RÉCHAUFFEMENT DU HAUT-ARCTIQUE : COMPROMIS COMPORTEMENTAUX ET COÛTS REPRODUCTIFS CHEZ UN OISEAU SPÉCIALISTE DU FROID EN DÉCLIN

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

PAR

© EMMANUELLE GOUIN

Juin 2026

Composition du jury :

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

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

Oliver P. Love, codirecteur de recherche, University of Windsor

Kyle H. Elliott, examinateur externe, McGill University

Dépôt initial le 24 avril 2026 Dépôt final le 16 juin 2026

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 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 l'écrivaine cavalière de dragons, mon alliée couleur orange.

« *Pour ce qui est de l'avenir, il ne s'agit pas de le prévoir, mais de le rendre possible.* » *– Antoine de Saint-Exupéry*

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier François, qui a réussi à m'encadrer avec brio. Ta démarche scientifique et ta curiosité m'ont aidée à amener ce projet à un résultat qui a dépassé nos attentes. Ta supervision a été idéale : tu as su m'orienter lorsque c'était nécessaire, tout en m'accordant une liberté précieuse, portée par ta confiance en moi. Grâce à celle-ci, j'ai réellement eu l'opportunité de prendre en charge ce projet, et je t'en serai toujours reconnaissante. Ton côté profondément humain a rendu ce parcours particulièrement agréable. Entre les fous rires sur le terrain et ton écoute attentive, empreinte d'empathie, tu as grandement contribué à mon bien-être. Tu m'as également offert des opportunités académiques qui m'ont permis de grandement progresser. Enfin, il y a aussi eu tous ces moments en dehors de l'académique, qui m'ont aidée à préserver ma santé mentale… ou peut-être à la perdre un peu plus, à coups d'aspics et de cornichons !

Je tiens ensuite à remercier Oliver. Ton soutien tout au long de mon parcours a été essentiel. Tu as su apporter des perspectives complémentaires avec maestria, permettant aux idées de se développer et d'évoluer. Je suis très reconnaissante pour la collaboration que nous avons construite, ainsi que pour ton implication dans la révision de ce mémoire. Le fait de pouvoir rapprocher nos deux laboratoires, partager des idées et s'entraider a été extrêmement enrichissant, sans oublier le plaisir que nous y avons trouvé ! J'ai adoré vous voir, toi et François, réfléchir ensemble. Votre passion débordante pour la recherche est véritablement contagieuse.

Un merci tout spécial à Audrey, celle qui m'a tout appris, mon ange gardien de terrain. Ta joie de vivre, ta passion, ton écoute et ta force (de pouces et d'esprit) sont des qualités que je porterai pour toujours avec moi. Ce fut un réel privilège de découvrir ta vision du monde. Je n'aurais pas pu rêver d'un meilleur mentor et partenaire de terrain. Je me sens profondément chanceuse de t'avoir dans ma vie.

Je tiens à remercier ma famille, mon château fort, qui croit en moi depuis le tout début. Elfiou, Tipi, Magie-Rosée, Liuch, Pooki, notre ange, et Walter the Crooner : vous avez façonné la scientifique que je suis aujourd'hui. Vous m'avez soutenue à travers chaque moment difficile. Mon papa, qui a nourri ma curiosité pour le vivant en accrochant des bibittes encadrées partout dans la maison, en venant présenter des insectes dans ma classe de maternelle et en organisant des chasses au trésor dignes des plus grandes aventures. My « beautiful sister with the beautiful heart », pour nos appels de thérapie gratuits, pour tes mots remplis de sagesse. Merci de m'avoir montré ce qu'est la véritable résilience, la force et le courage. Ma « mama bear », qui me protège depuis le jour 1. Mon petit frère, qui me protège depuis l'année 3.

Merci à celle que j'ai rencontrée en 2e année du primaire, ma « proud mom », Alyssa, pour la fierté que tu me témoignes à chacun de mes accomplissements. À Jugsouna; literally my everything. Mon indispensable. À Marianne, ma « partner in crime » de terrain, véritable rayon de soleil dans la toundra, qui a illuminé mon parcours de fous rires et transformé le travail en pur plaisir. À Gaby, dont l'arrivée dans mon parcours a tout changé. Je me suis trouvé une amie avec qui je pouvais passer quatre mois dans l'endroit habité le plus au nord du monde, puis revenir pour être voisines et se voir tous les jours.

Je tiens aussi à dire merci aux ami.es du « U » : Felipe, Véro, Lulu, Jess, Mad-zo, Maryl, Émilie, Ludo, Étienne, ainsi qu'à tous.tes les ami.es de Rimouski. Vous êtes la raison pour laquelle mon parcours à la maîtrise a été aussi agréable. À mon laboratoire — Audrey, Sarah, Inès, Marguerite, Geneviève, Marianne, Baptiste, Justine, Sachin et Felipe — merci pour votre soutien dans ce projet, mais aussi pour tous les moments de délire partagés. Ce fut une réelle chance de vous avoir à mes côtés. Au labo Berty, qui m'a si gentiment adoptée : des retraites d'écriture aux glissades de Val-Neigette, vos discussions ont nourri mon intellect. À la gang du CEN, qui m'a offert des opportunités incroyables et m'a permis de rencontrer des personnes marquantes. Le dynamisme du CEN est une source constante de motivation dans la poursuite de mon parcours en recherche.

À Arthur, qui a permis le début de cette aventure : merci pour ton soutien inconditionnel face à ma décision d'entreprendre cette maîtrise, et pour toutes les autres. Merci de m'avoir offert la liberté de prendre mon envol, tout en étant là, derrière moi.

Je remercie la magie de la Polynésie, qui m'a permis d'achever ce travail exigeant. Ma petite table de patio, dans un coin de mon bungalow, le hamac bercé par le vent marin avec vue sur le lagon, et les colocataires qui m'ont accueillie dans leur grande famille.

Je remercie finalement le Petit Prince, à la chevelure dans le vent, rencontré il n'y a pas si longtemps, mais qui m'a apporté la force et le courage nécessaires pour terminer cet ouvrage.

Ce mémoire est à la mémoire de Nina, Gaétan et Marlène Gouin, qui ont veillé sur moi de là-haut à chaque étape de cette aventure.

RÉSUMÉ

L'Arctique se réchauffe plus rapidement que la moyenne mondiale, ce qui expose les espèces arctiques à des conditions thermiques de plus en plus contraignantes. Avec l'augmentation des températures, les adaptations favorisant la conservation de la chaleur corporelle soumettent ces espèces à un risque d'hyperthermie, particulièrement lors d'activités soutenues, ce qui pourrait imposer un compromis entre la thermorégulation et le maintien des activités essentielles, notamment la reproduction. Dans ce mémoire, nous avons étudié l'effet de l'environnement thermique sur la thermorégulation, l'effort parental et la performance reproductive du Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*), un passereau spécialiste du froid en déclin rapide en Amérique du Nord. Plus précisément, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les adultes réduisent leur effort d'approvisionnement lors des périodes chaudes afin d'éviter l'hyperthermie, au détriment du succès reproducteur. L'étude a été menée dans le Haut-Arctique canadien durant les saisons de reproduction 2023 à 2025. Nous avons quantifié l'effort d'approvisionnement et la température corporelle des adultes grâce à un système d'identification par radiofréquence. Nous avons également mesuré la taille des nichées et la masse corporelle des oisillons, ainsi que l'environnement thermique en enregistrant la température opérante. Nos résultats ont montré que le taux d'approvisionnement augmentait à faible température opérante, mais diminuait au-delà d'un seuil d'environ 14,0 °C, révélant l'effet négatif des contraintes thermiques sur l'effort parental. Les femelles atteignaient leur seuil de réduction d'activité à des températures plus élevées que les mâles. Nous avons aussi montré que les individus les plus actifs étaient les plus sensibles à l'augmentation des températures, tout en étant ceux qui contribuaient le plus à la productivité de la population. Enfin, cette étude a montré que la diminution de l'effort d'approvisionnement était associée à une réduction de la taille des nichées et à un ralentissement de la croissance des oisillons. Ces résultats montrent que les contraintes thermiques du réchauffement climatique imposent des compromis comportementaux aux Plectrophanes du Haut-Arctique, mais que les coûts de ces compromis sont transférés aux oisillons, au prix d'une diminution de la performance reproductive. Notre étude suggère donc que l'impact direct du réchauffement pourrait constituer un mécanisme contribuant au déclin rapide de l'espèce.

Mots clés : Passereaux arctiques, tolérance à la chaleur, limite à la dissipation de la chaleur, compromis de performance, succès reproducteur, réchauffement de l'Arctique, écophysiologie

ABSTRACT

The Arctic is warming faster than the global average, exposing Arctic species to increasingly constraining thermal conditions. With rising temperatures, adaptations that promote the conservation of body heat subject these species to a risk of hyperthermia, particularly during sustained activity, which may impose a trade-off between thermoregulation and the maintenance of essential activities, including reproduction. In this thesis, we investigated the effect of the thermal environment on thermoregulation, parental effort, and reproductive performance in the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis*), a cold-specialist passerine undergoing rapid decline in North America. More specifically, we tested the hypothesis that adults reduce their provisioning effort during warm periods to avoid hyperthermia, at the expense of reproductive success. The study was conducted in the Canadian High-Arctic during the 2023 to 2025 breeding seasons. We quantified provisioning effort and adult body temperature using a radio-frequency identification system. We also measured brood size and nestling body mass, and measured the thermal environment by recording operative temperature. Our results showed that provisioning rate increased at low operative temperatures but declined beyond a threshold of approximately 14.0 °C, revealing a negative effect of thermal constraints on parental effort. Females reached their activity-reduction threshold at higher temperatures than males. We also showed that the most active individuals were the most sensitive to increasing temperatures, while also being those that contributed the most to population productivity. Finally, this study showed that reduced provisioning effort was associated with smaller brood size and slower nestling growth. These results show that thermal constraints associated with climate warming impose behavioural trade-offs on High-Arctic Snow Buntings, but that the costs of these trade-offs are transferred to nestlings, resulting in reduced reproductive performance. Our study therefore suggests that the direct impact of warming may constitute a mechanism contributing to the rapid decline of the species.

Keywords : Arctic passerines, heat tolerance, heat dissipation limit, performance trade-offs, breeding success, Arctic warming, ecophysiology

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS ix

RÉSUMÉ xiii

ABSTRACT xv

TABLE DES MATIÈRES xvii

LISTE DES TABLEAUX xx

LISTE DES FIGURES xxiii

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES xxv

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

CHANGEMENTS CLIMATIQUES DANS L'ARCTIQUE 1

CONTRAINTES SUR LES ESPÈCES ADAPTÉES AU FROID 3

VULNÉRABILITÉ DES OISEAUX NICHEURS DE L'ARCTIQUE 5

MODÈLE D'ÉTUDE 9

OBJECTIF DE L'ÉTUDE ET APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE 12

SITE D'ÉTUDE 14

RÉSULTATS PRINCIPAUX 17

CHAPITRE 1 LE RÉCHAUFFEMENT DE L'ARCTIQUE LIMITE LA CAPACITÉ DE REPRODUCTION D'UNE ESPÈCE ADAPTÉE AU FROID EN DÉCLIN 19

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE 19

1.2 ARCTIC WARMING CONSTRAINS THE REPRODUCTIVE PERFORMANCE OF A DECLINING COLD-SPECIALIST 21

1.3 ABSTRACT 22

1.4 INTRODUCTION 23

1.5 METHODS 27

1.5.1 Ethics statement 27
1.5.2 Breeding Monitoring 27
1.5.3 Body temperature and nestling provisioning rate 28
1.5.4 Reproductive performance 29
1.5.5 Thermal environment 29
1.5.6 Data analysis 30

1.6 RESULTS 37

1.6.1 Females had higher provisioning rates and reached higher body temperatures than males 37
1.6.2 Maximum provisioning rate declined above a temperature threshold 37
1.6.3 Provisioning rate differed between activity groups 38
1.6.4 Reproductive performance increased with provisioning rate and differed between activity groups 41
1.6.5 Exposure to temperatures above thresholds varied across groups 41

1.7 DISCUSSION 43

1.7.1 Thermal constraints limit parental activity 43
1.7.2 Temperature thresholds structure provisioning behaviour 44
1.7.3 Contextual variation in responses 45
1.7.4 Behavioural trade-offs shift reproductive costs to offspring 47
1.7.5 Population vulnerability under climate warming 48

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS 50

1.9 AUTHOR CONTRIBUTIONS 50

1.10 COMPETING INTERESTS 50

1.11 FIGURES 51

1.12 SUPPLEMENTARY MATERIAL 55

CONCLUSION GÉNÉRALE 65

RETOUR SUR LE CONTEXTE DE L'ÉTUDE 65

CONTRIBUTIONS DE L'ÉTUDE 67

Données en milieu naturel 67
Approche intégrative 67
Validation du modèle prédictif 68
Importance de la variabilité spatiale 69

Implications pour la conservation 69

LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE 70

Quantité et qualité des proies 70
Distance aux sites d'alimentation 72
Âge des adultes et expérience de reproduction 73
Perspectives de recherche 74

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Number of recorded days, mean daily provisioning rate (visits day^{-1}), and standard error (s.e.) for females and males, with combined (pair) means and associated s.e., for each nest and year in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32). 56

Tableau 2 Sample sizes (n), mean daily provisioning rate (visits day^{-1}), standard error (s.e.), and lower (LI) and upper (LS) confidence interval for breeding female, male and all individuals (global) Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada. 57

Tableau 3 Breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, multiple r-squared) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 58

Tableau 4 Breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level 58

Tableau 5 Breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 26). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 59

Tableau 6 Breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 26). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 59

Tableau 7 High-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 22). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 60

Tableau 8 High-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 22). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 60

Tableau 9 High-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 8). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 61

Tableau 10 High-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 8). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 61

Tableau 11 Low-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 10). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 62

Tableau 12 Low-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 10). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 62

Tableau 13 Low-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 18). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-

value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level. 63

Tableau 14 Low-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 18). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level..... 63

LISTE DES FIGURES

Figure I. Localisation du site d'étude à la Station des Forces canadiennes Alert (82°30'05" N, 62°20'20" W), dans le Haut-Arctique canadien, au Nunavut.....15

Figure II. Distribution du Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*) en Amérique du Nord.....16

Figure 1. Sex differences in provisioning rates and body temperature in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.....51

Figure 2. Mean maximum provisioning rate (visits 12 minutes^{-1}) in relation to operative temperature across activity groups in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada. 52

Figure 3. Reproductive performance in relation to provisioning rate across activity groups in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.....53

Figure 4. Proportion of the provisioning period spent above the temperature threshold across activity groups and sexes in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.....54

Figure S1. Variation in provisioning rate and classification relative to the global mean in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.....55

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AIC	Akaike Information Criterion (Critère d'information d'Akaike)
AICc	second-order corrected Akaike Information Criterion (Critère d'information d'Akaike corrigé de deuxième ordre)
$AICc_w$	second-order corrected Akaike Information Criterion weight (Poids du critère d'information d'Akaike corrigé de deuxième ordre)
ANOVA	One-Way Analysis Of Variance (Analyse de la variance à un facteur)
AIC	Akaike Information Criterion (Critère d'information d'Akaike)
BCECCC	Birds Canada and Environment and Climate Change Canada
BMR	Basal Metabolic Rate (Taux métabolique de base)
CFS	Canadian Forces Station (Station des Forces canadiennes)
HDL	Heat Dissipation Limit (Limite à la dissipation de la chaleur)
HSD	Honestly Significant Difference (Différence significative honnête)
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
PIT	Passive Integrated Transponder (Transpondeur passif intégré)
RFID	Radio-Frequency Identification (Identification par radio-fréquence)
s	seconde
SD	Secure Digital

s.e.	standard error (erreur standard)
T_b	Body temperature (Température corporelle)
T_e	Operative temperature (Température opérante)
UNFCCC	United Nations Framework Convention on Climate Change

INTRODUCTION GÉNÉRALE

CHANGEMENTS CLIMATIQUES DANS L'ARCTIQUE

L'Arctique subit actuellement des transformations rapides (AMAP, 2024). De nombreuses études montrent que cette région se réchauffe plus rapidement que la moyenne mondiale (Walsh, 2014; Richter-Menge et al., 2020; Jansen et al., 2020; Yu et al., 2021). L'évaluation la plus récente du Programme de surveillance et d'évaluation de l'Arctique (Arctic Monitoring & Assessment Programme [AMAP]) estime qu'entre 1979 et 2023, le réchauffement de l'Arctique a été environ trois fois plus rapide que celui observé à l'échelle mondiale, et qu'il devrait se poursuivre, voire s'intensifier, au cours du XXIe siècle (Koenigk et al., 2020; Rantanen et al., 2022; AMAP, 2024). Depuis 1971, la température annuelle de l'air dans l'Arctique a augmenté d'environ 3 °C (AMAP, 2024), comparativement à une hausse de 1,1 °C à l'échelle mondiale (Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2023; période 2011–2020 par rapport à 1850–1900). Même avec l'objectif international de limiter la hausse de température à « bien en dessous » de 2 °C d'ici la fin du siècle (United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC), 2015; IPCC, 2018), les modèles prédisent une augmentation annuelle des températures arctiques de 3 à 10 °C d'ici la fin du siècle (Overland, 2020; AMAP, 2024; période de référence 1986–2005, SSP1-2.6 et SSP5-8.5).

Ce réchauffement est particulièrement préoccupant puisque les écosystèmes terrestres nordiques figurent parmi les systèmes les plus sensibles aux changements climatiques (Overland, 2020; Rantanen et al., 2022; IPCC, 2023; Saulnier-Talbot et al., 2024). Cette sensibilité est mise en évidence par l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes, tels que la persistance interannuelle de températures mensuelles extrêmes, de vagues de chaleur et de feux de forêt, ainsi que par les réorganisations des communautés biologiques

(Overland, 2020). Ces transformations devraient laisser l'Arctique dans un état très différent, avec des conséquences majeures sur les écosystèmes (Overland et al., 2019; Overland, 2020; AMAP, 2024; Saulnier-Talbot et al., 2024). À mesure que le réchauffement s'intensifie, les risques d'extinction et de pertes irréversibles de biodiversité s'accroissent, en particulier dans les écosystèmes arctiques terrestres et de glace de mer (IPCC, 2023).

Face à ces transformations, le biote arctique sera particulièrement vulnérable aux conséquences directes et indirectes des changements climatiques (IPCC, 2023; Saulnier-Talbot et al., 2024). De nombreuses études se sont intéressées aux effets indirects du réchauffement de l'Arctique sur les processus écologiques et sur les communautés. Ces effets incluent notamment des modifications de ressources alimentaires (Tulp et Schekkerman, 2009; Yurkowski et al., 2018; Juhasz et al., 2020), ainsi que l'altération des habitats (IPCC, 2023). Ces transformations de l'habitat, combinées aux tendances climatiques, entraînent des changements de distribution, d'occurrence et de migration chez les vertébrés arctiques (Gilg et al., 2012; Clairbaux et al., 2019; van Beest et al., 2021; Lameris et al., 2021). À l'échelle globale, environ la moitié des espèces évaluées se déplacent vers les pôles ou vers des altitudes plus élevées (IPCC, 2023). Ces modifications de l'habitat peuvent également perturber les interactions entre espèces et engendrer des effets en cascade dans les réseaux trophiques, particulièrement aux hautes latitudes (Corbeil-Robitaille, 2023; Saulnier-Talbot et al., 2024). Parallèlement, des changements de phénologie en réponse aux changements climatiques, définis comme des modifications mesurables du calendrier des événements saisonniers chez les organismes, sont fréquemment rapportés (Gilg et al., 2012; Post et al., 2019; Lameris et al., 2021). Malgré ces réponses, les changements de distribution ou de phénologie s'avèrent souvent insuffisants pour compenser l'impact rapide des changements climatiques (Gilg et al., 2012; IPCC, 2023).

En comparaison des effets indirects, les effets directs du réchauffement, notamment ceux de la chaleur sur la physiologie des endothermes arctiques, demeurent beaucoup moins étudiés (Bale et al., 2002; Gaston et al., 2002; Oswald et Arnold, 2012; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2022; Beaman et al., 2024; Levillain et al., 2025). Pourtant, l'intensification

des épisodes de chaleur est déjà associée à des pertes locales d'espèces, tant en milieux terrestres que marins (IPCC, 2023). En particulier, les vagues de chaleur peuvent provoquer des échecs de reproduction, notamment chez les oiseaux (Bolger et al., 2005; Boersma et Rebstock, 2014) et les poissons (Breedveld et al., 2023), ainsi que des événements de mortalité massive affectant de multiples groupes taxonomiques (McKechnie et al., 2012; Fey et al., 2015; IPCC, 2023). En fait, à des températures ambiantes élevées, les organismes peuvent éprouver de la difficulté à dissiper leur chaleur corporelle, ce qui les expose à un risque d'hyperthermie, c'est-à-dire une élévation de la température corporelle au-delà des niveaux stables régulés (Speakman et Król, 2010a, 2010b; Grémillet et al., 2012; McKechnie et Wolf, 2019). L'hyperthermie peut provoquer des perturbations physiologiques immédiates et devenir rapidement létale si elle n'est pas contrôlée (Speakman et Król, 2010b; Boyles et al., 2011). Même à des niveaux sublétaux, l'hyperthermie peut entraîner des effets négatifs à long terme susceptibles d'affecter la survie et la performance reproductive (Speakman et Król, 2010a, 2010b; Boyles et al., 2011). Ces effets incluent notamment des dommages protéiques, des réponses inflammatoires accrues, du stress oxydatif, des dysfonctionnements mitochondriaux, ainsi que des altérations de tissus et de fonctions physiologiques (Speakman et Król, 2010b, 2011; Boyles et al., 2011). Des travaux récents suggèrent que les effets sublétaux d'une exposition prolongée à des températures élevées pourraient constituer un mécanisme important par lequel les changements climatiques influencent la valeur sélective des endothermes (Gardner et al., 2016; Conradie et al., 2019; O'Connor et al., 2022).

CONTRAINTES SUR LES ESPÈCES ADAPTÉES AU FROID

Les endothermes polaires disposent d'un ensemble d'adaptations comportementales, morphologiques et physiologiques qui leur permettent de maintenir une température corporelle optimale dans des environnements extrêmement froids (Scholander et al., 1950a, 1950b; Blix, 2016; Hill et al., 2016). Ces adaptations incluent notamment des comportements visant à réduire l'exposition à l'environnement en se regroupant en boule, en se blottissant

les uns contre les autres ou en construisant des abris (Blix, 2016; Hill et al., 2016). Elles incluent aussi des modifications saisonnières de l'isolation, telles que l'augmentation de l'épaisseur du pelage, du plumage ou du tissu adipeux (Blix, 2016; Hill et al., 2016). À cela s'ajoutent les ajustements physiologiques, comme des taux métaboliques élevés et des modifications de la circulation sanguine, permettant de préserver la température centrale (Scholander et al., 1950a, 1950b; Blix, 2016; Hill et al., 2016; Choy et al., 2021).

Bien qu'elles soient essentielles à la survie en conditions froides, ces adaptations accroissent la production et la conservation de la chaleur corporelle, augmentant ainsi le risque de stress thermique lorsque les températures ambiantes s'élèvent (Blix et al., 2011; Blix, 2016; O'Connor et al., 2021; Choy et al., 2021; Grunst et al., 2023; O'Connor et al., 2024). En effet, lorsque les températures augmentent, les coûts énergétiques associés au maintien de la température corporelle s'accroissent, et la capacité à dissiper l'excès de chaleur, notamment par évaporation ou par ajustements vasculaires périphériques, devient déterminante (Speakman et Król, 2010a, 2010b; McKechnie et al., 2016; O'Connor et al., 2018). Or, ces mécanismes de refroidissement semblent limités chez les espèces endothermes spécialistes du froid, ce qui peut entraîner une faible tolérance à la chaleur (Hurst et al., 1982; Blix et al., 2011; Blix, 2016; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Dans ce contexte, l'activité physique représente un facteur de risque d'hyperthermie important, puisque la production de chaleur métabolique associée à l'exercice peut rapidement dépasser la capacité de dissipation de la chaleur corporelle chez ces organismes (Blix, 2016). Par exemple, l'ours polaire (*Ursus maritimus*), fortement isolé par une épaisse couche de fourrure et de graisse sous-cutanée, semble présenter une capacité limitée à dissiper sa chaleur pendant l'activité (Hurst et al., 1982; Leishman et al., 2022). Une série d'études expérimentales a montré que, lors d'un exercice soutenu, ces animaux peuvent souffrir d'hyperthermie même à des températures ambiantes bien inférieures à 0 °C (Best, 1982; Hurst et al., 1982). Chez les caribous (*Rangifer tarandus*), la production rapide de chaleur lors de l'exercice peut également entraîner des épisodes de surchauffe, même en conditions hivernales (Aas-Hansen et al., 2000; Blix, 2016).

Face à des températures élevées, les animaux peuvent recourir à la thermorégulation comportementale, en adoptant des postures limitant les gains de chaleur, en recherchant des microhabitats plus frais ou en réduisant les comportements susceptibles d'accroître la production de chaleur métabolique (Satinoff, 1994; Blix, 2016; Cunningham et al., 2021). Par exemple, Leishman et al. (2022) ont montré, dans des conditions expérimentales d'exercice, que la réduction de l'activité constitue l'un des comportements les plus fréquemment observés chez l'ours polaire exposé à des températures élevées. Toutefois, bien que la réduction de l'effort soutenu constitue une stratégie efficace pour limiter le stress thermique, elle s'accompagne de coûts potentiellement importants (Cunningham et al., 2021). En effet, l'augmentation des comportements de thermorégulation, tels que le repos ou la recherche de refuges thermiques, peut réduire le temps alloué aux activités essentielles, notamment l'alimentation, les soins parentaux ou la défense du territoire (Cunningham et al., 2013; Tapper et al., 2020a, 2020b; Bourne et al., 2021; Cunningham et al., 2021). Dans ce contexte, les individus sont confrontés à un compromis entre le maintien de leur température corporelle et l'accomplissement d'activités nécessaires à leur reproduction ou leur survie (Speakman et Król, 2010a, 2010b, 2011; Cunningham et al., 2021). Ces compromis peuvent donc entraîner des conséquences mesurables sur la performance, notamment en affectant la condition corporelle ou le succès reproducteur (du Plessis et al., 2012; Cunningham et al., 2013; Nord et Nilsson, 2019; van de Ven et al., 2020). Dans un Arctique en transformation rapide, comprendre comment la tolérance à la chaleur et les contraintes thermiques se traduisent en compromis comportementaux chez les espèces adaptées au froid apparaît essentiel pour anticiper les effets du réchauffement climatique sur la performance (Blix, 2016).

VULNÉRABILITÉ DES OISEAUX NICHEURS DE L'ARCTIQUE

Parmi les espèces adaptées au froid, les oiseaux nicheurs de l'Arctique pourraient être particulièrement vulnérables aux effets directs de l'augmentation des températures (Choy et

al., 2021; O'Connor et al., 2021, 2022, 2024; Olin et al., 2024). Les oiseaux maintiennent des températures corporelles élevées, généralement comprises entre 38 et 41 °C, soit plus proches des limites biologiques maximales que chez les mammifères (p. ex. 36-38 °C) (Prinzinger et al., 1991; Clarke et Rothery, 2008). Bien que cette température corporelle élevée soit considérée comme un avantage thermique, elle implique aussi qu'une faible élévation supplémentaire peut rapprocher rapidement les individus des températures considérées létales, généralement situées entre 45 et 47 °C (McKechnie et Wolf, 2019; Freeman et al., 2020; Pollock et al., 2021; O'Connor et al., 2024). Les oiseaux disposent de plusieurs mécanismes pour évacuer l'excès de chaleur tel que le refroidissement par évaporation qui est assuré par le halètement, le « gular fluttering » ou l'évaporation cutanée (McKechnie et al., 2016; O'Connor et al., 2018; Andreasson et al., 2020). Les espèces aviaires peuvent également tolérer une hausse temporaire de température corporelle, stratégie appelée hyperthermie facultative, qui permet de maintenir un gradient thermique favorable à la perte passive de chaleur et ainsi de retarder le recours à l'évaporation (Tieleman et Williams, 1999; Gerson et al., 2019; Andreasson et al., 2020).

Si les oiseaux disposent de plusieurs mécanismes pour évacuer la chaleur, ceux-ci sont toutefois coûteux (Andreasson et al., 2020). Par exemple, le refroidissement par l'évaporation requiert une activité physiologique énergivore et entraîne des pertes d'eau importantes (Gerson et al., 2019; Andreasson et al., 2020), tandis que l'hyperthermie, même lorsqu'elle n'est pas létale, peut affecter les fonctions physiologiques et compromettre la valeur sélective (Speakman et Król, 2010b; Boyles et al., 2011). Pour limiter ces coûts, les oiseaux peuvent recourir à la thermorégulation comportementale, mais au risque de réduire l'investissement dans les activités essentielles à leur cycle de vie (Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021; Molenaar et al., 2026). Par exemple, plusieurs travaux menés en milieux chauds et arides montrent qu'en période de températures élevées, les oiseaux allouent davantage de temps à la thermorégulation comportementale, ce qui réduit le temps consacré à la recherche de nourriture (Tieleman et Williams, 2002; Funghi et al., 2019), diminue le succès de recherche de nourriture (Cunningham et al., 2015; du Plessis et al., 2012) ou entraîne une réduction du taux d'approvisionnement des oisillons (Cunningham et al., 2013;

Wiley et Ridley, 2016; Wheeler et al., 2025; Molenaar et al., 2026). Ces ajustements peuvent aussi entraîner une dégradation de la condition corporelle des adultes (du Plessis et al., 2012; Bourne et al., 2021), un ralentissement de la croissance des oisillons, ou encore une diminution de la masse ou de la taille des oisillons à l'envol (Cunningham et al., 2013; van de Ven et al., 2020), ce qui entraîne une baisse du succès reproducteur (Bourne et al., 2021).

Des résultats similaires à ceux des espèces aviaires des milieux chauds commencent maintenant à émerger chez des espèces de régions tempérées (Pollock et al., 2021; Molenaar et al., 2026). Chez certaines de ces espèces, il a été observé que les contraintes thermiques peuvent entraîner une diminution de la fréquence d'approvisionnement des oisillons, pouvant s'accompagner d'une réduction de la biomasse des proies apportées (Tapper et al., 2020a, 2020b; Barras et al., 2021). Inversement, lorsque les contraintes thermiques sont atténuées, les parents peuvent accroître leur fitness en produisant des oisillons plus lourds (Tapper et al., 2020a, 2020b). Par exemple, chez la Mésange nonnette (*Poecile palustris*), l'augmentation de la température ambiante durant l'approvisionnement des oisillons élève la température corporelle des adultes jusqu'à des niveaux proches de l'hyperthermie, ce qui pourrait limiter leur capacité à soutenir un effort reproducteur élevé (Nilsson et Nord, 2018). Les mêmes auteurs montrent que, chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), lorsqu'on augmente la capacité de dissipation de la chaleur corporelle, les oiseaux n'augmentent pas leur taux d'approvisionnement, mais produisent des oisillons plus grands, parfois plus lourds, tout en maintenant une température corporelle plus basse et en perdant moins de masse que les individus témoins (Nord et Nilsson, 2019).

Chez les oiseaux nicheurs de l'Arctique, les données disponibles restent encore limitées, mais elles suggèrent déjà une forte sensibilité aux contraintes thermiques (Gaston et al., 2002; Oswald et al., 2008; Oswald et Arnold, 2012; Gaston et Elliott, 2013; Choy et al., 2021; Olin et al., 2024). Par exemple, chez le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*), des épisodes de mortalité et d'échec de reproduction ont été observés lors de journées relativement chaudes avec une forte abondance de moustiques, suggérant une interaction entre le stress thermique et d'autres pressions environnementales (Gaston et al., 2002; Gaston

et Elliott, 2013). Des mesures expérimentales montrent aussi que cette espèce présente une capacité limitée à dissiper sa chaleur par évaporation, ce qui provoque une hausse de la température corporelle même à des températures ambiantes modérées (Choy et al., 2021). Chez les grands labbes (*Catharacta skua*), une hausse de la température ressentie a été associée à une augmentation du temps consacré aux comportements de refroidissement, entraînant une diminution de la présence au nid et un risque accru de prédation des oisillons (Oswald et al., 2008). Plus récemment, chez le guillemot marmette (*Uria aalge*), des températures élevées au site de nidification ont été associées à des comportements de thermorégulation, à une réduction de la présence simultanée des parents au nid, et à une augmentation du risque de perte des œufs, illustrant directement les compromis entre la thermorégulation et l'investissement reproducteur (Olin et al., 2024). À l'inverse, certaines données suggèrent que le mergule nain (*Alle alle*) pourrait tolérer des températures relativement élevées au repos (Beaman et al., 2024). Cette tolérance pourrait cependant différer en conditions naturelles ou lors d'activités soutenues (Grunst et al., 2023). Collectivement, ces résultats indiquent que la sensibilité thermique des oiseaux arctiques peut être importante chez certaines espèces, en particulier lorsque l'activité est élevée ou lorsque les contraintes thermiques interagissent avec d'autres pressions environnementales (Gaston et al., 2002; Oswald et al., 2008; Oswald et Arnold, 2012; Choy et al., 2021; Olin et al., 2024).

Ces observations sont préoccupantes puisque la période de reproduction chez les oiseaux nicheurs de l'Arctique requiert des niveaux d'activité élevés sur une période très courte (Drent et Daan, 1980; Bryant, 1997; Williams, 2012), ce qui peut accentuer l'impact négatif de l'augmentation des températures sur l'investissement parental. Malgré ces constats, notre compréhension des réponses en conditions naturelles de reproduction demeure limitée, de même que les liens directs entre les limites physiologiques, les contraintes thermiques et la performance reproductive (Oswald et Arnold, 2012; Andreasson et al., 2020; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2024; Jardine, 2024).

MODÈLE D'ÉTUDE

Parmi les espèces d'oiseaux adaptées au froid, le Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*) constitue un modèle particulièrement pertinent pour évaluer l'impact des contraintes thermiques sur la performance reproductive (Le Pogam et al., 2020, 2021a, 2021b; O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). En effet, le déclin marqué de cette espèce en Amérique du Nord, estimé à 80 % depuis les années 1970 (Birds Canada and Environment and Climate Change Canada (BCECCC), 2024), soulève des préoccupations quant à sa vulnérabilité face à l'augmentation des températures en Arctique (O'Connor et al., 2021, 2022).

En Amérique du Nord, les Plectrophanes hivernent dans les plaines enneigées du sud du Canada et du nord des États-Unis, puis migrent vers leurs sites de reproduction dans l'Arctique au printemps, alors que les températures sont encore inférieures au point de congélation (Meltofte, 1983; Le Pogam et al., 2021a, 2021b). Le Plectrophane des neiges est une espèce migratrice circumpolaire spécialiste du froid. Elle possède des adaptations physiologiques qui lui permet de tolérer les conditions rigoureuses en période d'hivernage, lesquelles persistent durant la migration et au début de la reproduction (Le Pogam et al., 2020, 2021a, 2021b). Des estimations théoriques suggèrent que les Plectrophanes pourraient tolérer des températures extrêmement basses, atteignant −90 °C (Le Pogam et al., 2020). Toutefois, cette adaptation semble aussi limiter la capacité de l'espèce à tolérer des températures modérément élevées (O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Cette limite s'explique par la faible capacité de l'animal à dissiper sa chaleur corporelle par évaporation (O'Connor et al., 2021). Grâce à des mesures en respirométrie de refroidissement par évaporation, O'Connor et al. (2021) ont évalué la tolérance thermique de l'espèce en exposant des individus à des températures ambiantes croissantes. Ils ont montré que ces oiseaux présentent une faible efficacité de refroidissement, 95 % d'entre eux étant incapables de dissiper par évaporation une quantité de chaleur équivalente à leur propre production métabolique lorsqu'ils sont exposés à des températures ambiantes comprises entre 25 et 43 °C (O'Connor et al., 2021).

À mesure que l'Arctique se réchauffe, la capacité limitée de refroidissement du Plectrophane des neiges pourrait contraindre ces oiseaux à recourir davantage à la thermorégulation comportementale, notamment en réduisant leur niveau d'activité, au détriment de leur performance reproductive (O'Connor et al., 2021). Afin de prédire l'impact potentiel du réchauffement de l'Arctique sur la performance du Plectrophane en période de reproduction, O'Connor et al. (2022) ont utilisé un outil analytique prédictif nommé polygone de thermorégulation (Rezende et Bacigalupe, 2015). Ce modèle, basé sur des paramètres physiologiques tels que la production de chaleur métabolique et le transfert de cette chaleur à l'environnement (conductance thermique), permet de définir l'espace dans lequel un individu actif peut rester en équilibre thermique, c'est-à-dire lorsque la chaleur corporelle produite est égale à la chaleur dissipée (Rezende et Bacigalupe, 2015; O'Connor et al., 2022). Le polygone permet ainsi d'estimer une température opérante, c'est-à-dire la température ressentie par les individus (Bakken, 1976; Dzialowski, 2005), au-dessus de laquelle les Plectrophanes adultes seraient forcés de réduire leur activité pour éviter la surchauffe et ainsi maintenir cet équilibre thermique (O'Connor et al., 2022). Le modèle produit par O'Connor et al. (2022) indique qu'à partir d'une température opérante aussi faible que 11,7 °C, les Plectrophanes adultes risquent l'hyperthermie s'ils ne réduisent pas l'effort d'approvisionnement des oisillons (O'Connor et al., 2022).

O'Connor et al. (2024) ont poussé l'analyse plus loin en menant une expérience en conditions semi-naturelles. Ils ont mesuré la température corporelle d'oiseaux gardés en volière avant et après le vol, au cours d'un cycle annuel couvrant des températures ambiantes variant de −15 à 36 °C. Cette étude montre une relation positive entre la température ambiante et la température corporelle post-vol, les individus en activité atteignant rapidement des températures corporelles proches de seuils considérés létaux (45–47 °C, McKechnie et Wolf, 2019) à des températures ambiantes aussi faibles que 9 °C, en plus d'adopter des comportements de thermorégulation tels que le halètement (O'Connor et al., 2024). Ces résultats corroborent les prédictions du polygone de thermorégulation et suggèrent que même une augmentation modeste de la température opérante peut imposer des contraintes importantes sur l'activité soutenue de cette espèce (O'Connor et al., 2024).

Plus récemment, une étude portant sur le Plectrophane des neiges dans le Bas-Arctique a suggéré que ces oiseaux ajustent leur comportement en réduisant l'approvisionnement lors des périodes les plus chaudes afin d'éviter la surchauffe, avec un effort qui plafonne juste avant le pic quotidien de température opérante (Jardine, 2024). À ce site de plus basse latitude, la température opérante n'a toutefois pas eu d'effet direct détectable sur la température corporelle ni sur les taux d'approvisionnement, ce que les auteurs attribuent au fait que le site n'a pas connu de températures opérantes élevées et surtout suffisamment constantes pour imposer une contrainte soutenue (Jardine, 2024). Les auteurs concluent plutôt que les contraintes thermiques pourraient se manifester davantage dans le Haut-Arctique (Jardine, 2024). En effet, dans ces régions, l'ensoleillement continu pendant la période de reproduction limite les fluctuations journalières de température et peut exposer les individus à des températures élevées de manière prolongée, y compris sur plusieurs jours consécutifs (O'Connor et al., 2022; Jardine, 2024). Contrairement aux populations du Bas-Arctique, qui bénéficient de périodes plus fraîches associées au cycle jour-nuit, les populations du Haut-Arctique pourraient ainsi être soumises à des contraintes thermiques plus persistantes. D'ailleurs, selon les résultats du polygone de thermorégulation et de modèles enregistrant la température opérante, le seuil de tolérance thermique de l'espèce est dépassé pendant des périodes plus prolongées dans le Haut-Arctique (O'Connor et al., 2022). On peut donc s'attendre à ce que les populations du Haut-Arctique subissent des coûts plus importants en termes de succès reproducteur (O'Connor et al., 2022; Jardine, 2024).

Jardine (2024) a aussi montré que les patrons d'approvisionnement des oisillons varient entre les sexes, les femelles approvisionnant à des taux plus élevés lors des pics de la journée. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que les femelles possèdent une plaque incubatrice durant la saison de reproduction, qui facilite les échanges thermiques avec les œufs (Jones, 1971). En effet, cette interface avec l'environnement pourrait agir comme une fenêtre thermique durant la période d'approvisionnement, favorisant la dissipation de chaleur et permettant le maintien de taux métaboliques élevés (Grémillet et al., 2012; Nilsson et Nord, 2018). En conséquence, les femelles pourraient présenter une tolérance plus élevée à la chaleur, leur permettant de soutenir un effort énergétique maximal à des températures qui

contraindraient déjà les mâles (Grémillet et al., 2012; Nilsson et Nord, 2018; Nord et Nilsson, 2019; Tapper et al., 2020a, 2020b). Ainsi, il est attendu que les réponses comportementales aux contraintes thermiques diffèrent significativement entre les sexes.

Enfin, l'étude de Jardine (2024) conclut qu'il y a une nécessité d'évaluer les compromis associés aux comportements de thermorégulation et leurs effets en aval sur la fitness, notamment en évaluant l'impact sur les oisillons. Le déclin marqué du Plectrophane des neiges en Amérique du Nord rend cette évaluation d'autant plus nécessaire, puisque les mécanismes associés à ce déclin demeurent inconnus (O'Connor et al., 2021, 2022, 2024).

Malgré ces constats préoccupants, on ne dispose d'aucune donnée en conditions naturelles permettant d'évaluer comment les contraintes thermiques pourraient affecter la fitness de l'espèce. Cette lacune est d'autant plus marquée que les recherches sur les compromis comportementaux liés à la chaleur et leurs conséquences sur la performance proviennent majoritairement de milieux chauds et arides, les environnements arctiques restant largement sous-étudiés (Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021; Levillain et al., 2025). Pourtant, des températures élevées sont de plus en plus fréquemment enregistrées en Arctique, atteignant des niveaux records (IPCC, 2023; AMAP, 2024). Ce manque d'information constitue un obstacle majeur à la prévision des réponses des populations arctiques aux changements climatiques, en particulier dans un contexte où leur tolérance physiologique à la chaleur pourrait être limitée (Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021). Notre étude vise ainsi à combler cette lacune en fournissant une évaluation empirique des contraintes thermiques en conditions naturelles et de leurs effets sur la performance reproductive du Plectrophane des neiges.

OBJECTIF DE L'ÉTUDE ET APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

L'objectif général de cette étude est de déterminer l'effet de l'environnement thermique sur la thermorégulation et la performance reproductive du Plectrophane des neiges dans le

Haut-Arctique. L'**hypothèse** de recherche est que les oiseaux réduisent leur effort parental lors des périodes chaudes afin d'éviter l'hyperthermie, au détriment du succès reproducteur. À partir de cette hypothèse, j'ai d'abord prédit que la température corporelle des oiseaux n'atteindrait pas l'hyperthermie (> 45 °C : McKechnie et Wolf, 2019; O'Connor et al., 2024) (**prédiction 1**). J'ai ensuite prédit qu'il y aurait une température opérante seuil au-dessus de laquelle le taux d'approvisionnement serait corrélé négativement avec la température opérante (**prédiction 2**). J'ai aussi prédit que le seuil de température opérante serait plus élevé chez les femelles que chez les mâles (**prédiction 3**). Finalement, j'ai prédit que le taux de croissance des oisillons ainsi que le nombre d'oisillons seraient corrélés positivement au taux d'approvisionnement (**prédiction 4**).

Afin de tester ces prédictions, j'ai récolté des données sur l'effort d'approvisionnement, la performance reproductive et l'environnement thermique du Plectrophane des neiges durant les périodes de reproduction (mai à septembre) 2023, 2024 et 2025. L'effort d'approvisionnement a été quantifié à partir de la fréquence des visites au nid, enregistrée en continu au moyen d'un système de radio-identification reposant sur des transpondeurs thermosensibles implantés dans les adultes reproducteurs et sur des antennes installées à l'entrée des nids. Ce système a permis de documenter simultanément les visites au nid et la variation de la température corporelle des individus à chaque visite au cours de la période d'approvisionnement. La performance reproductive a été évaluée par un suivi régulier des nids, couvrant les principales étapes du cycle reproducteur, de la ponte à l'envol. Comme les nids sont situés dans des cavités rocheuses, les paramètres reproducteurs (p. ex. nombre d'œufs et d'oisillons) ont été observés à l'aide d'une caméra endoscopique. Des mesures de masse corporelle ont également été effectuées sur les oisillons entre les jours trois et neuf après l'éclosion afin d'estimer leur taux de croissance. Enfin, l'environnement thermique a été mesuré tout au long de la période d'approvisionnement en enregistrant la température opérante avec des modèles tridimensionnels instrumentés de Plectrophane des neiges qui ont été peints pour reproduire la réflectance du plumage. Les détails techniques des méthodes utilisées sont présentés dans le chapitre 2 de ce mémoire.

SITE D'ÉTUDE

Cette étude a été menée à la Station des Forces Canadiennes Alert (82°30'05" N, 62°20'20" W), dans le Haut-Arctique canadien, au Nunavut (Demers, 2024; Fig. 1). Situé à 817 km du pôle Nord géographique (Demers, 2024), ce site se trouve au cœur des territoires de reproduction les plus septentrionaux de l'espèce (Montgomerie et Lyon, 2020) (Fig. 2). Ce site est particulièrement pertinent pour répondre à l'objectif de recherche, car à cette latitude extrême, la marge de manœuvre spatiale de la population étudiée est fortement contrainte. En effet, alors que de nombreuses espèces répondent au réchauffement par des déplacements vers les pôles et/ou vers des altitudes plus élevées (IPCC, 2023), un déplacement supplémentaire vers le nord est ici limité. Ce site est d'autant plus pertinent car les Plectrophanes nichant dans le Haut-Arctique sont susceptibles d'être exposés à des contraintes thermiques plus persistantes que ceux du Bas-Arctique (O'Connor et al., 2022; Jardine, 2024).

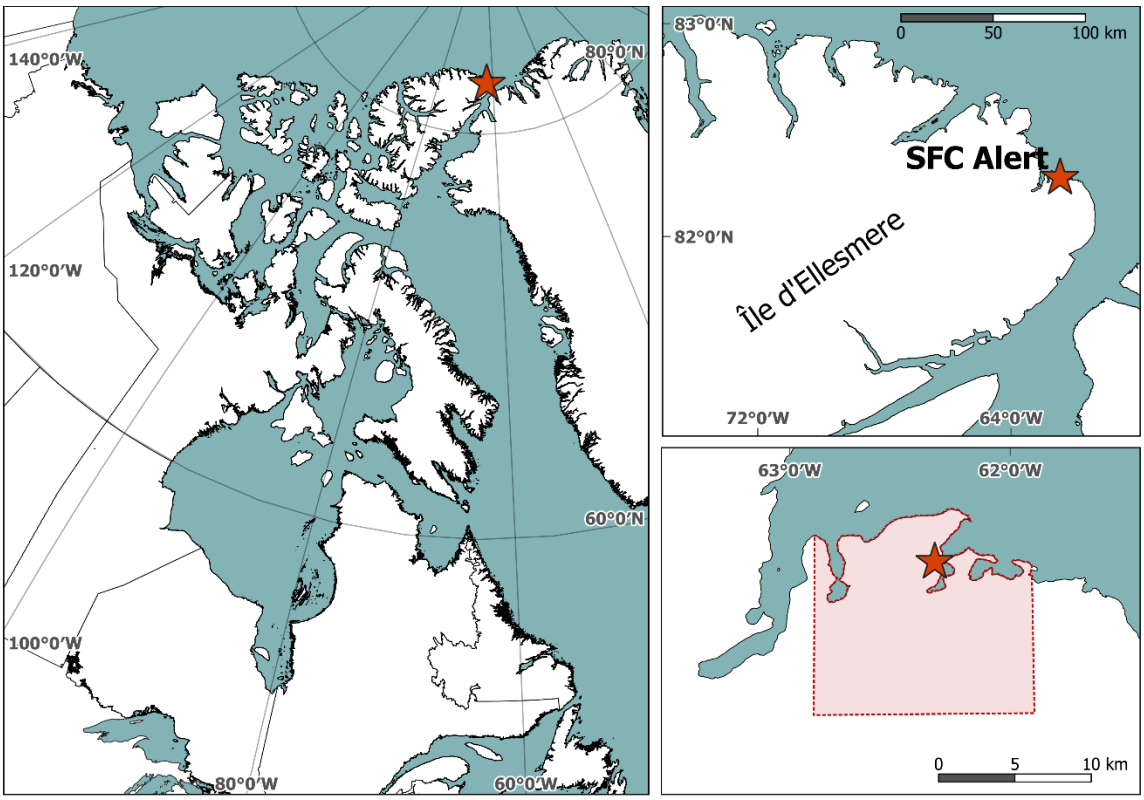


Figure I. Localisation du site d'étude à la Station des Forces canadiennes Alert (82°30'05" N, 62°20'20" W), dans le Haut-Arctique canadien, au Nunavut. L'étoile rouge indique la localisation de la Station et le polygone rouge désigne la zone d'étude.
© Demers, 2024. Reproduit avec permission.

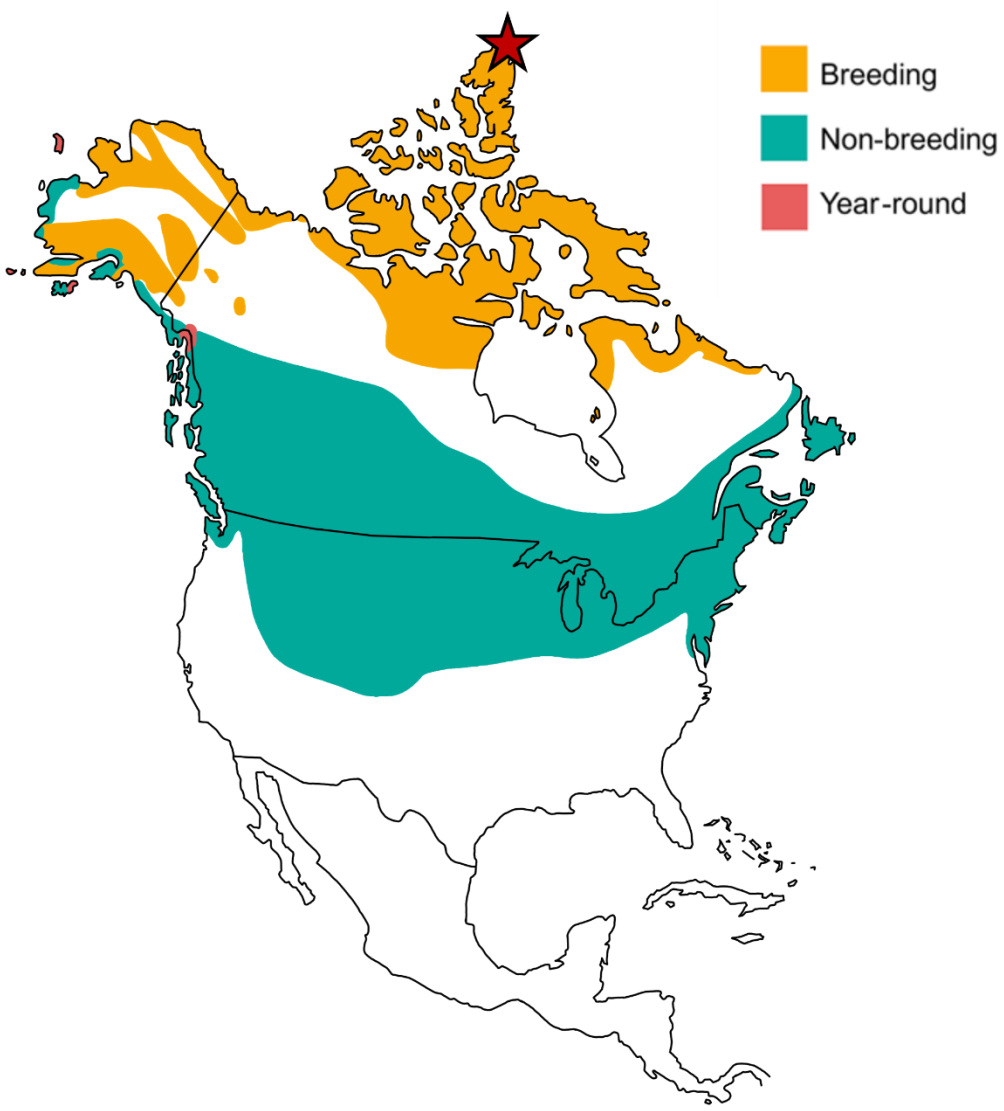


Figure II. Distribution du Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*) en Amérique du Nord. L'étendue jaune correspond à la zone de reproduction, l'étendue turquoise à la zone d'hivernage et la zone rose aux zones de résidence annuelle. L'étoile rouge indique le site d'étude. © Demers, 2023. Modifié avec permission.

RÉSULTATS PRINCIPAUX

Cette étude montre que les températures environnementales du Haut-Arctique contraignent l'activité du Plectrophane des neiges en période de reproduction, en particulier chez les individus les plus actifs, qui sont considérés comme les principaux contributeurs à la productivité de la population.

Les résultats révèlent que le taux maximal d'approvisionnement varie avec la température opérante selon une relation structurée par deux seuils de température. À faible température opérante, en dessous de 6 °C, les taux d'approvisionnement augmentent avec la température, probablement en raison d'une augmentation de la disponibilité des proies (Danks, 2004; Hoset et al., 2004; Høye et Forchhammer, 2008; Riquier, 2024; Gerlich et al., 2025a, 2025b). Toutefois, un réchauffement plus important finit par limiter cet effort parental. En effet, au-delà d'un seuil thermique de 14,0 °C, l'effort d'approvisionnement diminue nettement. Ce déclin indique l'émergence de contraintes comportementales liées à la chaleur, où les individus réduisent leur activité afin d'éviter l'hyperthermie (Speakman et Król, 2010a, 2010b; Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021). Ainsi, les plus hauts taux d'approvisionnement ne sont maintenus que dans une fenêtre thermique relativement étroite, comprise entre 6 et 14 °C.

Les réponses à ces contraintes varient entre les sexes. Les femelles présentent des taux d'approvisionnement et des températures corporelles plus élevés que les mâles. De plus, la réduction de l'effort d'approvisionnement survient à des températures opérantes plus élevées chez les femelles, de sorte qu'elles rencontrent moins fréquemment de compromis comportementaux que les mâles.

Les réponses aux contraintes thermiques varient aussi fortement entre individus. Les oiseaux à haute activité atteignent leurs limites thermiques à des températures plus faibles et réduisent leur effort d'approvisionnement plus précocement, tandis que les individus à faible activité présentent des seuils plus élevés ou aucun seuil. Toutefois, ces différences s'accompagnent de conséquences reproductives, les individus à faible activité produisant des

nichées plus petites et à croissance plus lente. En effet, les réductions de l'effort d'approvisionnement se traduisent directement par des effets sur les oisillons, notamment une diminution de la taille des nichées et un ralentissement de leur croissance. Les coûts associés aux contraintes liées à la chaleur semblent donc être transférés aux jeunes plutôt qu'absorbés par les adultes.

Ainsi, cette étude révèle que les individus contribuant certainement le plus à la productivité de la population sont également les plus sensibles à l'augmentation des températures en Arctique. Bien que les températures dans le Haut-Arctique demeurent actuellement inférieures aux limites thermiques pendant la majeure partie de la période d'approvisionnement, l'augmentation attendue des températures devrait accroître la fréquence des dépassements de seuils thermiques (O'Connor et al., 2022; IPCC, 2023), ce qui devrait aussi réduire la performance reproductive et, à terme, le succès reproducteur de la population (Oswald et al., 2008; van de Ven et al., 2020; Bourne et al., 2021; Olin et al., 2024). Les contraintes thermiques associées au réchauffement climatique pourraient donc contribuer à accélérer les déclins déjà observés des populations de Plectrophane des neiges en Amérique du Nord (IPCC, 2023; BCECCC, 2024).

CHAPITRE 1
LE RÉCHAUFFEMENT DE L'ARCTIQUE LIMITE LA CAPACITÉ DE REPRODUCTION D'UNE ESPÈCE ADAPTÉE AU FROID EN DÉCLIN

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les espèces arctiques devraient être particulièrement vulnérables au réchauffement climatique en raison du compromis qui s'opère entre la thermorégulation et le maintien des activités essentielles, notamment la reproduction. Pourtant, malgré le réchauffement rapide de l'Arctique, les mécanismes par lesquels l'augmentation des températures impose des contraintes physiologiques et comportementales sont encore mal compris chez ces espèces. Dans cette étude, nous avons testé si l'augmentation des températures élève la température corporelle à des niveaux susceptibles d'entraîner l'hyperthermie, forçant une réduction de l'approvisionnement parental et pouvant contraindre les performances reproductives chez une population de Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*) du Haut-Arctique. En combinant des modèles d'oiseaux qui enregistrent la température et des systèmes d'identification par radiofréquence, nous avons montré que le taux d'approvisionnement diminuait au-delà d'un seuil thermique de seulement 14 °C, révélant que les contraintes liées à la chaleur limitent l'effort parental. Cette diminution de l'approvisionnement était associée à une croissance plus faible des oisillons et à une taille de nichées réduite, suggérant que les coûts des compromis comportementaux parentaux sont transférés aux oisillons. De plus, les individus contribuant davantage à la reproduction étaient les plus affectés par les températures élevées. L'ensemble de ces résultats suggère que le réchauffement de l'Arctique contraindra de plus en plus l'effort d'approvisionnement, entraînant des coûts reproductifs et des répercussions sur le recrutement susceptibles d'accélérer les déclins de population déjà marqués.

Cet article, intitulé « *Arctic warming constrains the reproductive performance of a declining cold-specialist* », sera soumis pour publication dans la revue scientifique « Nature Climate Change ». Les auteurs ont contribué à l'idée originale (François Vézina, Emmanuelle Gouin, Audrey Le Pogam, Oliver Love, Dominique Berteaux, Andrew Tam), au développement de la méthode (François Vézina, Audrey Le Pogam, Emmanuelle Gouin, Oliver Love), à la recherche sur l'état des connaissances (Emmanuelle Gouin, François Vézina, Audrey Le Pogam, Oliver Love), à l'élaboration de l'hypothèse (Emmanuelle Gouin, François Vézina, Audrey Le Pogam, Oliver Love), à la récolte des données (Emmanuelle Gouin, Audrey Le Pogam, François Vézina), à l'analyse des données et à la création des figures (Emmanuelle Gouin, François Vézina, Oliver Love) ainsi qu'à la rédaction et révision du texte (Emmanuelle Gouin, François Vézina, Oliver Love). Tous les auteurs ont participé au soutien logistique.

1.2 ARCTIC WARMING CONSTRAINS THE REPRODUCTIVE PERFORMANCE OF A DECLINING COLD-SPECIALIST

Emmanuelle Gouin[1,2], Audrey Le Pogam[1,2], Oliver P. Love[3], Dominique Berteaux[1,2], Andrew Tam[4], François Vézina[1,2]

[1] Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

[2] Groupe de Recherche sur les Environnements Nordiques BORÉAS, Centre d'Études Nordiques, Centre de la Science de la Biodiversité du Québec, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada

[3] Biology Department, University of Windsor, Windsor, ON, Canada

[4] Department of National Defence, 8 Wing Canadian Forces Base Trenton, Astra, ON, Canada

Corresponding author: Emmanuelle Gouin

Email address: emmanuelle.gouin@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

Arctic species are expected to experience constraints on performance due to trade-offs between thermoregulation and essential activities such as reproduction under global warming. Yet, despite rapid Arctic warming, how rising temperatures impose physiological and behavioural constraints in these species remains poorly understood. Here, using a High-Arctic population of Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*), we field-tested whether increasing temperatures elevate body temperature to levels that risk overheating, forcing reductions in parental provisioning and potentially constraining reproductive performance. Combining temperature-logging bird models with radio-frequency identification, we show that provisioning rates declined above a temperature threshold of just 14 °C, providing evidence that heat-related constraints limit parental effort. Reduced provisioning was associated with lower nestling growth and brood size, revealing that trade-offs in parental behaviour shift costs to offspring. Furthermore, individuals contributing most strongly to reproductive output were also the most affected by elevated temperatures. Results suggest Arctic warming will increasingly constrain parental care in cold-adapted species, causing reproductive costs and downstream impacts on recruitment, potentially accelerating already steep population declines.

Keywords: Arctic breeding passerines, heat tolerance, heat dissipation limit, performance trade-offs, Arctic warming, breeding success

1.4 INTRODUCTION

The severe challenges of life in polar regions have led both resident and migratory vertebrate species to evolve adaptations enabling them to cope with these extreme conditions. One key adaptation is to minimise heat loss through dense fur or plumage insulation to withstand the bitter cold (Scholander et al., 1950a, 1950b; Blix, 2016). However, growing evidence suggests that these adaptations result in a low capacity for heat dissipation, leading to risks of overheating during physical activity even under mildly warm conditions (Hurst et al., 1982; Blix et al., 2011; Blix, 2016; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021, 2024). Such vulnerability among cold-adapted species is concerning, as the Arctic is currently experiencing the highest rates of warming on the globe, and these rates are expected to continue to exceed the global average throughout the 21st century (Koenigk et al., 2020; IPCC, 2023; AMAP, 2024). Yet, despite the risk that rapid change poses for these species, our understanding of how warming will affect cold-adapted Arctic species remains limited, especially concerning the physiological and behavioural constraints that rising temperatures may impose (Boyles et al., 2011; Morley et al., 2019; Levillain et al., 2025).

According to the Heat Dissipation Limit (HDL) theory, endothermic animals have a limited capacity to dissipate their body heat, which may affect sustainable performance (Speakman and Król, 2010a, 2010b, 2011). Body heat is generated by metabolic processes and locomotor activity, and is also gained from the external thermal conditions (Speakman and Król, 2010a, 2010b; Hill et al., 2016). The thermal environment perceived by an individual is measured as operative temperature, which integrates both the physical properties of the animal and the thermal characteristics of its surroundings (Bakken, 1976; Dzialowski, 2005). Environmental conditions that favour heat gain, such as high ambient temperature or strong solar radiation, combined with sustained activity, can exceed endotherms' capacity for heat dissipation (Bakken, 1976; Dzialowski, 2005; Speakman and Król, 2010a, 2010b). Under such conditions, heat accumulates in the organism, increasing its body temperature (T_b), which can result in hyperthermia, a regulated elevation of T_b above typical levels (McKechnie and Wolf, 2019; Pollock et al., 2021). Elevated T_b can cause

immediate physiological dysfunction and, if uncontrolled, may be fatal within a relatively short period (Speakman and Król, 2010b). Hyperthermia that is not immediately fatal may also cause longer-term detrimental consequences to survival and reproductive performance through processes such as oxidative stress and DNA damage in germ cells (Speakman and Król, 2010b). Given the trade-off between sustained activity and the risks of overheating, endotherms approaching hyperthermic limits under high environmental heat loads often have little choice but to reduce heat-generating activities, such as foraging and reproductive investment (Speakman and Król, 2010a, 2010b, 2011).

Since cold-adapted endotherms are expected to have a very low capacity to dissipate excess body heat under global warming (Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021, 2024), they are also expected to face elevated risks of hyperthermia and associated HDL-related constraints on performance (Speakman and Król, 2010b; Boyles et al., 2011; Cunningham et al., 2021). Indeed, accumulating empirical evidence indicates that some Arctic species are already experiencing heat-related trade-offs, with particular concerns in cold-adapted birds (Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021, 2022, 2024; Olin et al., 2024). In altricial birds with dependent young, these constraints are particularly pronounced during nestling provisioning, a stage that combines one of the most energetically demanding periods of reproduction with elevated ambient temperature and solar radiation (Drent and Daan, 1980; Bryant, 1997; Dunn et al., 2020). Under increasing environmental temperatures, breeding birds that are unable to effectively dissipate excess body heat may need to increase cooling or heat-avoidance behaviours (e.g., resting, seeking shade), thereby reducing the time available for essential activities such as foraging (rate; Funghi et al., 2019, time; Tieleman and Williams, 2002, success; Cunningham et al., 2015; du Plessis et al., 2012), provisioning offspring (Wiley and Ridley, 2016; Tapper et al., 2020a, 2020b; Wheeler et al., 2025), and mate-guarding or territory defence (Bourne et al., 2021). Reduced provisioning behaviours can lead to direct and indirect impacts on offspring through slower growth, lower mass/structural size, prolonged breeding period, and an increased risk of mortality (Lyon and Montgomerie, 1985; Nord and Nilsson, 2019; van de Ven et al., 2020; Bourne et al., 2021). In addition, reduced nest attendance during periods of heat stress can elevate predation risk

for dependent young, with prolonged nestling periods compounding this vulnerability (Lyon and Montgomerie, 1985; Oswald et al., 2008; Olin et al., 2024). Together, these heat-driven trade-offs between thermoregulation and parental investment can reduce nestling quality and increase breeding failures, therefore reduce reproductive performance, and ultimately compromise the fitness of cold-adapted Arctic birds (Williams, 2012; Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021).

Among cold-adapted bird species, the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis*) is a particularly relevant model for assessing the impacts of rising Arctic temperatures (Le Pogam et al., 2020, 2021a, 2021b; O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Indeed, the steady population decline of this circumpolar migratory songbird in North America (80% since the 1970s; BCECCC, 2024) has raised concerns about its vulnerability to rising temperatures in the breeding season (O'Connor et al., 2021, 2022). Recent experimental work has shown that buntings have a very limited heat tolerance due to a low capacity for evaporative heat dissipation (O'Connor et al., 2021). Subsequent controlled experiments further revealed that actively flying individuals are especially susceptible to heat stress, rapidly reaching near-lethal T_b (45–47 °C) and exhibiting thermoregulatory behaviours (e.g., panting) at ambient temperatures as low as 9 °C (O'Connor et al., 2024). Buntings breeding in the Arctic are now regularly exposed to temperatures well above this value (O'Connor et al., 2022; AMAP, 2024) while simultaneously facing high energy demands during provisioning (Montgomerie and Lyon, 2020), driven by some of the highest nestling growth rates in songbirds (Hussell, 1972). Given these lines of evidence, Snow Buntings are expected to experience pronounced thermal constraints to energetically demanding activities as temperatures rise (O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Recently, O'Connor et al. (2022) developed a thermoregulation polygon model (Rezende and Bacigalupe, 2015) for this species which predicted that above a critical operative temperature of only 11.7 °C, adult Snow Buntings would be forced to reduce activity below levels required to successfully rear nestlings in order to avoid hyperthermia, possibly resulting in reduced breeding success. Despite these dire predictions, no one has empirically field-tested them in free-living birds, and most research on the direct impacts of elevated temperatures on performance has focused on arid or temperate systems

(e.g., Freeman et al., 2020; Nilsson and Nord, 2018; Tapper et al., 2020a, 2020b), with comparatively few studies conducted in polar environments (Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021; Levillain et al., 2025). Moreover, Arctic avian studies have largely focused on long-lived seabirds (Gaston et al., 2002; Oswald et al., 2008; Oswald and Arnold, 2012; Choy et al., 2021; Grunst et al., 2023; Olin et al., 2024; Beaman et al., 2024), leaving critical gaps in our understanding of how short-lived Arctic-breeding songbirds respond to increasing thermal constraints during reproduction.

To address these important knowledge gaps, we investigated how increases in operative temperature influence the expected trade-off between thermoregulation and provisioning performance in an Arctic cold specialist songbird, the Snow Bunting, and ultimately how the management of this trade-off impacts breeding success. Focusing on a High-Arctic breeding population at Alert, Nunavut, Canada, we examined this trade-off using temperature-sensitive Passive Integrated Transponder (PIT) tags combined with radio-frequency identification (RFID) technology to simultaneously record parental provisioning rates to offspring alongside variation in parental T_b in response to operative temperature throughout the provisioning period. We investigated this trade-off in a sex-specific framework, as males and females may differ in their evolutionary drivers (Patel, 2022), breeding activities (Lyon et al., 1987; Romero et al., 1998; Hoset et al., 2009), and provisioning rates (Falconer et al., 2008; Jardine, 2024). Finally, to estimate how individuals in a breeding population may be constrained by the direct effects of increasing temperatures, we quantified the proportion of time birds experienced thermal constraints during the provisioning period under natural Arctic conditions. Our approach addresses key gaps in understanding the mechanisms underlying performance trade-offs that influence fitness in the face of climate change and provides quantitative drivers of breeding success relevant for conservation, enabling stronger predictions of how increasing rates of environmental change are contributing to population declines in Arctic birds (BCECCC, 2024).

1.5 METHODS

1.5.1 Ethics statement

All bird handling procedures were approved by the Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (Animal Care Certificates 2024-376, 84-21-231 (R2), and 2025-752). Fieldwork was conducted under a Scientific Permit issued by Environment and Climate Change Canada (SC-NR-2021-NU-001; renewal and SC-NR-2025-NU-003), a Wildlife Research Permit issued by the Government of Nunavut, Environment and Wildlife (WL 2022-11 and WL 2025-012), and a Scientific Permit to Capture and Band Migratory Birds issued by Environment and Climate Change Canada (permit 10889).

1.5.2 Breeding Monitoring

We conducted this study within the northernmost breeding range of Snow Buntings at the Canadian Forces Station (CFS) Alert, Nunavut, Canada (82°30'05" N, 62°20'20" W) during the breeding seasons (May–September) of 2023 (n = 20 nests; 23 individuals; female = 13, male = 10), 2024 (n = 29 nests; 31 individuals; female = 18, male = 13) and 2025 (n = 10 nests; 16 individuals; female = 9, male = 7).

Snow Buntings nest in rocky cavities, which we located by observing breeding behaviours, including nest building and provisioning (Montgomerie and Lyon, 2020). Once a nest was located, we recorded its GPS coordinates and photographed it to relocate it for subsequent monitoring. Breeding birds were captured at their nest using a pull net positioned around the cavity. To minimise abandonment risks, we captured females after six days of incubation and males after hatching. We then recorded morphometric measurements (body mass, head length, beak length, tarsus length, wing chord, tail length and fat score) following the Canadian Snow Bunting Banding Network protocol (Love et al., 2025). We determined

sex and age based on plumage (Smith, 1992). Each bird was fitted with an aluminum federal band and three plastic colour bands to allow individual identification without recapture.

1.5.3 Body temperature and nestling provisioning rate

To quantify sex-specific nest visiting frequency (a proxy for provisioning rate) and body temperature (T_b), we implanted each captured individual intraperitoneally with a temperature-sensitive passive integrated transponder (PIT) tag (Biotherm 13, Biomark, Idaho, USA) (O'Connor et al., 2024). Thermosensitive PIT tags are small, non powered tags that enable radio-frequency identification (RFID) without harmful effects on passerines (>25 g) (Ratnayake et al., 2014; Oswald et al., 2018; Farr et al., 2021). After the implantation, we placed RFID-powered antennas at the entrance of the nest. We tuned the antennas to 134.2 kHz (±15 kHz) and connected them to an RFID reader module (RFIDLOG, Priority 1 Design, Melbourne, Australia) (Harrison and Kelly, 2022). Data were saved to a 16 GB Secure Digital (SD) card, and the system was powered by a 12 V battery pack. Each time a tagged individual entered or exited its nest, its thermosensitive PIT tag passed near the antenna, and the system recorded a unique identification number and a temperature reading on the RFID reader module. Therefore, sex-specific nest visitation frequency and real-time variation in T_b across the day were simultaneously recorded over the entire provisioning period (Jardine, 2024).

We tested the RFID system with a test PIT tag before each deployment to confirm proper functioning and to adjust for any delay in the timestamps recorded by the RFID reader module. Batteries were replaced every ten days, SD cards were replaced as frequently as possible, and we tested the system with the test PIT tag at each nest visit. In some cases, we modified nest entrance and exit structures at nests with multiple openings. After the modification, we visually monitored individuals to confirm that they continued to enter the nest (Jardine, 2024).

1.5.4 Reproductive performance

To assess reproductive performance, we visited nests as frequently as needed to document each breeding parameter. We documented the start and end dates of egg laying, clutch size, hatching date, hatching success, the number of nestlings at day 8 post-hatching and fledging date. Because buntings nest in rock cavities where they cannot be directly observed, we obtained the data using pictures and videos taken with a flexible endoscopic camera (Endoscope DS520TL-5M, DEPSTECH, Hong Kong, China).

We recorded morphometric measurements and body mass of nestlings between day 3 and 11 post-hatching following the same protocol as for adults (Love et al., 2025). The sampling days varied among nests because they were not all accessible at the same time due to logistical constraints related to environmental conditions (e.g., snow cover, river crossings). We used body mass measurements collected between days 3 and 9 post-hatching to estimate nestling growth rates, because nestlings are in the linear phase of growth during this period (days 2–9; Hussell, 1972). Beyond day 9, growth approaches an asymptote (Hussell, 1972). Because measurements were restricted to this linear phase, we calculated nestling growth rate as body mass divided by nestling age at the time of measurement ($g\ day^{-1}$). We then calculated mean growth rate per nest by averaging growth rate measurements across all nestlings within the same brood (Hussell, 1972; Lyon and Montgomerie, 1985).

1.5.5 Thermal environment

To measure the thermal environment, operative temperature (T_e) experienced by Snow Buntings and ambient temperature were recorded throughout the provisioning period for each nest. We used previously validated three-dimensionally printed hollow plastic bunting models (hereafter 3D models) to measure and record T_e (O'Connor et al., 2022). 3D models were fitted with an internal temperature sensor (Thermochron iButton DS1921G-F5, Mouser

Electronics, Texas, USA, resolution = 0.5 °C) and were painted to have the same spectral properties as male and female buntings' breeding plumage (O'Connor et al., 2022). In 2023, Te was recorded every 12 minutes using five male 3D models deployed in each breeding territory of monitored nests. Models were deployed in locations used by breeding adults to capture local thermal heterogeneity: one at the nest, one near the nest where birds often perched, and three at feeding sites that were confirmed (by observation) or inferred (based on vegetation and insect availability). In 2024 and 2025, T_e was recorded every 12 minutes using four male and four female 3D models deployed as pairs; one pair at the nest, one pair near the nest where birds often perched, and two pairs at feeding sites that were confirmed or inferred. Because female 3D models were produced after 2023, we fitted a linear regression using the 2024 and 2025 data to estimate female T_e in 2023 from male Te recorded in 2023 ($T_e_f = 1.05 \times T_e_m + 0.19$; $R^2 = 0.99$, where T_e_f is female T_e and T_e_m is male T_e). To measure ambient temperature, we deployed a micro weather station (Kestrel 5400 WBGT Heat Stress Tracker and Weather Meter, Kestrel Instruments, Pennsylvania, USA) beside each nest at ground level and recorded data every minute. We deployed 3D models and micro weather stations on the first day of hatching; when nests were discovered late, systems were deployed immediately after capture. All equipment deployed at a nest was removed after fledging to minimise disturbance and to enable monitoring across the entire provisioning period.

1.5.6 Data analysis

All data processing and statistical analyses were conducted in R version 4.4.3 (R Core Team, 2025) using RStudio (Posit Team, 2026) version 2026.1.1.403. All plots were generated with *ggplot2* (Wickham, 2016).

1.5.6.1 Data processing

All data processing was done using base R and functions from *tidyverse* (Wickham et al., 2019), with data import and export performed using *readxl* (Wickham and Bryan, 2025) and *openxlsx* (Schauberger and Walker, 2025) and date-time handling using *lubridate* (Grolemund and Wickham, 2011) and *hms* (Müller, 2023). Because provisioning rates differed between females and males, data were processed and analysed separately for each sex.

For each nest, we imported raw RFID detections. To avoid counting repeated antenna reads occurring during a single nest visit, we filtered detections by elapsed time between consecutive reads, retaining only detections separated by ≥60 seconds (s), while always retaining the first detection. Observations in the field confirmed that detections recorded >60 s after the previous detection corresponded to different provisioning visits, whereas detections <60 s apart reflected the same visit (i.e., the bird remained at the nest entrance and triggered repeated reads). To align provisioning detections with T_e data, we aggregated data into twelve-minute (12-min) intervals starting at each nest-specific deployment time. Provisioning rate was quantified as the count of RFID detections within each 12-min interval. We generated a complete sequence of 12-min intervals spanning the observation period and assigned missing intervals a value of zero, representing the absence of a provisioning event. T_e was calculated as the mean operative temperature across all 3D models of each sex deployed at the nest (four models in 2024–2025 and five models in 2023). All T_b readings <30 °C were set to NA to remove antenna misreads, as these values correspond to erroneous readings rather than true changes in T_b (see O'Connor et al., 2024 for T_b range). T_b was then summarised within each 12-min interval as mean, minimum, and maximum. We then merged interval-level provisioning rate, T_e and T_b summaries into a single dataset. Finally, we removed all 12-min intervals whose timestamps fell within any time period during which nests were disturbed by field activities (e.g., capture, measurements, system tests). Disturbance periods were compiled separately from field logs with the start and end time of each visit and the disturbance type. When adults did not return immediately after observers

left, we extended the excluded window until a return to the nest was recorded in the log. Cleaned datasets were exported as Excel files for subsequent analyses.

1.5.6.2 Statistical analyses

We calculated 95% confidence intervals for all estimates using the t distribution and used an alpha threshold of 0.05 for all statistical tests. Means and standard errors (s.e.) for both provisioning rates and T_b were calculated in base R. Analyses were performed on data obtained from 32 females (12 in 2023, 13 in 2024 and 7 in 2025) and 28 males (10 in 2023, 11 in 2024 and 7 in 2025; Table S1). Individuals were retained for analysis only when at least one day of RFID data was available; this criterion led to the exclusion of 10 individuals (2023: 1 female; 2024: 5 females and 2 males; 2025: 2 females) due to equipment failure, early abandonment, or early nest predation. Breakpoint analyses (see details below) were obtained from 32 females and 26 males because two males were absent (i.e., zero provisioning; 2315 and 2423; Table S1) and were therefore excluded from the analysis.

Mean comparisons

The mean daily provisioning rate for each nest was calculated by summing 12-min provisioning counts within each nest-day to obtain a daily total, then averaging daily totals across available days for each nest. Days with no RFID data were excluded by removing nest-days where both sexes had zero provisioning, except for nests 2315 and 2423 (Table S1), for which zeros were retained because field observations indicated that males did not provision. For nests in which males were not tagged and there were no field observations (nests 2311, 2318, 2422, 2424), male provisioning values were set to NA and excluded from sex comparisons (Table S1). The female and male mean daily provisioning rates were calculated by averaging nest-level means across nests within each sex. The combined (pair) mean provisioning rate was calculated as the average of the female and male means of each nest when both female and male estimates were available for a nest; otherwise, the available

sex-specific mean was used. Standard errors (s.e.) for combined means were calculated as the square root of (s.e. male² + s.e. female²)/4 when female and male estimates were both available; otherwise, the combined s.e. was taken as the s.e. of the available sex-specific mean. The mean maximum provisioning rate was obtained by first extracting, within each nest, the maximum 12-min provisioning frequency observed at each T_e value, then rounding T_e to the nearest degree Celsius and averaging these nest-specific maxima within each rounded T_e. Nest-specific mean maxima were then averaged across all nests for each rounded T_e.

The mean T_b per sex was calculated by averaging 12-min mean T_b values within each day for each nest and sex to obtain daily means. We then averaged daily means across available days. The mean maximum T_b per sex was calculated by extracting the maximum T_b recorded within each nest-day, based on 12-min maximum T_b values. Then we averaged daily maxima across available days for each nest and sex. For these summaries, *n* corresponded to the number of nest-days contributing to each estimate. The mean T_b and mean maximum T_b were also calculated within each activity group (see details below) by averaging values across days for each individual, with n corresponding to the number of individuals contributing to each estimate.

For the reproductive performance metrics, we calculated nest-level means by averaging mean nestling growth rate and number of nestlings across nests within each activity group (see details below).

We compared group means using the package *stats* (R Core Team, 2025). For each comparison, we assessed normality within groups using the Shapiro-Wilk Normality Test and homogeneity of variances using the F Test to Compare Two Variances from the package *stats* (R Core Team, 2025). When homogeneity assumptions were supported, we used the Two Sample t-test (var.equal = TRUE); otherwise, we used Welch's t-test (var.equal = FALSE). When normality was not satisfied, we used the Permutation Two Sample Student's t-test (two-sided, unpaired) from the package *RVAideMemoire* (Herve, 2023) with 999 permutations.

Linear regression

We analysed relationships between reproductive metrics and provisioning using linear models fitted with `lm()` from the package *stats* (R Core Team, 2025). Specifically, we modelled mean nestling growth rate and number of nestlings as a function of the combined mean daily provisioning rate. For all models, assumptions were visually confirmed using plots of residuals against predicted values with *Visual check of model assumptions* from the package *performance* (Lüdecke et al., 2021a) and *see* (Lüdecke et al., 2021b).

Grouping by provisioning effort

To test whether thermal constraints differed with provisioning effort, we divided individuals into two groups: individuals with a mean daily provisioning rate above the global mean were classified as "high-activity", whereas those below this threshold were classified as "low-activity", analysing females and males separately. This grouping was motivated by the wide range in provisioning effort and the expectation that thermal constraints would be most evident in high-effort individuals. We did this because the predictive framework from O'Connor et al. (2022) assumes a fixed effort level (4×Basal metabolic rate), whereas provisioning effort varied widely in our dataset, such that high-activity individuals may be closer to this level than low-activity individuals. We used this two-group approach in addition to analyses pooling all individuals, to evaluate potential differences in thresholds while maintaining sample sizes sufficient for statistical power.

For analyses of reproductive performance, we defined activity groups at the pair level by classifying nests using the combined mean daily provisioning rate defined above. Nests above the global mean were classified as high-activity and those below as low-activity. We did this because reproductive performance depends on the total provisioning effort delivered to the brood, which is best represented by the combined provisioning rate of both parents.

Mean maximum provisioning rate and breakpoint regression

We used breakpoint analyses to identify potential temperature thresholds and changes in slope in the relationship between operative temperature and provisioning rate. For these analyses, we computed mean maximum provisioning rate for each rounded T_e value. We excluded rounded T_e values with very small sample sizes: 22 °C for females (n=2, both observations from the same nest) and 21 °C for males (n = 1).

We first fitted a simple linear model between mean maximum provisioning rate and T_e using `lm()` from the package *stats* (R Core Team, 2025). We then tested for evidence of a change in slope using the Davies test from *segmented* (Muggeo, 2008) to determine whether a breakpoint exists. Next, we fitted segmented regression models using the package *segmented* (Muggeo, 2008) to estimate breakpoint location(s) and segment-specific slopes. Candidate threshold values were provided to the breakpoint model based on an expected threshold at 11.7 °C, informed by the predictive model (O'Connor et al., 2022) and a second threshold informed by prey availability at 3.58 °C (Gerlich et al., 2025b; High-Arctic arthropod community: ''a distinct shift in peak activity occurred at an average threshold temperature of 3.58 ± 1.91 °C when temperature was the sole predictor''). In segmented models, the output provides the coefficients that the baseline slope and changes in slope after each breakpoint. Segment-specific slopes were therefore calculated by summing the baseline coefficient with the changes in slope: below the first breakpoint = baseline, between breakpoints = baseline + first change, and above the second breakpoint = baseline + first change + second change. We estimated breakpoint confidence intervals using `confint()` from *stats* (R Core Team, 2025). Finally, we compared linear and segmented model fits using the second-order corrected Akaike Information Criterion (AICc) from *MuMIn* (Bartoń, 2025) which compensates for small sample size bias (Burnham and Anderson, 2002). We calculated $\Delta AICc$ as $AICc_i - AICc_{min}$, and computed AICc weights ($AICc_w$) to quantify the relative support for each model. The segmented model was retained only when the Davies test indicated a significant change in slope and the model improved fit relative to the linear model.

Models with ΔAICc $\leq$ 2 were considered to have substantial support (Burnham and Anderson, 2002).

Time spent above temperature thresholds across activity groups

To quantify thermal exposure during the provisioning period, we calculated, for each nest and sex, the proportion of valid 12-min intervals in which T_e exceeded the temperature threshold. Threshold values were taken from the retained breakpoint models: high-activity thresholds were 13.64 °C (females) and 10.62 °C (males), whereas low-activity thresholds were 15.84 °C (females), and low-activity males had no retained threshold (percentage of time above threshold set to 0). For each nest and sex combination, we counted the number of valid 12-min intervals with $T_e \geq$ threshold and divided by the total number of valid intervals to obtain the percentage of time above threshold. We then calculated mean percentages across nests within each sex and activity group.

To test for differences among mean percentages of time above threshold, we used one-way analysis of variance (ANOVA) from the package *stats* (R Core Team, 2025). When the null hypothesis was rejected, we used Tukey's honestly significant difference (HSD) test from the package *stats* (R Core Team, 2025) for post hoc multiple comparisons to identify which means differed. Model assumptions were visually confirmed with *Visual check of model assumptions* from the package *performance* (Lüdecke et al., 2021a) and *see* (Lüdecke et al., 2021b). We accepted slight deviations from normality but no major violations of model assumptions.

1.6 RESULTS

1.6.1 Females had higher provisioning rates and reached higher body temperatures than males

Breeding female Snow Buntings at Alert, Nunavut had 57% higher mean daily provisioning rates than males (females: n = 32, 125.32 ± 10.62 visits day^{-1}, males: n = 28, 79.69 ± 9.34 visits day^{-1}; t-test, $p < 0.01$; Table S2; Fig. 1a). Mean daily Tb was also higher in females (females: 42.30 ± 0.03 °C, males: 41.88 ± 0.04 °C; permutation t-test, $p < 0.01$; Fig. 1b), and females reached higher daily maximum Tb on average (females: 43.10 ± 0.04 °C, males: 42.53 ± 0.04 °C; permutation t-test, $p < 0.01$; Fig. 1c). However, no actively provisioning birds had Tb exceeding the hyperthermia threshold (Tb > 45 °C) set by McKechnie and Wolf (2019). The only case of Tb at 45.0 °C was recorded in an early incubating female, whereas the highest Tb in actively provisioning birds was 44.3 °C in females and 43.7 °C in males.

1.6.2 Maximum provisioning rate declined above a temperature threshold

The relationship between operative temperature and mean maximum provisioning rate was first evaluated across all nests by comparing a linear regression with segmented regression models for females (n = 32; Table S4) and males (n = 26; Table S6). Segment slope estimates are reported as β (visits 12 min^{-1} $°C^{-1}$).

In females, the linear model did not support a relationship ($P > 0.05$, $R^2 = 0.13$; Table S3) and the Davies test supported a change in slope ($p < 0.001$; Table S4). Consistent with these results, model selection based on AICc substantially supported both the two-breakpoint (ΔAICc = 0.00) and one-breakpoint models (ΔAICc = 0.56), with slightly greater support for the two-breakpoint model ($AICc_w$ = 0.57) compared with the one-breakpoint model ($AICc_w$ = 0.43), whereas the linear model received essentially no support relative to

the best model (ΔAICc = 40.89) (Table S4). The one-breakpoint model identified two linear relationships with a breakpoint at 13.44 ± 0.52 °C ($p < 0.001$, $R^2 = 0.90$; Table S3), and the two-breakpoint model identified three linear relationships with breakpoints at 6.00 ± 1.59 and 14.00 ± 0.61 °C ($p < 0.01$, $R^2 = 0.93$; Table S3; Fig. 2a). In the two-breakpoint model, the relationship was positive below 6.00 °C (β = 0.06), remained positive but weaker between 6.00 and 14.00 °C (β = 0.01), and became negative above 14.00 °C (β = -0.12) (Table S3; Fig. 2a).

In males, the linear model supported a relationship ($P < 0.01$, $R^2 = 0.36$; Table S5), but the Davies test supported a change in slope ($p < 0.001$; Table S6). Consistent with these results, model selection based on AICc substantially supported both the one-breakpoint (ΔAICc = 0.00) and two-breakpoint models (ΔAICc = 2.16), with greater support for the one-breakpoint model ($AICc_w = 0.75$) compared with the two-breakpoint model ($AICc_w = 0.25$), whereas the linear model received essentially no support relative to the best model (ΔAICc = 28.08) (Table S6). The one-breakpoint model identified two linear relationships with a breakpoint at 6.20 ± 0.60 °C ($p < 0.001$, $R^2 = 0.88$), with the relationship positive below the breakpoint (β = 0.09) and negative above it (β = −0.06) (Table S5). The two-breakpoint model identified three linear relationships with breakpoints at 5.84 ± 0.80 and 14.00 ± 2.00 °C ($p < 0.01$, $R^2 = 0.91$; Table S5; Fig. 2a). In this model, the relationship was positive below 5.84 °C (β = 0.08), negative between 5.84 and 14.00 °C (β = −0.04), and more negative above 14.00 °C (β = −0.09) (Table S5; Fig. 2a). Although the one-breakpoint model received greater support based on AICc, the two-breakpoint model was retained for visualization as it both captures an additional change in slope at higher temperatures and ensures consistent two-breakpoint comparisons across sexes and activity groups.

1.6.3 Provisioning rate differed between activity groups

There was considerable inter-individual variation in mean daily provisioning rates in both sexes (Fig. S1a). We identified 30 high-activity and 28 low-activity individuals. The

high-activity group comprised 22 females and 8 males, whereas the low-activity group comprised 10 females and 18 males (Fig. S1a). The same segmented regression modelling approach was applied separately to the high- and low-activity groups. Mean and maximum Tb did not differ between high- and low-activity groups (permutation t-test, $p > 0.05$).

1.6.3.1 High-activity group

Within the high-activity group, segmented models were better supported than linear models in both sexes (females: $n = 22$; Table S8; males: $n = 8$; Table S10).

In high-activity females, the linear model did not support a relationship ($p > 0.05$, $R^2 = 0.06$; Table S7) and the Davies test supported a change in slope ($p < 0.001$; Table S8). Model selection based on AICc strongly supported the one-breakpoint model ($\Delta AICc = 0.00$; Table S8; Fig. 2b), whereas the two-breakpoint model ($\Delta AICc = 14.87$; Table S8) and the linear model ($\Delta AICc = 44.59$; Table S8) received essentially no support. The one-breakpoint model identified two linear relationships with a breakpoint at 11.86 ± 0.53 °C ($p < 0.001$, $R^2 = 0.89$; Table S7; Fig. 2b), with the relationship positive below the breakpoint ($\beta = 0.06$) and negative above it ($\beta = -0.11$).

In high-activity males, the linear model did not support a relationship ($p > 0.05$, $R^2 = 0.12$; Table S9) and the Davies test supported a change in slope ($p < 0.001$; Table S10). Consistent with these results, model selection based on AICc substantially supported both the one-breakpoint ($\Delta AICc = 0.00$; Table S10) and two-breakpoint models ($\Delta AICc = 1.12$; Table S10), with greater support for the one-breakpoint model ($AICc_w = 0.64$) compared with the two-breakpoint model ($AICc_w = 0.36$), whereas the linear model received essentially no support relative to the best model ($\Delta AICc = 34.21$; Table S10). The one-breakpoint model identified two linear relationships with a breakpoint at 7.10 ± 0.54 °C ($p < 0.001$, $R^2 = 0.87$; Table S9), with the relationship positive below the breakpoint ($\beta = 0.19$) and negative above it ($\beta = -0.12$). The two-breakpoint model identified three linear relationships with

breakpoints at 4.53 ± 0.80 and 10.62 ± 1.23 °C ($p < 0.01$, $R^2 = 0.91$; Table S9; Fig. 2b). In this model, the relationship was positive below 4.53 °C ($\beta = 0.27$), near zero between 4.53 and 10.62 °C ($\beta = 0.001$), and negative above 10.62 °C ($\beta = -0.15$) (Table S9; Fig. 2b). Although slightly less supported by AICc, this model was retained for visualization as it captured a plateau in provisioning rates between breakpoints.

1.6.3.2 Low-activity group

Within the low-activity group, support for segmented models differed between sexes (females: n = 10; Table S12, males: n = 18; Table S14).

In low-activity females, the linear model did not support a relationship ($p > 0.05$, $R^2 = 0.0002$; Table S11) and the Davies test supported a change in slope ($p < 0.01$, Table S12). AICc indicated substantial support for the one- and two-breakpoint models ($\Delta AICc = 0.49$; Table S12), but the two-breakpoint model was not retained because it did not yield statistically significant slopes ($p > 0.05$, $R^2 = 0.55$; Table S11). The one-breakpoint model identified a breakpoint at 15.84 ± 1.11 °C ($p < 0.05$, $R^2 = 0.48$; Table S11; Fig. 2c), with the relationship positive below the breakpoint ($\beta = 0.03$) and negative above it ($\beta = -0.14$) (Table S11; Fig. 2c).

In low-activity males, the linear model supported a relationship between operative temperature and mean maximum provisioning rate ($p < 0.01$, $R^2 = 0.41$; Table S13; Fig. 2c). In the linear model, the relationship was negative but near zero ($\beta = -0.02$) (Table S13; Fig. 2c). Attempts to fit a two-breakpoint segmented model failed (estimation failed; returned a linear model fit). AICc substantially supported both the linear ($\Delta AICc = 1.01$; Table S14) and the one-breakpoint model ($\Delta AICc = 0.00$; Table S14), but the Davies' test did not support the presence of a breakpoint ($p > 0.05$; Table S14) and the segmented model did not yield statistically significant slopes ($p > 0.05$, $R^2 = 0.59$; Table S13). The linear model was therefore retained.

1.6.4 Reproductive performance increased with provisioning rate and differed between activity groups

For reproductive performance, we defined activity groups at the pair level by classifying nests using the combined mean daily provisioning rate of both parents (Fig. S1b). Nests above the global mean were classified as high-activity (n = 14) and those below as low-activity (n = 18). Sample sizes differed among analyses because the growth rate and number of nestlings were not available for all nests.

Mean growth rate increased with mean daily provisioning rate (n = 19; $\beta = 0.0064$ g per visit day^{-1}, $p < 0.05$, $R^2 = 0.26$; Fig. 3a). Consistent with this relationship, mean growth rate in the high-activity group was higher than in the low-activity group (high-activity: 3.22 ± 0.06 g day^{-1}, n = 11; low-activity: 2.70 ± 0.18 g day^{-1}, n = 8; Welch Two Sample t-test, $p < 0.05$; Fig. 3b). On average, the growth rate was 19% higher in the high-activity than in the low-activity group.

The number of nestlings increased with mean daily provisioning rate (n = 20; $\beta = 0.017$ nestlings per visit day^{-1}, $p < 0.01$, $R^2 = 0.33$; Fig. 3c). The number of nestlings was also higher in the high-activity than in the low-activity group (high-activity: 5.67 ± 0.28, n = 12; low-activity: 4.50 ± 0.27, n = 8; Welch permutation t-test, $p < 0.05$; Fig. 3d). On average, high-activity nests had 26% more nestlings than low-activity nests, representing an increase of 1.17 nestlings.

1.6.5 Exposure to temperatures above thresholds varied across groups

The percentage of time during the provisioning period when operative temperature exceeded the temperature threshold differed across sexes and activity groups (one-way ANOVA, $p < 0.001$). Low-activity males had no threshold and therefore spent 0% of the time above it (n = 18; 0.00 ± 0.00 %; Fig. 4). High-activity males spent the greatest percentage of time above their temperature threshold (n = 8; 31.84 ± 6.72 %; Fig. 4), exceeding all other

groups (Tukey test, $p < 0.05$), followed by high-activity females ($n = 22$; 14.83 ± 2.64 %; Fig. 4). While low-activity females showed lower percentages than high-activity females ($n = 10$; 11.72 ± 6.38 %; Fig. 4) and higher percentages than low-activity males, these differences were not statistically significant (Tukey test, $p > 0.05$).

1.7 DISCUSSION

We provide empirical evidence that experienced temperatures in the High-Arctic constrain the sustained effort required to maximize breeding success in a cold-adapted Arctic breeding bird, the Snow Bunting, with the biggest impacts seen in high-activity birds that contribute most to population productivity. By linking provisioning effort, body temperature and reproductive performance, we show that as conditions continue to warm across the Arctic, adults may need to increasingly reduce provisioning effort to avoid heat stress, resulting in significant reductions in reproductive output and expected downstream impacts on population productivity.

1.7.1 Thermal constraints limit parental activity

Our data at 82°N showed that no actively provisioning Snow Buntings became hyperthermic, which is consistent with observations from a low-Arctic population where both sexes maintained normothermia and did not approach near-lethal T_b (Jardine, 2024). This reveals that buntings do not tolerate higher body temperatures while provisioning nestlings. Importantly, maximum provisioning rates began to decline at relatively low operative temperatures, beginning at 14.0 °C in females and at even lower temperatures (~6.0 °C) in males, with a further steepening of the decline above 14.0 °C. Similar behavioural responses have been reported in the low-Arctic, where provisioning birds decreased effort during periods of peak operative temperature (Jardine, 2024). This indicates that as temperatures rise, actively breeding buntings may be unable to effectively dissipate excess metabolic heat (O'Connor et al., 2021, 2024) and are therefore forced to suppress behaviours that could further increase T_b as thermal conditions approach physiological limits (Wolf, 2000; Speakman and Król, 2010a, 2010b). These behavioural reductions at critical thermal thresholds are the first to empirically confirm recent predictions from thermoregulatory

polygon modelling that heat-related constraints impact the behavioural mechanisms at the heart of successful breeding in free-living Arctic birds (O'Connor et al., 2022).

1.7.2 Temperature thresholds structure provisioning behaviour

Across all individuals, provisioning effort showed a linear relationship with operative temperature, with evidence for two thresholds marking changes in slope. At low temperatures, maximum provisioning rates increased, likely reflecting improved foraging opportunities as arthropod activity increases with temperature in Arctic environments (Danks, 2004; Hoset et al., 2004; Høye et Forchhammer, 2008). Indeed, temperature strongly influences the onset and intensity of activity in High-Arctic arthropod communities, with a marked increase in activity occurring once temperatures exceed approximately 3.6 °C (Gerlich et al., 2025a, 2025b). Because Snow Buntings rely on locally available arthropods to feed their nestlings (Montgomerie and Lyon, 2020), increases in prey emergence and activity with rising temperatures are expected to enhance foraging success and provisioning rates during the nestling period (Hoset et al., 2004; Riquier, 2024), as previously reported for Snow Buntings (Lyon et al., 1987). Maximum provisioning rates increased until reaching the first threshold of ~6.0 °C for both sexes, then stabilized in females and began to decline in males, suggesting that prey availability had reached a plateau under favourable thermal conditions. Once operative temperature exceeded the second threshold of 14.0 °C, maximum provisioning effort declined markedly in both sexes, strongly suggesting that thermoregulatory constraints began to limit parental activity, as described above.

Together, these findings reveal contrasting effects of environmental temperature on parental performance. Moderate warming initially improves foraging, likely by increasing prey availability while still allowing sustained parental activity, but further warming ultimately constrains parental effort. As a result, breeding buntings appear to sustain their highest provisioning rates only within a relatively narrow range (e.g., 6-14 ˚C) of optimal environmental temperatures.

1.7.3 Contextual variation in responses

Thermal constraints did not affect all individuals equally within our study population. Mean daily provisioning rates varied considerably among individuals in both sexes, as observed in the low-Arctic population (Jardine, 2024), and among activity groups, indicating that Snow Buntings differ in how they allocate provisioning effort.

1.7.3.1 Higher activity increases sensitivity to thermal constraints

The thermal threshold at which provisioning behaviour became constrained varied with individual activity. High-activity birds had lower temperature thresholds than low-activity birds, meaning that the most active buntings reached thermoregulatory limits at lower environmental temperatures, while both groups protected similar mean and peak T_b. This lower threshold likely reflects both the low heat tolerance of Snow Buntings (O'Connor et al., 2021) and greater metabolic heat production associated with higher sustained activity (Wolf, 2000). Indeed, increased heat production likely causes high-activity individuals to reach their heat dissipation limit more rapidly as temperature rises, thereby forcing earlier reductions in activity.

In the high-activity group, declines in provisioning occurred at low operative temperatures, with thresholds at 11.9 °C in females and 10.6 °C in males for the two-breakpoint model. These values closely match those observed in experimental conditions (~9 °C; O'Connor et al., 2024) and those predicted by the thermoregulatory polygon for buntings maintaining sustained effort equivalent to 4 times basal metabolic rate (~11.7 °C; O'Connor et al., 2022). Therefore, because breakpoints closely matched model predictions, high-activity individuals likely operated near this assumed level of effort. In contrast, individuals in the low-activity group could have worked at a much lower sustained rate, which would explain why the temperature threshold observed in low-activity females (15.8 °C) was considerably higher than the value predicted by the polygon model (~11.7 °C).

Lower sustained effort would also explain why low-activity males showed no detectable thermal threshold and a weak relationship between provisioning rate and operative temperature. This suggests that these males did not experience heat-related performance constraints, as low provisioning rates would reduce metabolic heat production (Wolf, 2000) and favor opportunities for behavioural thermoregulation (e.g., resting, seeking shade, or snow-water bathing), thereby preventing body temperatures from approaching physiological limits (Jardine, 2024). However, operating below the energetic level of approximately four times basal metabolic rate (BMR), reported as the maximum sustained working level of parent birds tending nestlings, is expected to reduce reproductive output, that is, not tending broods of the maximum size that can be reared (Drent and Daan, 1980). This is consistent with our results showing that low-activity individuals produced smaller broods with slower growth rates. Thus, our findings strongly suggest that some bunting pairs provision nestlings at lower levels of effort, possibly to avoid thermal constraints, but at the cost of reduced reproductive performance.

1.7.3.2 Sex differences in heat tolerance shape thermal constraints

In this study, sex-specific differences in provisioning behaviour were associated with variation in thermal responses during nestling provisioning. Indeed, females worked at higher rates and had higher mean T_b, including higher peak values, than males. Females also showed declines in provisioning rate at higher operative temperature than males. Similar results were observed in the low-Arctic, where females reached higher peak provisioning rates and higher T_b than males (Jardine, 2024). These differences could reflect variation in reproductive investment between sexes. High levels of extra-pair paternity have been reported within this species (Patel, 2022) and have been shown to decrease parental care in males (Søraker et al., 2023), particularly if high provisioning rates and associated increases in metabolic heat production could affect body condition (Jardine, 2024). Accordingly**,** in this study, males

maintained lower T_b than females, suggesting that they may regulate provisioning effort conservatively to preserve body temperatures, thereby prioritizing self-maintenance.

Females bear a brood patch during incubation that facilitates heat conduction to the eggs (Jones, 1971), and, because it remains present during provisioning, it may also serve as a thermal window favoring heat loss (Grémillet et al., 2012). Experimental work has demonstrated that increasing heat dissipation capacity over the brood patch allows females to sustain higher provisioning rates at high ambient temperature which leads to higher reproductive performance (Tapper et al., 2020a, 2020b). Therefore, provisioning females seem to possess greater heat dissipation capacity and higher heat tolerance, allowing them to tolerate greater heat loads and sustain higher energy expenditure at temperatures that would constrain males (Grémillet et al., 2012; Nilsson and Nord, 2018; Nord and Nilsson, 2019). This higher heat tolerance could also explain why high-activity females encountered thermoregulatory trade-offs at higher temperature thresholds than males.

1.7.4 Behavioural trade-offs shift reproductive costs to offspring

Provisioning rate was positively associated with both nestling growth rate and brood size. Accordingly, low-activity pairs produced smaller slower-growing broods (3–5 nestlings), whereas high-activity pairs produced larger broods (4–7 nestlings) that grew faster. These results are consistent with previous studies showing that reductions in provisioning effort, whether experimentally induced or driven by high temperatures, can directly and indirectly lessen offspring performance (Rowland et al., 2007; Tapper et al., 2020a, 2020b; van de Ven et al., 2020; Bourne et al., 2021). Slower growth rates can increase nestling mortality and reduce fledging (van de Ven et al., 2020; Bourne et al., 2021), and can also prolong the breeding period, increasing predation risk for nestlings (Lyon and Montgomerie, 1985; Oswald et al., 2008; Olin et al., 2024). This time-dependent mortality is particularly important in ground-nesting songbirds and northern temperate species, where high nest predation rates have selected for fast growth rates and short nestling periods (Austin

et al., 2020; Remes et al., 2020; Merrill et al., 2021). Even short delays in fledging can substantially increase the probability of nest predation (Remes et al., 2020; Mouton et al., 2020; Merrill et al., 2021). Snow Buntings exhibit some of the fastest growth rates among ground-nesting songbirds (Hussell, 1972), such that even small reductions in growth rate may have strong fitness consequences.

Our results therefore suggest that, in low-provisioning buntings, the associated costs are transferred to their offspring (slower growth and fewer offspring), rather than being absorbed through physiological adjustments by adults. This response is supported by studies in altricial birds, where parents that were challenged to work harder or handicapped, rather than altering aspects of their own physiology, pushed the costs onto their nestlings by reducing nest visitation rates, resulting in lower-quality offspring (Williams, 2012; Wagner et al., 2019; Cornelius et al., 2020). Together, our findings reveal that heat-driven trade-offs between thermoregulation and provisioning in Snow Buntings could reduce nestling quantity and quality, thereby reducing breeding success and ultimately compromising the fitness of this cold-adapted species.

1.7.5 Population vulnerability under climate warming

Our study reveals that the Snow Buntings contributing most strongly to the reproductive output in our breeding population were also those most affected by heat-related constraints. High-activity pairs provisioned nestlings at higher rates, supporting faster nestling growth and larger broods, maximizing the chances of a greater contribution to the population through higher recruitment of young into the adult breeding cohort (Bourne et al., 2021). However, these same high-activity individuals also exhibited lower temperature thresholds, requiring earlier reductions in provisioning effort and resulting in a greater proportion of the provisioning period spent above critical thermal thresholds (32% in males, 15% in females).

Although operative temperatures in the High-Arctic currently remain below thermal limits for most of the provisioning period, continued Arctic warming is expected to substantially increase the proportion of time during which operative temperatures exceed buntings' thermoregulatory limits (O'Connor et al., 2022; IPCC, 2023; AMAP, 2024). Based on the estimates at our study site, high-activity males could experience temperatures above their threshold during 43%, 52% and up to 65% of the provisioning period under the warming scenarios of 1.4°C, 2.7°C and 4.4°C (SSP1-1.9, SSP2-4.5 and SSP5-8.5; 2021–2100 relative to 1850-1900; IPCC, 2023), respectively, while the proportion for high-activity females could increase to 24%, 32% and 44%. Our results suggest that these projected reductions in provisioning activity have the potential to significantly reduce reproductive output by slowing nestling growth and prolonging the nestling period, therefore increasing predation risk or reducing brood size (Oswald et al., 2008; van de Ven et al., 2020; Bourne et al., 2021; Olin et al., 2024).

As a result, climate warming may disproportionately constrain individual Snow Buntings that contribute most to population productivity, forcing them to reduce parental provisioning earlier as thermal limits are reached, with consequent reductions in reproductive output. Such thermally induced performance constraints on individual behaviour could ultimately scale up to hinder population growth and persistence (Bourne et al., 2021). In light of these findings, these behavioural trade-offs may already be contributing to the reported steep population declines for Snow Buntings in North America (BCECCC, 2024) and could further accelerate these declines under continued warming. Our study demonstrates that, under Arctic warming, increasing heat-related constraints on behaviour can limit the breeding success of a culturally and ecologically important cold-adapted species (Brambilla et al., 2024).

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Marianne Turcotte, Gabrielle Côté, Émilie Desjardins, Rachel Demers, Corinne Pradet, Étienne Raby-Chassé and Ludovic Landry-Ducharme for their help with the fieldwork. We thank Alain Caron for statistical advice. We thank Chris Harris for RFID technical support and the Department of National Defence of Canada and CFS Alert personnel for logistical support. This research was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (BESC M 2023 E.G., grants RGPIN and RGPNS-2020-05628 F.V.), the Fonds de recherche du Québec (2023-2024 - B1X – 332971 E.G., grant 2022-PR-297503 F.V. and O.L.P.), the Weston Family Foundation (Northern Research (Master) 2024-2025 E.G.), Polar Knowledge Canada (Northern Scientific Training Program E.G.) and the Centre d'Études Nordiques (Graduate Students Grants E.G.).

1.9 AUTHOR CONTRIBUTIONS

E.G., A.L.P., O.P.L. and F.V. designed the research. E.G., A.L.P. and F.V. conducted the fieldwork. E.G. analysed data and O.P.L. and F.V. provided input. E.G. wrote the manuscript with input from O.L.P. and F.V. and all co-authors revised the manuscript.

1.10 COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

1.11 FIGURES

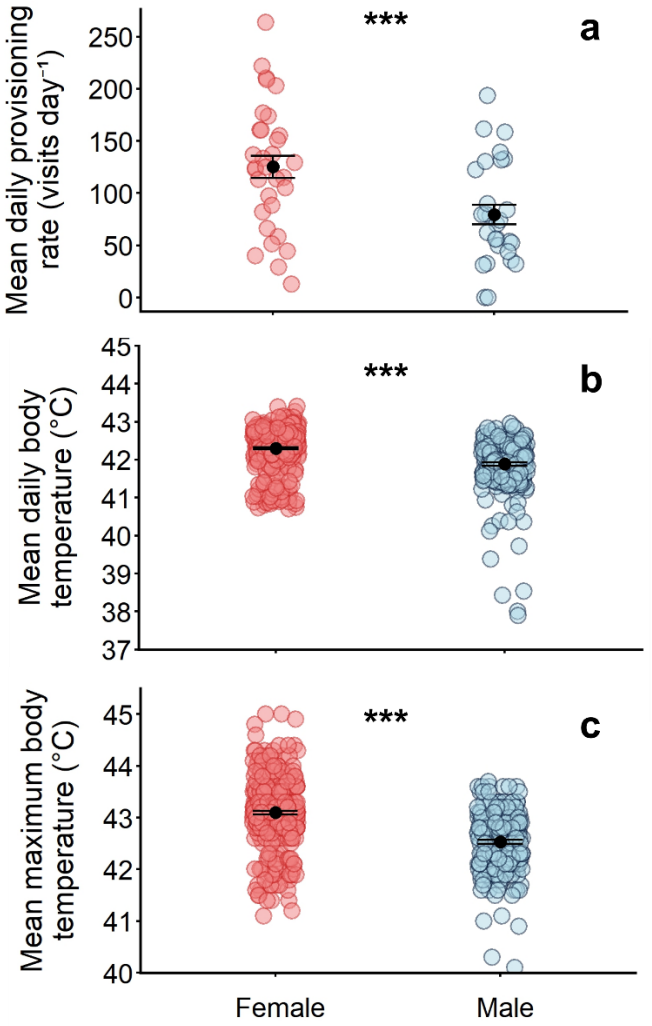


Figure 1. Sex differences in provisioning rates and body temperature in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.
a, Mean daily provisioning rate (visits day^{-1}) was higher in females than in males (n = individuals: females = 32, males = 28, $p < 0.01$). **b**, Mean daily body temperature (°C) was higher in females than in males (n = nest-days: females = 328, males = 253, $p < 0.01$). **c**, Mean maximum daily body temperature (°C) was higher in females than in males (n = nest-days: females = 328, males = 253, $p < 0.01$). Data are shown with individual values (coloured points); means (black points) ± s.e. (error bars).

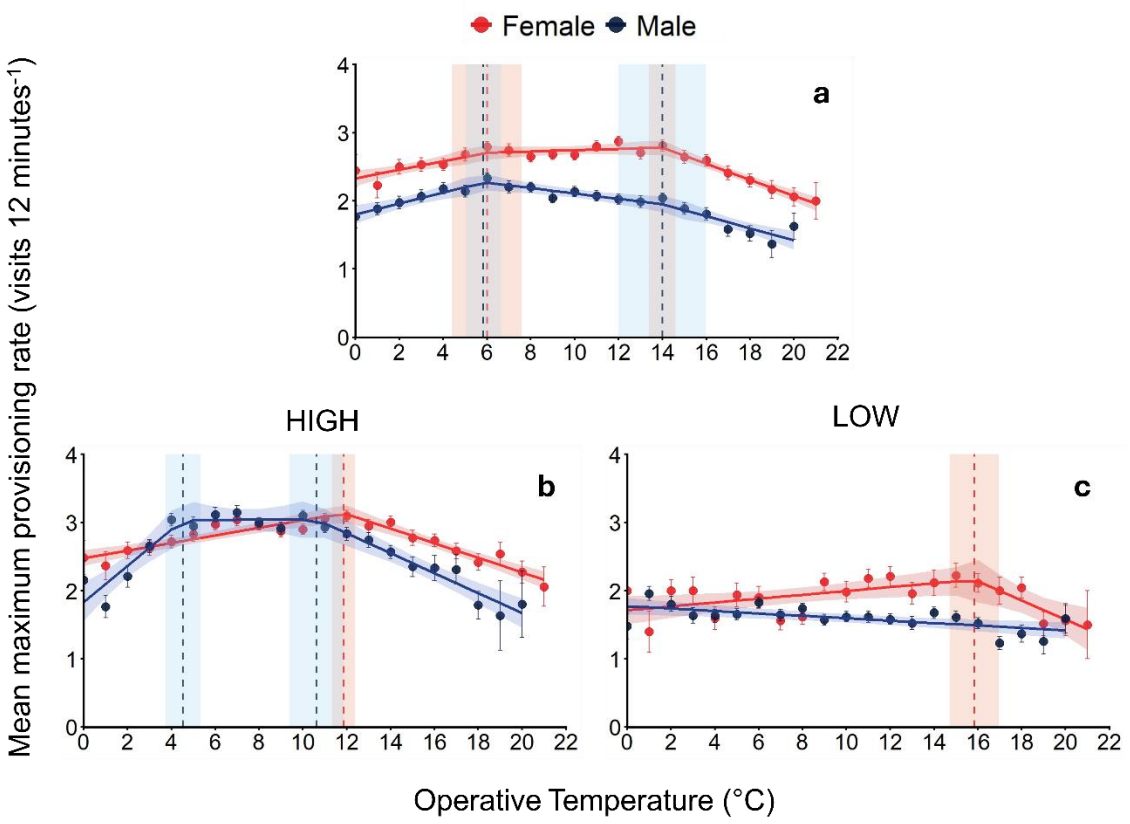


Figure 2. Mean maximum provisioning rate (visits 12 minutes^{-1}) in relation to operative temperature across activity groups in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.

a, All nests (females: n = 32; males: n = 26) with breakpoints at 6.00 and 14.00 °C in females (β is the slope of the relationship (visits 12 min^{-1} °C^{-1}) : β = 0.06, 0.01, -0.12) and at 5.84 and 14.00 °C in males (β = 0.08, -0.04, -0.09). **b**, High-activity group (females: n = 22; males: n = 8) with breakpoints at 6.42 and 13.64 °C in females (β = 0.09, 0.01, -0.12) and at 4.53 and 10.62 °C in males (β = 0.27, 0.001, -0.15). **c**, Low-activity group (females: n = 10; males: n = 18) with a breakpoint at 15.84 °C in females (β = 0.03, -0.14) and a negative linear relationship in males (β = -0.02). Points show mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) at each operative temperature (°C) ± s.e. (error bars). Solid lines show the fitted relationship (segmented regression for females in a,c, and for males in **a**, **b**; linear regression for males in **c**; with shaded bands indicating 95% confidence intervals of the mean predicted relationship. Vertical dashed lines show estimated breakpoint locations, with shaded vertical bands indicating breakpoint estimates ± s.e.

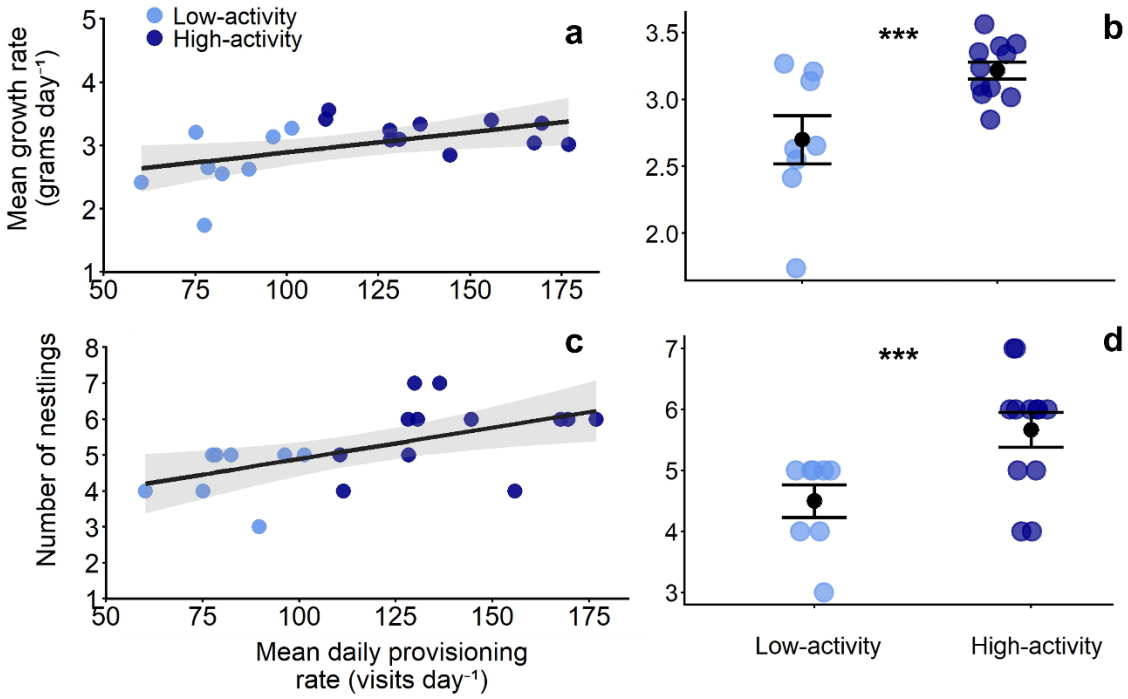


Figure 3. Reproductive performance in relation to provisioning rate across activity groups in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.
a, Mean growth rate (g day^{-1}) increased with combined mean daily provisioning rate (visits day^{-1}) (n = nests = 19, $p < 0.05$). **b**, Mean growth rate in high-activity pairs was higher than in low-activity pairs (n = nests: high-activity = 11, low-activity = 8, $p < 0.05$). **c**, Number of nestlings increased with combined mean daily provisioning rate (visits day^{-1}) (nests: n = 20, $p < 0.01$). **d**, Number of nestlings in high-activity pairs was higher than in low-activity pairs (n = nests: high-activity = 12, low-activity = 8, $p < 0.05$). **a**,**c**, Solid lines show the fitted linear relationships, with shaded bands indicating 95% confidence intervals of the mean predicted relationships. Points show individual nest values (coloured by activity group). **b**,**d**, Data are shown as individual nest values (coloured points); group means (black points) ± s.e. (error bars).

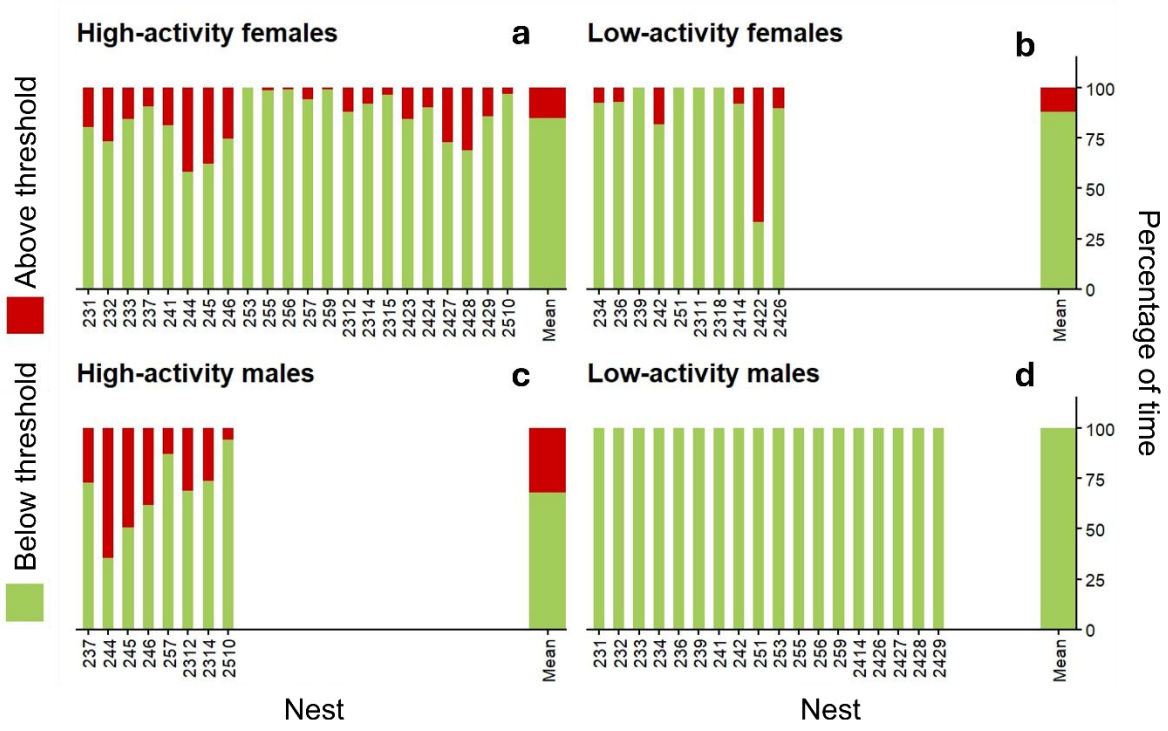


Figure 4. Proportion of the provisioning period spent above the temperature threshold across activity groups and sexes in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.

Percentage of time in the provisioning period (%) during which operative temperature (°C) exceeded the group-specific temperature threshold was highest in high-activity males (31.84 ± 6.72%, n = 8, $p < 0.05$), followed by high-activity females (14.83 ± 2.64%, n = 22, $p < 0.05$), and low-activity females (11.72 ± 6.38%, n = 10, $p > 0.05$), whereas low-activity males had values of 0.00 ± 0.00% (n = 18, $p < 0.01$). Group-specific temperature thresholds were 13.64 °C in high-activity females, 10.62 °C in high-activity males, 15.84 °C in low-activity females, and low-activity males had no retained threshold. Each bar represents one nest; nests are labelled on the x-axis, and the rightmost bar in each panel shows the group mean ("Mean"). The y-axis shows percentage of time (%).

1.12 SUPPLEMENTARY MATERIAL

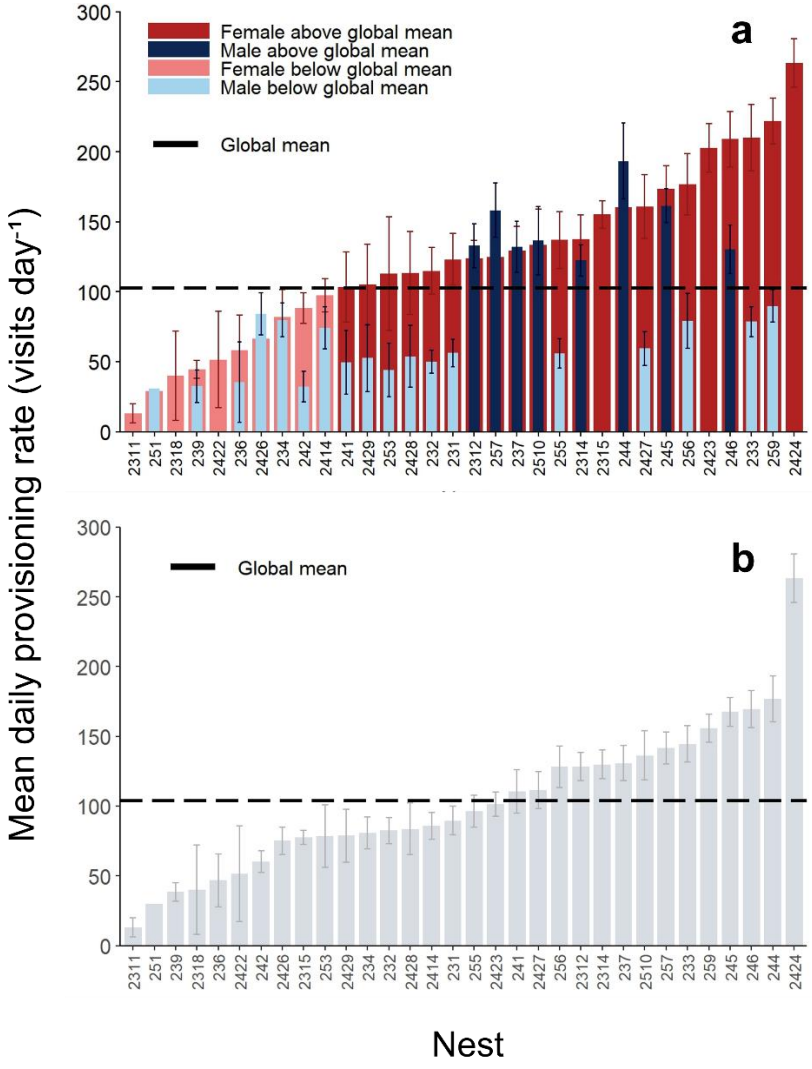


Figure S1. Variation in provisioning rate and classification relative to the global mean in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.
a, Mean daily provisioning rate (visits day^{-1}) by sex and nest, with individuals classified above (females: n = 22, males: n = 8) or below (females: n = 10, males: n = 18) the global mean (dashed line). Nests are ordered by increasing female mean. Bars show mean ± s.e. (error bars). **b**, Combined mean daily provisioning rate (visits day^{-1}) by nest, with nests classified above (high-activity: n = 14) or below (low-activity: n = 18) the global mean (dashed line). Nests are ordered by increasing combined mean. Bars show mean ± s.e. (error bars).

Tableau 1

Number of recorded days, mean daily provisioning rate (visits day^{-1}), and standard error (s.e.) for females and males, with combined (pair) means and associated s.e., for each nest and year in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32).

Nest	Year	Days Females	Mean Females	s.e. Females	Days Males	Mean Males	s.e. Males	Combined Mean	Combined s.e.
231	2023	18	123.17	18.32	18	56.22	9.70	89.69	10.37
2311	2023	2	13.00	7.00	0	NA	NA	13.00	7.00
2312	2023	17	123.76	12.74	17	132.82	15.84	128.29	10.17
2314	2023	15	137.33	17.35	15	122.40	11.09	129.87	10.30
2315	2023	15	155.20	9.68	15	0.00	0.00	77.60	4.84
2318	2023	2	40.00	32.00	0	NA	NA	40.00	32.00
232	2023	12	114.83	16.74	12	50.00	8.26	82.42	9.33
233	2023	18	210.28	23.64	18	78.72	10.54	144.50	12.94
234	2023	18	81.83	19.53	18	79.83	11.95	80.83	11.45
236	2023	3	58.33	24.84	3	35.33	28.62	46.83	18.95
237	2023	17	129.41	17.19	17	132.00	18.27	130.71	12.54
239	2023	2	44.50	6.50	2	32.50	11.50	38.50	6.60
241	2024	14	151.00	24.82	14	70.07	18.07	110.54	15.35
2414	2024	15	97.40	11.95	15	74.00	15.06	85.70	9.61
242	2024	15	88.33	10.93	15	32.20	10.91	60.27	7.72
2422	2024	2	51.50	34.50	0	NA	NA	51.50	34.50
2423	2024	12	202.67	17.23	12	0.00	0.00	101.33	8.61
2424	2024	3	263.33	17.33	0	NA	NA	263.33	17.33
2426	2024	13	66.23	12.72	13	84.15	15.22	75.19	9.92
2427	2024	5	160.60	22.80	5	62.20	12.95	111.40	13.11
2428	2024	5	113.40	29.57	5	53.80	22.19	83.60	18.49
2429	2024	8	105.00	29.07	8	52.50	23.86	78.75	18.81
244	2024	8	160.38	19.16	8	193.38	27.01	176.88	16.56
245	2024	15	173.73	16.38	15	161.40	12.13	167.57	10.19
246	2024	17	208.94	19.83	17	130.24	17.37	169.59	13.18
251	2025	1	29.00	NA	1	31.00	NA	30.00	NA
2510	2025	6	133.50	25.60	6	139.17	23.96	136.33	17.53
253	2025	3	113.00	40.46	3	44.00	19.01	78.50	22.35
255	2025	18	136.89	20.33	18	55.78	10.45	96.33	11.43
256	2025	8	176.75	22.03	8	79.50	19.55	128.13	14.73
257	2025	15	124.93	11.68	15	158.27	19.27	141.60	11.27
259	2025	7	221.86	16.26	7	89.71	11.68	155.79	10.01

Tableau 2
Sample sizes (n), mean daily provisioning rate (visits day^{-1}), standard error (s.e.), and lower (LI) and upper (LS) confidence interval for breeding female, male and all individuals (global) Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada.

group	n	mean daily provisioning rate	s.e.	LI	LS
Female	32	125.32	10.62	103.65	146.98
Male	28	79.69	9.34	60.51	98.86
Global	60	104.02	7.68	88.65	119.40

Tableau 3

Breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, multiple r-squared) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	NA	-0.01	0.105	0.13
1 break-point	13.44	0.52	12.35 - 14.52	0.03 -0.15	0.03 -0.12	**< 0.001**	0.90
2 break-points	6.00 14.00	1.59 0.61	2.63 - 9.37 12.71 - 15.28	0.06 -0.05 -0.13	0.06 0.01 -0.12	**< 0.01**	0.93

Tableau 4

Breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 32). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
2 Breakpoints	**< 0.01**	0.93	-36.17	0.00	0.57
1 Breakpoint	**< 0.001**	0.90	-35.60	0.56	0.43
Linear	0.11	0.13	4.72	40.89	0.00
Davies	**< 0.001**	NA	NA	NA	NA

Tableau 5

Breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 26). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	-0.02	-0.02	**< 0.01**	0.36
1 break-point	6.20	0.60	4.94 - 7.46	0.09 -0.14	0.09 -0.06	**< 0.001**	0.88
2 break-points	5.84 14.00	0.80 2.00	4.14 - 7.55 9.74 - 18.26	0.08 -0.12 -0.05	0.08 -0.04 -0.09	**< 0.01**	0.91

Tableau 6

Breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 26). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
1 Breakpoint	**< 0.001**	0.88	-29.29	0.00	0.75
2 Breakpoints	**< 0.01**	0.91	-27.13	2.16	0.25
Linear	**< 0.01**	0.36	-1.21	28.08	0.00
Davies	**< 0.001**	NA	NA	NA	NA

Tableau 7

High-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 22). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	-0.01	-0.01	0.273	0.06
1 break-point	11.86	0.53	10.75 - 12.98	0.06 -0.16	0.06 -0.11	**< 0.001**	0.89
2 break-points	6.42 13.64	1.08 0.72	4.1341 8.69753 12.11 - 15.17	0.09 -0.09 -0.12	0.09 0.01 -0.12	**< 0.001**	0.93

Tableau 8

High-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 22). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
1 Breakpoint	**< 0.001**	0.89	-35.61	0.00	0.99
2 Breakpoints	**< 0.001**	0.93	-20.74	14.87	0.001
Linear	0.27	0.06	8.98	44.59	0.00
Davies	**< 0.001**	NA	NA	NA	NA

Tableau 9

High-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 8). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	-0.03	-0.03	0.12	0.12
1 break-point	7.10	0.54	5.97 - 8.23	0.19 -0.32	0.19 -0.12	**< 0.001**	0.87
2 break-points	4.53 10.62	0.80 1.23	2.82255 6.22803 8.01 - 13.24	0.27 -0.26 -0.15	0.27 0.00 -0.15	**< 0.01**	0.91

Tableau 10

High-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 8). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
1 Breakpoint	**< 0.001**	0.87	-0.02	0.00	0.64
2 Breakpoints	**< 0.01**	0.91	1.10	1.12	0.36
Linear	0.12	0.12	34.19	34.21	0.00
Davies	**< 0.001**	NA	NA	NA	NA

Tableau 11

Low-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 10). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	0.00	0.00	0.95	0.0002
1 break-point	15.84	1.11	13.50 - 18.18	0.03 -0.17	0.03 -0.14	**< 0.05**	0.48
2 break-points	1.05	0.72	-0.46558 2.56745	-0.30	-0.30	0.31	0.55
	15.59	1.12	13.23 - 17.96	0.34	0.04		
				-0.18	-0.14		

Tableau 12

Low-activity breeding female Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 10). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
2 Breakpoints	0.31	0.55	6.71	0.00	0.51
1 Breakpoint	**< 0.05**	0.48	7.20	0.49	0.40
Linear	0.95	0.00	10.29	3.58	0.09
Davies	**< 0.01**	NA	NA	NA	NA

Tableau 13

Low-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 18). Model parameter estimates with standard errors (s.e.), lower and upper confidence intervals (CI), and statistics (p-value, R^2) for linear and segmented regressions used to explain variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	break-point	s.e.	CI	coefficient	slope	p-value	multiple r-squared
Linear	NA	NA	NA	-0.02	-0.02	**< 0.01**	0.41
1 break-point	1.00	0.37	0.22 - 1.78	0.34 -0.36	0.34 -0.02	0.06	0.59
2 break-points	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Tableau 14

Low-activity breeding male Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) at Alert, Nunavut, Canada (n = 18). Model comparison statistics for linear and segmented regressions models explaining variation in mean maximum provisioning rate (visits 12 min^{-1}) in relation to operative temperature (°C), including corrected Akaike Information Criterion (AICc), ΔAICc, and AICc weights ($AICc_w$). Bold values indicate significance at the P = 0.05 level.

model	p-value	multiple r-squared	AICc	delta AICc	$AICc_w$
1 Breakpoint	0.06	0.59	-20.22	0.00	0.62
Linear	**< 0.01**	0.41	-19.21	1.01	0.37
2 Breakpoints	NA	NA	NA	NA	NA
Davies	0.08	NA	NA	NA	NA

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LE CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Dans un Arctique qui se réchauffe plus rapidement que la moyenne mondiale, les effets directs de l'augmentation des températures sur la thermorégulation et le comportement des endothermes adaptés au froid demeurent encore peu documentés (Bale et al., 2002; Gaston et al., 2002; Oswald et Arnold, 2012; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2022; Beaman et al., 2024; Levillain et al., 2025). Or, chez ces espèces, les adaptations qui limitent les pertes de chaleur sont susceptibles de réduire leur tolérance à la hausse des températures (Blix et al., 2011; Blix, 2016; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2021; Grunst et al., 2023; O'Connor et al., 2024). Ainsi, avec la chaleur, l'activité soutenue devient un facteur de risque d'hyperthermie, et, pour maintenir une température corporelle optimale, les espèces spécialistes du froid peuvent être contraintes d'utiliser la thermorégulation comportementale, notamment en réduisant leur niveau d'activité (Speakman et Król, 2010a, 2010b, 2011; Blix, 2016; Cunningham et al., 2021). Toutefois, cette stratégie impose un compromis, car elle diminue le temps alloué aux activités essentielles, ce qui peut nuire à la performance et la fitness (Speakman et Król, 2010a, 2010b, 2011; Cunningham et al., 2021). Cette contrainte est particulièrement importante chez les oiseaux nidicoles en période de reproduction, puisque l'approvisionnement des oisillons représente une activité très exigeante sur une fenêtre temporelle courte (Drent et Daan, 1980; Bryant, 1997; Williams, 2012).

Chez le Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*), un spécialiste du froid qui se reproduit en Arctique, l'augmentation des températures pourrait limiter l'effort d'approvisionnement, notamment en restreignant la capacité des adultes à soutenir une activité parentale élevée lors des périodes chaudes (O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Conséquemment, une réduction de l'effort d'approvisionnement est susceptible de nuire à la

croissance des oisillons et ainsi à la performance reproductive de l'espèce (Andreasson et al., 2020; Cunningham et al., 2021), ce qui est particulièrement préoccupant dans un contexte de déclin marqué des populations en Amérique du Nord (BCECCC, 2024). Pour répondre à cette problématique, j'ai étudié le lien entre l'environnement thermique, la température corporelle des adultes, l'effort d'approvisionnement des oisillons et la performance reproductive, chez le Plectrophane des neiges, dans le Haut-Arctique.

Mon **hypothèse** de recherche, qui stipule que les oiseaux réduisent leur effort parental lors des périodes chaudes afin d'éviter l'hyperthermie, au détriment du succès reproducteur, a été confirmée. En effet, mes résultats montrent qu'en période d'approvisionnement, la température corporelle des adultes ne dépasse pas le seuil d'hyperthermie (Tb > 45 °C; McKechnie et Wolf, 2019; O'Connor et al., 2024), conformément à la **prédiction 1**. La **prédiction 2** a également été confirmée par mes résultats qui montrent que le taux d'approvisionnement des adultes diminue au-delà d'un seuil de température opérante, avec une relation négative marquée à partir d'environ 14,0 °C. J'ai aussi trouvé que les femelles maintiennent des températures corporelles moyennes et maximales ainsi que des taux d'approvisionnement plus élevés que les mâles, avec un déclin du taux d'approvisionnement survenant à des températures opérantes plus élevées chez les femelles que chez les mâles, conformément à la **prédiction 3**. Finalement, les mesures de performance reproductive sont positivement associées au taux d'approvisionnement, tant pour la croissance des oisillons que pour le nombre d'oisillons, ce qui appuie la **prédiction 4**.

Cette étude confirme donc que, dans les conditions naturelles du Haut-Arctique, l'augmentation de la température se traduit par des ajustements comportementaux de l'effort parental qui permettent de maintenir la température corporelle des adultes sous le seuil d'hyperthermie, tout en étant associés à des coûts mesurables sur la performance reproductive. Ce travail met également en évidence que les réponses varient selon le sexe et le niveau d'effort des individus, indiquant que les stratégies comportementales face aux contraintes thermiques résultent de l'interaction de multiples facteurs.

CONTRIBUTIONS DE L'ÉTUDE

Données en milieu naturel

Cette étude contribue d'abord à combler une lacune importante dans notre connaissance des effets directs de l'augmentation des températures sur les endothermes arctiques (Bale et al., 2002; Gaston et al., 2002; Oswald et Arnold, 2012; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2022; Beaman et al., 2024; Levillain et al., 2025). Dans un contexte de réchauffement particulièrement marqué aux hautes latitudes, documenter la tolérance des espèces spécialistes du froid face aux changements environnementaux apparaît plus essentiel que jamais (Blix, 2016). Chez les oiseaux nicheurs de l'Arctique, les données sont encore peu nombreuses, même si les études disponibles suggèrent déjà une sensibilité marquée aux contraintes thermiques (Gaston et al., 2002; Oswald et al., 2008; Oswald et Arnold, 2012; Gaston et Elliott, 2013; Choy et al., 2021; Olin et al., 2024). La compréhension des liens entre ces contraintes et la performance reproductive reste également limitée, en particulier en conditions naturelles (Oswald et Arnold, 2012; Andreasson et al., 2020; Choy et al., 2021; O'Connor et al., 2022, 2024; Jardine, 2024). Ce mémoire répond donc directement à ce manque d'information en apportant des données empiriques récoltées en milieu naturel qui permettent d'évaluer comment la hausse des températures peut imposer des compromis entre la thermorégulation et l'activité soutenue, puis affecter la performance reproductive chez un oiseau spécialiste du froid.

Approche intégrative

La contribution principale de ce travail est d'avoir documenté les effets du réchauffement dans un cadre intégrateur, en reliant directement l'environnement thermique et la température corporelle des adultes à l'effort parental et à la performance des jeunes, notamment leur nombre et leur développement. Cette approche, qui s'inscrit dans la nécessité

de considérer simultanément le comportement, l'effort et les coûts reproductifs (Bourne et al., 2021; Levillain et al., 2025; Molenaar et al., 2026), permet de mettre en relation différents niveaux de réponses dans un contexte arctique où les changements sont particulièrement rapides. Mon étude montre que cette intégration permet d'associer des ajustements comportementaux à des indicateurs de performance reproductive, ce qui demeure rarement documenté en milieux arctiques (Williams, 2012; Oswald et Arnold, 2012; Andreasson et al., 2020; Jardine, 2024).

Validation du modèle prédictif

Une autre contribution importante de ce travail est d'avoir mis à l'épreuve, en conditions naturelles, les prédictions issues de travaux expérimentaux suggérant l'existence de contraintes thermiques susceptibles d'affecter l'activité parentale chez le Plectrophane des neiges (O'Connor et al., 2021, 2022, 2024). Plus précisément, ce mémoire a permis de tester les prédictions du polygone de thermorégulation, construit à partir de mesures physiologiques obtenues en laboratoire dans le Haut-Arctique (O'Connor et al., 2022). En identifiant des seuils de température associés à une réduction de l'effort d'approvisionnement qui ont des valeurs très proches de celle prédite par le modèle, l'étude confirme ce cadre prédictif (O'Connor et al., 2022). Cette confirmation suggère donc que le polygone de thermorégulation constitue un outil prédictif pertinent pour comprendre les impacts directs du réchauffement climatique sur les endothermes. En estimant des seuils critiques, il permet d'anticiper à partir de quelle température les activités essentielles d'une espèce risquent d'être limitées. De telles prédictions fournissent des repères quantifiables pouvant conseiller les décisions pour la conservation de la biodiversité.

Importance de la variabilité spatiale

Ce mémoire contribue aussi à situer l'impact du réchauffement climatique dans un contexte écologique où la variabilité spatiale est centrale. Les travaux menés au Bas-Arctique soulignent l'importance d'obtenir davantage de données empiriques chez des individus libres et d'examiner comment les réponses à l'environnement thermique varient entre sites et populations à travers l'aire de reproduction (Jardine, 2024). Cette question est particulièrement pertinente à plus haute latitude, où les conditions de reproduction diffèrent de celles du Bas-Arctique, notamment parce que les oiseaux nichant sous lumière continue ne vivent pas nécessairement les mêmes fluctuations quotidiennes et pourraient être exposés à des périodes plus longues de températures élevées (Jardine, 2024). Ces prédictions concordent avec les résultats issus de la modélisation, selon lesquels les populations du Haut-Arctique pourraient être plus contraintes par des températures élevées persistantes (O'Connor et al., 2022). Les résultats de mon étude confirment cette variabilité. En effet, alors que les travaux du Bas-Arctique n'ont trouvé aucune réponse comportementale à l'augmentation des températures (Jardine, 2024), mes résultats ont mis en évidence une diminution marquée de l'effort d'approvisionnement. Ainsi, ce mémoire renforce l'idée que les réponses documentées à un site d'étude ne peuvent pas être extrapolées simplement à l'ensemble de l'aire de reproduction et souligne la nécessité d'intégrer la variabilité spatiale dans l'évaluation des risques liés au réchauffement (O'Connor et al., 2022; Jardine, 2024). C'est en disposant d'un tel portrait à l'échelle de l'aire de reproduction que l'on peut mieux évaluer l'état future des populations de cette espèce.

Implications pour la conservation

Les mécanismes derrière le déclin marqué du Plectrophane des neiges en Amérique du Nord, estimé à 80 % depuis les années 1970, sont encore mal compris (BCECCC, 2024). Dans un Arctique en transformation rapide, le manque de données sur les effets directs de la

chaleur sur cette espèce constitue un obstacle majeur à la prévision des réponses des populations (O'Connor et al., 2021, 2022). Ce mémoire apporte donc une contribution importante pour évaluer si, et comment, le réchauffement peut affecter la santé des populations de cette espèce. En produisant des indicateurs quantifiables du succès de reproduction, mon approche offre une base de référence aux organisations de conservation pour prévoir dans quelle mesure l'accélération des changements environnementaux pourrait contribuer davantage au déclin des populations de Plectrophane. Cette base de référence contribue aussi à approfondir notre compréhension de la physiologie et du comportement des espèces adaptées au froid, un préalable essentiel pour planifier les futurs efforts de conservation dans l'Arctique canadien alors que les menaces anthropiques continuent de s'aggraver (Jardine, 2024).

LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Quantité et qualité des proies

Dans cette étude, l'approvisionnement des oisillons a été quantifié à partir de la fréquence de visites au nid. Toutefois, l'apport alimentaire aux oisillons dépend à la fois de la fréquence d'approvisionnement et de la taille des charges transportées (Williams, 2012). Ainsi, bien que le nombre de visites soit directement lié à la croissance des oisillons dans mon étude, la fréquence des visites au nid ne permet pas, à elle seule, d'estimer la quantité de nourriture réellement fournie aux oisillons. D'ailleurs, un passage d'une stratégie maximisant la fréquence des visites à une stratégie maximisant l'efficacité de l'approvisionnement a été documenté chez certaines espèces (Nord et Nilsson, 2019; Senécal, 2020; Bourne et al., 2021). Par exemple, lors de périodes de températures élevées, le Cratérope bicolore (*Turdoides bicolor*) réduit la fréquence des visites au nid tout en augmentant la taille des charges apportées, ce qui permet de maintenir un apport alimentaire total comparable tout en limitant le nombre de déplacements (Bourne et al., 2021).

Cependant, chez le Plectrophane des neiges, c'est l'inverse qui a été documenté. Deux études indiquent que l'augmentation de l'apport alimentaire repose sur une augmentation de la fréquence des visites, plutôt que sur la taille des charges pour cette espèce (Hussell, 1972; Lyon et al., 1987). La variabilité sexuelle complexifie aussi l'interprétation, puisque les mâles apportent généralement des charges plus importantes que les femelles et peuvent compenser une fréquence d'alimentation plus faible en augmentant la quantité livrée à chaque visite (Falconer et al., 2008).

La quantité de nourriture apportée ne constitue pas le seul déterminant de la croissance des oisillons. En effet, la qualité des proies représente également un facteur clé (Williams, 2012; Senécal, 2020; Molenaar et al., 2026). À titre d'exemple, des différences de croissance chez les oisillons peuvent être observées pour un même nombre de visites au nid, ce qui suggère des variations dans la quantité et la qualité de la nourriture apportée (Nord et Nilsson, 2019). Une étude menée chez les mésanges à tête noire (*Pœcile atricapillus*) et à tête brune (*Poecile hudsonicus*) montre que le nombre de visites au nid ne constitue pas un indicateur fiable de l'énergie réellement apportée aux oisillons (Senécal, 2020). En effet, chez ces espèces, l'effort d'approvisionnement mesuré par la fréquence des visites n'influence pas directement le taux de croissance, ce qui refléterait un ajustement compensatoire lié à la qualité des proies (Senécal, 2020). Ces résultats soulignent la nécessité d'interpréter ces mesures avec prudence lorsque la qualité ou la disponibilité des ressources n'est pas prise en compte (Williams, 2012; Senécal, 2020).

Enfin, l'effet de l'augmentation des températures sur le développement, l'émergence et l'activité des insectes ajoute un niveau de complexité supplémentaire, en influençant potentiellement à la fois la disponibilité et la qualité des ressources disponibles (Hoset et al., 2004; Riquier, 2024; Gerlich et al., 2025b).

Ainsi, la quantité et la qualité des proies apparaissent comme des facteurs essentiels à considérer dans l'étude des contraintes thermiques sur la performance reproductive (Molenaar et al., 2026). Dans cette perspective, des travaux futurs pourraient viser à quantifier directement la disponibilité des ressources alimentaires, par exemple à l'aide de

pièges à insectes déployés dans les territoires de reproduction. De plus, l'évaluation de la qualité de la nourriture pourrait être réalisée par l'analyse du contenu stomacal des oisillons, notamment à l'aide de mesures de calorimétrie, afin d'estimer l'énergie réellement apportée (Senécal, 2020).

Distance aux sites d'alimentation

Une autre limite découle de l'estimation du taux d'approvisionnement des oisillons à partir de la fréquence des visites au nid des adultes, puisque cette mesure ne tient pas compte de la distance entre le nid et les sites d'alimentation. Dans cette étude, il n'a pas été possible de prendre en compte la distance à ces sites, car les contraintes de terrain rendaient très difficile le suivi des oiseaux en déplacement sur de longues distances. Cette difficulté était accentuée par le fait que ces sites changent dans le temps, à une fréquence inconnue, et que les contraintes de temps empêchaient de consacrer chaque jour un effort suffisant pour localiser les sites associés à chaque nid de l'étude.

La distance aux sites d'alimentation constitue un facteur susceptible d'influencer directement le nombre d'allers-retours réalisables sur une période donnée (Falconer et al., 2008). Comme les modèles statistiques ont été appliqués à l'échelle du nid, cette dimension a été intégrée dans la variabilité interindividuelle. Cependant, les observations de terrain indiquent que les Plectrophanes peuvent modifier leurs sites de recherche alimentaire au cours du temps, en exploitant de façon opportuniste des ressources temporaires (p. ex. sur la glace des lacs). Ces modifications temporelles sont donc susceptibles d'influencer différemment le taux de visites au nid au cours de la période d'approvisionnement. En effet, un déplacement plus long peut apparaître comme un approvisionnement moins fréquent, sans que cela reflète nécessairement un investissement parental plus faible. D'ailleurs, il a été rapporté que les Plectrophanes mâles effectuent moins de visites d'approvisionnement que les femelles, ce que j'ai également observé dans mon étude, mais qu'ils parcourent de plus longues distances pour rechercher la nourriture (Falconer et al., 2008).

Ainsi, intégrer la distance aux sites d'alimentation permettrait de mieux interpréter la fréquence des visites au nid comme une variable *proxy* de l'effort parental et de distinguer plus finement les contraintes liées à l'environnement thermique de celles liées à la recherche alimentaire. Une telle amélioration pourrait reposer sur des observations de terrain ciblées, malgré le temps important qu'elles exigent, ou sur l'utilisation de dispositifs de localisation lorsque disponibles (p. ex. Système de surveillance faunique Motus; Oiseaux Canada, 2026). Une approche encore plus intégrative consisterait à compléter les mesures de fréquence de visites au nid par une estimation plus directe de la dépense énergétique, par exemple en combinant des mesures d'accélérométrie avec de l'eau doublement marquée (Elliott et al., 2012; Bourne et al., 2018).

Âge des adultes et expérience de reproduction

Dans cette étude, une forte variabilité interindividuelle de l'effort parental a été observée. Comme ce mémoire visait à évaluer les contraintes thermiques, les autres facteurs susceptibles de contribuer à cette variabilité interindividuelle n'ont pas été examinés. Cependant, les couples qui présentaient un taux d'approvisionnement plus faible dans cette étude pourraient le faire pour des raisons autres que l'évitement de l'hyperthermie, notamment en raison de différences d'investissement reproducteur liées à l'âge ou à l'expérience de reproduction (Forslund et Pärt, 1995; Nord et Nilsson, 2019). En effet, la performance reproductive peut être influencée par l'âge des parents et par l'expérience acquise lors de reproductions antérieures (Forslund et Pärt, 1995), ce qui pourrait moduler à la fois l'effort parental et la capacité à faire face aux contraintes thermiques. D'ailleurs, il a été proposé que la sévérité des contraintes sur la dépense énergétique soutenue soit plus marquée chez les individus jeunes, dont l'expérience de reproduction et la qualité du territoire peuvent être plus limitées (Nord et Nilsson, 2019).

Il serait donc pertinent d'intégrer l'âge des adultes et l'expérience de reproduction comme variables explicatives dans l'étude de l'impact des contraintes thermiques sur la

performance reproductive. Des études futures gagneraient notamment à tester l'association entre l'âge, le taux d'approvisionnement, la température corporelle et les mesures de performance reproductive. Enfin, compte tenu des différences de comportement et de performance observées entre les deux groupes d'activité dans cette étude, il serait particulièrement informatif d'examiner si la structure d'âge diffère entre les individus à fort et à faible effort parental.

Perspectives de recherche

Les résultats de cette étude mettent en évidence des seuils de température au-delà desquels un déclin de l'effort parental est observé. Ces seuils pourraient être utilisés dans de futures études afin d'identifier, à l'échelle de l'Arctique, les zones les plus à risque, en estimant la proportion du temps durant laquelle les températures dépassent ces seuils, selon différents scénarios climatiques. Dans cette perspective, il serait aussi pertinent d'étendre ce type d'analyse de seuils thermiques à d'autres régions, notamment dans le Bas-Arctique, où les effets de la hausse des températures pourraient différer (O'Connor et al., 2022; Jardine, 2024). Des approches basées sur l'évaluation de la performance maximale, telles que celles utilisées dans ce mémoire, pourraient ainsi être appliquées à ces régions afin de comparer la réponse des individus aux contraintes thermiques.

Toutefois, l'interprétation et la généralisation des résultats de cette étude nécessitent de considérer les facteurs susceptibles de moduler la réponse des individus aux contraintes thermiques, tels que la variabilité interindividuelle, notamment le sexe, l'âge et l'expérience de reproduction, ainsi que les caractéristiques de l'apport alimentaire, incluant la taille des charges, la qualité des proies et la distance aux sites d'alimentation. L'intégration conjointe de ces facteurs apparaît essentielle pour affiner les prédictions relatives aux effets des contraintes thermiques sur la performance reproductive.

Dans cette perspective, des analyses plus poussées de l'impact du réchauffement climatique sur le succès reproducteur et ses déterminants seraient nécessaires afin de fournir des repères quantifiables pouvant éclairer les décisions en matière de conservation de la biodiversité. C'est grâce à ce type de données que l'on pourra comprendre les mécanismes derrière le déclin du Plectrophane des neiges.

Enfin, au-delà de cette espèce, les résultats de cette étude soulèvent une question majeure: dans quelle mesure les mécanismes mis en évidence ici sont représentatifs des autres espèces nordiques exposées à des contraintes similaires ? Répondre à cette question sera essentiel pour mieux comprendre l'ampleur des effets du réchauffement dans les écosystèmes arctiques et pour en anticiper les conséquences à plus large échelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aas-Hansen, O., Folkow, L. P. et Blix, A. S. (2000). Panting in reindeer (Rangifer tarandus). *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 279*(4), R1190-1195. https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.4.R1190

AMAP. (2024). *AMAP Arctic Climate Change Update 2024: Key Trends and Impacts. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP)*. https://www.amap.no/documents/doc/amap-arctic-climate-change-update-2024-key-trends-and-impacts/3851

Andreasson, F., Nilsson, J. Å. et Nord, A. (2020). Avian Reproduction in a Warming World. *Frontiers in Ecology and Evolution, 8*. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.576331

Austin, S. H., Robinson, W. D., Robinson, T. R., Ellis, V. A. et Ricklefs, R. E. (2020). Development syndromes in New World temperate and tropical songbirds. *PLoS One, 15*(8), e0233627. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233627

Bakken, G. S. (1976). A heat transfer analysis of animals: unifying concepts and the application of metabolism chamber data to field ecology. *Journal of Theoretical Biology, 60*(2), 337-384. https://doi.org/10.1016/0022-5193(76)90063-1

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., ... Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology, 8*(1), 1-16. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x

Bartoń, K. (2025). *MuMIn: Multi-Model Inference* (version 1.48.11) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn

Barras, A., Niffenegger, C., Candolfi, I., Hunziker, Y. et Arlettaz, R. (2021). Nestling diet and parental food provisioning in a declining mountain passerine reveal high sensitivity to climate change. *Journal of Avian Biology, 52*. https://doi.org/10.1111/jav.02649

Beaman, J. E., White, C. R., Clairbaux, M., Perret, S., Fort, J. et Grémillet, D. (2024). Cold adaptation does not handicap warm tolerance in the most abundant Arctic seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 291*(2015). https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1887

Best, R. C. (1982). Thermoregulation in resting and active polar bears. *Journal of Comparative Physiology, 146*(1), 63-73. https://doi.org/10.1007/BF00688718

Birds Canada and Environment and Climate Change Canada (BCECCC). (2024). *The State of Canada's Birds Report*. NatureCounts. https://doi.org/10.71842/8bab-ks08

Blix, A. S. (2016). Adaptations to polar life in mammals and birds. *The Journal of Experimental Biology, 219*(8), 1093-1105. https://doi.org/10.1242/jeb.120477

Blix, A. S., Walløe, L. et Folkow, L. P. (2011). Regulation of brain temperature in winter-acclimatized reindeer under heat stress. *Journal of Experimental Biology, 214*(22), 3850-3856. https://doi.org/10.1242/jeb.057455

Boersma, P. D. et Rebstock, G. A. (2014). Climate Change Increases Reproductive Failure in Magellanic Penguins. *PLoS One, 9*(1), e85602. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085602

Bolger, D. T., Patten, M. A. et Bostock, D. C. (2005). Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia, 142*(3), 398-406. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1734-9

Bourne, A. R., McKechnie, A. E., Cunningham, S. J., Ridley, A. R., Woodborne, S. M. et Karasov, W. H. (2019). Non-invasive measurement of metabolic rates in wild, free-living birds using doubly labelled water. *Functional Ecology, 33*(1), 162-174. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13230

Bourne, A. R., Ridley, A. R., Spottiswoode, C. N. et Cunningham, S. J. (2021). Direct and indirect effects of high temperatures on fledging in a cooperatively breeding bird. *Behavioral Ecology, 32*(6), 1212-1223. https://doi.org/10.1093/beheco/arab087

Boyles, J. G., Seebacher, F., Smit, B. et McKechnie, A. E. (2011). Adaptive thermoregulation in endotherms may alter responses to climate change. *Integrative and Comparative biology, 51*(5), 676-690. https://doi.org/10.1093/icb/icr053

Brambilla, M., Roseo, F., Ruggieri, L., Alessandrini, C. et Bettega, C. (2024). Shall we go to the mountains or to the sea for the winter holidays? Occurrence drivers and cultural relevance of the climate-vulnerable Snow Bunting Plectrophenax nivalis in Italy. *Global Ecology and Conservation, 51*, e02875. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02875

Breedveld, M. C., Devigili, A., Borgheresi, O. et Gasparini, C. (2023). Reproducing in hot water: Experimental heatwaves deteriorate multiple reproductive traits in a freshwater ectotherm. *Functional Ecology, 37*(4), 989-1004. https://doi.org/10.1111/1365-2435.14279

Bryant, D. M. (1997). Energy expenditure in wild birds. *Proceedings of the Nutrition Society, 56*(3), 1025-1039. https://doi.org/10.1079/pns19970107

Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach.* (2e éd.). Springer New York. http://dx.doi.org/10.1007/b97636

Choy, E. S., O'Connor, R. S., Gilchrist, H. G., Hargreaves, A. L., Love, O. P., Vézina, F. et Elliott, K. H. (2021). Limited heat tolerance in a cold-adapted seabird: implications of a warming Arctic. *Journal of Experimental Biology, 224*(13). https://doi.org/10.1242/jeb.242168

Clairbaux, M., Fort, J., Mathewson, P., Porter, W., Strøm, H. et Grémillet, D. (2019). Climate change could overturn bird migration: Transarctic flights and high-latitude residency in a sea ice free Arctic. *Scientific Reports, 9*(1), 17767. https://doi.org/10.1038/s41598-019-54228-5

Clarke, A. et Rothery, P. (2008). Scaling of body temperature in mammals and birds. *Functional Ecology, 22*(1), 58-67. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01341.x

Conradie, S. R., Woodborne, S. M., Cunningham, S. J. et McKechnie, A. E. (2019). Chronic, sublethal effects of high temperatures will cause severe declines in southern African arid-zone birds during the 21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 116*(28), 14065-14070. https://doi.org/10.1073/pnas.1821312116

Corbeil-Robitaille, M. Z. (2023). *Refuges anti-prédation dans le paysage : processus de formation et sélection des îlots par les oiseaux nicheurs de l'île Bylot* [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Rimouski. https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/2813/

Cornelius Ruhs, E., Vézina, F., Walker, M. A. et 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

Cunningham, S. J., Gardner, J. L. et Martin, R. O. (2021). Opportunity costs and the response of birds and mammals to climate warming. *Frontiers in Ecology and the Environment, 19*(5), 300-307. https://doi.org/10.1002/fee.2324

Cunningham, S. J., Martin, R. O. et Hockey, P. A. R. (2015). Can behaviour buffer the impacts of climate change on an arid-zone bird? *Ostrich, 86*(1-2), 119-126. https://doi.org/10.2989/00306525.2015.1016469

Cunningham, S. J., Martin, R. O., Hojem, C. L. et Hockey, P. A. R. (2013). Temperatures in Excess of Critical Thresholds Threaten Nestling Growth and Survival in A Rapidly-Warming Arid Savanna: A Study of Common Fiscals. *PLoS One, 8*(9), e74613. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074613

Danks, H. V. (2004). Seasonal Adaptations in Arctic Insects. *Integrative and Comparative biology, 44*(2), 85-94. http://www.jstor.org/stable/3884657

Demers, R. (2024). *Analyse de l'activité printanière au-dessus de la neige chez le lemming variable (Dicrostonyx Groenlandicus) de l'Île d'Ellesmere* [Mémoire de maîtrise]. https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/3121/

Demers, R., O'Connor, R. S., Le Pogam, A., Young, K. G., Berteaux, D., Tam, A. et Vézina, F. (2023). Born in the cold: contrasted thermal exchanges and maintenance costs in juvenile and adult snow buntings on their breeding and wintering grounds. *Journal of comparative physiology B, 193*(5), 557-568. https://doi.org/10.1007/s00360-023-01502-8

Drent, R. H. et Daan, S. (1980). The prudent parent: adjustments in avian breeding. *Ardea, 55*(1-2), 225-252. https://doi.org/10.5253/arde.v68.p225

du Plessis, K. L., Martin, R. O., Hockey, P. A. R., Cunningham, S. J. et Ridley, A. R. (2012). The costs of keeping cool in a warming world: implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global change biology, 18*(10), 3063-3070. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02778.x

Dunn, R. E., Wanless, S., Daunt, F., Harris, M. P. et Green, J. A. (2020). A year in the life of a North Atlantic seabird: behavioural and energetic adjustments during the annual cycle. *Scientific Reports, 10*(1), 5993. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62842-x

Dzialowski, E. M. (2005). Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology, 30*(4), 317-334. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.01.005

Elliott, K. H., Le Vaillant, M., Kato, A., Speakman, J. R. et Ropert-Coudert, Y. (2013). Accelerometry predicts daily energy expenditure in a bird with high activity levels. *Biology Letters, 9*(1), 20120919. https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0919

Falconer, M., Mallory, M. et Nol, E. (2008). Breeding biology and provisioning of nestling snow buntings in the Canadian High Arctic. *Polar Biology, 31*, 483-489. https://doi.org/10.1007/s00300-007-0374-z

Farr, J. J., Haave-Audet, E., Thompson, P. R. et Mathot, K. J. (2021). No effect of passive integrated transponder tagging method on survival or body condition in a northern population of Black-capped Chickadees (Poecile atricapillus). *Ecology and Evolution, 11*(14), 9610-9620. https://doi.org/10.1002/ece3.7783

Fey, S. B., Siepielski, A. M., Nusslé, S., Cervantes-Yoshida, K., Hwan, J. L., Huber, E. R., ... Carlson, S. M. (2015). Recent shifts in the occurrence, cause, and magnitude of animal mass mortality events. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 112*(4), 1083-1088. https://doi.org/10.1073/pnas.1414894112

Forslund, P. et Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution, 10*(9), 374-378. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89141-7

Freeman, M. T., Czenze, Z. J., Schoeman, K. et McKechnie, A. E. (2020). Extreme hyperthermia tolerance in the world's most abundant wild bird. *Scientific Reports, 10*(1), 13098. https://doi.org/10.1038/s41598-020-69997-7

Funghi, C., McCowan, L. S. C., Schuett, W. et Griffith, S. C. (2019). High air temperatures induce temporal, spatial and social changes in the foraging behaviour of wild zebra finches. *Animal Behaviour, 149*, 33-43. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.01.004

Gardner, J. L., Amano, T., Sutherland, W. J., Clayton, M. et Peters, A. (2016). Individual and demographic consequences of reduced body condition following repeated exposure to high temperatures. *Ecology, 97*(3), 786-795. https://doi.org/10.1890/15-0642.1

Gaston, A. J. et Elliott, K. H. (2013). Effects of Climate-Induced Changes in Parasitism, Predation and Predator-Predator Interactions on Reproduction and Survival of an Arctic Marine Bird. *ARCTIC, 66*(1), 43-51. http://www.jstor.org/stable/23594606

Gaston, A. J., Hipfner, J. M. et Campbell, D. (2002). Heat and mosquitoes cause breeding failures and adult mortality in an Arctic-nesting seabird. *IBIS, 144*(2), 185-191. https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00038.x

Gerlich, H. S., Holmstrup, M., Schmidt, N. M. et Høye, T. T. (2025a). Phenological responses to climate change across taxa and local habitats in a high-Arctic arthropod community. *Ecological Monographs, 95*(1), e1643. https://doi.org/10.1002/ecm.1643

Gerlich, H. S., Holmstrup, M., Schmidt, N. M., Phillimore, A. B. et Høye, T. T. (2025b). Keeping up with climate change: have Arctic arthropods reached their phenological limits? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 292*(2051). https://doi.org/10.1098/rspb.2025.0350

Gerson, A. R., McKechnie, A. E., Smit, B., Whitfield, M. C., Smith, E. K., Talbot, W. A., … Wolf, B. O. (2019). The functional significance of facultative hyperthermia varies with body size and phylogeny in birds. *Functional Ecology, 33*(4), 597-607. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13274

Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., ... Bollache, L. (2012). Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1249*(1), 166-190. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x

Grémillet, D., Meslin, L. et Lescroël, A. (2012). Heat dissipation limit theory and the evolution of avian functional traits in a warming world. *Functional Ecology, 26*(5), 1001-1006. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02048.x

Grolemund, G. et Wickham, H. (2011). *Dates and Times Made Easy with lubridate* (version 1.9.4) [Logiciel]. Journal of Statistical Software. https://www.jstatsoft.org/v40/i03/

Grunst, M. L., Grunst, A. S., Grémillet, D., Kato, A., Gentès, S. et Fort, J. (2023). Keystone seabird may face thermoregulatory challenges in a warming Arctic. *Scientific Reports, 13*(1), 16733. https://doi.org/10.1038/s41598-023-43650-5

Harrison, N. D. et Kelly, E. L. (2022). Affordable RFID loggers for monitoring animal movement, activity, and behaviour. *PLoS One, 17*(10), e0276388. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276388

Herve, M. (2023). *RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics* (version 0.9-83-7) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire

Hill, R. W., Wyse, G. A. et Anderson, M. (2016). *Animal physiology* (4e éd.). Sinauer Associates.

Hoset, K., Espmark, Y., Moksnes, A., Haugan, T., Ingebrigtsen, M. et Lier, M. (2004). Effect of ambient temperature on food provisioning and reproductive success in snow buntings Plectrophenax nivalis in the high arctic. *Ardea, 92*, 239-246.

Hoset, K. S., Espmark, Y., Lier, M., Haugan, T., Wedege, M. I. et Moksnes, A. (2009). The effects of male mating behaviour and food provisioning on breeding success in snow buntings Plectrophenax nivalis in the high Arctic. *Polar Biology, 32*(11), 1649-1656. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0664-8

Høye, T. T. et Forchhammer, M. C. (2008). The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecology, 8*(1), 8. https://doi.org/10.1186/1472-6785-8-8

Hurst, R. J., Leonard, M. L., Watts, P. D., Beckerton, P. et Øritsland, N. A. (1982). Polar bear locomotion: body temperature and energetic cost. *Canadian Journal of Zoology, 60*(1), 40-44. https://doi.org/10.1139/z82-005

Hussell, D. J. T. (1972). Factors Affecting Clutch Size in Arctic Passerines. *Ecological Monographs, 42*(3), 317-364. https://doi.org/10.2307/1942213

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2018). *Special Report on Global Warming of 1.5°C*. http://www.ipcc.ch/report/sr15/

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647

Jansen, E., Christensen, J. H., Dokken, T., Nisancioglu, K. H., Vinther, B. M., Capron, E., ... Stendel, M. (2020). Past perspectives on the present era of abrupt Arctic climate change. *Nature Climate Change, 10*(8), 714-721. https://doi.org/10.1038/s41558-020-0860-7

Jardine, R. (2024). *Thermal and behavioural responses to warming temperatures in an Arctic breeding songbird* [Mémoire de maîtrise]. University of Windsor. https://uwindsor.scholaris.ca/items/5e225577-5837-4799-adcc-68facbf112a7

Jones, R. E. (1971). The incubation patch of birds. *Biological Reviews, 46*(3), 315-339. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1971.tb01048.x

Juhasz, C. C., Shipley, B., Gauthier, G., Berteaux, D. et Lecomte, N. (2020). Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology, 89*(3), 704-715. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13104

Koenigk, T., Key, J. et Vihma, T. (2020). Climate Change in the Arctic. Dans A. Kokhanovsky et C. Tomasi (dir.), *Physics and Chemistry of the Arctic Atmosphere* (p. 673-705). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33566-3_11

Lameris, T. K., Hoekendijk, J., Aarts, G., Aarts, A., Allen, A. M., Bienfait, L., ... van Langevelde, F. (2021). Migratory vertebrates shift migration timing and distributions in a warming Arctic. *Animal Migration, 8*(1), 110-131. https://doi.org/10.1515/ami-2020-0112

Le Pogam, A., Love, O. P., Régimbald, L., Dubois, K., Hallot, F., Milbergue, M., … Vézina, F. (2020). Wintering Snow Buntings Elevate Cold Hardiness to Extreme Levels but Show No Changes in Maintenance Costs. *Physiol Biochem Zool, 93*(6), 417-433. https://doi.org/10.1086/711370

Le Pogam, A., O'Connor, R. S., Love, O. P., Petit, M., Régimbald, L. et Vézina, F. (2021a). Coping with the worst of both worlds: Phenotypic adjustments for cold acclimatization benefit northward migration and arrival in the cold in an Arctic-breeding songbird. *Functional Ecology, 35*(6), 1240-1254. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13793

Le Pogam, A., O'Connor, R. S., Love, O. P., Drolet, J., Régimbald, L., Roy, G., … Vézina, F. (2021b). Snow Buntings Maintain Winter-Level Cold Endurance While Migrating to the High Arctic. *Frontiers in Ecology and Evolution, 9*. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.724876

Leishman, E. M., Franke, M., Marvin, J., McCart, D., Bradford, C., Gyimesi, Z. S., ... Graham, L. H. (2022). The Adrenal Cortisol Response to Increasing Ambient Temperature in Polar Bears (Ursus maritimus). *Animals, 12*(6), 672. https://doi.org/10.3390/ani12060672

Levillain, A., Reichert, S. et Massemin, S. (2025). The Complex Relationship Between High Temperatures and Avian Breeding Success: Insights From a Global Review. *Ecology and Evolution, 15*(8), e71771. https://doi.org/10.1002/ece3.71771

Love, O. P., Macdonald, C. A. et Mckinnon, E. A. (2025). *Canadian Snow Bunting Banding Network Protocol*.

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P. et Makowski, D. (2021a). *performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models* (version 0.16.0) [Logiciel]. Journal of Open Source Software. https://doi.org/10.21105/joss.03139

Lüdecke, D., Patil, I., et al., Ben-Shachar, M. S., Wiernik, B.M., Waggoner, P. et Makowski, D. (2021b). *see: An R Package for Visualizing Statistical Models* (version 0.13.0) [Logiciel]. Journal of Open Source Software. https://doi.org/10.21105/joss.03393

Lyon, B. E. et Montgomerie, R. D. (1985). Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care? *Behavioral Ecology and Sociobiology, 17*(3), 279-284. https://doi.org/10.1007/BF00300147

Lyon, B. E., Montgomerie, R. D. et Hamilton, L. D. (1987). Male Parental Care and Monogamy in Snow Buntings. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 20*(5), 377-382. http://www.jstor.org/stable/4600034

McKechnie, A. E., Hockey, P. A. R. et Wolf, B. O. (2012). Feeling the heat: Australian landbirds and climate change. *Emu - Austral Ornithology, 112*(2), i-vii. https://doi.org/10.1071/MUv112n2_ED

McKechnie, A. E., Whitfield, M. C., Smit, B., Gerson, A. R., Smith, E. K., Talbot, W. A., … Wolf, B. O. (2016). Avian thermoregulation in the heat: efficient evaporative cooling allows for extreme heat tolerance in four southern hemisphere columbids. *Journal of Experimental Biology, 219*(14), 2145-2155. https://doi.org/10.1242/jeb.138776

McKechnie, A. E. et Wolf, B. O. (2019). The Physiology of Heat Tolerance in Small Endotherms. *Physiology, 34*(5), 302-313. https://doi.org/10.1152/physiol.00011.2019

Meltofte, H. (1983). Arrival and pre-nesting period of the snow bunting Plectrophenax nivalis in East Greenland. *Polar Research, 1*(2), 185-198. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1751-8369.1983.tb00702.x

Merrill, L., Jones, T. M., Brawn, J. D. et Ward, M. P. (2021). Early-life patterns of growth are linked to levels of phenotypic trait covariance and postfledging mortality across avian species. *Ecology and Evolution, 11*(22), 15695-15707. https://doi.org/10.1002/ece3.8231

Molenaar, E., Bebbington, K., Matson, K. D. et Kingma, S. A. (2026). Temperature-Related Changes in Avian Nestling Provisioning: A Global Analysis. *Global Change Biology, 32*(4), e70871. https://doi.org/10.1111/gcb.70871

Montgomerie, R. et Lyon, B. (2020). *Snow Bunting (Plectrophenax nivalis), version 1.0.* Birds of the World. https://doi.org/10.2173/bow.snobun.01

Morley, S. A., Barnes, D. K. A. et Dunn, M. J. (2019). Predicting Which Species Succeed in Climate-Forced Polar Seas. *Frontiers in Marine Science, 5*, 507. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00507

Mouton, J. C., Tobalske, B. W., Wright, N. A. et Martin, T. E. (2020). Risk of predation on offspring reduces parental provisioning, but not flight performance or survival across early life stages. *Functional Ecology, 34*(10), 2147-2157. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13650

Muggeo, V. M. R. (2008). *segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships* (version 2.1-4) [Logiciel]. The R Journal. https://cran.r-project.org/doc/Rnews/

Müller, K. (2023). *hms: Pretty Time of Day* (version 1.1.3) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=hms

Nilsson, J. Å. et Nord, A. (2018). Testing the heat dissipation limit theory in a breeding passerine. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 285*(1878). https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0652

Nord, A. et Nilsson, J. Å. (2019). Heat dissipation rate constrains reproductive investment in a wild bird. *Functional Ecology, 33*(2), 250-259. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13243

O'Connor, R. S., Le Pogam, A., Young, K. G., Love, O. P., Cox, C. J., Roy, G., … Vézina, F. (2022). Warming in the land of the midnight sun: breeding birds may suffer greater heat stress at high- versus low-Arctic sites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289*(1981). https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0300

O'Connor, R. S., Le Pogam, A., Young, K. G., Robitaille, F., Choy, E. S., Love, O. P., … Vézina, F. (2021). Limited heat tolerance in an Arctic passerine: Thermoregulatory implications for cold-specialized birds in a rapidly warming world. *Ecology and Evolution, 11*(4), 1609-1619. https://doi.org/10.1002/ece3.7141

O'Connor, R. S., Love, O. P., Régimbald, L., Le Pogam, A., Gerson, A. R., Elliott, K. H., … Vézina, F. (2024). An arctic breeding songbird overheats during intense activity even at low air temperatures. *Scientific Reports, 14*(1), 15193. https://doi.org/10.1038/s41598-024-65208-9

O'Connor, R. S., Smit, B., Talbot, W. A., Gerson, A. R., Brigham, R. M., Wolf, B. O. et McKechnie, A. E. (2018). Avian thermoregulation in the heat: is evaporative cooling more economical in nocturnal birds? *Journal of Experimental Biology, 221*(17). https://doi.org/10.1242/jeb.181420

Oiseaux Canada. (2023). *Système de surveillance faunique Motus*. https://motus.org/?lang=fr

Olin, A. B., Dück, L., Berglund, P. A., Karlsson, E., Bohm, M., Olsson, O. et Hentati-Sundberg, J. (2024). Breeding failures and reduced nest attendance in response to heat stress in a high-latitude seabird. *Marine Ecology Progress Series, 737*, 147-160. https://doi.org/10.3354/meps

Oswald, K. N., Evlambiou, A. A., Ribeiro, Â. M. et Smit, B. (2018). Tag location and risk assessment for passive integrated transponder-tagging passerines. *IBIS, 160*(2), 453-457. https://doi.org/10.1111/ibi.12558

Oswald, S. A. et Arnold, J. M. (2012). Direct impacts of climatic warming on heat stress in endothermic species: seabirds as bioindicators of changing thermoregulatory constraints. *Integrative Zoology, 7*(2), 121-136. https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00287.x

Oswald, S. A., Bearhop, S., Furness, R. W., Huntley, B. et Hamer, K. C. (2008). Heat stress in a high-latitude seabird: effects of temperature and food supply on bathing and nest attendance of great *skuas Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology, 39*(2), 163-169. https://doi.org/10.1111/j.2008.0908-8857.04187.x

Overland, J., Dunlea, E., Box, J. E., Corell, R., Forsius, M., Kattsov, V., ... Wang, M. (2019). The urgency of Arctic change. *Polar Science, 21*, 6-13. https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.11.008

Overland, J. E. (2020). Less climatic resilience in the Arctic. *Weather and Climate Extremes, 30*, 100275. https://doi.org/10.1016/j.wace.2020.100275

Patel, K. K. (2022). *Using Genetic Approaches to Study Local Adaptation and Reproductive Success in Snow Buntings (Plectrophenax nivalis)* [Thèse de doctorat]. University of Windsor. https://uwindsor.scholaris.ca/items/8047f4bd-f91d-4c7f-9c61-53826b98bf51

Pollock, H. S., Brawn, J. D. et Cheviron, Z. A. (2021). Heat tolerances of temperate and tropical birds and their implications for susceptibility to climate warming. *Functional Ecology, 35*(1), 93-104. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13693

Posit team. (2026). *RStudio: Integrated Development Environment for R* (version 2026.1.1.403) [Logiciel]. Posit Software. http://www.posit.co/

Post, E., Alley, R. B., Christensen, T. R., Macias-Fauria, M., Forbes, B. C., Gooseff, M. N., ... Wang, M. (2019). The polar regions in a 2°C warmer world. *Science Advances, 5*(12), eaaw9883. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw9883

Prinzinger, R., Preßmar, A. et Schleucher, E. (1991). Body temperature in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 99*(4), 499-506. https://doi.org/10.1016/0300-9629(91)90122-S

Rantanen, M., Karpechko, A. Y., Lipponen, A., Nordling, K., Hyvärinen, O., Ruosteenoja, K., … Laaksonen, A. (2022). The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth & Environment, 3*(1), 168. https://doi.org/10.1038/s43247-022-00498-3

Ratnayake, C., Morosinotto, C., Ruuskanen, S., Villes, A. et Thomson, R. L. (2014). Passive Integrated Transponders (PIT) on a small migratory passerine bird: absence of deleterious short and long-term effects. *Ornis Fennica, 91*(4), 244–255. https://ornisfennica.journal.fi/article/view/133861

R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (version 4.4.3) [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Remeš, V., Matysioková, B. et Vrána, J. (2020). Adaptation and constraint shape the evolution of growth patterns in passerine birds across the globe. *Frontiers in Zoology, 17*(1), 29. https://doi.org/10.1186/s12983-020-00377-7

Rezende, E. L. et Bacigalupe, L. D. (2015). Thermoregulation in endotherms: physiological principles and ecological consequences. *Journal of Comparative Physiology B, 185*(7), 709-727. https://doi.org/10.1007/s00360-015-0909-5

Richter-Menge, J., Druckenmiller, M. L., Andersen, J. K., Andreassen, L. M., Baker, E. H., Ballinger, T. J., ... Zador, S. (2020). The Arctic. *Bulletin of the American Meteorological Society, 101*(8), S239-S286. https://doi.org/10.1175/BAMS-D-20-0086.1

Riquier, A. (2024). *Assessing the effects of environmentally-mediated phenological matching of an Arctic-breeding songbird to its arthropod prey* [Mémoire de maîtrise]. University of Windsor. https://uwindsor.scholaris.ca/server/api/core/bitstreams/fcd4371c-198f-4a4a-89d6-fc97fb5d79c7/content

Romero, L. M., Soma, K. K., O'Reilly, K. M., Suydam, R. et Wingfield, J. C. (1998). Hormones and territorial behavior during breeding in snow buntings (*Plectrophenax nivalis*): an Arctic-breeding songbird. *Hormones and Behavior, 33*(1), 40-47. https://doi.org/10.1006/hbeh.1997.1432

Rowland, E., Love, O. P., Verspoor, J. J., Sheldon, L. et Williams, T. D. (2007). Manipulating rearing conditions reveals developmental sensitivity in the smaller sex of a passerine bird, the European starling Sturnus vulgaris. *Journal of Avian Biology, 38*, 612-618. https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2007.04082.x

Satinoff, E. (1994). Behavioral Thermoregulation in the Cold. *Comprehensive Physiology, 1994*(11S14), 481-505. https://doi.org/10.1002/j.2040-4603.1994.tb01167.x

Saulnier-Talbot, É., Duchesne, É., Antoniades, D., Arseneault, D., Barnard, C., Berteaux, D., ... Bêty, J. (2024). Expert elicitation of state shifts and divergent sensitivities to climate warming across northern ecosystems. *Communications Earth & Environment, 5*(1), 624. https://doi.org/10.1038/s43247-024-01791-z

Schauberger, P. et Walker, A. (2025*). openxlsx: Read, Write and Edit xlsx Files* (version 4.2.8) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=openxlsx

Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V. et Irving, L. (1950a). Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *The Biological bulletin, 99*(2), 259-271. https://doi.org/10.2307/1538742

Scholander, P. F., Walters, V., Hock, R. et Irving, L. (1950b). Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *The Biological bulletin, 99*(2), 225-236. https://doi.org/10.2307/1538740

Senécal, S. (2020). *Qualité de la nourriture comme déterminant de l'effort de nourrissage chez deux espèces de mésanges* [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Rimouski. https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/1883/

Smith, R. D. (1992). Age determination, wing-feather colour and wing-length change in Snow Buntings Plectrophenax nivalis. *Ringing & Migration, 13*(1), 43-51. https://doi.org/10.1080/03078698.1992.9674014

Søraker, J. S., Wright, J., Hanslin, F. et Pepke, M. L. (2023). The evolution of extra-pair paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology, 34*(5), 780-789. https://doi.org/10.1093/beheco/arad053

Speakman, J. R. et Król, E. (2010a). The Heat Dissipation Limit Theory and Evolution of Life Histories in Endotherms—Time to Dispose of the Disposable Soma Theory? *Integrative and Comparative biology, 50*(5), 793-807. https://doi.org/10.1093/icb/icq049

Speakman, J. R. et Król, E. (2010b). Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms. *Journal of Animal Ecology, 79*(4), 726-746. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01689.x

Speakman, J. R. et Król, E. (2011). Limits to sustained energy intake. XIII. Recent progress and future perspectives. *Journal of Experimental Biology, 214*(2), 230-241. https://doi.org/10.1242/jeb.048603

Tapper, S., Nocera, J. J. et Burness, G. (2020a). Experimental evidence that hyperthermia limits offspring provisioning in a temperate-breeding bird. *Royal Society Open Science, 7*(10). https://doi.org/10.1098/rsos.201589

Tapper, S., Nocera, J. J. et Burness, G. (2020b). Heat dissipation capacity influences reproductive performance in an aerial insectivore. *The Journal of experimental biology 223*(10). https://doi.org/10.1242/jeb.222232

Tieleman, B. I. et Williams, J. B. (1999). The role of hyperthermia in the water economy of desert birds. *Physiological and biochemical zoology, 72*(1), 87-100. https://doi.org/10.1086/316640

Tieleman, B. I. et Williams, J. B. (2002). Effects of food supplementation on behavioural decisions of hoopoe-larks in the Arabian Desert: balancing water, energy and thermoregulation. *Animal Behaviour, 63*(3), 519-529. https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1927

Tulp, I. et Schekkerman, H. (2009). Has Prey Availability for Arctic Birds Advanced with Climate Change? Hindcasting the Abundance of Tundra Arthropods Using Weather and Seasonal Variations. *ARCTIC, 61*(1), 48. https://doi.org/10.14430/arctic6

United Nations Framework Convention on Climate Change (UNFCCC). (2015). *Adoption of the Paris Agreement*. http://go.nature.com/2mmbWvt

van Beest, F. M., Beumer, L. T., Andersen, A. S., Hansson, S. V. et Schmidt, N. M. (2021). Rapid shifts in Arctic tundra species' distributions and inter-specific range overlap under future climate change. *Diversity and Distributions, 27*(9), 1706-1718. https://doi.org/10.1111/ddi.13362

Van De Ven, T. M. F. N., McKechnie, A. E., Er, S. et Cunningham, S. J. (2020). High temperatures are associated with substantial reductions in breeding success and offspring quality in an arid-zone bird. *Oecologia, 193*(1), 225-235. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04644-6

Wagner, G. F., Mourocq, E. et Griesser, M. (2019). Distribution of Experimentally Increased Costs of Parental Care Among Family Members Depends on Duration of Offspring Care in Biparental Birds. *Frontiers in Ecology and Evolution, 7*. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00366

Walsh, J. E. (2014). Intensified warming of the Arctic: Causes and impacts on middle latitudes. *Global and Planetary Change, 117*, 52-63. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2014.03.003

Wheeler, M., Ton, R., Brandl, H. B., Schuett, W. et Griffith, S. C. (2025). Reduced parental brood visit rate in wild zebra finches Taeniopygia castanotis is correlated with high maximum daily ambient temperature. *Journal of Avian Biology, 2025*(1), e03152. https://doi.org/10.1111/jav.03152

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (version 4.0.2) [Logiciel]. https://ggplot2.tidyverse.org

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., … Yutani, H. (2019). *Welcome to the tidyverse* (version 2.0.0) [Logiciel]. Journal of Open Source Software. https://doi.org/10.21105/joss.01686

Wickham, H. et Bryan, J. (2025). *readxl: Read Excel Files* (version 1.4.5) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=readxl

Wiley, E. M. et Ridley, A. R. (2016). The effects of temperature on offspring provisioning in a cooperative breeder. *Animal Behaviour, 117*, 187-195. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.009

Williams, T. D. (2012). *Physiological Adaptations for Breeding in Birds*. Princeton University Press. http://www.jstor.org/stable/j.ctt7rrg2

Wolf, B. (2000). Global warming and avian occupancy of hot deserts: a physiological and behavioral perspective. *Revista chilena de historia natural, 73*, 395-400. http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0716-078X2000000300003&nrm=iso

Yu, L., Zhong, S., Vihma, T. et Sun, B. (2021). Attribution of late summer early autumn Arctic sea ice decline in recent decades. *npj Climate and Atmospheric Science, 4*(1), 3. https://doi.org/10.1038/s41612-020-00157-4

Yurkowski, D. J., Hussey, N. E., Ferguson, S. H. et Fisk, A. T. (2018). A temporal shift in trophic diversity among a predator assemblage in a warming Arctic. *Royal Society Open Science, 5*(10). https://doi.org/10.1098/rsos.180259