434	0.222	-1.961	42.201	0.057
	random	CLUTCH	1.452	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.671	NA	NA	NA	NA
SYNab_TOT + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.689	1.274	-0.541	0.997	0.684
	fixed	SYNab_TOT	0.168	0.104	1.611	42.136	0.115
	fixed	Year2018	-0.435	0.219	-1.982	42.269	0.054
	random	CLUTCH	1.787	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.666	NA	NA	NA	NA
SP	fixed	(Intercept)	-0.814	1.088	-0.748	1.027	0.589
	fixed	SPBOCH	0.068	0.216	0.315	43.139	0.754
	random	CLUTCH	1.511	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.703	NA	NA	NA	NA
SYN + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.624	1.305	-0.478	0.979	0.717
	fixed	SYNab_lepC	-0.125	0.161	-0.773	42.741	0.444
	fixed	Year2018	-0.587	0.342	-1.717	42.823	0.093
	random	CLUTCH	1.829	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.681	NA	NA	NA	NA
SYN + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.624	1.305	-0.478	0.979	0.717
	fixed	SYNbio_lepC	-0.125	0.161	-0.773	42.741	0.444
	fixed	Year2018	-0.587	0.342	-1.717	42.823	0.093
	random	CLUTCH	1.829	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.681	NA	NA	NA	NA
SYN + YEAR	fixed	(Intercept)	-0.658	1.215	-0.542	0.970	0.686
	fixed	SYNbio_hym	-0.013	0.141	-0.095	42.924	0.925
	fixed	Year2018	-0.396	0.253	-1.561	42.788	0.126
	random	CLUTCH	1.701	NA	NA	NA	NA
	random	Residual	0.687	NA	NA	NA	NA





## CONCLUSION GÉNÉRALE

### Contributions de l'étude

Selon l'hypothèse « match/mismatch » (Cushing, 1990; Durant et al., 2007), les oiseaux nidicoles insectivores devraient synchroniser leur phénologie de façon à élever leurs oisillons pendant le pic de disponibilité d'insectes afin de maximiser leur succès reproducteur et leur survie (Marvelde et al., 2011; B. Naef-Daenzer et Keller, 1999). Les paridés et leurs proies principales, les larves de lépidoptères, ont longtemps été un système modèle pour tester la MMH (Cresswell et McCleery, 2003; Hinks et al., 2015; Vatka et al., 2014; Marcel E. Visser et al., 2006). Cependant, la phénologie d'un prédateur est souvent déterminée par la répartition temporelle et spatiale de l'ensemble des espèces qu'ils exploitent (McNamara et al., 2011). En plus des larves de lépidoptères, les paridés s'alimentent et nourrissent leurs oisillons de plusieurs autres types de proies comme les araignées, les diptères ou les larves de coléoptères (Eeva et al., 2000; B. Naef-Daenzer et Keller, 1999; Norris et al., 2013).

Cette étude avait pour objet la phénologie de reproduction de la mésange à tête brune et de la mésange à tête noire, deux paridés résidants de l'est du Québec (Rimouski, Canada). Elle visait à déterminer le taux de synchronie entre la phénologie de reproduction des deux espèces de mésanges et la phénologie des différents arthropodes qu'elles consomment (objectif 1), puis d'en évaluer les impacts sur leur succès reproducteur (objectif 2). Concernant l'objectif 1, notre hypothèse était que les mésanges à tête brune et les mésanges à tête noire ajustent le moment d'initier leur reproduction afin que les oisillons soient élevés pendant la période où la disponibilité en proie est maximale. Nous avons prédit que nos deux espèces devaient être synchrones avec le pic de disponibilité de leurs proies, en particulier avec les larves de lépidoptères. Pour l'objectif 2, l'hypothèse était que la synchronie avec les pics d'abondance et de biomasse des différents groupes de proies influence fortement le

succès reproducteur des mésanges et l'effort de nourrissage. Nous avons prédit qu'une diminution de la synchronie devrait impacter négativement le succès reproducteur des mésanges, mais que potentiellement ces effets seraient moins forts que dans les zones tempérées. Nous avons également prédit que les effets sur le succès reproducteur pourraient être différents entre nos deux espèces. Pour l'effort de nourrissage, nous avons prédit que les adultes devraient diminuer le nombre d'aller-retour au nid lorsque la synchronie avec le pic de biomasse d'un des différents groupes de proies serait élevée, en particulier avec le pic de biomasse des larves de lépidoptères.

Pour tester ces hypothèses, nous avons suivi en 2017 et en 2018, la reproduction des deux espèces de mésanges grâce à un réseau de nichoirs équipé de systèmes d'identification par radiofréquence. Durant toute la période de reproduction des mésanges, nous avons également échantillonné les arthropodes dans la végétation. Dans cette étude, la synchronie a été mesurée comme le chevauchement entre la période où les oisillons sont dans le nid et l'étendue temporelle des pics de disponibilité des différents groupes de proies. La disponibilité des proies a été mesurée en termes d'abondance et de biomasse.

Conformément à l'hypothèse de l'objectif 1, les résultats ont démontré que la majorité des oisillons étaient élevée pendant les pics d'abondance et de biomasse des larves de lépidoptères, ce qui correspondait également aux pics d'abondance et de biomasse généraux (c'est-à-dire, tous groupes de proies confondus). C'est également pendant les pics d'abondance totale et de larves de lépidoptères que le nombre d'oisillons âgés de 5-7 jours (c'est-à-dire, la période où leur taux de croissance est maximal) était le plus élevé. En accord avec nos prédictions, ces résultats montrent donc que, comme la majorité des populations de paridés des zones tempérées d'Europe (Marcel E. Visser et al., 2012), les mésanges de l'est du Québec se reproduisent en synchronie avec le pic de larves de lépidoptères.

Concernant l'objectif 2, les modèles sélectionnés n'ont pas permis de trouver d'effets importants de la synchronie ni sur le nombre, ni sur la masse des oisillons à l'envol. Cependant, le taux de mortalité des oisillons était moins élevé lorsque les couvées étaient synchronisées avec le pic de biomasse des larves de lépidoptères. Indépendamment de la

synchronie avec les pics de disponibilité des proies, le taux de mortalité des oisillons était plus élevé chez les mésanges à tête noire que chez les mésanges à tête brune. En accord avec notre prédiction, l'effet de la synchronie avec les larves de lépidoptères est donc moins important à Rimouski que dans les zones où la saison de croissance est plus longue, puisque seulement un seul des paramètres reproductifs testés est influencé significativement par le pic de biomasse. En revanche, contrairement à notre prédiction, l'effet de la synchronie avec la biomasse de larves de lépidoptères n'était pas différent entre nos deux espèces. D'autres études sur la synchronie ont également montré une absence d'effets ou peu d'effet sur le succès reproducteur de populations de paridés canadiennes (Hajdasz et al., 2019) ou européennes (Eeva et al., 2000; Vatka et al., 2011). Toutefois, ces résultats confirment l'importance de la ressource « larves de lépidoptères » pour la survie des oisillons de mésanges et donc la nécessité pour celles-ci d'y synchroniser leur phénologie de reproduction.

Au niveau de l'effort de nourrissage, les résultats ont montré que les adultes diminuaient le nombre d'aller-retour lorsque la synchronie avec le pic d'abondance d'araignées augmente. Notre prédiction n'est donc pas confirmée, puisque les adultes n'ont pas adapté leur stratégie d'approvisionnement en fonction de la synchronie avec le pic de biomasse de larves de lépidoptères. Les adultes approvisionnant les oisillons au nid, devraient maximiser le gain d'énergie net par voyage (Kacelnik et Houston, 1984; Stephens et Krebs, 2019), ce qui peut impliquer soit de maximiser la quantité de proies, soit de minimiser le temps de recherche de nourriture (Grundel, 1992). Par conséquent, on suppose généralement que des taux d'approvisionnement plus bas sont corrélés à des proies plus grosses ou plus nutritives (Grieco, 2002; Nour et al., 1998). Les araignées ayant une faible masse, la diminution du taux d'approvisionnement observé serait plutôt liée à leur qualité nutritive. De plus, nous avons observé que les oisillons des secondes couvées de 2017 ont été élevés dans un environnement avec beaucoup d'araignées mais quasiment aucune larve de lépidoptères. Nos résultats suggèrent donc que les araignées, bien que moins riches en lipides que les larves de lépidoptère (Razeng et Watson, 2015), pourraient être une importante source de nourriture complémentaire ou alternative pour nourrir les oisillons de mésange. Ces résultats concordent

avec plusieurs autres études qui ont, soit directement observé une proportion importante d'araignées dans la diète des oisillons de mésanges (L. Naef-Daenzer et al., 2000; Pagani-Núñez et al., 2014), soit rapporté des effets significatifs de la consommation d'araignées sur la qualité des oisillons (Serrano-Davies et Sanz, 2017), soit directement mesuré leurs compositions en macro et micronutriments (Razeng et Watson, 2015).

### *Considérations méthodologiques*

Dans notre étude, nous avons voulu prendre en compte l'intensité de l'interaction entre la phénologie de reproduction des mésanges et le pic de disponibilité de leurs différentes proies. Nous avons mesuré la synchronie comme le chevauchement temporel entre l'étendue du pic de proie et la période où les oisillons sont dans le nid. En effet, la forme du pic de disponibilité joue un rôle déterminant dans l'accès du prédateur à la ressource. Bien que la plupart des études mesurent le degré de synchronie comme étant la différence entre la date du pic de demande énergétique du consommateur et la date de pic disponibilité de la ressource, nous considérons qu'explorer cet aspect de l'interaction nous donne une meilleure résolution pour tester l'effet de la synchronie sur le succès reproducteur. À ce jour, seulement quelques études ont tenu compte de l'étendue temporelle de la synchronie dans un contexte de MMH (Vatka et al., 2016). Également, nous avons choisi de mesurer la disponibilité des proies en termes, non seulement de biomasse, mais aussi d'abondance. En effet, l'abondance nous renseigne sur le nombre d'individus disponibles dans le milieu et donc sur la fréquence à laquelle le prédateur va rencontrer cette proie. La biomasse quant à elle, nous renseigne conjointement sur la taille des proies et sur leur nombre. L'utilisation combinée de ces deux indices nous a permis de constater que les araignées représentent une faible biomasse, quoique beaucoup plus abondantes que les larves de lépidoptères. Ainsi les mésanges à tête noire et à tête brune de notre aire d'étude, rencontrent beaucoup plus fréquemment des araignées que des larves de lépidoptères.

Notre étude a démontré que les populations de mésanges de l'est du Québec ont leur phénologie de reproduction synchronisée avec le pic d'abondance et de biomasse des larves de lépidoptères. Cette synchronie est d'autant plus importante pour les adultes, qu'une forte synchronie avec le pic de biomasse de larves de lépidoptères permet de diminuer le taux de mortalité des oisillons. La mesure de la synchronie avec plusieurs groupes de proie a également permis de mettre en évidence le potentiel qualitatif des araignées comme nourriture complémentaire pour les oisillons.

### **Limites de l'étude**

Une épidémie de tordeuses des bourgeons de l'épinette (TBE) est actuellement en cours dans certaines parties du Québec, y compris dans la région de notre étude, où les zones touchées par la tordeuse ont considérablement augmenté, passant d'environ 9 500 hectares (ha) en 2012 à environ 12 000 ha en 2019 (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2019). Les éclosions de TBE ont pour effet direct d'augmenter la disponibilité de nourriture pour de nombreux oiseaux forestiers (Crawford et Jennings, 1989; Mitchell, 1952; Morris et al., 1958; Venier et Holmes, 2010). Les épidémies de TBE sont cycliques et reviennent environ tous les 30 ans et une épidémie dure entre 10 à 15 ans dans un même peuplement (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2019). Notre étude a donc été réalisée dans ce contexte particulier de « sur abondance » de larve de lépidoptères et il est possible que dans un contexte hors épidémie, nous n'observions pas exactement les mêmes résultats.

Dans notre étude, nous avons mesuré la synchronie comme le chevauchement temporel entre la période où les oisillons sont dans le nid et la durée du pic de disponibilité des proies. Explorer cet aspect de l'interaction nous expose un point de vue intéressant pour tester l'effet de la synchronie sur le succès reproducteur. Cependant, il y a quelques précautions à prendre lors de son utilisation. En effet, une diminution du score de synchronie peut être, soit due à un pic de disponibilité des proies de courte durée, soit à une asynchronie entre la période des oisillons dans le nid et le pic de disponibilité (c'est-à-dire une reproduction trop hâtive ou

tardive par rapport au pic de nourriture). Il est donc impossible de dire avec ce seul score si l'asynchronie est dû à l'une ou à l'autre des situations. Pour pouvoir l'interpréter, il est donc nécessaire de vérifier graphiquement ce qui l'en est ou de le combiner avec un autre indice.

### **Perspectives de recherches**

Étant donné que les changements climatiques sont à l'origine de l'avancement de la phénologie de nombreux organismes (Durant et al., 2007), il serait pertinent de continuer la collecte des données sur plusieurs années. En effet, une diminution des scores de synchronie et une augmentation des effets de l'asynchronie sur le succès reproducteur pourraient être observées. De plus, on observe actuellement un effondrement de la biodiversité et les insectes sont particulièrement touchés (Sánchez-Bayo et Wyckhuys, 2019; Wagner, 2020). Il serait donc également nécessaire d'ajouter une mesure de la synchronie qui rende compte de la hauteur du pic, c'est-à-dire de la quantité de ressources disponibles. En effet, si la quantité disponible d'arthropode venait à descendre en dessous d'un certain seuil, il n'y a tout simplement pas assez de nourriture disponible pour assurer la survie des oisillons. L'indice utilisé par Doucet (2014), basé sur l'accès cumulatif en biomasse d'arthropodes sur la toute la durée précédant l'envol des oisillons, est un bon exemple de ce qui pourrait être fait.

Également, étendre la présente étude à d'autres populations de mésanges à tête noire et de mésanges à tête brune vivant dans différents habitats, comme la forêt boréale, serait pertinent. En effet, nous savons que dépendamment de l'habitat dans lequel ils se reproduisent, les paridés sont capables d'adapter leur diète et leur stratégie d'approvisionnement en fonction de la quantité et de la qualité des proies disponibles (García-Navas et Sanz, 2010; Senécal et al., 2021; Serrano-Davies et Sanz, 2017; Wilkin et al., 2009). Ces études comparatives pourraient nous aider à mieux comprendre comment l'habitat influence la phénologie au sein d'une même espèce.

Grâce aux avancées en matière d'amplification et de séquençage d'ADN, il est maintenant possible de « scanner » l'ADN des proies directement à partir des fesses des

animaux (par exemple, Evens et al., 2020). Afin de mieux comprendre les compromis alimentaires des mésanges, il serait donc pertinent de pouvoir identifier avec précision les proies consommées par les oisillons. Ces résultats permettraient de mieux comprendre les choix de proie des mésanges et d'établir si elles ont des espèces de proies préférées parmi les lépidoptères et les araignées ou si elles ne font que consommer les espèces les plus abondantes dans l'environnement. En collectant plusieurs sacs fécaux par couvée à des âges différents, ces résultats permettraient également de voir si le type de proie rapporté varie en fonction de l'âge des oisillons et si certaines proies, comme les araignées, sont préférentiellement consommées à un âge donné. Afin de brosser un portrait plus exhaustif de l'environnement alimentaire des mésanges, la qualité nutritionnelle des différentes proies (acide gras, micronutriments, etc.) pourrait aussi être analysée (Razeng et Watson, 2015).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aide, T. M. et Londoño, E. C. (1989). The Effects of Rapid Leaf Expansion on the Growth and Survivorship of a Lepidopteran Herbivore. *Oikos*, 55(1), 66-70. <https://doi.org/10.2307/3565873>
- Badeck, F.-W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. et Sitch, S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2), 295-309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x>
- Betts, M. M. (1955). The Food of Titmice in Oak Woodland. *Journal of Animal Ecology*, 24(2), 282-323. <https://doi.org/10.2307/1715>
- Both, C. (2010). Food availability, mistiming and climatic change. Dans *Effects of climate change on birds* (p. 129-147). OUP Oxford.
- Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R. G., Burg, A. B. V. D. et Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 73-83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x>
- Chaine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3149-3160. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142>
- Cole, E. F., Long, P. R., Zelazowski, P., Szulkin, M. et Sheldon, B. C. (2015). Predicting bird phenology from space: satellite-derived vegetation green-up signal uncovers spatial variation in phenological synchrony between birds and their environment. *Ecology and Evolution*, 5(21), 5057-5074. <https://doi.org/10.1002/ece3.1745>
- Crawford, H. S. et Jennings, D. T. (1989). Predation by Birds on Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*: Functional, Numerical and Total Responses. *Ecology*, 70(1), 152-163. <https://doi.org/10.2307/1938422>
- Cresswell, W. et McCleery, R. (2003). How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology*, 72(2), 356-366. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00701.x>



- Cury, P., Shannon, L. et Shin, Y. (2003). The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. Dans M. Sinclair et G. Valdimarsson (dir.), *Responsible fisheries in the marine ecosystem* (p. 103-123). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851996332.0103>
- Cushing, D. H. (1990). Plankton Production and Year-class Strength in Fish Populations: an Update of the Match/Mismatch Hypothesis. Dans J. H. S. Blaxter et A. J. Southward (dir.), *Advances in Marine Biology* (vol. 26, p. 249-293). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. et Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Doucet, C. (2014). *Synchronie entre la reproduction et l'abondance des ressources: Effet sur le succès reproducteur d'un insectivore nichant dans l'arctique* [m.sc., Université du Québec à Rimouski (Canada)].
- Durant, J., Hjermmann, D., Ottersen, G. et Stenseth, N. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33, 271-283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Eeva, T., Veistola, S. et Lehikoinen, E. (2000). Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability, 78, 12.
- Evens, R., Conway, G., Franklin, K., Henderson, I., Stockdale, J., Beenaerts, N., Smeets, K., Neyens, T., Ulenaers, E. et Artois, T. (2020). DNA diet profiles with high-resolution animal tracking data reveal levels of prey selection relative to habitat choice in a crepuscular insectivorous bird. *Ecology and Evolution*, n/a(00), 1-13. <https://doi.org/10.1002/ece3.6893>
- Frazier, M. R., Huey, R. B. et Berrigan, D. (2006). Thermodynamics Constrains the Evolution of Insect Population Growth Rates: "Warmer Is Better." *The American Naturalist*, 168(4), 512-520. <https://doi.org/10.1086/506977>
- García-Navas, V. et Sanz, J. J. (2010). Flexibility in the Foraging Behavior of Blue Tits in Response to Short-Term Manipulations of Brood Size. *Ethology*, 116(8), 744-754. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01788.x>
- Gilbert, N. et Raworth, D. A. (1996). Insects and temperature: a general theory. *The Canadian Entomologist*, 128(1), 1-13. <https://doi.org/10.4039/Ent1281-1>

- Gils, J. a. V., Rooij, S. R. D., Belle, J. V., Meer, J. V. D., Dekinga, A., Piersma, T. et Drent, R. (2005). Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 105-119. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00903.x>
- Gray, L. J. (1993). Response of Insectivorous Birds to Emerging Aquatic Insects in Riparian Habitats of a Tallgrass Prairie Stream. *American Midland Naturalist*, 129(2), 288. <https://doi.org/10.2307/2426510>
- 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. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3073>
- Grundel, R. (1992). How the mountain chickadee procures more food in less time for its nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31(4), 291-300. <https://doi.org/10.1007/BF00171684>
- Hajdasz, A. C., Otter, K. A., Baldwin, L. K. et Reudink, M. W. (2019). Caterpillar phenology predicts differences in timing of mountain chickadee breeding in urban and rural habitats. *Urban Ecosystems*, 22(6), 1113-1122. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00884-4>
- Hansson, L.-A., Ekvall, M. K., Ekvall, M. T., Ahlgren, J., Holm, W. S., Dessborn, L. et Brönmark, C. (2014). Experimental evidence for a mismatch between insect emergence and waterfowl hatching under increased spring temperatures. *Ecosphere*, 5(9), art120. <https://doi.org/10.1890/ES14-00133.1>
- Hinks, A. E., Cole, E. F., Daniels, K. J., Wilkin, T. A., Nakagawa, S. et Sheldon, B. C. (2015). Scale-Dependent Phenological Synchrony between Songbirds and Their Caterpillar Food Source. *The American Naturalist*, 186(1), 84-97. <https://doi.org/10.1086/681572>
- Hodkinson, I. D. (2009). Life cycle variation and adaptation in jumping plant lice (Insecta: Hemiptera: Psylloidea): a global synthesis. *Journal of Natural History*, 43(1-2), 65-179. <https://doi.org/10.1080/00222930802354167>
- Holmes, R. T. et Schultz, J. C. (1988). Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Canadian Journal of Zoology*, 66(3), 720-728. <https://doi.org/10.1139/z88-107>
- Huey, R. B. et Berrigan, D. (2001). Temperature, Demography and Ectotherm Fitness. *The American Naturalist*, 158(2), 204-210. <https://doi.org/10.1086/321314>

- Hunter, A. F. et Elkinton, J. S. (2000). Effects of Synchrony with Host Plant on Populations of a Spring-Feeding Lepidopteran. *Ecology*, 81(5), 1248-1261. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1248:EOSWHP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1248:EOSWHP]2.0.CO;2)
- Hunter, M. D. (1992). A variable insect–plant interaction: the relationship between tree budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. *Ecological Entomology*, 17(1), 91-95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1992.tb01046.x>
- Kacelnik, A. et Houston, A. I. (1984). Some effects of energy costs on foraging strategies. *Animal Behaviour*, 32(2), 609-614. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80298-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80298-5)
- Källander, H., Hasselquist, D., Hedenström, A., Nord, A., Smith, H. G. et Nilsson, J.-Å. (2017). Variation in laying date in relation to spring temperature in three species of tits (Paridae) and pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* in southernmost Sweden. *Journal of Avian Biology*, 48(1), 83-90. <https://doi.org/10.1111/jav.01287>
- Karasov, W. H. 1953- et Martínez del Rio, C. 1956-. (2007). *Physiological ecology: how animals process energy, nutrients and toxins*. Princeton University Press. <http://catdir.loc.gov/catdir/toc/ecip074/2006037344.html>
- Kluyver, H. N. (1961). Food Consumption in Relation to Habitat in Breeding Chickadees. *The Auk*, 78(4), 532-550. <https://doi.org/10.2307/4082187>
- Krapu, G. L. (1974). Foods of Breeding Pintails in North Dakota. *The Journal of Wildlife Management*, 38(3), 408. <https://doi.org/10.2307/3800870>
- Krebs, J. (1977). Optimal foraging: theory and experiment. *Nature*, 268(5621), 583-584. <https://doi.org/10.1038/268583a0>
- Lindén, A. (2018). Adaptive and nonadaptive changes in phenological synchrony. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(20), 5057-5059. <https://doi.org/10.1073/pnas.1805698115>
- Martin, T. E. (1987). FOOD AS A LIMIT ON BREEDING BIRDS: A LIFE-HISTORY PERSPECTIVE. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 453-487. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002321>
- Marvelde, L. te, Webber, S. L., Meijer, H. A. J. et Visser, M. E. (2011). Mismatched reproduction is energetically costly for chick feeding female great tits. *Functional Ecology*, 25(6), 1302-1308.

- McLaren, M. A. (1975). Breeding Biology of the Boreal Chickadee. *The Wilson Bulletin*, 87(3), 344-354.
- McNamara, J. M., Barta, Z., Klaassen, M. et Bauer, S. (2011). Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, 14(12), 1183-1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2019). *Insectes, maladies et feux dans les forêts du Québec en 2019* ([Rapport annuel]) (p. 78). Gouvernement du Québec. [https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/Bilan\\_2019\\_Insectes\\_maladies\\_feux\\_foret\\_Quebec.pdf](https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/Bilan_2019_Insectes_maladies_feux_foret_Quebec.pdf)
- Mitchell, R. T. (1952). Consumption of Spruce Budworms by Birds in a Maine Spruce-Fir Forest. *Journal of Forestry*, 50(5), 387-389. <https://doi.org/10.1093/jof/50.5.387>
- Mols, C. M. M., van Oers, K., Witjes, L. M. A., Lessells, C. M., Drent, P. J. et Visser, M. E. (2004). Central assumptions of predator-prey models fail in a semi-natural experimental system. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl\_3), S85-S87. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0110>
- Morris, R. F., Cheshire, W. F., Miller, C. A. et Mott, D. G. (1958). The Numerical Response of Avian and Mammalian Predators during a Gradation of the Spruce Budworm. *Ecology*, 39(3), 487-494. <https://doi.org/10.2307/1931758>
- Naef-Daenzer, B. et 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.
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B. et 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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x>
- Norris, A. R., Drever, M. C. et Martin, K. (2013). Insect outbreaks increase populations and facilitate reproduction in a cavity-dependent songbird, the Mountain Chickadee *Poecile gambeli*. *Ibis*, 155(1), 165-176. <https://doi.org/10.1111/ibi.12005>

- Nour, N., Currie, D., Matthysen, E., Van Damme, R. et Dhondt, A. A. (1998). Effects of habitat fragmentation on provisioning rates, diet and breeding success in two species of tit (great tit and blue tit). *Oecologia*, 114(4), 522-530. <https://doi.org/10.1007/s004420050476>
- Nur, N. (1984). The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 53(2), 479-496. <https://doi.org/10.2307/4529>
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P. et Visser, M. E. (2005). Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science*, 310(5746), 304-306. <https://doi.org/10.1126/science.1117004>
- Odum, E. P. (1941a). Annual Cycle of the Black-Capped Chickadee: 1. *The Auk*, 58(3), 314-333. <https://doi.org/10.2307/4078950>
- Odum, E. P. (1941b). Annual Cycle of the Black-Capped Chickadee: 2. *The Auk*, 58(4), 518-535. <https://doi.org/10.2307/4078636>
- Otter, K. A. (dir.). (2007). *The ecology and behavior of chickadees and titmice: an integrated approach*. Oxford University Press.
- Oudman, T., Onrust, J., de Fouw, J., Spaans, B., Piersma, T. et van Gils, J. A. (2014). Digestive Capacity and Toxicity Cause Mixed Diets in Red Knots That Maximize Energy Intake Rate. *The American Naturalist*, 183(5), 650-659. <https://doi.org/10.1086/675759>
- Pagani-Núñez, E., Hernández-Gómez, S., Riyahi, S. et Senar, J.-C. (2014). Year-Round Preference for Spiders by Mediterranean Great Tits *Parus major*. *Ardeola*, 61(2), 257-267. <https://doi.org/10.13157/arla.61.2.2014.257>
- Piersma, T. (2012). What is habitat quality? Dissecting a research portfolio on shorebirds. Dans R. J. Fuller (dir.), *Birds and Habitat* (p. 383-407). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139021654.019>
- Razeng, E. et Watson, D. M. (2015). Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous birds: popularity reflects quality. *Journal of Avian Biology*, 46(1), 89-96. <https://doi.org/10.1111/jav.00475>
- Robinson, S. K. et Holmes, R. T. (1982). Foraging Behavior of Forest Birds: The Relationships Among Search Tactics, Diet and Habitat Structure. *Ecology*, 63(6), 1918-1931. <https://doi.org/10.2307/1940130>

- Rytönen, S., Koivula, K. et Orell, M. (1996). Patterns of Per-Brood and Per-Offspring Provisioning Efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology*, 27(1), 21. <https://doi.org/10.2307/3676957>
- Rytönen, S. et 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. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2003.03041.x>
- Sample, B. E., Cooper, R. J. et Whitmore, R. C. (1993). Dietary Shifts among Songbirds from a Diflubenzuron-Treated Forest. *The Condor*, 95(3), 616-624. <https://doi.org/10.2307/1369605>
- Sánchez-Bayo, F. et Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8-27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Senécal, S., Riva, J.-C., O'Connor, R., Hallot, F., Nozais, C. et Vézina, F. (2021). *Poor prey quality is compensated by higher provisioning effort in breeding passerines* [research article].
- Serrano-Davies, E. et Sanz, J. J. (2017). Habitat structure modulates nestling diet composition and fitness of Blue Tits *Cyanistes caeruleus* in the Mediterranean region. *Bird Study*, 64(3), 295-305. <https://doi.org/10.1080/00063657.2017.1357678>
- Singer, M. C. et Parmesan, C. (2010). Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3161-3176. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0144>
- Smith, S. M. (1991). *The Black-capped chickadee: behavioral ecology and natural history*. Ithaca: Comstock Pub. Associates. [http://archive.org/details/blackcappedchick00smit\\_0](http://archive.org/details/blackcappedchick00smit_0)
- Stephens, D. W. et Krebs, J. R. (2019). *Foraging Theory*. *Foraging Theory*. Princeton University Press. <https://doi/10.1515/9780691206790/html>
- Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M. M. et Speakman, J. R. (2001). Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science*, 291(5513), 2598-2600. <https://doi.org/10.1126/science.1057487>

- van Asch, M. et Visser, M. E. (2007). Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 37-55. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091418>
- van Noordwijk, A. J., McCleery, R. H. et 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. <https://doi.org/10.2307/5648>
- Vatka, E., Orell, M. et Rytönen, S. (2011). Warming climate advances breeding and improves synchrony of food demand and food availability in a boreal passerine: WARMING CLIMATE IMPROVES SYNCHRONY. *Global Change Biology*, 17(9), 3002-3009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02430.x>
- Vatka, E., Orell, M. et Rytönen, S. (2016). The relevance of food peak architecture in trophic interactions. *Global Change Biology*, 22(4), 1585-1594. <https://doi.org/10.1111/gcb.13144>
- Vatka, E., Rytönen, S. et Orell, M. (2014). Does the temporal mismatch hypothesis match in boreal populations? *Oecologia*, 176(2), 595-605. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3022-7>
- Venier, L. A. et Holmes, S. B. (2010). A review of the interaction between forest birds and eastern spruce budworm. *Environmental Reviews*, 18(NA), 191-207. <https://doi.org/10.1139/A10-009>
- Visser, M. E., van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M. et Lessells, C. M. (1998). Warmer Springs Lead to Mistimed Reproduction in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings: Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870.
- Visser, Marcel E. et Gienapp, P. (2019). Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6), 879-885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>
- Visser, Marcel E., Holleman, L. J. M. et 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.
- Visser, Marcel E., Marvelde, L. te et Lof, M. E. (2012). Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology*, 153(S1), 75-84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>

- Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65(1), 457-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- Wilkin, T. A., King, L. E. et Sheldon, B. C. (2009). Habitat quality, nestling diet and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40(2), 135-145. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04362.x>
- Williams, T. D. et 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(S1), 441-451. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1213-6>
- Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Levin, R. et Honey, P. (1992). Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology*, 261(2), 214-231. <https://doi.org/10.1002/jez.1402610212>
- Zhang, X. et Yang, F. (2004). RClimDex (1.0) user manual. *Climate Research Branch Environment Canada*, 22.





