



**HAL**  
open science

# Ecologie comportementale des stratégies d'incubation des bécasseaux arctiques : contraintes et conséquences dans un écosystème en mutation

Nicolas Meyer

► **To cite this version:**

Nicolas Meyer. Ecologie comportementale des stratégies d'incubation des bécasseaux arctiques : contraintes et conséquences dans un écosystème en mutation. Sciences agricoles. Université Bourgogne Franche-Comté, 2021. Français. NNT : 2021UBFCD008 . tel-03346440

**HAL Id: tel-03346440**

**<https://theses.hal.science/tel-03346440>**

Submitted on 16 Sep 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE  
FRANCHE-COMTE**

**Préparée au laboratoire chrono-environnement**

Ecole doctorale n° 554, Environnements-Santé

Discipline : Sciences de la vie

Spécialité : Ecologie Comportementale

Par

Monsieur Meyer Nicolas

**Ecologie comportementale des stratégies d'incubation des bécasseaux  
arctiques : contraintes et conséquences dans un écosystème en mutation.**

Thèse présentée et soutenue à Besançon, le 29 janvier 2021

Composition du Jury :

Madame, Meylan, Sandrine Professeure, Université la Sorbonne	Rapporteure
Monsieur, Allainé, Dominique Professeur, Université Claude-Bernard Lyon 1	Rapporteur
Monsieur Dechaume-Moncharmont, François-Xavier, Professeur, Université Claude-Bernard Lyon 1	Examinateur
Monsieur, Moreau, Jérôme, Maître de Conférences, Université Bourgogne Franche-Comté	Examinateur
Monsieur, Yannic, Glenn, Maître de Conférences, Université Savoie Mont Blanc	Examinateur
Monsieur, Bollache, Loïc, PR1, Université Bourgogne Franche-Comté	Directeur de thèse
Monsieur, Gilg, Olivier, Chercheur associé, Université Bourgogne Franche-Comté	Codirecteur de thèse
Madame, Afonso-Douablin, Eve, Maître de Conférences, Université Bourgogne Franche-Comté	Co-encadrante de thèse



**Titre :** Ecologie comportementale des stratégies d'incubation des bécasseaux arctiques : contraintes et conséquences dans un écosystème en mutation.

**Mots clés :** comportement d'incubation, Arctique, prédation, température au sol, productivité, changement climatique

**Résumé :** Pour contribuer à prédire les effets du changement climatique sur la biosphère, ce travail propose une approche originale, empruntée à l'écologie comportementale : étudier les comportements de soins parentaux des bécasseaux (genre *Calidris*), leurs déterminants et leurs conséquences sur le succès reproducteur. Ces migrateurs au long-cours rejoignent l'Arctique, où les changements sont particulièrement rapides, pour se reproduire pendant la courte saison estivale. Sous ces latitudes, les conditions abiotiques ainsi que la disponibilité en ressources sont très variables, et la prédation est la cause principale d'échec de la reproduction. Le succès reproducteur des bécasseaux dépend alors de la capacité des adultes à se reproduire et à fournir les soins nécessaires à la survie et au développement des jeunes. Contraints de s'alimenter chaque jour, le comportement des adultes correspond à la gestion du compromis entre investir dans les soins parentaux ou se nourrir, entre reproduction et survie. L'incubation empêchant l'adulte de s'alimenter, deux stratégies d'incubation, caractérisées par la répartition de la charge des soins entre les parents, ont évolué chez ce petit groupe d'espèces. La stratégie biparentale repose sur la coopération des deux parents qui se relaient au nid alors que pour la stratégie uniparentale, un seul adulte est en charge des soins.

Le premier chapitre de ma thèse s'attache à discuter les principales hypothèses évolutionnistes formulées pour expliquer l'émergence de cette diversité de stratégies chez les bécasseaux, avant de décrire la variabilité du comportement d'incubation entre ces stratégies.

Les travaux présentés dans les deux chapitres suivants reposent sur l'analyse du comportement d'incubation (via l'enregistrement de la température d'incubation) et le suivi de plusieurs centaines de nids (date de ponte, succès ou échec) d'une diversité d'espèces de bécasseaux (7 à 9 espèces), suivis selon un protocole standardisé, à l'échelle circumpolaire (12-15 sites

d'étude) et sur plusieurs années (2016-2018 et 2016-2019).

Le deuxième chapitre est consacré à l'étude des relations entre le comportement d'incubation, et des variables environnementales comme la température au sol et la productivité primaire, utilisée comme proxy de l'abondance d'arthropodes terrestres. Ce travail montre que le comportement d'incubation est fortement corrélé à ces variables chez les espèces uniparentales, contrairement aux espèces biparentales, témoignant d'une contrainte énergétique forte.

Le troisième chapitre traite quant à lui de la relation entre la stratégie d'incubation, le comportement d'incubation, et le risque de prédation des nids. Ce travail démontre que le risque de prédation varie selon le comportement d'incubation et que la stratégie uniparentale contraint l'adulte à adopter un comportement plus risqué.

Enfin, le quatrième chapitre présente, sous la forme d'une revue bibliographique, des éléments de discussion autour des avantages et inconvénients relatifs à chacune des stratégies au regard des changements abiotiques et biotiques prédits dans l'Arctique. Les soins parentaux déterminant le nombre et la qualité des jeunes recrutés dans la population, cette revue fait le lien entre les résultats originaux présentés dans ma thèse et des préoccupations plus larges de biologie de la conservation.

En résumé, mes travaux montrent que les stratégies d'incubation, résultats d'une histoire évolutive complexe dans des environnements parfois extrêmes, déterminent le comportement d'incubation, influencent le risque de prédation du nid et contraignent l'aptitude des adultes à tamponner les variations des conditions environnementales. Aujourd'hui soumis à une mutation rapide de leur environnement, mes travaux questionnent le maintien des bécasseaux et de leurs stratégies de reproduction dans les écosystèmes arctiques.

**Title:** Behavioural ecology of arctic sandpipers' incubation strategies: constraints and consequences in a changing ecosystem

**Keywords:** incubation behaviour, Arctic, predation, ground-surface temperature, productivity, climate change.

**Abstract:** To help predict the effects of climate change on the biosphere, this work offers an original approach inspired from a behavioural ecology framework: studying parental care behaviour of sandpipers (*Calidris* genus), their constraints and their consequences on reproductive success. These long-distance migrants move to the Arctic, which currently experiences rapid changes, to breed during the short summer season. Under those latitudes, abiotic conditions as well as resource availability are highly variable and predation is the main cause of reproductive failure. Therefore, sandpipers' reproductive success depends on adults' ability to initiate reproduction and to provide their young with the care required for their survival and development. As sandpipers must forage, parental effort that enhances current reproductive success is traded off against foraging that enhances adult's survival. Adults' behaviour hence results from the management of this steady trade off. Since incubation prevents the adult from foraging, sandpipers evolved two incubation strategies, defined as the partitioning of incubation duties between partners, which resolve this trade-off in different ways. The biparental strategy relies on the cooperation of both parents who take turns at the nest, while a single adult incubates in the uniparental strategy.

The first chapter of my thesis aims at discussing the main evolutionary hypotheses formulated to explain the emergence of such a diversity of strategies in sandpipers and describes the incubation behaviour variability between strategies.

The next two chapters rely on the monitoring of hundreds of nests (provide estimated laying date and nest fate as successful or predated) from a diversity of sandpiper species (from 7 to 9 species),

which incubation behaviour was monitored using a standardized protocol (recording of nest temperature), at the circumpolar scale (12-15 study sites) and over several years (from 2016 to 2018 and from 2016 to 2019).

The second chapter is devoted to the study of the relationships between incubation behaviour and two environmental variables: ground-surface temperature and primary productivity used as a proxy of terrestrial arthropods' abundance. From this work, we demonstrate that uniparental species show strong relationships between these variables and incubation behaviour, whereas biparental species do not.

The third chapter deals with the relationships between incubation strategy, incubation behaviour, and the risk of nest predation. This work shows that the risk of nest predation varies with incubation behaviour. Moreover, the uniparental strategy constrains adults to adopt a riskier incubation behaviour.

Finally, the fourth chapter discusses, in the form of a literature review, the relative advantages and drawbacks of each parental care strategy with regard to the abiotic and biotic changes predicted in the Arctic. Since parental care determines the number and quality of young recruited in the population, this review links the original results presented in my thesis with broader concerns in conservation biology.

In summary, my work shows that incubation strategies, which result from a complex evolutionary history in extreme environments, determine incubation behaviour, influence the risk of nest predation and constrain adults' ability to buffer environmental conditions to enhance their offspring survival and development. Hence, my work questions the conservation of sandpipers and their reproductive strategies in arctic ecosystems that currently experience rapid changes.



*Amen Père,*

# Remerciements

Rendre hommage à tous les efforts que vous avez faits pour moi au cours de ces trois années est un exercice complexe tant l'aide morale, matérielle et scientifique a été déterminante. Rédiger des remerciements force à la modestie ceux qui se méprennent, mais pour ceux qui se souviennent c'est rendre compte que l'accomplissement d'ambitions personnelles n'est possible que lorsque d'autres vous accordent leur confiance et vous donnent de leur temps. Vous avez, tous à votre façon, comblé un manque d'assurance et m'avez permis d'apprendre de vous. Pour vous remercier à la hauteur de votre engagement à mes côtés, et parce que certains remerciements sonneront comme des excuses, je ne me contraindrai à aucune fausse pudeur.

Je transmets mes premiers remerciements à Eve Afonso, Loïc Bollache et Olivier Gilg qui ont proposé ce sujet de thèse, l'ont défendu et m'ont permis de relever le défi. Vous m'avez offert l'incroyable opportunité de travailler à vos côtés sur un sujet absolument passionnant et je vous en suis très reconnaissant.

Loïc, merci d'avoir vu un collaborateur en l'étudiant « old school » que j'étais. Tu m'as fait confiance dès le début de notre collaboration et, voyant l'angoisse naître chez moi, tu m'as régulièrement rassuré et aidé moralement. Au cours de ma thèse, tu as souvent apporté la vision d'ensemble qu'il me manquait pour construire sa ligne directrice, tout en discutant finement nos hypothèses. Attentionné et profondément humain, tu m'as donné de nombreux conseils qui résonneront encore longtemps dans mon esprit.

Olivier, en France comme sur le terrain, j'ai énormément appris à tes côtés et je suis fier d'avoir pu participer aux projets que tu défends depuis si longtemps. Merci d'avoir intégré un bleu dans ton équipe et de lui avoir enseigné tant de choses. Tu as été un référent et tuteur scientifique d'une très grande qualité, si je peux en juger, et avec lequel j'ai toujours pris un immense plaisir et intérêt à discuter. Au-delà de l'aspect scientifique tu m'as très généreusement ouvert les portes de chez toi et m'as permis de partager des moments avec ta famille et les membres du GREA. Merci pour la confiance que tu m'as accordée.

Merci à Jérôme Moreau, Frédéric Barraquand, Emmanuelle Gillot et Francis Raoul d'avoir accepté de rejoindre mon comité de thèse pour nous aider tous à y voir plus clair lorsque nous manquions de recul. Je suis particulièrement reconnaissant à Jérôme Moreau d'avoir participé très régulièrement à nos échanges et pour ton aide précieuse depuis le début de ma thèse. Merci pour vos encouragements et pour votre attention.

Un grand merci à Eve Afonso, François-Xavier Dechaume-Moncharmont et à Matthias Galipaud pour l'aide que vous m'avez accordée en statistiques ainsi que pour votre soutien et vos conseils. Pédagogues et passionnés, vous avez le talent de susciter l'intérêt, alors merci pour cette inspiration.

Je remercie le laboratoire Chrono-environnement et sa gouvernance de m'avoir offert les conditions matérielles nécessaires à la réalisation de ma thèse. Merci également à l'Université de Franche-Comté et à l'école doctorale Environnement-Santé d'avoir accepté ma candidature, de m'avoir permis de participer à des travaux de recherche et de proposer des formations intéressantes, dont je remercie les dispensateurs. Merci également aux gestionnaires : Sylvie Costille, Agnès Jodon et Nathalie Puillet qui m'ont souvent porté secours quand je me perdais dans les papiers. Je tiens aussi à remercier Martine Gautheron pour sa disponibilité et l'aide qu'elle m'a fournie pour mettre ma thèse en ordre. Je remercie enfin le département pour le financement de mon travail au cours de cette thèse.

Je remercie très chaleureusement le GREA (Groupe de Recherche en Ecologie Arctique) et l'équipe de passionnés qui donne vie à cette association, dans une ambiance toujours familiale. C'est au sein de

ce groupe de recherche que j'ai appris la plus grande partie des enseignements que je retiendrai de cette thèse, du terrain à l'analyse des données jusqu'à leur publication. C'est grâce à cette organisation que j'ai pu participer à des projets de recherche aussi passionnants et grâce à ses actions de communication que le grand public est informé des enjeux de la situation dans l'Arctique. Je tiens donc à saluer et à remercier chacun des membres qui contribue à la vie de cette association.

Je tiens à remercier tout particulièrement certains membres du GREA avec qui j'ai pu partager des moments hors du temps, dans la Toundra. Un immense merci à Brigitte Sabard (Tata toundra) pour l'ensemble des casquettes que tu portes sur le terrain (scientifique, logisticienne, médecin, confidente, cuisinière, etc.) et pour les attentions que tu as souvent eues à mon égard. Merci également à Vladimir, le petit frère que je retrouve en allant sur le terrain, pour nos longues conversations, pour la multitude de passions que tu entretiens, pour ta confiance et pour ces moments de détente ! Je te souhaite une bonne continuation dans l'accomplissement de tes ambitions ! Enfin, merci à Éric Buchel dont le courage nous a tous scotchés plus d'une fois et qui m'a appris à baguer (ça ne s'oublie pas ces choses-là). À Vadim Heuacker pour toutes ces histoires incroyables partagées. À Dimitri Zver (Dima) pour les valeurs que nous avons en commun, pour nos grandes conversations et pour ta confiance. Et enfin, merci à Marie-Amélie Forin-Wiart pour tes enseignements, tes conseils, les fous-rire et pour tout ce qu'on a partagé à Sabetta, entre expatriés – j'en garde un super souvenir !

Je quitte la France un instant pour remercier nos collègues russes, avec la même chaleur que celle de l'accueil qu'ils réservent aux amis de Brigitte et Olivier. Merci à Natalya Sokolova (Natasha), Alexandr Sokolov (Sasha), Vasiliy Sokolov et Ivan Fufachev pour tous ces échanges scientifiques et culturels, pour votre travail, votre sympathie et pour votre immense générosité. спасибо большое ! Merci également à Dorothee Ehrich et Arnaud Tarroux pour les conversations passionnantes que nous avons eues lors de mes premiers pas dans l'Arctique Sibérien, à Erkuta.

Je tiens également à remercier tous les membres de l'Interaction Working Group, ce groupe de travail informel, composé de chercheurs et d'écologues de terrain, qui œuvrent pour récolter et analyser des données afin de nous informer sur l'état et le fonctionnement des écosystèmes arctiques. Je vous remercie pour votre travail, votre confiance, vos conseils et votre aide précieuse pendant la rédaction des articles. J'ai appris à vos côtés et je suis très fier d'avoir participé à un projet d'une telle envergure.

Enfin, je remercie Dominique Allainé et Sandrine Meylan, d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse. Merci aussi à François-Xavier Dechaume-Moncharmont et à Glenn Yannick d'avoir accepté d'en être les examinateurs.

Je pourrais écrire encore plusieurs pages maladroites pour exprimer la reconnaissance que j'éprouve envers ces personnes avec lesquelles j'ai travaillé et qui m'ont offert un apprentissage riche. Je dois pourtant garder du temps pour remercier toutes celles qui partagent ma vie personnelle, pour le soutien indéfectible qu'elles m'accordent et pour toutes les actions inspirantes qu'elles entreprennent.

Je tiens à remercier tout particulièrement Solègne Lhomme, ma plus grande force et mon plus grand soutien depuis plus de dix ans maintenant. Au cours de ces longues années d'études, souvent très prenantes, je t'ai refusé beaucoup de projets qui te tenaient à cœur pour satisfaire ma curiosité et répondre à mon anxiété. Tu as fait beaucoup de sacrifices, dont le dernier pour venir à Besançon et pour me permettre de travailler sur un sujet qui me passionne. Tu as toujours été patiente, attentionnée, animée par la volonté de m'aider. Mais au-delà de l'aide directe que tu m'apportes, tu es mon modèle d'équilibre, d'optimisme et de combativité. Qui me connaît vraiment sait à quel point ton soutien est décisif et ton attitude est inspirante pour moi. Je t'ai souvent promis des « plus tard » que je vais aujourd'hui pouvoir honorer.

Un père agronome, passionné d'ornithologie, amoureux de forêts boréales et de grands espaces subarctiques, ainsi qu'une mère passionnée par l'évolution du vivant et par les mouvements de la

Terre ; je me suis laissé influencer, de toute évidence. Mes passions pour l'écologie et pour l'ornithologie sont nées du bonheur immense que j'éprouve depuis l'enfance pendant les longs moments passés dans la nature avec mon père, François Meyer. Quant au goût de la Recherche, la curiosité insatiable, l'art de l'observation et l'excitation de l'expérimentation, c'est à ma mère, Bénédicte Meyer, à sa patience et à son infinie tendresse, que je le dois. Mes très chers parents, vous m'avez permis de faire des études dans des conditions optimales, m'avez toujours apporté votre soutien et surtout vous incarnez un modèle inspirant pour l'enfant, l'adolescent et désormais l'adulte que je suis. Je vous remercie infiniment et j'éprouve aujourd'hui une immense fierté à l'idée que vous lirez ces pages.

Comment font les « tous seuls » ? J'ai la chance d'être toujours accompagné par mon frère, Benoît Meyer. Je te donne souvent le rôle de grand frère, de celui qui me rassure et qui assouplit des scléroses que tu connais bien, merci de l'accepter et de contribuer à mon équilibre. Je te remercie d'avoir été ce modèle, souvent plus assuré et plus courageux que je ne le suis, qui me pousse à entreprendre et à me lancer. Je remercie également ma sœur, Marine Meyer, de quelques années notre ainée et qui nous a ouvert de nombreuses portes. Ton authenticité et ta force sont une grande source d'inspiration, ta douceur un inestimable réconfort. Je remercie aussi chaleureusement Garance Gambier et William Tati pour le bonheur que vous apportez à notre famille. À mon équipe, mes modèles, mes alliés, je suis extrêmement fier de vous. Votre engagement à mes côtés renforce mes convictions et entretient ma motivation.

Je tiens aussi à remercier mes grands-parents : Jacques Meyer, Janine Meyer, Philippe Mercier et Marie-Claire Mercier. Si je ressens toujours la culpabilité de ne pas pouvoir venir vous rendre visite plus souvent, je vous remercie pour tous les moments heureux passés en votre compagnie attentionnée. Je vous remercie pour les souvenirs d'enfants que vous m'avez laissés et, par-dessus tout, pour toutes les sagesses que vous m'avez enseignées. Je tiens aussi à remercier Sylvie Meyer pour l'admiration que tu as toujours suscitée chez moi dans la passion que tu entretiens avec la Nature. Tes attentions à mon égard sont précieuses et me touchent beaucoup.

Un immense merci à Geneviève, Clémence et Jean-François Lhomme. Geneviève ta gentillesse, ton attention, ton écoute et tes précieux conseils m'ont permis d'entreprendre nombre de projets pour lesquels je manquais de force. Jean-François, ta bonne humeur, ton incroyable sympathie et le plaisir que tu trouves dans le partage sont toujours un grand bonheur pour chacun d'entre nous. Enfin Clémence, ma petite sœur, toujours pleine de vie et pleine de rêves. Pour tout ce que nous partageons, tout ce qui nous anime tous les deux, je te remercie. Ta vie aussi a radicalement changé pendant cette thèse mais tu en es sortie forte et prends admirablement ta revanche, merci pour cette leçon ! Je n'oublie évidemment pas Mamie vers laquelle mes pensées divaguent souvent, toujours accompagnées d'admiration et tendresse. Merci pour tous ces sourires, toutes ces respirations, merci de m'avoir accueilli et de me faire confiance.

Je tiens à remercier Thibault Josse, un ami qui m'a soutenu dans les moments les plus difficiles que j'ai connus, sans jamais faire défaut. Nous nous sommes avant tout offerts du temps, quand la prépa ne nous en laissait que très peu. Tu as absolument toujours été là depuis, présent pour refaire le monde pendant des heures, pour débattre, pour conseiller, pour rire... Je te dois une grande partie de ce que j'essaye d'accomplir depuis le début de notre amitié. Face à ce monde parfois écœurant dont nous héritons, j'admire ton engagement et ta combativité dans la défense active de tes convictions humanistes.

Un immense merci accompagné d'un grand sourire à ce petit groupe d'irréductibles infortunés qui m'a souvent permis de m'évader et qui ne m'a jamais lâché. Pour certains nous avons scellé nos liens dans le sang, et pour tous nous les avons renforcés par un soutien indéfectible. Je veux donc remercier très chaleureusement Guylène Tillard, Joëlle Mettier, Gaëtan Lecordier et Quentin Michaud. Vous avez souvent pris soin de moi et me pardonnez tout. Je veux donc profiter de ces remerciements pour vous dire à quel point je suis honoré d'être votre ami. Ce travail je vous le dois en grande partie et puisque

vos vies ont toutes été bouleversées pendant ces trois années, je vous souhaite à toutes et à tous, et avec toute mon énergie, de vous épanouir à nouveau.

Je tiens aussi à remercier Magalie Aferiat, une amie chère qui s'est prise de passion pour l'herpétologie, et qui m'a toujours soutenu. Je suis fier de ce que tu as accompli et te remercie sincèrement de ton soutien.

Un immense merci à Silène Lartigue avec laquelle j'ai passé beaucoup de moments studieux, qu'elle a souvent transformés en moments heureux. Après l'aventure du double Master, nous avons commencé nos thèses en même temps et nous les avons achevées ensemble, en nous serrant les coudes. Tu as littéralement métamorphosé cette fin de thèse ! Passionnée de Nature, je te souhaite de trouver le temps de la contempler encore et encore et je me souhaite de pouvoir partager ces moments avec toi ! À très vite, chaussures de rando aux pieds, jumelles autour du cou et appareils photo dans les sacs !

Au cours de ces trois années de thèse, loin de ma région natale, j'ai rencontré des personnes qui ont rapidement occupé une place importante dans ma vie. Aussi, je remercie sincèrement mes amis, Anne-Caroline Pilu, Jonathan Klee, Claire Boulanger et Flora Kohlmuller pour le soutien que vous m'avez apporté, pour vos attentions et votre gentillesse. Vous avez transformé notre quotidien à Besançon et je ferai en sorte d'avoir encore plein d'occasions de vous remercier dans le futur ! Je tiens également à remercier Julia Cassecuelle et Léna Gérome qui ont longtemps été nos seules amies à Besançon et dont la bonne humeur et la tendresse ont été d'un grand réconfort. Bravo pour tout ce que vous avez accompli ces trois dernières années !

Je tiens à remercier Johana Fabre et Lucas Bernard pour votre amitié, pour vos attentions et pour avoir accueilli un thésard chez vous pendant plusieurs semaines ! Je vous souhaite à tous les deux, avec toute ma tendresse, de retrouver un équilibre.

Je remercie également Sylvain Haaby et Aurélie Deny pour votre gentillesse, pour tous les services que vous nous avez rendus et pour vos petites attentions délicieuses. J'espère que nous pourrions partager un peu plus de temps ensemble dans le futur.

Enfin, merci à tous les amis qui ont suivi mes aventures, avec qui j'ai repris ou perdu contact pendant ces dernières années mais qui ont occupé une place très importante dans ma vie : Valentin Olek, Lucie Daniel, Marie Vellay, Aurore de Longvilliers, Emma André, Lise Jaulmes, Gwen Farnier, Servane Mahé, Gaël Ledoux, Anna Verbe, Aurélia Le Naour, Maud Lenagard... Je vous souhaite à tous une bonne continuation, en espérant que nos chemins continueront de se construire ensemble ou se croiseront encore.

# Table des matières

Liste des communications .....	12
Introduction générale.....	14
1. La communauté des vertébrés terrestres arctiques.....	16
2. Les bécasseaux .....	18
2.1. Les conditions abiotiques en Arctique.....	19
2.2. Les ressources ou effets « bottom-up » .....	20
2.3. La prédation ou effets « top-down » .....	21
3. L'approche de l'écologie comportementale .....	25
4. Description des espèces modèles .....	28
5. Plan de thèse .....	31
<b>Chapitre 1</b> Présentation des espèces modèles et de leur comportement d'incubation.....	35
1. La phylogénie des limicoles.....	36
2. La diversité des stratégies de soins parentaux chez les bécasseaux.....	39
2.1. Les soins biparentaux.....	40
2.2. Les soins uniparentaux.....	40
2.3. Le « double-clutch system » .....	41
3. évolution des systèmes de reproduction : rôles des traits d'histoire de vie, analyses comparatives et hypothèses écologiques .....	45
3.1. Inertie phylogénétique : oviparité et mode de développement des jeunes.....	46
3.2. Les systèmes de reproduction comme des stratégies d'exploitation de l'environnement.....	48
3.3. Les systèmes de reproduction face à la prédation .....	52
3.4. Les systèmes de reproduction et la durée de la période de reproduction .....	55
3.5. Les systèmes de reproduction et les comportements de migration.....	58
4. Evolution des systèmes de reproduction : le rôle des conflits sexuels.....	61
4.1. Le point de départ : l'anisogamie .....	63
4.2. L'importance de l'environnement social .....	65
4.3. L'assurance de paternité et les soins parentaux .....	71
4.4. Résolution des conflits sexuels au quotidien : coopération, négociation, compensation et manipulation.....	78
5. Stratégies et comportement d'incubation.....	82
5.1. L'incubation.....	83
5.2. La gestion de l'incubation selon les stratégies .....	84

5.3. Les variations du comportement au cours du temps .....	88
<b>Chapitre 2</b> Behavioural responses of arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary production during incubation.....	95
1. Introduction.....	103
2. Materials and methods .....	104
2.1. Study sites .....	104
2.2. Study animals and nest detection.....	104
2.3. Incubation behaviour .....	105
2.4. Ground-surface temperature .....	105
2.5. Primary productivity .....	105
2.6. Data analysis .....	106
3. Results .....	106
4. Discussion .....	109
5. Credit authorship contribution statement.....	111
6. Declaration of competing interest .....	111
7. Acknowledgements .....	111
8. Appendix A. Supplementary data .....	112
9. References.....	112
<b>Chapitre 3</b> Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers.....	115
1. Introduction.....	122
2. Materials and methods .....	123
2.1. Study sites .....	123
2.2. Nest monitoring .....	123
2.3. Incubation behaviour and nest fate.....	124
2.4. Data analysis .....	124
3. Results .....	125
4. Discussion .....	128
5. Data availability statement .....	129
6. References.....	130
<b>Chapitre 4</b> Breeding strategies in a constrained and changing environment: a review for arctic sandpipers. ....	133
1. Introduction.....	134
2. Abiotic factors .....	138
2.1. Incubation behaviour and abiotic conditions .....	138



2.2.	Long term effects as a result of interactions between abiotic conditions and incubation behaviour .....	140
2.3.	Incubation behaviour flexibility to buffer variations of abiotic conditions .....	142
2.4.	Phenology and life-history strategies .....	143
2.5.	Life-history strategies and nest initiation .....	145
2.6.	Season length and sexual conflicts .....	147
3.	Bottom-up effects .....	149
3.1.	Climate change effects on arctic arthropods.....	149
3.2.	Incubation behaviour and resource availability .....	150
4.	Top-down effects .....	152
4.1.	Predation pressure on shorebirds' nests in a changing Arctic .....	152
4.2.	The role of predation in breeding system diversification.....	154
4.3.	Relationships between incubation behaviour and the risk of nest predation ....	155
4.4.	Incubation behaviour flexibility against predation.....	157
5.	Conclusion .....	159
Conclusions et perspectives .....		162
1.	Résumé des travaux .....	163
2.	Perspectives – Comportement de recherche alimentaire des bécasseaux.....	165
2.1.	Quand partir du nid pour aller se nourrir ? .....	168
2.2.	Où aller pour se nourrir ?.....	170
2.3.	Pendant combien de temps chercher à se nourrir ? .....	172
2.4.	Conclusions .....	173
Annexe 1 : Supplementary material.....		174
Annexe 2 : Supplementary material.....		179
Annexe 3 : Comment on "Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds" .....		184
Références.....		190

# Liste des communications

## Articles scientifiques :

Bulla, M., Reneerkens, J., Weiser, E.L., Sokolov, A., Taylor, A.R., Sittler, B., McCaffery, B.J., Ruthrauff, D.R., Catlin, D.H., Payer, D.C., Ward, D.H., Solovyeva, D.V., Santos, E.S.A., Rakhimberdiev, E., Nol, E., Kwon, E., Brown, G.S., Hevia, G.D., Gates, H.R., Johnson, J.A., van Gils, J.A., Hansen, J., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Conklin, J.R., Liebezeit, J., Bêty, J., Lang, J., Alves, J.A., Fernández-Elipe, J., Exo, K.-M., Bollache, L., Bertellotti, M., Giroux, M.-A., Pol, M. van de, Johnson, M., Boldenow, M.L., Valcu, M., Soloviev, M.Y., Sokolova, N., Senner, N.R., Lecomte, N., **Meyer, N.**, Schmidt, N.M., Gilg, O., Smith, P.A., Machín, P., McGuire, R.L., Cerboncini, R.A.S., Ottvall, R., Bemmelen, R.S.A. van, Swift, R.J., Saalfeld, S.T., Jamieson, S.E., Brown, S., Piersma, T., Albrecht, T., D'Amico, V., Lanctot, R.B., Kempnaers, B., 2019. Comment on "Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds." *Science* 364 (6445).

Gilg, O., Bollache, L., Afonso, E., Yannic, G., Schmidt, N.M., Hansen, L.H., Hansen, J., Sittler, B., Lang, J., **Meyer, N.**, Sabard, B., Gilg, V., Lang, A., Lebbbar, M., Haukisalmi, V., Henttonen, H., Moreau, J., 2019. Are gastrointestinal parasites associated with the cyclic population dynamics of their arctic lemming hosts? *International Journal of Parasitology: Parasites and Wildlife*, 10: 6-12.

**Meyer, N.**, Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., Bemmelen, R. van, Gilg, O., 2020. Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos*, 129(10): 1481–92.

**Meyer, N.**, Bollache, L., Galipaud, M., Moreau, J., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Brown, G., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R., Lang, J., Latty, C., Lecomte, N., McKinnon, L., Kennedy, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R., Varpe, Ø., Gilg, O., *Accepté le 16 Septembre 2020*. Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary productivity. *Science of the Total Environment*.

## **Poster :**

**Meyer, N.**, Bollache, L., Afonso, E., Gilg, O., 2020. Interactions indirectes, prédation et plasticité du comportement d'incubation des limicoles arctiques à stratégie monoparentale. Journée des Doctorants, Besançon, Décembre 2017.

## **Communications orales :**

**Meyer, N.**, Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., Bemmelen, R. van, Gilg, O., 2020. Comportement d'incubation des limicoles arctiques et conséquences sur le risque de prédation. Journée des Doctorants, Besançon, Décembre 2018.

**Meyer, N.**, Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., Bemmelen, R. van, Gilg, O., 2020. Parental investment in nest attentiveness reduces nest predation in arctic sandpipers. Colloque Ecology and Behaviour, Toulouse, Mai 2019.

**Meyer, N.**, Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., Bemmelen, R. van, Gilg, O., 2020. Parental investment in nest attentiveness reduces nest predation in arctic sandpipers. Forum des Jeunes Chercheurs, Dijon, Juin 2019.

# Introduction générale

Le début du XXI<sup>ème</sup> siècle est marqué par une profonde prise de conscience des impacts de l'Homme sur la biosphère (Vitousek et al., 1997). Il n'y a aujourd'hui plus de doute sur les effets négatifs du changement global, terme générique regroupant les modifications ou les altérations des habitats, la surexploitation des ressources et le changement climatique, sur la biosphère. La question centrale n'est donc plus de savoir si les écosystèmes et les espèces qui y vivent sont impactés par les activités anthropiques, mais dans quelles proportions et selon quelle dynamique ces perturbations affectent la biodiversité.

Les travaux réalisés au cours de ma thèse s'inscrivent dans ce besoin urgent de comprendre les processus qui influencent la dynamique des espèces, connaissances indispensables à la formalisation de modèles prédictifs sur les impacts du changement climatique. Ce contexte particulier est illustré par un réchauffement moyen rapide de l'atmosphère, la modification des climats (régime de précipitations, calendrier des saisons, etc.) et l'augmentation de la fréquence et de la durée des anomalies climatiques (Callaghan et al., 2004; Serreze and Barry, 2011; Collins et al., 2013; IPCC, 2014). Les projets scientifiques qui en étudient les effets sur la biosphère ont un double objectif : 1) la conservation des espèces et des écosystèmes et 2) tester des hypothèses à propos de la capacité des différents niveaux d'organisation du vivant à répondre aux variations de leur environnement.

Les études qui se centrent sur les réponses individuelles (physiologie, comportement, etc.) ou populationnelles (phénologie, distribution, etc.) au changement climatique n'offrent qu'une vision partielle de la réalité en isolant les organismes du réseau d'interactions qui a façonné leur histoire évolutive. En effet, les espèces interagissent et les effets du changement climatique sur chaque population se transmettent le long du réseau d'interactions, modifiant la structure et la dynamique des communautés. Ainsi, aux effets directs du changement des conditions abiotiques s'ajoutent les effets indirects sur la prédation (« contrôle top-down ») et sur les ressources (« contrôle bottom-up »), deux types de contrôle définis en écologie des communautés pour qualifier les interactions biotiques qui régulent la dynamique d'une population au sein d'un réseau trophique (Hunter and Price, 1992). Comprendre le fonctionnement d'une communauté et envisager les effets du changement climatique sur les

interactions qui la structurent augmentera considérablement notre capacité à prédire la dynamique des populations et à les conserver (van der Putten et al., 2004, 2010; Klein et al., 2008; Tylianakis et al., 2008; Wookey et al., 2009; Gilman et al., 2010; Gilg et al., 2012; Cahill et al., 2013; Ockendon et al., 2014).

Les écosystèmes arctiques présentent plusieurs intérêts majeurs dans la recherche de réponses et d'éléments de prédiction quant à l'avenir de la biodiversité face à ces nouvelles contraintes. En premier lieu, ces écosystèmes jouent actuellement le rôle de sentinelles de la planète, car ils se réchauffent à une vitesse environ deux fois plus importante que ce qui est décrit à l'échelle globale (Figures 1 et 2 ; Callaghan et al., 2004; Serreze and Barry, 2011; Collins et al., 2013; IPCC, 2014; Box et al., 2019). Par ailleurs, la communauté de vertébrés de l'Arctique, souvent décrite comme relativement simplifiée (Summerhayes and Elton, 1923; Krebs et al., 2003; Post et al., 2009; Legagneux et al., 2012), permet de contrôler finement les effets confondants de certaines interactions et facilite donc les tests d'hypothèses. De plus, la faible redondance fonctionnelle au sein de cet écosystème et la spécialisation (comportement, physiologie, morphologie) des espèces dans l'exploitation de ces environnements, le rend particulièrement vulnérable aux perturbations (Gilg et al., 2012). Enfin, l'Arctique est actuellement au centre de jeux de pouvoirs entre des grandes puissances économiques qui convoitent les ressources de son sous-sol et planifient leur exploitation, aujourd'hui facilitée par le changement climatique (p. ex réduction de la banquise dans le temps et l'espace). Une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes arctiques permettrait alors d'orienter ces décisions et de limiter les externalités négatives de tels projets (e.g. Andres et al., 2012b). L'urgence de la situation en Arctique, et les leçons et prédictions que nous pouvons en tirer en fait un modèle pour la recherche en écologie, pour la conservation des espèces, et pour la sensibilisation du grand public.

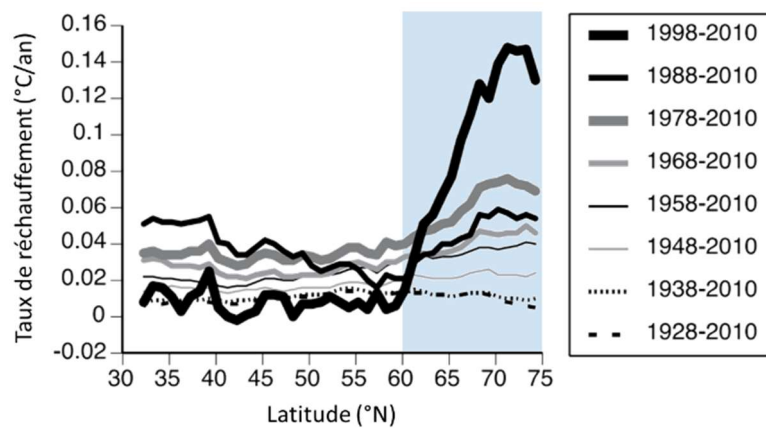


Figure 1 : Taux de réchauffement en fonction de la latitude et selon la période considérée sur l'intervalle de 1928 à 2010. Repris depuis Post et al. (Post et al., 2018).

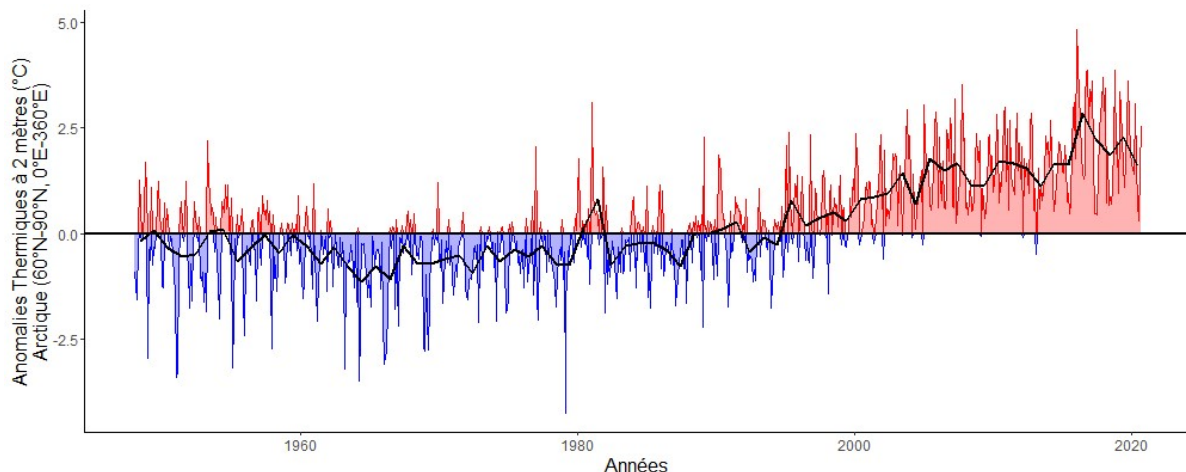


Figure 2 : Anomalies thermiques moyennes mensuelles mesurées à 2 mètres du sol dans l'Arctique (60-90°N) en fonction des années, de 1948 à septembre 2020 (NCEP/NCAR reanalysis). Les données sont disponibles à l'adresse suivante : [https://climatereanalyzer.org/reanalysis/monthly\\_tseries/](https://climatereanalyzer.org/reanalysis/monthly_tseries/) et citées dans (Box et al., 2019).

## 1. LA COMMUNAUTE DES VERTEBRES TERRESTRES ARCTIQUES

Dans l'Arctique, la communauté des vertébrés terrestres peut être représentée par un schéma relativement invariable composé de quelques groupes en interaction (Figure 3 ; Ims and Fuglei, 2005; Lamarre et al., 2017) : les prédateurs terrestres (renard polaire *Vulpes lagopus*, hermine *Mustela erminea*, etc.) et aviaires (labbes, goélands, corvidés, buse pattue, chouette

harfang, etc.), les rongeurs (lemmings, campagnols), les grands herbivores (rennes, bœufs musqués) et les oiseaux (passereaux, oies, canards, plongeurs, lagopèdes, limicoles, etc.). Les consommateurs primaires comme certains arthropodes, les oies, les rongeurs et les grands herbivores dépendent de la végétation rase qui caractérise la toundra et sa faible productivité (Walker et al., 2005). Les insectivores dépendent quant à eux des arthropodes terrestres qui peuplent la toundra (Hodkinson and Coulson, 2004; Wirta et al., 2015; Schmidt et al., 2017). Cet écosystème type n'est lui-même pas isolé : les ressources marines jouent souvent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers (e.g. les renards polaires qui exploitent des ressources marines, Angebjörn et al., 1994; Hersteinsson and Macdonald, 1996; Dalerum and Angerbjörn, 2000; Roth, 2002; Carbonell Ellgutter et al., 2020) et les migrations constituent autant d'échanges de matières entre des écosystèmes parfois très éloignés (Giroux et al., 2012).

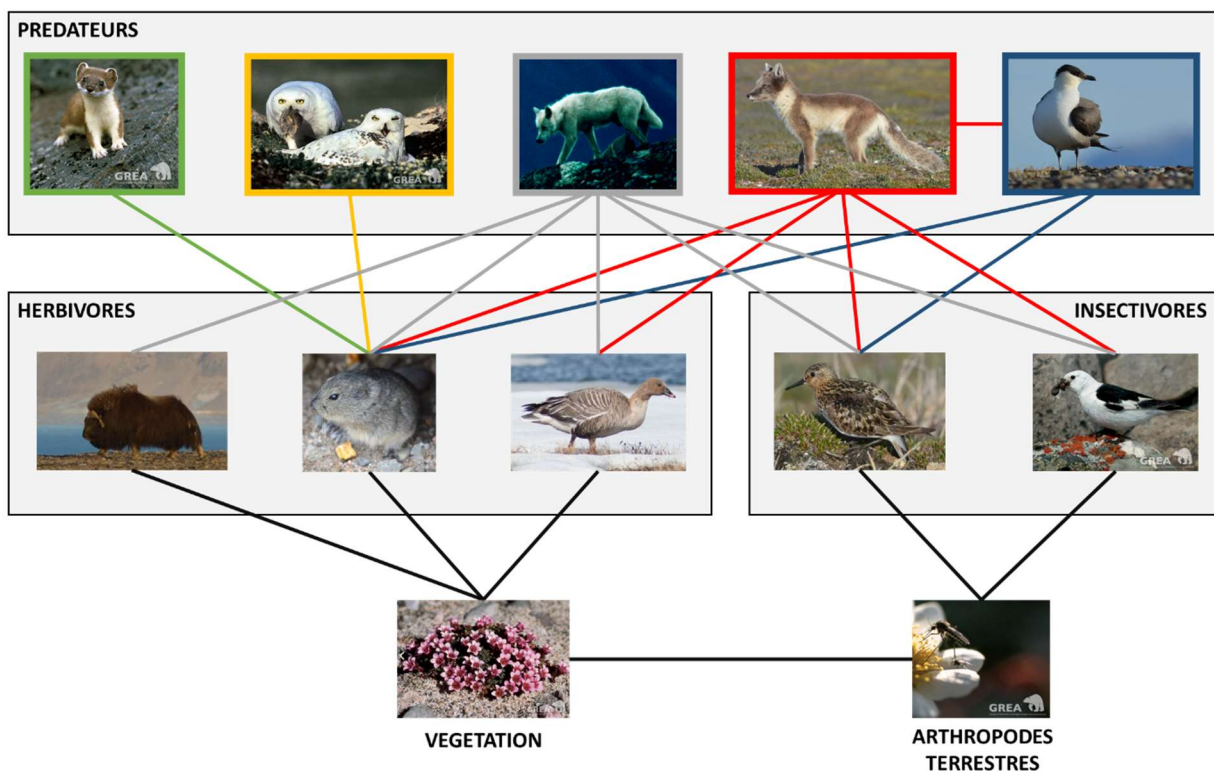


Figure 3 : Représentation simplifiée du réseau d'interactions arctique. Prédateurs, de gauche à droite : hermine (Mustela erminea crédits : B. Sabard et O. Gilg), harfang des neiges (Bubo scandiacus crédits : B. Sabard et O. Gilg), loup arctique (Canis lupus crédits : B. Sabard et O. Gilg), renard polaire (Vulpes lagopus), labbe à longue queue (Stercorarius longicaudus). Herbivore et insectivores, de gauche à droite : bœuf musqué (Ovibos moschatus), lemming à collier (Dicrostonyx groenlandicus), oie à bec court (Anser brachyrhynchus, crédits : V. Heuacker), bécasseau sanderling (Calidris alba), plectrophane des neiges (Plectrophenax nivalis, crédits : B. Sabard et O. Gilg). La végétation est illustrée par une photo de saxifrage à feuilles opposées (Saxifraga oppositifolia) et les arthropodes terrestres sont ici représentés par un moustique sur une fleur de dryade (Dryas octopetala, crédits : B. Sabard et O. Gilg).



Principalement étudiée pour ces interactions entre les rongeurs et leurs prédateurs (Gilg et al., 2003, 2006; Krebs et al., 2003; Gauthier et al., 2004; Ims and Fuglei, 2005; Legagneux et al., 2012), cette communauté intègre également d'autres espèces migratrices dont la dynamique dépend de leur succès reproducteur (recrutement et qualité des jeunes) dans l'Arctique. Parmi ces espèces, les oiseaux insectivores ont une position au sein du réseau d'interactions qui limite considérablement notre capacité à prédire leurs réponses aux changements actuels. En effet, leur succès reproducteur dépend à la fois des conditions abiotiques, de la disponibilité en arthropodes (contrôle « bottom-up ») et de la pression de prédation (contrôle « top-down »). Le changement rapide du climat, les modifications de la composition de la communauté et l'altération des interactions pourraient alors profondément impacter la dynamique de ces espèces.

## 2. LES BECASSEAUX

Le travail réalisé au cours de ma thèse porte sur la communauté d'oiseaux insectivores la plus diversifiée sous ces latitudes : les limicoles arctiques (Smith et al., 2020). Le groupe des limicoles n'est pas un groupe monophylétique, mais regroupe une grande diversité d'oiseaux dont il est aisé d'observer l'adaptation aux milieux limoneux ou côtiers (e.g. long bec et longues pattes) qu'ils fréquentent majoritairement en dehors de la saison de reproduction (Colwell, 2010c). Plus particulièrement, ce travail se centre sur le groupe des bécasseaux (genre *Calidris*), petits limicoles dont la taxonomie est discutée dans le premier chapitre de ce travail.

Ces bécasseaux ont un cycle de vie particulièrement impressionnant pour des oiseaux de petite taille, témoignant d'aptitudes remarquables et d'une grande flexibilité (Piersma and Lindström, 1997; Piersma et al., 1999). En effet, ce sont des oiseaux migrants nichant dans les zones arctiques et subarctiques et dont les aires d'hivernage peuvent s'étendre des régions tempérées de l'hémisphère nord jusqu'aux régions les plus méridionales de l'Amérique, de l'Afrique ou de l'Océanie (Piersma and Lindström, 2004; Henningson and Alerstam, 2005;

Conklin et al., 2017). Leur cycle de vie est fortement contraint par la demande énergétique (Kersten and Piersma, 1987; Alerstam et al., 2003) et la chronologie imposée par ces longs voyages. De plus, les bécasseaux ne disposent que d'une courte période de reproduction, limitée par la saisonnalité très marquée de l'Arctique. Pendant cette courte période, les oiseaux cherchent à s'accoupler, certains établissent des territoires et s'adonnent à des comportements de cour souvent très élaborés et coûteux. Ils construisent des nids rudimentaires au sol (Reid et al., 2002; Tulp et al., 2012), souvent exposés aux éléments (e.g. vent, pluie, etc.), où les femelles pondent 4 œufs (taille modale de la ponte chez les bécasseaux, MacLean, 1972; qui peut décliner au cours de la saison, Weiser et al., 2018b), parfois à quelques centimètres au-dessus du permafrost. Après une période d'incubation d'environ 3 semaines (Pitelka, 1959; Holmes, 1966, 1972; Soikkeli, 1967; Ashkenazie and Safriel, 1979a; Breiehagen, 1989; Del Hoyo et al., 1996; Pierce, 1997; Sandercock, 1998; Reneerkens et al., 2014) éclore des jeunes nidifuges capables de se déplacer et de se nourrir par eux-mêmes (Nice, 1962; Starck and Ricklefs, 1998). Ces activités qui se succèdent sur un temps court, requièrent des adaptations et investissements importants de la part des adultes. Les coûts de ces investissements et leurs bénéfices en termes de succès reproducteur dépendent alors des conditions abiotiques qui influencent la condition corporelle de l'oiseau, de la disponibilité en ressources et du risque de prédation.

### 2.1. Les conditions abiotiques en Arctique

Les conditions abiotiques rythment la phénologie de la reproduction des bécasseaux. En effet, l'étendue du couvert nival, le calendrier de la fonte neige (Green et al., 1977; Troy, 1996; Schekkerman et al., 2004; Høye et al., 2007; Smith et al., 2010; Grabowski et al., 2013; Liebezeit et al., 2014; Saalfeld and Lanctot, 2017; Kwon et al., 2019) ou encore la température après l'arrivée sur le site (Nol et al., 1997; Pearce-Higgins et al., 2005; McKinnon et al., 2012; Kwon et al., 2017) sont des déterminants importants de la date de ponte. Certaines années, le couvert nival ne diminuant pas au cours de l'été et les conditions étant rudes, le succès reproducteur des bécasseaux est presque nul et les indices de reproduction difficiles à trouver (Evans and Pienkowski, 1984; Gratto-Trevor, 1991; Schmidt et al., 2019). De plus, les limicoles sont déjà contraints énergétiquement et montrent un taux métabolique basal ainsi qu'une

dépense énergétique maximale dans l'Arctique (beaucoup de tissus métaboliquement actifs comme les muscles ou les organes de reproduction, Piersma et al., 1995; Lindström, 1997; Lindström and Klaassen, 2003), en plus d'être recouverts d'un plumage moins isolant pendant l'été que pendant la période d'hivernage (Piersma et al., 1995). La dégradation des conditions abiotiques entraîne donc une augmentation de la dépense énergétique du fait des pertes de chaleur (Wiersma and Piersma, 1994) mais limite également la disponibilité en ressources. Ceci peut alors conduire à une dégradation rapide de la condition corporelle de l'adulte (e.g. pendant l'incubation, Tulp and Schekkerman, 2006) et ainsi altérer son succès reproducteur.

### 2.2. Les ressources ou effets « bottom-up »

Les bécasseaux arrivent généralement sur leur site de reproduction avec un niveau de réserves graisseuses faibles, les réserves précédemment constituées ayant été utilisées au cours de la migration (Tulp et al., 2009b). Ils reposent donc presque entièrement sur l'exploitation des ressources de l'Arctique pour la reproduction (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005) et doivent se nourrir quotidiennement. La disponibilité en arthropodes terrestres est alors un déterminant essentiel du succès reproducteur puisque la condition corporelle des adultes, ainsi que la croissance rapide et la survie des jeunes, en dépendent (Schekkerman et al., 2003; Tjørve et al., 2007; McKinnon et al., 2012). Mais l'abondance des arthropodes est très variable au cours de la saison, du fait de leur cycle de vie, déterminé par la saisonnalité marquée du climat Arctique (Danks, 1999, 2004) et contrainte par la forte variabilité des conditions météorologiques en été.

En effet, l'abondance des arthropodes dépend de l'avancement de la saison qui définit la date d'émergence des adultes (fonte de la neige, cumul des températures, MacLean and Pitelka, 1971; Danks, 1999; Schekkerman et al., 2004; Høye and Forchhammer, 2008a; Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013; Saalfeld et al., 2019), mais également de leur succès reproducteur pendant les années précédentes (Hodkinson et al., 1996). Certaines espèces d'insectes ont la particularité d'avoir des émergences synchronisées qui contribuent à la formation d'un pic d'abondance d'arthropodes plus ou moins long au cours de la saison de reproduction des bécasseaux (MacLean and Pitelka, 1971; Tulp and Schekkerman, 2008;

McKinnon et al., 2012; Bolduc et al., 2013; Reneerkens et al., 2016; Saalfeld et al., 2019). Les bécasseaux maximisent alors leur succès reproducteur lorsque le pic de demande de nourriture, quelques jours après l'éclosion, est synchronisé avec le pic d'abondance des arthropodes (Pearce-Higgins and Yalden, 2004; Pearce-Higgins et al., 2010; McKinnon et al., 2012; Machin et al., 2018; Saalfeld et al., 2019; mais voir ; Reneerkens et al., 2016; Senner et al., 2017; Corkery et al., 2019). Néanmoins, la disponibilité en arthropodes ne dépend pas uniquement de leur abondance mais aussi de leur niveau d'activité (i.e. mobilité), qui facilite leur détection par les limicoles mais qui varie fortement selon les conditions météorologiques (Schekkerman et al., 1998; Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013; Machin et al., 2018; Saalfeld et al., 2019). Enfin, la composition de la communauté d'arthropodes et leur abondance peut varier selon les habitats et selon les sites (Schekkerman et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013; Sweet et al., 2015).

Dans un environnement où la disponibilité en ressources est à ce point variable et dépendante des conditions abiotiques, le succès reproducteur des bécasseaux repose sur leur aptitude à les exploiter et à synchroniser leurs activités avec ces dernières. Néanmoins, les effets de la variabilité de la disponibilité des ressources sur le succès reproducteur des oiseaux peuvent être difficiles à détecter (e.g. effets latents sur la condition ou la survie future de l'adulte). La prédation a quant à elle des conséquences immédiates et peut être facilement observable sur le terrain (e.g. par le suivi de nids réels ou artificiels, la pose de pièges photo ou par observations directes).

### 2.3. La prédation ou effets « top-down »

La prédation des œufs est la première cause d'échec de la reproduction chez les bécasseaux (Smith et al., 2007a; Reneerkens et al., 2016; Weiser et al., 2018a). Bien que les écosystèmes arctiques n'abritent qu'une faible diversité de prédateurs, le succès reproducteur des bécasseaux est fortement impacté par leur présence. De nombreuses études ont montré que le renard polaire était responsable de la plus grande partie des évènements de prédation des œufs de bécasseaux (Larson, 1960; Troy, 1996; Bêty et al., 2002; Lecomte et al., 2008; Liebezeit and Zack, 2008; McKinnon and Bêty, 2009; Royer-Boutin, 2015; Reneerkens et al., 2016; Lamarre et al., 2017), devant les prédateurs aviaires, comme les Stercoraridés (e.g.

labbe parasite), les Laridés (e.g. goéland bourgmestre) et les Corvidés (principalement grand corbeaux et corneilles), pourtant plus abondants (Liebezeit and Zack, 2008; Weiser et al., 2018c). Néanmoins, aucun prédateur ne semble spécialisé dans la consommation des œufs de bécasseaux, dont la densité et la profitabilité pour les prédateurs sont souvent faibles.

En effet, les prédateurs de cette communauté consomment principalement des rongeurs (Arvicolinés : campagnols et lemmings, Gilg et al., 2006; Krebs, 2011; Schmidt et al., 2012). Ces interactions en font la proie focale du système, déterminant la structure et la dynamique de la communauté en affectant la guildes de prédateurs. Or, ces rongeurs montrent des dynamiques cycliques dans l'Arctique, avec un pic de densité tous les 3 à 5 ans selon les sites considérés (Stenseth, 1999; Turchin et al., 2000; Angerbjörn et al., 2001; Kokorev and Kuksov, 2002; Gilg et al., 2003; Ims and Fuglei, 2005; Pitelka and Batzli, 2007; Oksanen et al., 2008; Krebs, 2011; Ehrich et al., 2020). Si certains prédateurs spécialistes nomades sont absents lorsque la densité de rongeurs est trop faible sur un site (e.g. harfang des neiges, Gauthier et al., 2004; Gilg et al., 2006), d'autres, opportunistes et/ou moins mobiles, exploitent des ressources plus diversifiées (e.g. labbe à longue-queue, Gilg et al., 2006; Møller and Høye, 2007). Le renard polaire montre quant à lui une réponse numérique (i.e. réponse de la densité de prédateurs à la densité de proies) forte aux densités de rongeurs : il en dépend habituellement pour se reproduire et élever ses jeunes (Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Angerbjörn et al., 1999; Elmhagen et al., 2000; Gilg et al., 2003, 2006; Giroux et al., 2012; Ehrich et al., 2017). Il montre également une réponse fonctionnelle (i.e. nombre de proies consommées par un prédateur selon la densité de proies) qui lui vaut le qualificatif de prédateur spécialiste opportuniste ("opportunistic specialist", Elmhagen et al., 2000) : il élargit son spectre alimentaire lorsque la densité de rongeurs diminue (réponse fonctionnelle de type III, Angerbjörn et al., 1999; Gilg et al., 2003, 2006; Ehrich et al., 2015). La densité de renards et leur comportement de recherche alimentaire, déterminants de la pression de prédation qui pèse sur les nids de bécasseaux, seraient donc tous deux liés à la densité de rongeurs. Les deux populations de proies partagent donc un prédateur et entretiennent des interactions indirectes (Holt, 1977, 1984; Holt and Lawton, 1994; Chanton and Bonsall, 2000). La relation entre les densités des deux espèces de proies changerait alors selon la phase du cycle et selon l'amplitude des variations de densité de la proie principale (Abrams et al., 1998; Blomqvist et al., 2002c; Schmidt and Ostfeld, 2008; Barraquand et al., 2015).

À partir de cette idée d'interaction indirecte entre rongeurs et limicoles, dont les œufs sont considérés comme des proies occasionnelles, certains auteurs ont prédit que la densité de rongeurs était positivement corrélée au succès reproducteur des bécasseaux. Cette prédiction découle d'une hypothèse connue sous de multiples dénominations : « Roselaar-Summers hypothesis » du nom de ses constructeurs (e.g. Underhill et al., 1993), « lemming-bird hypothesis » qui se réfère strictement à notre système (e.g. Blomqvist et al., 2002c; Reiter and Andersen, 2011), ou encore « alternative prey hypothesis » (Lack, 1954; Angelstam et al., 1984) qui se réfère à tous les systèmes dans lesquels deux espèces de proie, au moins, partagent un même prédateur (e.g. Bêty et al., 2001; McKinnon et al., 2013a). Cette situation s'apparenterait à de l'amensalisme indirect (Holt and Bonsall, 2017) dans le cas supposé où les renards ne montrent pas de réponse (numérique ou fonctionnelle) à la densité des nids bécasseaux. Cette hypothèse est soutenue par des études corrélatives menées sur les limicoles nichant en péninsule de Taïmyr et basées sur les taux de survie des nids (Underhill et al., 1993) ou sur l'estimation des proportions de jeunes lors de la migration automnale (Summers and Underhill, 1987; Summers et al., 1987, 1989, 1998; Underhill, 1987; Underhill et al., 1989; Blomqvist et al., 2002c). Certaines montrent également que le succès reproducteur est minimal l'année qui suit le pic de densité de rongeurs, lorsque les prédateurs sont abondants et les ressources rares (voir l'index de pression de prédation dans Blomqvist et al., 2002c). D'autres études conduites au Canada et notamment sur l'île Bylot, ont soutenu l'hypothèse selon laquelle les œufs de limicoles seraient des proies occasionnelles des renards (Bêty et al., 2002; McKinnon et al., 2013a, 2014) dans cette région où les œufs d'oies des neiges (*Anser caerulescens atlanticus*) sont une proie alternative (Bêty et al., 2001, 2002; Gauthier et al., 2004; voir aussi ; Morrissette et al., 2010; Chevallier et al., 2020). Néanmoins, la présence de colonies d'oies affecte également le succès reproducteur des limicoles en initiant une réponse agrégative chez les prédateurs, plus abondants à proximité des colonies (McKinnon et al., 2013a; Lamarre et al., 2017; Flemming et al., 2019; mais voir ; Pedersen et al., 2018). La relation entre oies et limicoles ressemble alors à de la compétition apparente : la densité d'oie est négativement corrélée au succès reproducteur des limicoles (Holt and Bonsall, 2017). Ces relations indirectes sont essentielles à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes arctiques, à tel point que certains auteurs font l'hypothèse que l'aire de reproduction de certains bécasseaux serait contrainte par la distribution des rongeurs (Gilg and Yoccoz, 2010).

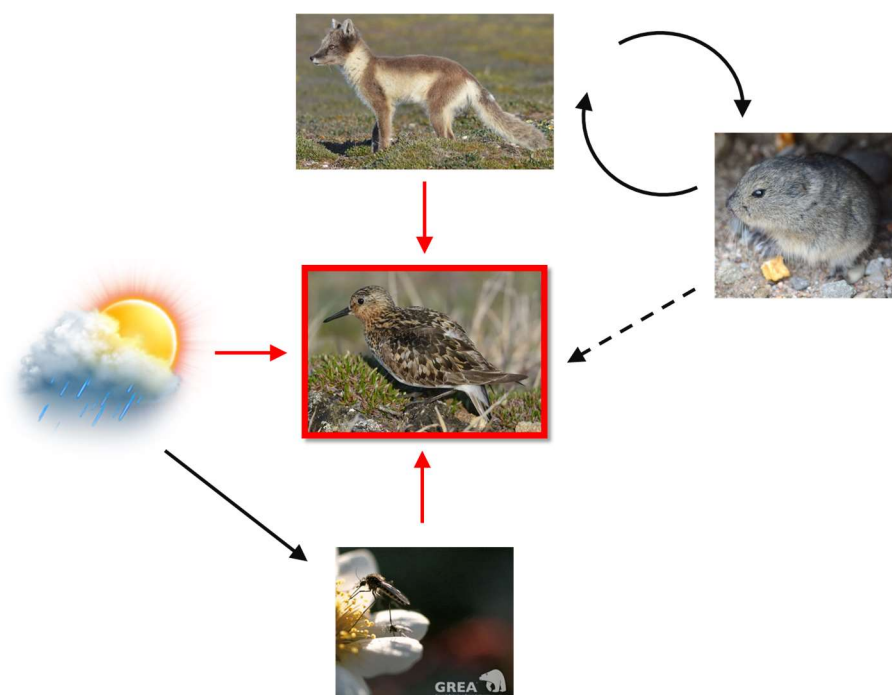


Figure 4 : Résumé schématique des pressions abiotiques et biotiques directes (en rouge) et des interactions indirectes entre proie principale et proie occasionnelle (en pointillés), qui déterminent le succès reproducteur des bécasseaux dans l'Arctique. Les effets directs qui influencent la dynamique des autres groupes sont représentés par des flèches noires en traits pleins.

Le succès reproducteur des bécasseaux dépend donc des conditions abiotiques, de la disponibilité en arthropodes tout au long de la saison et de la pression de prédation exercée par des prédateurs opportunistes (Figure 4). Ces déterminants varient selon les sites et sur des pas de temps variables et pourraient être considérablement affectés par le changement climatique rapide sous ces hautes latitudes. En effet, en schématisant, le changement du climat altérerait les caractéristiques physiques des habitats (Box et al., 2019) pour entraîner la modification de la physionomie et la composition de la végétation (Post et al., 2009; Myers-Smith et al., 2011, 2020; Pearson et al., 2013). Ensemble, ces transformations affecteraient la composition et la dynamique de la guildes des arthropodes terrestres, ainsi que leur phénologie (Koltz et al., 2018; Kwon et al., 2019; Saalfeld et al., 2019). La dynamique et la composition de la guildes des herbivores dont les rongeurs font partie (Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Schmidt et al., 2012; Bilodeau et al., 2013; Cornulier et al., 2013) seraient également affectées, altérant enfin la pression de prédation sur les proies alternatives ou occasionnelles (Fraser et al., 2013; Nolet et al., 2013). Ces effets en cascade le long du réseau d'interactions peuvent amplifier ou tamponner l'impact du changement climatique sur les



espèces. Prédire la dynamique des populations de bécasseaux est alors un exercice complexe, y compris dans cette communauté simplifiée.

Cependant, les bécasseaux ont évolué dans ces environnements et devraient être avantagés s'ils peuvent tolérer ou répondre aux variations des facteurs susmentionnés (i.e. conditions abiotiques, ressources et prédation), limitant leurs effets sur leur succès reproducteur. La capacité des adultes à protéger leur descendance, et à apporter les conditions nécessaires au développement des jeunes, est au centre des relations entre environnement et recrutement dans la population (nombre et qualité des jeunes). En effet, la majorité de la période de reproduction est dédiée aux soins parentaux (i.e. soins aux œufs puis aux jeunes), définis comme l'ensemble des comportements exprimés par un adulte et qui ont pour conséquence l'augmentation de l'aptitude phénotypique de la descendance (Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012). Les relations entre conditions environnementales et comportements de soins parentaux, et entre ces comportements et le succès de reproduction, constituent donc une pièce manquante qui limite notre capacité à prédire les effets du changement climatique sur la dynamique de ces oiseaux.

### 3. L'APPROCHE DE L'ÉCOLOGIE COMPORTEMENTALE

En écologie comportementale, le comportement est appréhendé comme une action qui génère des bénéfices, impose des coûts, et dont la réalisation a des conséquences sur le succès reproducteur de l'individu. Cette discipline repose également sur une vision évolutionniste du comportement : si le déterminisme génétique est complexe, un trait comportemental évolue par la sélection naturelle et/ou sexuelle, contraint par l'histoire évolutive antérieure du groupe, et il peut être plus ou moins plastique face aux variations de l'environnement (Danchin et al., 2005; Davies et al., 2012). Or, dans un environnement où énergie et temps sont limités, la réalisation d'un comportement relève d'un processus de décision dans l'allocation des ressources entre plusieurs fonctions et les bénéfices perdus peuvent être considérés comme autant de coûts. Sur un pas de temps long, un trait comportemental évolue alors comme le résultat d'un compromis entre plusieurs fonctions. Dans l'étude des soins parentaux, la notion d'investissement parental reprend cette idée de compromis : tout ce

qu'un parent investit dans un jeune et qui permet d'augmenter l'aptitude phénotypique de ce dit jeune, est autant de ressources qui ne sont pas investies dans un autre jeune, ou dans n'importe quelle autre fonction qui augmenterait le succès reproducteur futur de l'adulte (Williams, 1966; Trivers, 1972). Sur un pas de temps plus court, la capacité des individus à initier une réponse adaptative rapide aux variations de leur environnement leur confère un avantage évolutif considérable dans un environnement très variable et imprévisible comme l'Arctique. En effet, si les coûts et les bénéfices associés à un comportement varient, la plasticité comportementale devrait être sélectionnée. Il est alors possible de distinguer ce qui relève de la plasticité comportementale au sens strict (plasticité phénotypique) de ce qui relève de la flexibilité comportementale (flexibilité). La plasticité phénotypique est favorisée dans un environnement dont les variations sont relativement lentes ( $>$  au temps de génération) et l'influence de l'environnement sur l'expression du génotype persistent toute la vie de l'individu. La flexibilité est avantageuse dans des environnements qui varient sur des pas de temps courts ( $<$  au temps de génération) et correspond à la réponse comportementale réversible d'un individu à la variation de son environnement (Piersma and Drent, 2003; Dingemanse et al., 2010; Komers, 2011; Snell-Rood, 2013). Face aux changements rapides qui ont lieu dans l'Arctique, l'adaptation d'une population par la sélection des variants les plus compétitifs (qui ont le succès reproducteur total le plus élevé, sélection naturelle) est un processus lent qui laisse peu de chance à la persistance des espèces à cycle de vie long (Bürger and Lynch, 1995; Gomulkiewicz and Holt, 1995; Aitken et al., 2008; Hoffmann and Sgrò, 2011). En revanche, la capacité des organismes à initier une réponse adaptative rapide aux variations de leur environnement, ayant évolué dans l'histoire ancienne du groupe, pourrait permettre la persistance de certaines populations dans des environnements en mutation (Buchholz et al., 2019). C'est donc l'étude de ces variations de courts termes qui nous permettra de discuter de l'aptitude des espèces de bécasseaux à se maintenir dans des écosystèmes très impactés par le changement du climat.

Le comportement d'incubation est un exemple de choix pour illustrer l'évolution d'un comportement soumis à de tels compromis entre survie et reproduction. En effet, pour garantir le succès de la couvée, la température des œufs doit être maintenue dans un intervalle étroit, compatible avec le développement embryonnaire (Webb, 1987). Cette régulation fine de la température se fait par le transfert de la chaleur, générée par le

métabolisme de l'adulte (thermogenèse), vers les œufs (Deeming, 2002c). Si la demande énergétique de ces transferts est importante, surtout au début de l'été dans l'Arctique (Piersma and Morrison, 1994; Williams, 1996; Tinbergen and Williams, 2002; Piersma et al., 2003; Williamson et al., 2006), l'incubation requiert également la présence de l'adulte au contact des œufs et l'empêche de réaliser d'autres activités essentielles, comme la recherche de nourriture (Yom-Tov and Hilborn, 1981a). Or, si privilégier les soins parentaux par rapport au nourrissage bénéficie aux œufs et augmente le succès reproducteur courant, la dégradation de la condition corporelle de l'adulte qui en résulte altère sa capacité à fournir des soins (McNamara and Houston, 1996) et diminue sa survie ainsi que son succès reproducteur résiduel (Williams, 1966; Trivers, 1972). Les bécasseaux étant itéropares (i.e. valeur reproductrice résiduelle non nulle), le compromis entre reproduction actuelle et reproduction future, entre incuber et se nourrir, est d'autant plus intense et varie selon la valeur de la couvée par rapport à la valeur reproductrice résiduelle de l'adulte. Dans les faits, les adultes incubent donc par intermittence, quittant le nid pour se nourrir et reconstituer les réserves corporelles perdues dans l'incubation. La gestion de ces interruptions dépend alors principalement de la répartition des tâches entre les partenaires qui définit la stratégie d'incubation ("incubation strategies", Williams, 1996).

Jusqu'à maintenant, j'ai utilisé les points communs à tous les bécasseaux pour décrire un groupe et définir son positionnement dans la communauté d'intérêt. Mais derrière cette uniformité apparente, les bécasseaux et les limicoles en général montrent une grande diversité des systèmes de reproduction et donc de stratégies de soins parentaux (Pitelka et al., 1974; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Székely and Reynolds, 1995; Reynolds and Székely, 1997b). Cette diversité s'exprime surtout pendant la période d'incubation puisque les mâles prennent une plus grande part des soins post-éclosions chez les bécasseaux (e.g. Holmes, 1966; Bengtson, 1970; Ashkenazie and Safriel, 1979a; Gratto-Trevor, 1991; Pierce, 1997). Les stratégies d'incubation observables au sein de ce groupe varient alors entre le partage équitable des soins entre les partenaires (soins biparentaux) et les soins uniparentaux fournis par un seul adulte, sans aide extérieure (il n'y a pas de nourrissage de l'adulte au nid par son partenaire chez les limicoles). Si la plupart des espèces semblent avoir une stratégie unique, certaines montrent une stratégie d'incubation flexible, avec des couples qui coopèrent au nid et d'autres nids à la charge d'un seul adulte (Reneerkens et al., 2011; Bulla et al., 2017; Moreau

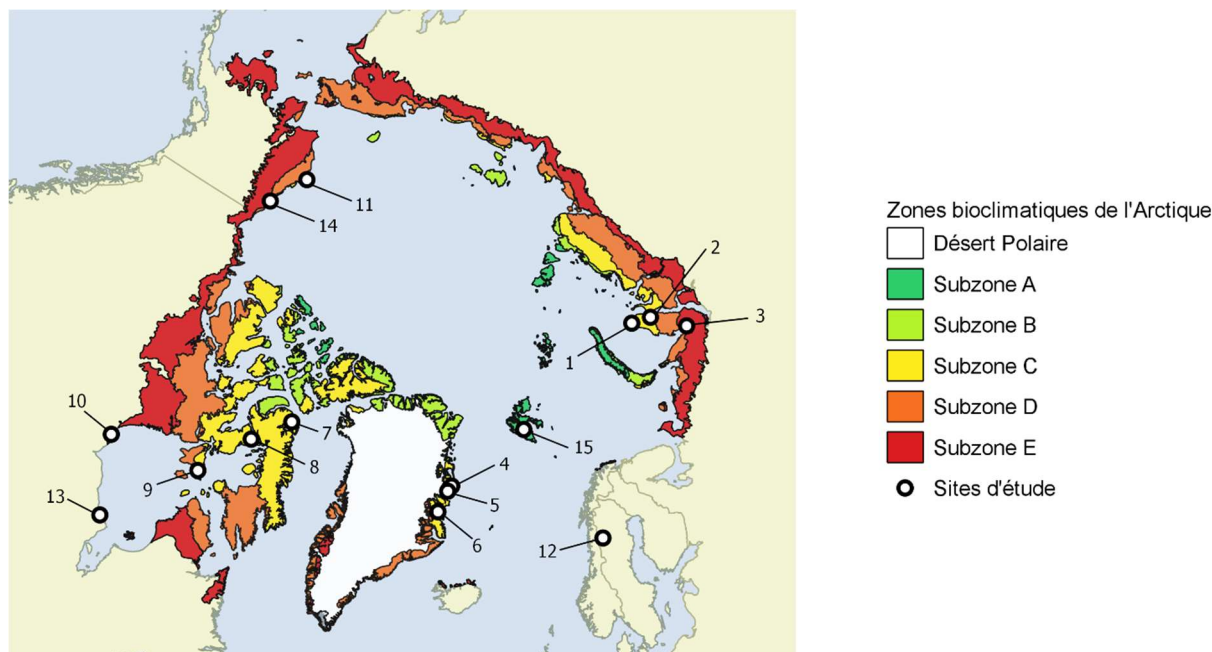
et al., 2018). L'émergence de cette diversité de stratégies et leurs conséquences sur les comportements de soins parentaux sont abordées dans le Chapitre 1.

Incuber seul ou en coopération avec un partenaire demande une gestion bien différente du temps et de l'énergie (Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012b). La stratégie biparentale permet par exemple à l'un des partenaires de se nourrir pendant que l'autre incube et les adultes soutiennent une incubation quasi continue en se relayant au nid (Norton, 1972; Cresswell et al., 2003; Tulp, 2007; Bulla et al., 2014, 2015b). *A contrario*, lorsqu'un seul adulte est en charge de l'incubation, ce dernier quitte le nid fréquemment durant certaines périodes (généralement lorsque les conditions d'alimentation sont favorables), laissant les œufs exposés aux conditions environnementales et à la prédation, pour aller se nourrir (Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006). Puisque le comportement d'incubation varie fortement entre ces deux stratégies (voir partie 5 du Chapitre 1), la flexibilité comportementale de l'incubation face aux variations des conditions environnementales (voir Chapitre 3) et les conséquences de ces comportements sur le succès reproducteur devraient également varier (voir Chapitre 2). Cette thèse a donc pour objectif d'étudier les interactions entre stratégie d'incubation, flexibilité comportementale et succès reproducteur dans un écosystème en mutation. Seule une étude fine du comportement d'incubation d'un ensemble d'espèces de bécasseaux, contenant des représentants des deux stratégies, dans des conditions variables, nous permettra alors d'atteindre cet objectif.

## 4. DESCRIPTION DES ESPECES MODELES

Mon travail repose sur une initiative internationale portée par l'Interaction Working Group (IWG), un collectif informel réunissant plusieurs dizaines de chercheurs et écologues de terrain, travaillant sur 15 sites d'études listés ci-dessous (Figure 5). Cette initiative originale permet la mise en place de cinq protocoles standardisés à l'échelle circumpolaire, pour le suivi des différentes espèces/communautés du réseau d'interactions décrit ci-dessus.

Cette thèse est centrée sur l'étude du comportement d'incubation de 9 espèces de limicoles du genre *Calidris* suivies sur les sites d'études utilisés par le réseau IWG, entre début juin et début août. Ces espèces diffèrent, entre autres, par leurs stratégies de soins parentaux. En effet, parmi ces dernières, quatre ont une stratégie d'incubation uniparentale comme le bécasseau minute (*Calidris minuta*, Cramp and Simmons, 1983) et le bécasseau de Temminck (*Calidris temminckii*, Hildén, 1975) chez lesquels les deux sexes peuvent être en charge de l'incubation, mais aussi le bécasseau tacheté (*Calidris melanotos*, Pitelka, 1959) et le bécasseau à croupion blanc (*Calidris fuscicollis*, Parmelee et al., 1968) dont le régime d'appariement est polygyne et chez lesquels seules les femelles incubent. Quatre autres ont une stratégie d'incubation biparentale : le bécasseau variable (*Calidris alpina*, Holmes, 1966), le bécasseau de Baird (*Calidris bairdii*, Gill Jr. and Tomkovich, 2004), le bécasseau violet (*Calidris maritima*, Pierce, 1997) et le bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*, Ashkenazie and Safriel, 1979a). Enfin, une dernière espèce, le bécasseau sanderling (*Calidris alba*), montre une stratégie très flexible avec certains nids incubés par les deux adultes et d'autres incubés par un adulte uniquement (Reneerkens et al., 2014; Moreau et al., 2018).



1. Belyi Island (73.32N 70.09E), 2. Sabetta (71.24N 71.80E), 3. Erkuta (68.22N 69.15E), 4. Hochstetter Forland (75.15N 19.70W), 5. Zackenberg (74.47N 20.57W), 6. Karupelv (72.50N 24W ), 7. Bylot (73.15N 80.00W), 8. Igloolik (69.40N 81.60W), 9. East Bay (63.98N 81.67W), 10. Churchill (58.70N 94.08W), 11. Utqiagvik/Point Barrow (71.23N 156.75W), 12. Ammarnäs (69.96N 16.29E), 13. Burntpoint Creek (55.14°N 84.20°W), 14. Canning River (70.12°N 145.82°W), 15. Longyearbyen (78.19°N 15.83°E)

**Stratégie uniparentale :**

- Bécasseau minute (*Calidris minuta*).....1, 2
- Bécasseau de Temminck (*Calidris temminckii*)..... 2, 3
- Bécasseau tacheté (*Calidris melanotos*)..... 3, 14
- Bécasseau à croupion blanc (*Calidris fuscicollis*).....7, 8, 9

**Stratégie biparentale:**

- Bécasseau variable (*Calidris alpina*)..... 2, 4, 5, 10, 11, 12, 13, 14
- Bécasseau de Baird (*Calidris bairdii*)..... 7
- Bécasseau violet (*Calidris maritima*)..... 15
- Bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*)..... 11, 14

**Stratégie mixte:**

- Bécasseau sanderling (*Calidris alba*)..... 4, 5, 6

Figure 5 : Distribution des espèces suivies et des sites d'études rassemblés au sein de l'Interaction Working Group. Le fond de carte correspond à la Circumpolar Vegetation Arctic Map (refaite et adaptée selon Walker et al. 2005). Les « Subzones » diffèrent par la hauteur de la végétation et par la proportion du couvert représentées par les différents groupes : (A) végétation rase avec 5% de plantes vasculaires prostrées et 40% de mousses et lichens ; (B) 5–25% plantes vasculaires prostrées de moins de 5–10 cm de haut et 60% de plante cryptogames ; (C) 5–50% plantes vasculaires avec des arbustes de 15 cm de haut ; (D) 50–80% plantes vasculaires avec des arbustes de 10–40 cm de haut ; (E) 80–100% plantes vasculaires avec des arbustes de moins et des graminées de 20–50 cm de haut. La densité de végétation croît entre A et E d'une végétation clairsemée à un couvert continu.

## 5. PLAN DE THESE

Expliquer comment une telle diversité de systèmes de reproduction a émergé chez les limicoles, et chez les bécasseaux en particulier, permettrait de comprendre quelles sont les caractéristiques propres à ces oiseaux et quelles sont les pressions qui ont favorisé certaines formes de soins par rapport à d'autres. Mon premier chapitre de thèse est le résultat de cet exercice complexe et permet de se familiariser avec les approches et les hypothèses évolutionnistes, de donner des informations sur l'écologie des bécasseaux et d'expliquer les pressions de sélection qui s'exercent sur les soins parentaux. Pour résumer, la diversification des systèmes de reproduction a souvent été considérée comme la conséquence du mode de développement des jeunes, fixée dans l'histoire évolutive ancienne du groupe, permettant l'émancipation d'un adulte par la diminution de la quantité de soins nécessaire au succès de la reproduction (Silver et al., 1985; Lazarus, 1990; Temrin and Sillén-Tullberg, 1995; Thomas and Székely, 2005; Thomas et al., 2006; Olson et al., 2008). Elle a également intrigué les écologues, cherchant à interpréter cette multitude de systèmes comme autant de stratégies stables et d'adaptations aux conditions si particulières de l'été arctique et aux caractéristiques de la toundra (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974; Emlen and Oring, 1977). Certains évolutionnistes y ont également vu un potentiel d'étude de l'évolution des rôles et des conflits sexuels, supposés particulièrement intenses chez les espèces nidifuges (Thomas and Székely, 2005; Thomas et al., 2007). Ces derniers se sont focalisés sur la coévolution des stratégies de soins parentaux et des régimes d'appariement qui déterminent l'intensité de la sélection sexuelle et définissent les coûts et avantages relatifs de la fourniture de soins par rapport à la désertion et à la recherche de nouveaux partenaires.

Dans le second chapitre de ma thèse, j'aborderai les réponses des bécasseaux aux variations des conditions abiotiques et aux variations de la disponibilité en ressource. En effet, initiée tôt en saison, l'incubation est une période particulièrement critique pour les adultes puisque les ressources sont encore peu abondantes, les conditions météorologiques capricieuses et les températures basses. Or les conditions abiotiques, comme la température ambiante, affectent la dépense énergétique des adultes pendant l'incubation (Walsberg and King, 1978; Vleck, 1981; Biebach, 1986; Piersma and Morrison, 1994; Wiersma and Piersma, 1994;



Hainsworth et al., 1998; Conway and Martin, 2000a; Tinbergen and Williams, 2002). Dans ces conditions, la gestion du compromis entre incuber et se nourrir, déterminée principalement par la stratégie d'incubation, devient de plus en plus ardue (Norton, 1972; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012a). De plus, l'exposition prolongée et/ou répétée des œufs à des températures basses peut considérablement ralentir le développement embryonnaire, prolongeant d'autant l'exposition à la prédation (Lyon and Montgomerie, 1985; Bosque and Bosque, 1995; Tombre and Erikstad, 1996; Lindström, 1999; Hepp et al., 2006; Martin et al., 2007; DuRant et al., 2012) et altérant potentiellement le phénotype des jeunes et leur survie (Hepp et al., 2006; Olson et al., 2006; DuRant et al., 2010, 2012, 2013; Hopkins et al., 2011; Lunny et al., 2020). De même, lorsque les ressources sont peu disponibles (tôt en saison ou lorsque les conditions abiotiques limitent les émergences ou l'activité des arthropodes), l'efficacité de la recherche de nourriture des adultes serait diminuée et les coûts associés à la recherche de nourriture considérablement augmentés. Selon ces conditions et la stratégie d'incubation, la gestion du compromis entre incubation et nourrissage sera vraisemblablement très différente.

Dans le troisième chapitre de ma thèse j'étudierai les effets du comportement d'incubation sur le risque de prédation, la cause principale de l'échec de la reproduction (Smith et al., 2007a; Reneerkens et al., 2016; Weiser et al., 2018a). L'incubation est une période critique puisqu'un évènement de prédation entraîne généralement la perte de la totalité de la couvée, ce qui n'est plus le cas lorsque les jeunes ont quitté le nid. Si les limicoles possèdent un large répertoire de comportements anti-prédation (Gochfeld, 1984), les bécasseaux reposent principalement sur la discrétion plutôt que l'agression (Larsen, 1991; Larsen et al., 1996; Buck, 2016), la fuite (Smith and Edwards, 2018) et les feintes (revus dans Gochfeld, 1984; Humphreys and Ruxton, 2020) pour limiter la probabilité que leur nid soit découvert. Le plumage cryptique de l'adulte, le choix du site de nidification (Colwell et al., 2011), la coloration des œufs (Colwell, 2010a) et les matériaux utilisés pour construire le nid (Gómez et al., 2018) permettent également son camouflage (Skraide and Dinsmore, 2013). Le comportement d'incubation, variable selon les conditions abiotiques et la disponibilité en ressource, pourrait influencer la probabilité qu'un prédateur découvre le nid en altérant l'efficacité du camouflage (Smith et al., 2007a, 2012b; Reneerkens et al., 2011; Buck, 2016;

Bulla et al., 2016). Le comportement d'incubation et sa variabilité étant très différents entre stratégies (Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011), nous nous intéresserons à leurs conséquences sur le risque le plus immédiat d'échec de la reproduction : la prédation. De plus, nous savons que les taux de prédation sont variables selon les sites et les années. Ce travail nous permettra donc également de discuter de la possibilité d'une plasticité comportementale des bécasseaux face au risque de prédation.

Dans un quatrième et dernier chapitre, qui prendra la forme d'une revue de littérature en cours d'écriture, je replacerai mes travaux, et les nouveaux questionnements qui en sont nés, dans la littérature existante. Mon objectif est d'apporter des éléments de réflexion quant aux conséquences des stratégies d'incubation sur la flexibilité comportementale des bécasseaux et sur leur capacité à adopter une réponse adaptative aux changements de leur environnement. Ce travail permettra alors d'affiner notre compréhension des effets potentiels (directs et indirects) du changement climatique sur le succès relatif attendu des deux principales stratégies de soins parentaux. Cette revue se déclinera en quatre parties abordant successivement les facteurs abiotiques, les effets « bottom-up », les situations de mismatch (découplage des phénologies respectives de deux populations en interaction), et les effets « top-down ». J'introduirai chacune de ces parties par la description des changements observés ou prédits, imputables au changement climatique. Sur la base de ces descriptions, je comparerai les stratégies selon deux axes : (1) la sensibilité aux changements qu'elles induisent, (2) les réponses attendues à ces changements, qu'elles conditionnent. J'insisterai également sur les points encore peu étudiés et qui nous permettraient de compléter nos prédictions.

Pour conclure ma thèse, j'apporterai des perspectives à mon travail et mettrai en emphase les aspects méconnus du comportement de soins parentaux des bécasseaux arctiques. Cette partie me permettra également d'intégrer mon travail dans la réflexion globale menée au sein de mon équipe de recherche, qui a précédé à ma thèse et qui lui succèdera.

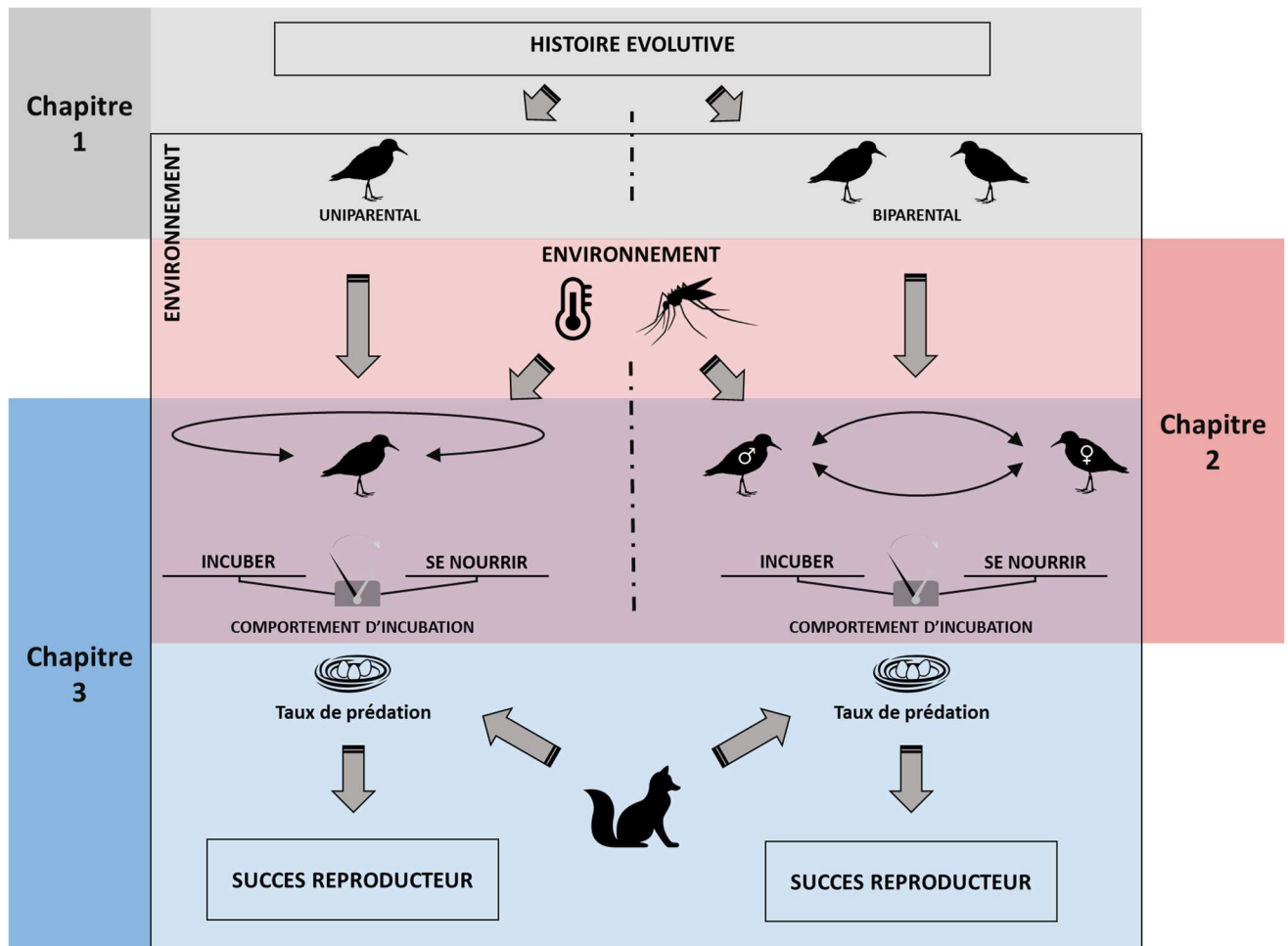
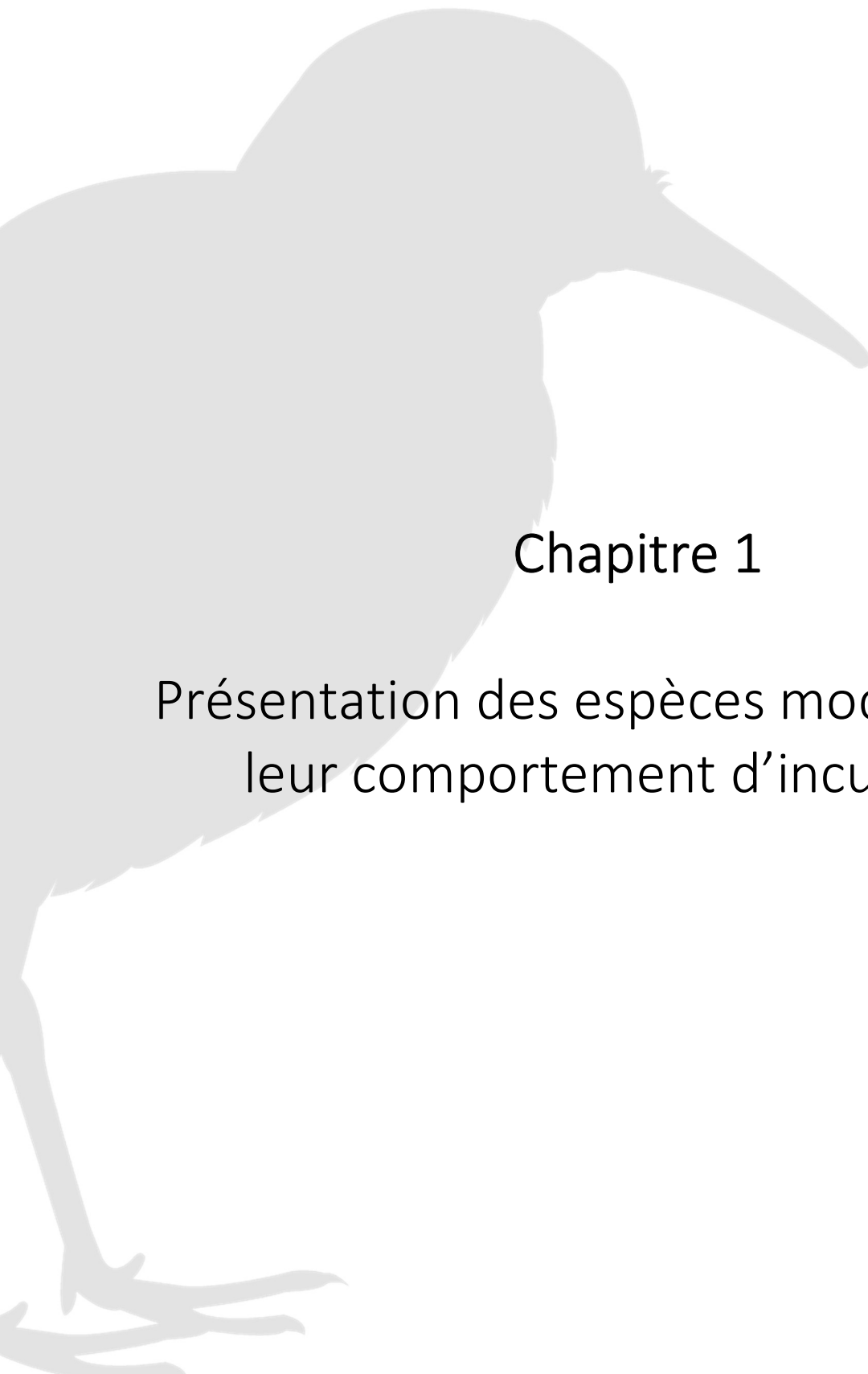


Figure 6 : Schéma du plan de thèse. Le chapitre 4 englobant la totalité du schéma, il n'est pas représenté ici pour faciliter la lecture.



## Chapitre 1

Présentation des espèces modèles et de leur comportement d'incubation

Ce premier chapitre a pour objectif d'introduire les concepts d'écologie évolutive et de présenter les hypothèses qui ont été formulées pour expliquer la diversification des systèmes de reproduction, et le maintien de systèmes particuliers, chez les limicoles et plus précisément chez les bécasseaux. Ce chapitre permettra également de décrire l'écologie des bécasseaux et leur histoire évolutive. Après avoir replacé les bécasseaux dans la taxonomie et brièvement expliqué leur phylogénie, je questionnerai l'influence de l'histoire évolutive ancienne de ce groupe sur l'émergence d'une telle diversité de systèmes de reproduction. J'aborderai ensuite un ensemble d'hypothèses écologiques formulées pour comprendre les pressions particulières, liées au cycle de vie des bécasseaux ou aux caractéristiques des écosystèmes arctiques, qui auraient pu permettre et favoriser cette diversification. Enfin, j'introduirai la notion de conflit sexuel pour aborder le rôle des différences entre les intérêts évolutifs des mâles et ceux des femelles dans l'évolution et le maintien des stratégies de soins parentaux. Ce chapitre s'achèvera par la description du comportement d'incubation relatif à chaque stratégie. J'y aborderai brièvement la répartition des soins post-éclosion chez les espèces biparentales. Ce chapitre ouvrira enfin sur la suite du travail réalisé au cours de ma thèse et servira de base à de nombreuses réflexions développées dans les chapitres suivants.

### 1. LA PHYLOGENIE DES LIMICOLES

Le groupe des limicoles rassemble une grande diversité d'espèces, qui diffèrent par leur morphologie, leur organisation sociale, leur écologie, etc. (Cramp and Simmons, 1983; Colwell, 2010c). Comme pour les autres oiseaux, leur phylogénie évolue constamment au gré des avancées techniques (Sibley and Ahlquist, 1990). Ce groupe offrant l'incroyable opportunité de formuler et de tester des hypothèses sur les processus évolutifs qui ont conduit à cette diversité, je souhaite d'abord positionner les bécasseaux (de la famille des Scolopacidés et du genre *Calidris*), espèces modèles de mon travail, dans la taxonomie des oiseaux.

Le groupe des limicoles n'est pas monophylétique, et le seul clade qui les regroupe en intégralité est l'ordre des Charadriiformes (Colwell, 2010c). Cet ordre est l'un des plus riches parmi les oiseaux non-passereaux. Il regroupe près de 350 espèces actuellement regroupées en 19 familles (selon van Tuinen et al., 2004; 85 genres et 366 espèces selon Christian et al.,



1992; 343 espèces et 18 familles selon Del Hoyo et al., 1996). Il était initialement subdivisé en trois grands sous-ordres : les Charadrii (tous les limicoles), les Lari (mouettes, goélands, labbes pour les plus communs) et les Alcae (les alques tels que e.g. les guillemots, pingouins, macareux) en se basant sur le duvet des poussins (Jehl, 1968a). L'étude ostéologique de ce vaste groupe des Charadriiformes a ensuite révélé une classification différente, toujours composée de trois sous-ordres mais cette fois-ci il s'agissait du sous-ordre des Charadrii, de celui des Scolopacii et enfin de celui des Alcae (qui aurait été la branche primitive à l'origine des deux autres, Strauch, 1978). Avec l'émergence de la biologie moléculaire, les séquences d'ADN obtenues à partir de fragments de gènes ont été utilisées afin d'étudier les distances phylogénétiques. Les premiers travaux basés sur des techniques d'hybridation ADN-ADN ont d'abord permis de confirmer la séparation des charadriiformes en deux grands groupes que sont les Charadrii et les Scolopacii, en plaçant cette fois les Alcae comme un sous-ordre à part entière proche de l'ordre des Lari. Les travaux de Christian (1992), basés sur l'analyse protéique, puis les travaux utilisant l'ADN mitochondrial (cytochrome B des mitochondries, Thomas et al., 2004) ou l'ADN nucléaire (Ericson et al., 2003; Paton et al., 2003), ont ensuite permis d'aboutir à la classification actuelle. L'ordre des Charadriiformes serait bel et bien un groupe monophylétique subdivisé en trois sous-ordres que sont les Charadrii, les Lari et les Scolopaci (van Tuinen et al., 2004). Le sous-ordre des Scolopaci constitue un groupe frère des Lari (Ericson et al., 2003) et contient la famille des Scolopacidés qui constitue un groupe monophylétique séparé des autres familles telles que les Jacanidés (Jacanas) ou les Rostratulidés (échasse et avocette, Figure 7). Au sein des Scolopacidés, les bécasseaux *sensu stricto* (genre *Calidris* et alliés) forment, avec les tournepierres (genre *Arenaria*), un groupe frère des chevaliers (genre *Tringa* et alliés) et des phalaropes (genre *Phalaropus*, Baker et al., 2007).



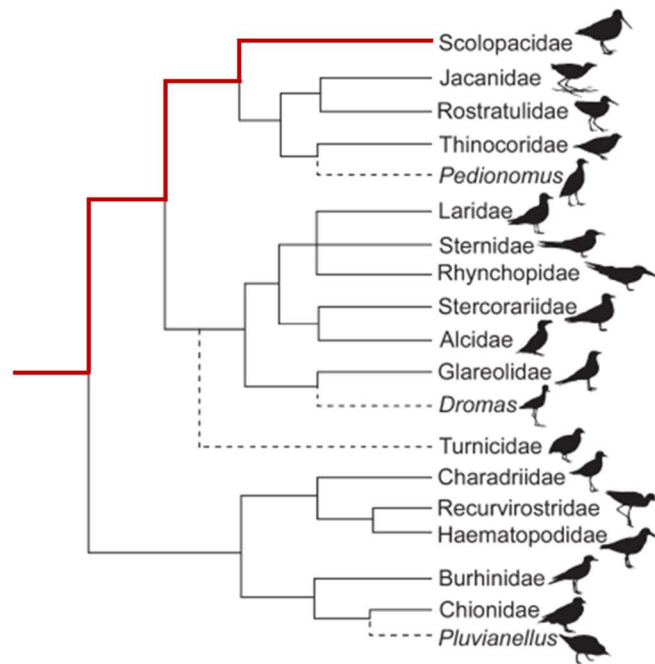


Figure 7 : Positionnement des Scolopacés (dont les bécasseaux ; ligne rouge) dans la phylogénie des Charadriiformes selon les études moléculaires (Ericson et al., 2003; Paton et al., 2003; Thomas et al., 2004). Les groupes pour lesquels des doutes persistent sont indiqués par des lignes pointillées. Ce schéma a été modifié à partir de van Tuinen et al. (2004).

Le groupe des bécasseaux rassemble de nombreuses espèces initialement classées dans des groupes monotypiques comme le bécasseau rousset (*Tryngites subruficollis*), le bécasseau falcinelle (*Limicola falcinellus*) ou encore le bécasseau spatule (*Eurynorhynchus pygmeus*) et le chevalier combattant (*Philomachus pugnax*). Ces groupes paraphylétiques ont généralement été distingués sur des critères anatomiques ou par rapport à l'originalité de leur système de reproduction (Gibson and Baker, 2012). Ils sont aujourd'hui intégrés au genre *Calidris* par certains auteurs (e.g. Clements et al., 2019). Ceci témoigne de la diversification des bécasseaux dans l'histoire évolutive récente de ce groupe (Figure 8).



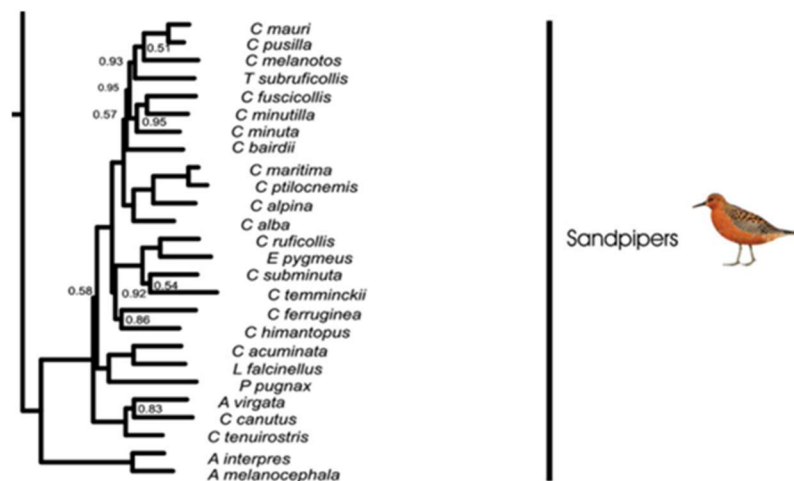


Figure 8 : Phylogénie des bécasseaux et alliés repris selon Gibson et Baker (2012)

Selon la méthode des horloges moléculaires relâchées appliquées aux Charadriiformes, l'ancêtre commun le plus récent aurait plus 93 millions d'années. En ajoutant des contraintes paléontologiques pour calibrer l'horloge relâchée, Baker *et al.* (2007) ont montré que les trois grands clades se sont séparés au cours du crétacé ancien (il y a 79 millions d'année environ). Ils montrent ainsi que l'ancêtre des bécasseaux a survécu à la crise K-T (Crétacé - Tertiaire) comme pour beaucoup d'autres lignées d'oiseaux (Cooper and Penny, 1997). L'optimum climatique au cours de l'Eocène aurait ensuite favorisé la diversification des sous-ordres.

## 2. LA DIVERSITE DES STRATEGIE DE SOINS PARENTAUX CHEZ LES BECASSEAUX

Le groupe des limicoles intéresse particulièrement les évolutionnistes car on y trouve une grande diversité de régimes d'appariement et de patrons de soins parentaux (Tableau 1 ; Pitelka et al., 1974; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Székely and Reynolds, 1995; Reynolds and Székely, 1997b) rassemblés sous le termes de système de reproduction (i.e. "breeding system", Reynolds, 1996). Un système de reproduction est caractérisé par le nombre de partenaires qu'un individu obtient au cours de la période de reproduction, par la stratégie d'acquisition du ou des partenaires (défense du territoire, lek, ...), par la durée du lien qui les unit et par la participation des adultes aux soins parentaux.





Ci-dessous, je décrirai la diversité des systèmes de reproduction observés chez les bécasseaux en étendant parfois certaines idées à l'ensemble des limicoles pour comparaison. J'apporterai également des éléments de compréhension sur l'origine d'une telle diversité chez ce groupe particulièrement et sur l'évolution de ces stratégies. La rédaction de cette partie est particulièrement complexe du fait du nombre important de facteurs qui ont potentiellement influencé l'histoire évolutive des limicoles.

### 2.1. Les soins biparentaux

Chez les oiseaux, environ 81% des espèces sont associées à une stratégie biparentale, 8% à une stratégie uniparentale avec des soins maternels uniquement et 1% à une stratégie uniparentale avec des soins paternels uniquement (surtout chez les Ratites et au sein des Charadrii). Près de 1% des espèces ne fournissent aucun soin à leurs descendants après la ponte (parasitisme ou géothermie chez certains mégapodes) et 9% des espèces peuvent avoir des soins alloparentaux (Cockburn, 2006). Cette diversité, associée à la diversité des systèmes de reproduction est souvent appréhendée au travers de leur régime d'appariement, les espèces monogames étant souvent associées à une stratégie biparentale et les espèces polygames à une stratégie uniparentale.

Le système de reproduction monogame est aussi le plus répandu chez les limicoles (Székely and Reynolds, 1995). Le bécasseau variable (Holmes, 1966), le bécasseau de Baird (Gill Jr. and Tomkovich, 2004) ou encore le bécasseau semipalmé (Ashkenazie and Safriel, 1979a) sont des exemples de ce système. Chez ces espèces, les soins sont partagés entre les partenaires sociaux au moins pendant la période d'incubation (voir paragraphe 5.3.3 dans ce Chapitre 1).

### 2.2. Les soins uniparentaux

D'autres espèces ont un système de reproduction polygyne et la femelle est alors seule en charge des soins parentaux. Le bécasseau à croupion-blanc (Parmelee et al., 1968; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987), le bécasseau cocorli (Holmes and Pitelka, 1964; Schekkerman et al., 1998) ou le bécasseau tacheté (Pitelka, 1959) sont des exemples de ces systèmes de reproduction où les mâles défendent activement un territoire



qui accueillera les femelles et les nids. D'autres limicoles comme le bécasseau rousset (Myers, 1979) et le chevalier combattant (Van Rhijn, 1973) forment des leks pour obtenir des copulations. Les liens entre mâles et femelles sont alors très courts et ne se résument qu'aux parades et aux copulations. Chez certaines espèces comme le bécasseau tacheté, le dimorphisme sexuel est très important avec des mâles beaucoup plus lourds que les femelles (environ 95 g pour les mâles contre environ 66 g pour les femelles au moment de la reproduction, Pitelka, 1959). Ces derniers possèdent aussi des adaptations anatomiques, permettant des vocalisations attractives (Riede et al., 2015), et physiologiques, pour soutenir une compétition sexuelle intense (Lesku et al., 2012). Chez ces espèces, les mâles peuvent partir très précocement du site de reproduction (e.g. vers le 10 juillet chez *C. melanotos* à Barrow, Pitelka, 1959; et pareil chez *C. ferruginea* en Peninsule de Taïmyr, Schekkerman et al., 1998), et ne participent pas aux soins parentaux.

Si les régimes polyandres observés chez les limicoles ont concentré de très nombreux efforts pour comprendre cette « inversion » des rôles sexuels (Orians, 1969; Jenni, 1974; Pitelka et al., 1974; Graul et al., 1977; Maynard Smith, 1977; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Owens, 2002), aucun représentant du genre *Calidris* n'est polyandre à proprement parler. Il existe en réalité deux formes de polyandrie : celle basée sur la défense d'un territoire à l'intérieur duquel les mâles incubent, comme observables chez les Jacanidés (Emlen et al., 1998; Haig et al., 2003) ou chez le chevalier grivelé (Oring and Lank, 1982, 1984) et la polyandrie de défense du mâle comme celle observable chez les phalaropes (Schamel and Tracy, 1977; Reynolds, 1987; Sandercock, 1997; Schamel et al., 2004b).

### 2.3. Le « double-clutch system »

Un autre système de reproduction particulièrement intéressant mais difficile à mettre en évidence (et donc encore débattu) mérite d'être discuté ici : le système de pontes multiples ou « double-clutch system ». Dans ce système de reproduction, une femelle réaliserait deux pontes en succession rapide au début de la période de reproduction. La première ponte serait à la charge du mâle alors que la femelle fournirait les soins à une seconde ponte. Deux situations sont possibles : 1) le mâle et la femelle sont les parents des deux couvées et le régime d'appariement est monogame (social et génétique), même si les soins sont



uniparentaux (e.g. *Alectoris rufa*, Green, 1984; Casas et al., 2009), ou alors 2) chaque individu change de partenaire entre les deux pontes et dans ce cas le régime d'appariement devient polygame (i.e. bigamie successive). Dans la première situation, le lien entre les adultes est acquis lors de la seconde ponte alors que dans la seconde le mâle peut délayer le début de l'incubation pour rechercher un second partenaire (e.g. décrit pour le bécasseau de Temminck, Hildén, 1975; Breiehagen, 1989).

Des observations de terrain ont permis de suspecter ce système de reproduction particulier chez plusieurs espèces et dans une variété de sites. Un système de bigamie successive a par exemple été proposé pour le bécasseau de Temminck et le bécasseau minute (Hildén, 1975, 1983; Breiehagen, 1989; Tulp et al., 2002), sur la base du suivi d'individus bagués, sans n'avoir jamais été remis en question depuis. Certaines études supposaient alors que les femelles dispersaient après la première ponte, s'appuyant sur les variations de sex-ratio des adultes estimées au cours de la saison (Breiehagen, 1989; Schekkerman et al., 2004; Thomson et al., 2014) et sur les flux de gènes entre populations (Rönkä et al., 2008).

Le cas le plus complexe de double ponte reste celui proposé pour le bécasseau sanderling, pour lequel les études se contredisent (voir le Tableau 1 dans Pienkowski and Green, 1976 pour plus de détails sur des études anciennes ; Reneerkens et al., 2014; Moreau et al., 2018) bien qu'il reste largement cité dans les travaux récents (Colwell, 2010b). Cette hypothèse se base principalement sur l'observation fréquente de nids incubés par un seul adulte chez cette espèce supposée biparentale (les tailles d'échantillons augmentant avec les avancées des techniques de suivi ; Parmelee, 1970; Tomkovich and Soloviev, 2001; Piersma et al., 2006; Reneerkens et al., 2014; mais voir ; Pienkowski and Green, 1976) mais aussi sur une analyse histologique des ovaires d'une femelle qui révélait la présence de 8 follicules déhiscent, témoins d'une deuxième ponte de quatre œufs (Parmelee and Payne, 1973). La découverte de nids incubés par un seul adulte ne suffit pas pour supporter cette hypothèse et des analyses génétiques n'ont pas permis de le mettre en évidence (Reneerkens et al., 2014). De même, la présence de huit follicules dans les ovaires d'une femelle pourrait être associée à une ponte de remplacement, fréquemment observée chez les limicoles arctiques dont la couvée a été perdue en début de saison (e.g. Jamieson, 2011; Gates et al., 2013). Indépendamment de ce débat sur l'existence d'un « double clutch system », les sanderlings montrent un polymorphisme certain dans leur système de soins parentaux et une grande flexibilité,



## Chapitre 1

certaines individus changeant de stratégie d'une année sur l'autre (N = 4 mâles et 1 femelle, Reneerkens et al., 2014).



Tableau 1 : les stratégies de soins parentaux chez les bécasseaux du genre *Calidris* et chez les groupes monotypiques proches parfois associés aux bécasseaux.

Espèce	Système de reproduction	Références initiales
<i>Calidris tenuirostris</i> – Bécasseau de l'Anadyr	Monogame	(Tomkovich, 1997; Battley et al., 2004)
<i>Calidris canutus</i> – Bécasseau maubèche	Monogame	(Whitfield and Brade, 1991)
<i>Calidris alba</i> – Bécasseau sanderling	Monogame (« Double-clutch »)	(Parmelee, 1970; Parmelee and Payne, 1973; Pienkowski and Green, 1976; Tomkovich and Soloviev, 2001)
<i>Calidris pusilla</i> – Bécasseau semipalmé	Monogame	(Ashkenazie and Safriel, 1979b; Gratto-Trevor, 1991)
<i>Calidris mauri</i> – Bécasseau d'Alaska	Monogame	(Holmes, 1973)
<i>Calidris ruficollis</i> – Bécasseau à cou roux	Monogame	(voir références dans Pitelka et al., 1974; Morosov and Tomkovich, 1986)
<i>Calidris minuta</i> – Bécasseau minute	Monogame ou Polygame	(Hildén, 1983)
<i>Calidris temminckii</i> – Bécasseau de Temminck	Monogame ou Polygame	(Hildén, 1975; Breiehagen, 1989).
<i>Calidris subminuta</i> – Bécasseau à longs doigts	Monogame	(Tomkovich, 1989)
<i>Calidris minutilla</i> – Bécasseau minuscule	Monogame	(Miller, 1985)
<i>Calidris fuscicollis</i> – Bécasseau à croupion blanc	Polygyne (territorial)	(Parmelee et al., 1968; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987)
<i>Calidris bairdii</i> – Bécasseau de Baird	Monogame	(Gill Jr. and Tomkovich, 2004)
<i>Calidris melanotos</i> – Bécasseau tacheté	Polygyne (territorial)	(Pitelka, 1959)
<i>Calidris acuminata</i> – Bécasseau à queue pointue	Polygyne	(voir références dans Pitelka et al., 1974)
<i>Calidris ferruginea</i> – Bécasseau cocorli	Polygyne (territorial)	(Holmes and Pitelka, 1964)
<i>Calidris maritima</i> – Bécasseau violet	Monogame	(Bengtson, 1970; Pierce, 1997)
<i>Calidris ptilocnemis</i> – Bécasseau des Aléoutiennes	Monogame	(Johnson et al., 2009)
<i>Calidris alpina</i> – Bécasseau variable	Monogame	(Holmes, 1966; Soikkeli, 1967; Jamieson, 2011)
<i>Calidris himantopus</i> – Bécasseau à échasses	Monogame	(Jehl, 1973)
<i>Calidris pygmaea</i> – bécasseau spatule	Monogame	(Syroechkovski et al., 2010)
<i>Philomachus pugnax</i> – Chevalier combattant	Polygyne (lek)	(Van Rhijn, 1973)
<i>Tryngites subruficollis</i> – Bécasseau roussâtre	Polygyne (lek)	(Myers, 1979)
<i>Aphriza virgata</i> - bécasseau du ressac	Monogame	(Jehl, 1968b)
<i>Limicola falcinellus</i> – bécasseau falcinelle	Monogame	(Cramp and Simmons, 1983)



### 3. EVOLUTION DES SYSTEMES DE REPRODUCTION : ROLES DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE, ANALYSES COMPARATIVES ET HYPOTHESES ECOLOGIQUES

Bien que certains auteurs aient émis l'hypothèse que les soins paternels étaient la forme ancestrale des soins parentaux chez les limicoles (van Rhijn, 1985, 1990), il semble que la diversité des stratégies de soins ait émergé à partir de soins biparentaux (Székely and Reynolds, 1995; Borowik and McLennan, 1999; Thomas and Székely, 2005). En revanche, la ramification des Jacanidés, Rostratulidés et des Pédionomidés, qui ont tous des soins paternels uniquement, se fait en amont de la ramification des Scolopacidés, soutenant l'hypothèse de soins paternels ancestraux dans cette famille. Il y a ensuite eu quasiment autant de transitions vers des soins biparentaux que vers des soins opérés par les femelles uniquement (Székely and Reynolds, 1995). L'hypothèse « stepping stone » stipule que l'émergence d'une telle diversité de soins aurait été permise par l'état transitoire qu'est le « double-clutch system », ayant favorisé l'émergence des soins uniparentaux chez des biparentaux (Jenni, 1974; Pitelka et al., 1974; Maynard Smith, 1977) et des soins biparentaux chez les uniparentaux dans un environnement contraignant (van Rhijn, 1990).

Les études visant à comprendre l'émergence de certains systèmes sociaux particuliers (e.g. polyandrie), ou d'une telle diversité de systèmes chez les limicoles, ont souvent tenté de démontrer le caractère adaptatif de ces systèmes en les confrontant aux conditions écologiques dans lesquels ils sont observés aujourd'hui (Orians, 1969; Pitelka et al., 1974; Székely et al., 2006). Les analyses comparatives ont alors eu un rôle essentiel pour distinguer ce qui avait pour origine une adaptation à un environnement (traits analogues) de ce qui était déterminé par l'histoire évolutive d'un groupe et qui résulterait de l'inertie phylogénétique (traits homologues, McKittrick, 1993; mais voir, van Rhijn, 1990).



### 3.1. Inertie phylogénétique : oviparité et mode de développement des jeunes.

L'évolution des soins parentaux chez les oiseaux est directement reliée à l'histoire évolutive de ce groupe. Chez les oiseaux, on estime que plus de 90% de la variation des traits d'histoire de vie observable chez les espèces contemporaines résultent de l'histoire évolutive ancienne du groupe (i.e. au niveau des ordres et des familles, Owens and Bennett, 1995). Ainsi, l'inertie phylogénétique est potentiellement très importante dans l'évolution des systèmes de reproduction, ce qui limite notre capacité à trouver des facteurs écologiques actuels responsables d'une diversification ancienne. En revanche, la diversité de systèmes de reproduction trouvée chez des espèces proches au niveau phylogénétique laisse à penser que cette diversification est récente dans l'histoire évolutive des limicoles.

La première contrainte phylogénétique, l'oviparité, est commune à tous les oiseaux et limite fortement le type de soins parentaux (Blackburn and Evans, 1986). Les oiseaux pondent des œufs contenant un embryon et des réserves entourés d'une membrane protectrice qui sert aussi de zone d'échange à l'interface avec l'environnement (Deeming, 2002b). Le développement des œufs se faisant presque intégralement à l'extérieur du corps des femelles, ces dernières ont la possibilité de s'émanciper des soins parentaux rapidement après la ponte. Cette possibilité d'émancipation dépend également de la quantité des soins nécessaires au succès de la reproduction et donc du mode de développement des jeunes.

À l'éclosion, le niveau de développement et d'autonomie des oisillons permet de classer les espèces sur un gradient allant des espèces nidicoles aux espèces nidifuges (Nice, 1962; Starck and Ricklefs, 1998). La classification des modes de développement observables chez les oiseaux, proposée par Starck et Ricklefs (1998) et inspirée par celle de Nice (1962), contient des critères qui ont trait à la fois au développement, au comportement et à l'écologie de l'espèce. Elle est basée sur 4 critères : le plumage, l'état des yeux, la présence au nid et les soins parentaux apportés après l'éclosion. Selon cette classification, les bécasseaux sont dans la catégorie « precocial-2 » puisque les oisillons sont recouverts de duvet à l'éclosion, ont les yeux ouverts, peuvent partir du nid très rapidement et se nourrir seuls, sans pour autant être en mesure de réguler leur température interne à l'éclosion (Visser and Ricklefs, 1993b, 1993a).



La grande majorité des limicoles entrent dans cette catégorie (sauf les Haematopodidés par exemple, Lind, 1965; Norton-Griffiths, 1969).

Ce mode de développement particulier impose des coûts importants lors de la production des œufs (Ar and Yom-Tov, 1978). En revanche, en limitant la quantité de soins nécessaires au succès de la couvée, il augmenterait la probabilité qu'un seul adulte parvienne à prodiguer ces soins sans assistance. En définissant le potentiel de désertion comme le rapport des coûts et des bénéfices de la désertion d'un adulte, ce potentiel est considérablement augmenté par ce mode de développement (Silver et al., 1985; Lazarus, 1990; Thomas and Székely, 2005; Thomas et al., 2006; Olson et al., 2008). En permettant de réduire les coûts de l'émancipation d'un adulte, ce mode de développement accroîtrait la disponibilité en individus sexuellement actifs au sein de la population et influencerait donc la compétition sexuelle et l'évolution des régimes d'appariement.

Dans une étude corrélationnelle, Silver *et al.* (1985) montraient que le mode de développement était le prédicteur principal de la forme des soins parentaux chez les oiseaux. Temrin et Sillén-Tullberg (1995) ont ensuite réalisé une analyse comparative pour étudier les relations entre le mode de développement des jeunes et le régime d'appariement chez les oiseaux. Ils ont trouvé plus de transitions vers des liens courts et donc des régimes polygames chez les espèces dont les jeunes sont nidifuges que chez les espèces nidicoles (significatif pour la polyandrie). D'autres études plus récentes, comme celle de Olson *et al.* (2008), sont venues soutenir ces résultats. Thomas et Székely (2005) ont quant à eux réalisé une analyse comparative directionnelle, montrant que le caractère nidifuge des jeunes limicoles précédait les transitions vers des soins uniparentaux, soins qui auraient ensuite permis les transitions vers des régimes d'appariement polygames en augmentant le potentiel de désertion. En revanche, en utilisant un état ancestral où les deux adultes coopèrent et nourrissent les jeunes, Székely *et al.* (2006) ont montré que les espèces semi-nidifuges (e.g. les Haematopodidés, Lind, 1965; Norton-Griffiths, 1969) conservent des soins biparentaux (Thomas et al., 2006).

Si le potentiel de désertion est augmenté par l'oviparité et le mode de développement des jeunes, ancré dans l'histoire évolutive ancienne des limicoles, la décision de désertir dépend des facteurs écologiques et des interactions sociales qui influencent les bénéfices de la





désertion et notamment la probabilité de trouver un autre partenaire sexuel (Owens and Bennett, 1995, 1997).

### 3.2. Les systèmes de reproduction comme des stratégies d'exploitation de l'environnement

Les limicoles appartiennent à la catégorie des « income breeders » (la reproduction repose sur les ressources disponibles dans l'environnement), en opposition aux « capital breeders » (la reproduction est soutenue grâce aux réserves corporelles, Drent and Daan, 1980; Meijer and Drent, 1999). Ils reposent donc majoritairement sur les ressources de leur environnement immédiat (i.e. site de reproduction) pour répondre à leurs besoins pendant la période de reproduction (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005), contrairement aux anatidés et à d'autres taxons qui mettent à profit leurs importantes réserves de graisses acquises avant d'arriver sur leur site de reproduction (Ankney and MacInnes, 1978; Parker and Holm, 1990). Le mode de développement et la croissance rapide des jeunes requièrent également une grande quantité de nourriture disponible sur le site de reproduction (Schekkerman et al., 2003; Tjørve et al., 2007; McKinnon et al., 2012).

Le succès reproducteur des bécasseaux dépendrait donc principalement de leur aptitude à exploiter les ressources de leur environnement immédiat. Supposant que la disponibilité en site de reproduction n'est pas limitante dans l'Arctique, Pitelka *et al.* (1974) émettent l'hypothèse que la distribution, l'abondance et la phénologie des ressources sont autant de facteurs déterminants des systèmes sociaux chez les bécasseaux. Ces systèmes sociaux peuvent alors être divisés en deux stratégies d'exploitation de l'environnement : l'une « conservatrice » et l'autre « opportuniste » (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974). La première stratégie est caractérisée par une philopatrie importante, une faible variabilité interannuelle de la densité des nids sur un site donné, un système de reproduction monogame (souvent associé à des soins biparentaux) et un succès reproducteur relativement stable. La seconde stratégie se distingue de la première par un succès reproducteur très variable selon les années, mais surtout par des régimes d'appariement polygames (associés à des soins uniparentaux).



Dans cette approche basée sur l'écologie, l'étude de référence de Elmen et Oring (1977) étaye la thèse de Pitelka *et al.* (1974). Ces derniers définissent la notion de « environmental potential for polygamy » comme les conditions de l'environnement qui permettent à un sexe d'obtenir plusieurs partenaires. Une distribution des ressources non homogène ou très variable dans le temps favoriserait alors l'émergence et le maintien de régimes polygames et donc des soins uniparentaux. En menant une étude sur 10 espèces de limicoles à Barrow pendant 10 années, Saalfeldt et Lanctot (2015) montrent que la plupart des espèces peuvent effectivement être associées, selon les caractéristiques de leur environnement, à l'une ou l'autre de ces stratégies.

### 3.2.1. Territorialité

Les limicoles arctiques évoluent dans un environnement relativement imprévisible en termes de disponibilité des ressources. Certains ont alors interprété les comportements territoriaux observables chez certaines espèces comme le moyen de défendre les ressources disponibles à proximité du nid et utiles au moins pendant l'établissement du territoire (Pitelka *et al.*, 1974; Hildén, 1979). Ces comportements, associés à la structure de l'habitat, déterminent la densité de nidification. Or, certains travaux supposent des relations entre la densité de nidification et le système de reproduction. Ainsi, une analyse comparative menée par Owens (2002) a révélé que la polyandrie était associée à des densités de nidification importantes. De plus, l'hypothèse de la dichotomie entre stratégie opportuniste et stratégie conservatrice prédit que les espèces conservatrices ont des comportements territoriaux plus marqués et que la taille des territoires est moins dépendante des conditions du milieu (e.g. l'abondance de nourriture). À l'inverse, les espèces opportunistes montreraient moins de comportements territoriaux et une taille de territoire variable, dépendante de l'abondance de nourriture (Holmes, 1966, 1971; Pitelka *et al.*, 1974; Saalfeld and Lanctot, 2015).

Certaines espèces conservatrices défendent effectivement des territoires relativement larges comme le bécasseau variable (0,05 - 0,07 km<sup>2</sup>, Holmes, 1966; Soikkeli, 1967) et dont la taille est peu variable d'une année à l'autre (e.g. les bécasseaux variable et semipalmé ; voir Table 2 dans Saalfeld and Lanctot, 2015). Ces comportements territoriaux sont souvent intenses, avant que l'incubation ne commence, et s'atténuent rapidement par la suite (Holmes, 1966),



suggérant que les ressources contenues dans le territoire sont surtout utile pendant les parades. À l'inverse, d'autres espèces conservatrices ont des densités de population relativement élevées comme c'est le cas du bécasseau d'Alaska (jusqu'à environ 335 nids/km<sup>2</sup>, Holmes, 1971; Lanctot et al., 2000; Ruthrauff and McCaffery, 2005), une espèce monogame à soins biparentaux qui établit des territoires de nidification mais se nourrit dans des aires de nourrissage communes ; ou encore du bécasseau semipalmé qui niche en pseudo-colonies dans le sud de son aire de nidification (jusqu'à 400 nids par km<sup>2</sup>, Gratto et al., 1985; Cotter and Andres, 2000; Jehl, 2006). Chez les espèces opportunistes, certaines comme le bécasseau minute (Cramp and Simmons, 1983) n'ont quasiment pas de comportement territorial, alors que d'autres défendent des territoires ; c'est le cas du bécasseau tacheté (Pitelka, 1959), du bécasseau cocorli (Holmes and Pitelka, 1964; Schekkerman et al., 1998), ou encore du bécasseau à croupion blanc (Parmelee et al., 1968; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987) qui sont toutes des espèces polygynes dont le mâle défend un territoire contenant les nids de ses différentes partenaires. Les comportements territoriaux sont exprimés par les deux sexes chez le bécasseau de Temminck, qui peut être monogame ou polygame (vraisemblablement associé à un « double-clutch system »), où les deux sexes incuberaient des couvées séquentielles (Hildén, 1975, 1979). Chez ces espèces opportunistes, la taille des territoires varierait davantage selon les conditions. En effets, la taille du territoire d'un bécasseau de Temminck peut varier de 15.10<sup>-3</sup> - 25.10<sup>-3</sup> km<sup>2</sup> à près de 15.10<sup>-2</sup> km<sup>2</sup> entre un habitat favorable et un habitat peu favorable (Hildén, 1979). De même, la densité de population du bécasseau tacheté varie d'un facteur 3 à 5 selon les milieux (Pitelka, 1959). Les phalaropes, polyandres facultatifs, ont également des densités de populations variables entre années (Reynolds, 1987; Troy, 1996).

Cependant, Saalfeldt et Lanctot (2015) montrent que les espèces qui ont les mêmes stratégies d'exploitation (i.e. « opportunistes » ou « conservateurs ») ont des densités qui varient ensemble et indépendamment des autres espèces, même si la ressource ne semble pas expliquer ces variations. Les études récentes comme celle de Saalfeldt et Lanctot (2015) sont rares et leurs résultats ambigus appellent d'autres initiatives.



### 3.2.2. *Fidélité au site de reproduction*

Si la philopatrie natale est faible chez les bécasseaux en général (e.g. Gratto et al., 1985), une proportion non négligeable des oiseaux adultes reviennent d'une année à l'autre sur leur site de reproduction. La dichotomie entre opportunistes et conservateurs (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974) prévoit que les espèces conservatrices expriment une fidélité au site plus importante que les espèces opportunistes qui se déplaceraient pour trouver les meilleures conditions de nidification. Être familier avec le site de reproduction permettrait de se reproduire plus rapidement en exploitant un site connu (Greenwood, 1980). La fidélité au site favoriserait également la coopération entre les sexes si les couples se reforment sur plusieurs années (Greenwood, 1980; Sandercock et al., 2000; Johnson and Walters, 2008). Enfin, le taux de retour dépend aussi du succès ou de l'échec de la couvée (Oring and Lank, 1984; Gratto et al., 1985). Ces taux de retour restent cependant souvent complexes à interpréter puisqu'il existe beaucoup de facteurs confondants qui peuvent modifier les résultats (e.g. structure de l'habitat des différentes espèces : répartition des zones de nidification sur un site).

Oring et Lank (1984) montrent par exemple que les limicoles qui ont le taux de retour au site de reproduction le plus élevé sont les monogames à soins biparentaux, et ce pour les représentants des deux sexes. Certaines études menées sur plusieurs espèces sympatriques illustrent ces différences : le bécasseau minute et le bécasseau cocorli (considérés comme polygames) ont une fidélité au site très faible, le bécasseau maubèche (monogame) une fidélité au site beaucoup plus importante et le bécasseau sanderling (flexible) une fidélité au site intermédiaire. Les mâles de bécasseau maubèche reviennent quasiment sur le même territoire chaque année s'il est déneigé (en péninsule du Taïmyr, Tomkovich and Soloviev, 1994).

Le bécasseau semipalmé est un exemple de choix pour la stratégie conservatrice. Chez cette espèce monogame sans dimorphisme sexuel et dont le mâle est en charge de la défense du territoire, près de la moitié des couples se reforme d'une année sur l'autre et 33 à 57% des adultes bagués reviennent sur le même site d'une année à l'autre (Gratto et al., 1985). Le bécasseau d'Alaska, également associé à une stratégie conservatrice, montre des taux de retour de 58% pour les mâles et de 49% pour les femelles (Holmes, 1971; voir aussi Sandercock et al., 2000; Johnson and Walters, 2008), mais peuvent avoir une fidélité au site plus faible en



limite nord de leur zone de répartition (Saalfeld and Lanctot, 2015). D'autres espèces monogames montrent une fidélité au site forte comme chez le bécasseau variable (Soikkeli, 1967). Plusieurs études rapportent des différences similaires entre la fidélité au site exprimée par les mâles, souvent en charge de la défense du territoire, et celle des femelles (Soikkeli, 1967; Holmes, 1971; Tomkovich and Soloviev, 1994). D'autres travaux ne détectent pas cette variabilité inter-sexe (Oring and Lank, 1982, 1984; Gratto et al., 1985).

Le bécasseau tacheté est quant à lui un exemple extrême de la stratégie opportuniste. Cette espèce montre une fidélité au site très faible avec moins de 2% des mâles et 1% des femelles marqués qui sont observés à nouveau sur le site d'étude l'année suivante (Lesku et al., 2012; Saalfeld and Lanctot, 2015). De même, une étude récente menée sur cette espèce révèle un nomadisme très important : les mâles sont très mobiles au cours de la période de reproduction. Ainsi, Kempnaers et Valcu (2017) montrent que les bécasseaux tachetés peuvent parcourir jusqu'à 13.000 kilomètres (3.000 km en moyenne) pendant la période de reproduction, soit une grande partie de leur aire de reproduction. Ces auteurs ont montré que certains mâles peuvent s'arrêter sur un grand nombre de sites (jusqu'à 24), se reproduire à plusieurs endroits, et que leur temps de résidence sur ces sites dépend de la quantité de femelles qui s'y trouvent. Leurs déplacements sont également influencés par les conditions météorologiques (Krietsch et al., 2020). Ce comportement nomade explique l'initiation relativement tardive de la reproduction observable chez les espèces opportunistes (Whitfield and Tomkovich, 1996). Chez d'autres espèces opportunistes comme les phalaropes, cette distinction est plus ténue : le phalarope à bec étroit (*Phalaropus lobatus*) exprime une fidélité au site importante (entre 11 et 50%, Colwell et al., 1988; Sandercock, 1997) tandis que le phalarope à bec large (*Phalaropus fulicarius*) est l'une des espèces dont le taux de retour est le plus faible avec seulement 8% des mâles qui reviennent au site, et presque aucune femelle (Schamel and Tracy, 1977).

### 3.3. Les systèmes de reproduction face à la prédation

Nous avons déjà mentionné en introduction que la prédation était la première cause d'échec des nids chez les limicoles arctiques (Smith et al., 2007a; Reneerkens et al., 2016; Weiser et al., 2018a). Certains auteurs ont alors tenté d'expliquer la diversification des systèmes de



reproduction des limicoles par la variation de la pression de prédation (Pitelka et al., 1974; Lenington, 1980; Larsen, 1991).

Pitelka *et al.* (1974) suggèrent par exemple que la monogamie et les soins biparentaux permettent d'augmenter la survie des jeunes, dans un environnement où le risque de prédation est élevé (voir aussi Lenington, 1980, 1984; Larsen, 1991). L'hypothèse selon laquelle la défense active des nids serait plus efficace lorsque les deux adultes coopèrent a souvent été proposée (Erckmann, 1983; Larsen, 1991; Larsen et al., 1996; Smith and Wilson, 2010). Plausible pour les limicoles de grande taille comme l'huitrier pie (*Haematopus ostralegus*) ou les tournepierres (*Arenaria sp.*) qui défendent leurs nids par des comportements agressifs, elle semble plus difficile à accepter pour les limicoles de petite taille comme les bécasseaux (Weidinger, 2002; Buck, 2016). En privilégiant l'agression, ces derniers prendraient un risque considérable pour un effet négligeable sur le prédateur. Leur stratégie de défense active repose donc davantage sur la fuite (Smith and Edwards, 2018) et la feinte (revus dans Gochfeld, 1984; Humphreys and Ruxton, 2020) pour empêcher le prédateur de découvrir la localisation du nid. L'intensité des comportements anti-prédation varie alors selon la valeur relative de la couvée par rapport à la valeur reproductive résiduelle de l'adulte (Barash, 1975; Andersson et al., 1980; Montgomerie and Weatherhead, 1988) et leur efficacité dépend de l'environnement immédiat du nid : ce qui augmente le camouflage limite la capacité des adultes à détecter un prédateur (Götmark et al., 1995; Koivula and Rönkä, 1998; Whittingham et al., 2002; Smith et al., 2007a; Gómez-Serrano and López-López, 2014). Parallèlement à la défense active du nid, l'incubation peut être appréhendée comme une défense passive des œufs chez les espèces cryptiques (Weidinger, 2002). Dans ce cas, c'est le comportement d'incubation qui pourrait influencer le risque de prédation des nids. Ce dernier, induit par le comportement des adultes, varierait alors en fonction des stratégies qui déterminent ces comportements (Chapitre 3 ; Smith et al., 2012b; Meyer et al., 2020). Les études ayant précédé mes propres travaux de thèse n'ont néanmoins pas pu s'accorder sur cette différence éventuelle de taux de survie des nids entre les deux stratégies, les effets espèces, sites et années masquant *a priori* d'autres facteurs (Smith et al., 2007a; Weiser et al., 2018a).

Une autre hypothèse fait le lien entre pression de prédation et l'évolution des systèmes de reproduction chez les limicoles. Cette hypothèse suggère que l'émancipation des femelles



(supposément très affaiblies par la ponte), point de départ de l'évolution de la polyandrie, est avantageuse pour le couple si cela permet une ponte de remplacement, lorsque la pression de prédation est élevée (i.e. la "replacement clutch hypothesis", Jenni, 1974; Schamel and Tracy, 1977; Erckmann, 1983; Lenington, 1984; Oring, 1986; Schamel et al., 2004b; Safari and Goymann, in press). Cependant, il ne semble pas nécessaire que la femelle déserte pour qu'elle puisse pondre à nouveau et coopérer au nid semble favoriser la ponte de remplacement (voir e.g. chez le lagopède des saules, Martin and Cooke, 1987). Chez les limicoles, les pontes de remplacement sont particulièrement difficiles à identifier et le taux de remplacement à estimer (Naves et al., 2008), surtout lorsque ces dernières sont pondues tôt en saison. Certaines études, basées sur le suivi d'individus marqués et la recherche de leur nid, ont rapporté des taux de remplacement relativement faibles (Holmes, 1966; Soikkeli, 1967; Norton, 1972; Tulp, 2007; Naves et al., 2008). Des études plus récentes ont questionné ces premières estimations et les ont revues à la hausse. Ainsi, Jamieson (2011) a trouvé un taux de remplacement de 75% chez une sous espèce de bécasseau *C. alpina pacifica* (N = 52) dans le Delta du Kuskokwim. De même, une étude expérimentale menée à Barrow et basée sur le retrait des pontes et le marquage des adultes a permis d'observer qu'une autre sous espèce de bécasseau variable (*C. alpina articola*) avait un taux de remplacement très élevé lorsque la ponte était perdue en début de saison (82-95% des pontes remplacées) et moins élevé en fin de saison (35-50%, Gates et al., 2013). Lors de ces événements, les adultes restent habituellement ensemble (55% des cas dans Jamieson, 2011; quasiment toujours dans Gates et al., 2013) et la ponte de remplacement est pondue dans le même territoire, rapidement après la perte de la première (environ 9 jours dans Jamieson, 2011; 4.7-6.8 jours dans Gates et al., 2013). Le délai entre les deux pontes est plus long s'il y a un changement de partenaire, et la coopération permet donc une ponte de remplacement plus rapide en prolongeant le lien (Jamieson, 2011). Une ponte représentant entre 50 et 110% de la masse de la femelle environ (moyenne :  $77\% \pm 16\%$ , Colwell, 2006 et les références citées), la probabilité qu'une ponte de remplacement soit initiée dépend également de la condition corporelle de la femelle. Les pontes de remplacement sont observées chez bon nombre d'espèces monogames mais restent anecdotiques chez d'autres comme par exemple le bécasseau d'Alaska (Holmes, 1971; Sandercock et al., 1999) ou le bécasseau à échasses (Jehl, 1973). Ainsi, si certains supposaient que la désertion de la femelle était nécessaire à sa survie après la ponte et favorisait la polyandrie ("stressed female hypothesis", Graul et al., 1977; Erckmann, 1983), la capacité des



femelles à pondre rapidement une deuxième couvée ne permet pas de soutenir cette hypothèse.

Chez les limicoles polyandres comme les phalaropes à bec étroit (34% de nids trouvés sont des pontes de remplacement, Schamel et al., 2004b), ces pontes semblent nécessiter la présence de la femelle qui a pondu la première couvée (Schamel and Tracy, 1977; Schamel et al., 2004a). Ainsi, la disponibilité en femelles n'est pas limitante du taux de remplacement chez cette espèce. À l'inverse, les mâles sont limitants dans la population puisqu'ils seraient réticents à se reproduire avec de nouvelles femelles, pour éviter les jeunes illégitimes (engendrés par le stockage du sperme provenant de copulations précédentes dans le tractus génital des femelles).

Il est donc difficile *in fine* d'interpréter les stratégies d'incubation comme une adaptation au risque de prédation. En effet, si l'incubation biparentale permet des pontes de remplacement, les espèces polygames augmentent également leur succès reproducteur en multipliant les pontes, indépendamment du risque de prédation. Ces explications n'étant pas satisfaisantes pour les bécasseaux, d'autres études se sont concentrées sur l'influence de leur cycle de vie sur leurs systèmes de reproduction et notamment sur la durée de la période de reproduction dans l'Arctique et leurs stratégies de migration.

### 3.4. Les systèmes de reproduction et la durée de la période de reproduction

Emlen et Oring (1977) présentent l'idée selon laquelle le synchronisme de la reproduction au sein d'une population favoriserait la monogamie en limitant la probabilité de retrouver un partenaire après la désertion, sauf s'il est possible pour les représentants d'un sexe d'accaparer plusieurs partenaires (par la défense d'un territoire ou d'un groupe de partenaires, Ims, 1990). Cette hypothèse a été soutenue par des travaux plus récents ayant montré que la fréquence de la polygamie était positivement corrélée à la durée de la période de reproduction (Andersson, 2004; Thomas and Székely, 2005). Dans l'Arctique, la durée de la période de reproduction est fortement contrainte par les conditions abiotiques (i.e. été très court) ainsi que par le cycle de vie des limicoles arctiques (i.e. longues migrations





saisonniers). Sous ces hautes latitudes, la période de reproduction est donc contractée et le synchronisme est plus important (e.g. Summers and Nicoll, 2004; Smith and Wilson, 2010). Selon l'hypothèse de Emlen et Oring (1977), les espèces polygames auraient une période de reproduction plus longue. Or, les espèces monogames et polygames, souvent sympatriques dans l'Arctique (voir Figure 5 en introduction), sont soumises aux mêmes conditions estivales ce qui limite le soutien de cette hypothèse.

Quelle que soit la stratégie des oiseaux, le début de la période de reproduction est déterminé à la fois par la date d'arrivée sur le site (i.e. à l'issue des migrations), mais également par les conditions locales (e.g. date de fonte du manteau neigeux dans l'Arctique). Ces deux facteurs sont quasi-indépendants puisque les limicoles migrateurs ne peuvent estimer les conditions qu'ils trouveront à leur arrivée sur leur site de reproduction depuis leur site d'hivernage (elles peuvent, au mieux, être estimées depuis certains sites de halte migratoire par quelques espèces ; voir e.g. Ely et al., 2018). De plus, la plupart des études montrent que la date de ponte des limicoles arctiques dépend principalement de la chronologie de la fonte de la neige (Green et al., 1977; Troy, 1996; Schekkerman et al., 2004; Høye et al., 2007; Smith et al., 2010; Grabowski et al., 2013; Liebezeit et al., 2014; Saalfeld and Lanctot, 2017; Kwon et al., 2019), et/ou de la température (Nol et al., 1997; Pearce-Higgins et al., 2005; McKinnon et al., 2012; Kwon et al., 2017). Au Groenland, Meltofte (2007a, 2008) a également démontré que l'abondance en arthropodes pouvait influencer la date de ponte des limicoles arctiques lorsque la fonte était tardive. Enfin, la production primaire peut elle aussi constituer un déterminant important de la date de ponte, comme l'ont montré Liebezeit *et al.* (2014) pour le bécasseau tacheté. Ces conditions peuvent donc fortement impacter la reproduction, qui est quasi-inexistante les années où la fonte est exceptionnellement tardive ou lorsque les conditions en début d'été sont trop rudes (Evans and Pienkowski, 1984; Gratto-Trevor, 1991; Schmidt et al., 2019).

Après leur arrivée, la demande énergétique importante liée à la ponte contraint également fortement la phénologie des oiseaux. En effet, les limicoles doivent alors recouvrer leurs réserves (Tulp et al., 2009b), remanier leur organisme en préparation de la reproduction (Morrison et al., 2005; Vezina et al., 2012) et, pour les femelles, acquérir l'énergie et les nutriments nécessaires à la production des œufs (Klaassen et al., 2001; Morrison and Hobson, 2004). Les bécasseaux passent alors une grande partie de leur temps à se nourrir (> 70% de la



journee, Ashkenazie and Safriel, 1979b; Melftofte and Lahrman, 2006). De plus, les dates de pontes peuvent dependre de la strategie. Par exemple, si les especes uniparentales ont besoin de plus de ressources avant de debuter l'incubation, leur ponte pourra etre plus tardive (Whitfield and Tomkovich, 1996; Tulp, 2007). Les becasseaux uniparentaux ont egalement besoin de plus de ressources pendant la periode d'incubation, et pondre plus tard en saison peut permettre d'avoir plus de ressources a disposition mais aussi des conditions plus Clementes (Perrins, 1970; Drent, 2006). Une explication alternative (voire complementaire) pourrait aussi etre que la ponte tardive offre plus de temps aux adultes polygames pour chercher plusieurs partenaires avant le debut de l'incubation (e.g. chez le becasseau de Temminck, Hildén, 1975; Breiehagen, 1989).

Le debut de la periode de reproduction n'est cependant pas la seule contrainte. En effet, le succes reproducteur des limicoles est maximal lorsque le pic de demande en nourriture (qui intervient quelques jours apres l'eclosion des oeufs) est synchronise avec le pic d'abondance des arthropodes, necessaires a la croissance rapide des poussins nidifuges (Schekkerman et al., 2003; Pearce-Higgins and Yalden, 2004; Tjørve et al., 2007; McKinnon et al., 2012; mais voir ; Reneerkens et al., 2016; Corkery et al., 2019). Le calendrier de la reproduction est donc fortement contraint par la necessite que les oeufs eclosent quelques jours avant le pic de nourriture. De plus, alors que les jeunes quittent le site de reproduction apres les adultes (Pitelka, 1959; Holmes, 1966, 1972; Parmelee et al., 1968), les jeunes precoces peuvent partir plus rapidement que les jeunes tardifs et sont moins exposes aux conditions meteorologiques qui se degradent en fin d'ete. Certaines etudes reportent alors un declin de l'investissement des parents (augmentation de la duree de l'incubation et diminution du nombre et du volume des oeufs pondus) au cours de la saison de reproduction (Sandercock et al., 1999; Weiser et al., 2018b). Weiser *et al.* (2018b) montrent egalement que la probabilite d'abandon des nids augmente au cours de la saison, dans une etude de grande envergure (i.e. 25 taxons etudies sur 16 sites). De meme, le depart precoce du site de reproduction confere divers avantages aux adultes : e.g. conditions meteorologiques plus Clementes durant la migration, risque de predation reduit (Lank et al., 2003; Jamieson et al., 2014) et arrivee sur le site d'hivernage pendant que la competition pour les ressources est encore relativement faible (Schneider and Harrington, 1981) . Ainsi, retarder la ponte genere des couts superieurs pour l'adulte et



diminue les bénéfices des investissements parentaux en diminuant la probabilité de survie des jeunes et leur qualité.

Dans l'Arctique, les espèces polygames à stratégie uniparentale ne semblent donc pas pouvoir opter pour une saison de reproduction plus longue que les espèces biparentales, mais la phénologie de leurs pontes semble pouvoir être décalée en saison. Quoiqu'il en soit, la polygamie est fortement contrainte par l'étroitesse de la fenêtre temporelle entre l'arrivée sur le site de reproduction et l'initiation de l'incubation, cette dernière diminuant fortement les opportunités de reproduction. Au-delà de la contrainte environnementale, le cycle de vie des bécasseaux, et notamment la migration, pourrait aussi expliquer une partie de la diversité des systèmes de reproduction observés.

### 3.5. Les systèmes de reproduction et les comportements de migration

Prenant pour exemple deux espèces de *Calidris* monogames, Ashkenazie and Safriel (1979b) ont proposé une autre hypothèse. Selon eux, il pourrait exister une relation entre la distance parcourue au cours de la migration et la durée des soins parentaux chez ces espèces. Les femelles de bécasseau variable, qui migrent entre l'Arctique et les régions tempérées, restent en effet plus longtemps avec leurs jeunes après l'éclosion que les femelles de bécasseau semipalmé, qui migrent sur de plus longues distances entre l'Arctique et l'Amérique du Sud. Les systèmes de reproduction ne dépendraient donc pas uniquement des facteurs écologiques sur le site de nidification, mais seraient également tributaires du reste du cycle de vie de l'oiseau (i.e. "cross-seasonal effect", Myers, 1981).

Les corrélations trouvées par Myers (1981) entre (1) le système de soin parental et la distance de migration (réduction des soins parentaux avec l'augmentation de la distance de migration), et (2) entre le régime d'appariement et cette même distance, ont ouvert le débat et ont été réexaminées par des analyses comparatives quantitatives. En effet, Reynolds et Székely (1997b) puis García-Peña *et al.* (2009) ont pu mettre en évidence une relation très similaire : la distance de migration est corrélée à une diminution de la durée des soins fournis par les mâles (mais sans affecter les soins maternels dans ces études). En utilisant une analyse



phylogénétique directionnelle, García-Peña *et al.* (2009) ont réussi à démontrer que l'allongement des distances de migration précédait la réduction des soins paternels, contrairement à la thèse soutenue par Reynolds et Székely (1997b) qui supposaient la chronologie inverse.

La relation entre la distance de migration et les systèmes de reproduction peut s'expliquer de plusieurs manières. Premièrement, on suppose que le coût de la migration est positivement corrélé à la distance parcourue (sans prendre en compte la qualité de la route migratoire comme discuté par Myers, 1981) et donc qu'une longue migration prive les individus de l'énergie nécessaire à la provision de soins parentaux (Ashkenazie and Safriel, 1979b; Myers, 1981; Reynolds and Székely, 1997b). Cette explication n'est pas satisfaisante pour expliquer pourquoi la relation n'est significative que pour les soins paternels et non pour les soins prodigués par les femelles (qui payent les coûts de la production des œufs). Deuxièmement, des relations plus complexes existeraient entre la distance de migration, l'intensité de la sélection sexuelle et donc l'investissement dans les soins parentaux. Soit la sélection sexuelle favorise des migrations plus courtes chez le sexe qui maximise son succès reproducteur en arrivant précocement sur le site de reproduction (Oring and Lank, 1982; Kokko, 1999a; Kokko et al., 2006). Soit la distance de migration conditionne l'intensité de la sélection sexuelle : une migration longue favorise des arrivées asynchrones des sexes et des différentes classes d'âge, modifiant la disponibilité en partenaires sexuels après l'arrivée. La deuxième hypothèse est soutenue par les travaux de García-Peña *et al.* (2009). Ce lien entre la distance de migration et l'intensité de la sélection sexuelle est aussi soutenue par certaines études révélant, par exemple, une augmentation de la fréquence des copulations hors-paires, témoins d'une sélection sexuelle intense, avec la distance de migration (Spottiswoode and Møller, 2004; Kokko et al., 2006; Albrecht et al., 2007). Le fait que la distance de migration ne soit pas associée aux soins maternels résulteraient de différences sexuelles dans les comportements de migration (e.g. les femelles hivernent plus au sud que les mâles chez le bécasseau d'Alaska, Nebel et al., 2002). Sachant que les mâles défendent le territoire chez la plupart des espèces, il est aussi possible qu'ils soient soumis à une plus forte pression de sélection que les femelles pour arriver précocement sur le site de reproduction (sauf chez les espèces dont les rôles sexuels sont inversés, Kokko et al., 2006) et que la sex-ratio soit biaisée en leur faveur en début de saison, augmentant alors l'intensité de la sélection sexuelle (voir paragraphe 4.2.2).



Cependant, il est possible que les conditions rencontrées par les bécasseaux sous de plus hautes latitudes (i.e. zones de reproduction associées à des plus grandes distances de migration) favorisent elles aussi la polygynie et donc la réduction des soins paternels (Pitelka et al., 1974; Emlen and Oring, 1977; Chalfoun and Martin, 2007).



Les études comparatives et corrélationnelles cherchant à démontrer le caractère adaptatif des systèmes de reproduction, et à isoler des facteurs écologiques déterminants de leur évolution, ont été très utiles mais sont aujourd'hui remises en question pour cinq raisons principales :

- Il est souvent difficile d'assigner un lien causal et donc une interprétation simple des relations observées (voir e.g. Reynolds and Székely, 1997b pour la distance de migration).
- Ces études sous-entendent que des similarités entre espèces seraient liées aux similarités dans leur mode de vie et dans les écosystèmes qu'ils fréquentent. Or, le fait que des espèces puissent nicher dans le même environnement tout en ayant des rôles sexuels aussi différents intrigue et rend fragile toute explication qui serait basée uniquement sur des facteurs écologiques (Johnson et al., 2007).
- Ces études ignorent la variabilité intraspécifique en assignant un système ou une stratégie fixe à chaque espèce et en discrétisant le champ des stratégies possibles (Reneerkens et al., 2014). Les espèces comme le sanderling, dont la stratégie de soins est variable et flexible, ou encore les bécasseaux de Temminck et minute, qui peuvent être monogames ou polygames, nous contraignent à approfondir notre compréhension des systèmes de reproduction.
- La grande diversité observée chez les bécasseaux témoignent de la rapidité de l'évolution des systèmes de reproduction au sein de ce groupe, rapidité qui semble alors parfois être incompatible avec les résultats d'études phylogénétiques (Olson et al., 2009).
- La coévolution des régimes d'appariement et des stratégies de soins parentaux complique considérablement la recherche de relations entre les systèmes de reproduction et les facteurs écologiques (Thomas and Székely, 2005; Olson et al., 2009).



Parallèlement à ces études traditionnelles, certains auteurs ont recommandé une approche hiérarchique pour étudier les déterminants des systèmes de reproduction (Owens and Bennett, 1997). Ils considèrent ainsi successivement : (1) les contraintes phylogénétiques issues de l'histoire évolutive du groupe, (2) la « facilitation écologique » qui correspond aux facteurs environnementaux qui favorisent l'émergence ou le maintien d'un système, et enfin (3) les interactions sociales. Contrairement aux deux premières étapes, elles aussi appréhendées dans les travaux mentionnés jusqu'ici, l'étude des interactions sociales a souvent été laissée de côté, occultant l'importance des différences entre les intérêts évolutifs des deux parents dans l'évolution des systèmes de reproduction des limicoles. Or, elle pourrait bien nous aider à expliquer la diversification récente des systèmes de reproduction (Thomas et al., 2007). En effet, le fondement de la reproduction réside dans l'interaction de deux individus de sexe différent et généralement non apparentés. Ainsi, la diversité des systèmes de reproduction observable chez les limicoles peut être appréhendée comme un continuum allant de la coopération complète et équitable des deux parents sociaux jusqu'à des soins uniparentaux exclusifs depuis la ponte, selon l'intensité et la résolution des conflits entre les intérêts évolutifs des parents (Szekely et al., 2007; Szekely, 2014).

#### 4. EVOLUTION DES SYSTEMES DE REPRODUCTION : LE ROLE DES CONFLITS SEXUELS

Avant le début des années 1970, les éthologues avaient une vision idéaliste de la coopération entre les membres d'une famille. Le lien de parenté entre les descendants ainsi qu'entre les descendants et leurs parents permettaient de valider cette vision en utilisant la sélection de parentèle pour expliquer des comportements altruistes (Hamilton, 1963; Arnqvist and Rowe, 2005). Les avancées théoriques ont ensuite permis de mettre en évidence des intérêts évolutifs communs à certains membres d'une famille et des intérêts propres à chaque individu (Figure 9). La divergence de ces intérêts crée des conflits qui ont un rôle important dans l'évolution des traits d'histoire de vie (Parker et al., 2002). Il y a des conflits entre les descendants, entre les descendants et les adultes (Trivers, 1974; Godfray et al., 1991; Godfray, 1995) et entre les partenaires sociaux qui ne sont pas apparentés dans la plupart des situations



(Parker et al., 2002; Arnqvist and Rowe, 2005). Ici, je m'intéresserai à cette dernière forme de conflits : les conflits sexuels. Ces conflits émergent pendant la période de reproduction et persistent aussi longtemps que dure le lien entre les deux partenaires sociaux.

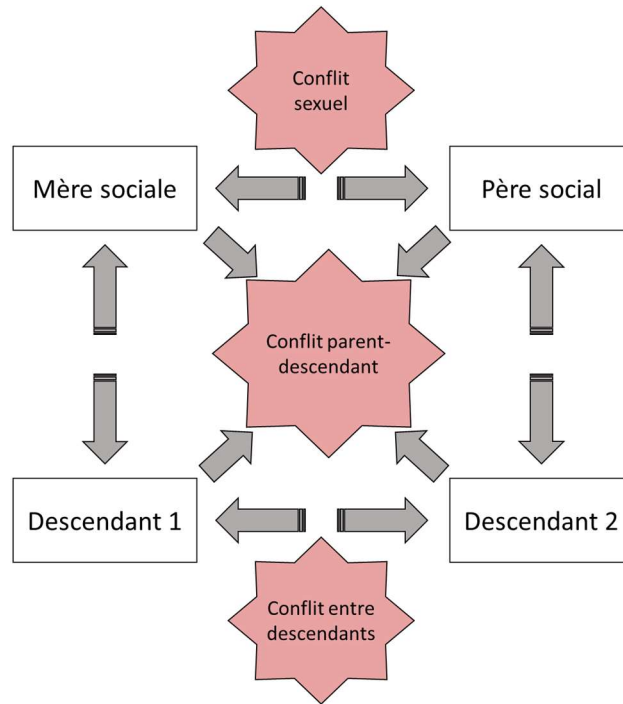


Figure 9 : Les conflits au sein des familles ; reprise selon Parker et al. (2002)

L'évolution des soins parentaux est liée à ces conflits sexuels. En effet, si les adultes partagent les bénéfices de leur investissement parental lorsque les jeunes leur sont apparentés, chacun paye individuellement les coûts de ces efforts sur leur survie et leur succès reproducteur futur (Williams, 1966; Trivers, 1972). L'équation suivante représente cette relation.

$$F_i(x_1, x_2) = B_i(x_1 + x_2) - K_i(x_i) \text{ (Eq.1.0) (Taylor and Day, 2004)}$$

Avec  $B_i$  la fonction de bénéfice de l'adulte  $i$  et qui dépend de la contribution ( $x$ ) totale des deux adultes (1 et 2) et  $K_i$  la fonction de coût qui dépend de la contribution de l'adulte  $i$ .  $F_i$  représente la fonction de fitness de l'adulte  $i$ .

Chaque parent a donc un intérêt à déplacer la charge des soins parentaux sur son partenaire (Trivers, 1972; Houston et al., 2005) sauf chez des espèces strictement monogames tout au long de leur vie (très rare dans la Nature, Lessells, 2006). De plus, les individus des deux sexes diffèrent par de nombreuses caractéristiques (e.g. physiologie, morphologie, comportement,



Klug et al., 2013) et donc niveau d'investissement parental donné n'implique pas les mêmes conséquences sur leur succès reproducteurs respectifs. Ainsi, le niveau d'investissement parental évolue comme la résultante d'un conflit entre les intérêts évolutifs individuels des mâles et ceux des femelles et aucun des deux sexes ne peut atteindre la valeur optimale de ce trait (sélection sexuelle antagoniste, Arnqvist and Rowe, 2005). La différence entre la valeur optimale de l'investissement parental des femelles et celle des mâles constitue le « champ de bataille » et permet de quantifier l'intensité du conflit (Godfray, 1995). Ces conflits sexuels peuvent aussi amener à l'évolution de traits permettant la manipulation de l'investissement parental du partenaire (Lessells, 2006).

Cependant, l'importance des conflits sexuels dans l'évolution des stratégies de soins parentaux repose également sur le reste de l'histoire évolutive du groupe. En effet, le mode de développement des jeunes augmente considérablement le « champ de bataille » puisque l'un des deux adultes peut désertir complètement et laisser son partenaire seul en charge des soins, pour maximiser son succès reproducteur futur sans condamner sa couvée actuelle (Orians, 1969; Temrin and Sillén-Tullberg, 1995).

Je m'intéresserai ici à l'importance de ces conflits sexuels dans l'évolution des soins parentaux chez les limicoles. Il y aurait trois grands déterminants de la répartition des rôles sexuels : 1) l'investissement inégal dans les soins pré-zygotiques (anisogamie), 2) l'environnement social et 3) l'intensité de la sélection sexuelle (copulation hors couple ou polygamie).

### 4.1. Le point de départ : l'anisogamie

Les patrons de soins parentaux résultent de la partition des tâches entre mâles et femelles. Les premiers travaux confèrent à la femelle le rôle des soins parentaux et au mâle le rôle de compétiteur et entérine ce schéma qui aboutira aux rôles sexuels dits « conventionnels » et par opposition, aux rôles dits « inversés » (Trivers, 1972). Loin d'une vision anthropomorphique machiste et passéiste, ce schéma naît d'un raisonnement scientifique construit sur des prémisses qui sont toujours valides et sur le constat que les femelles prennent une plus grande part dans les soins parentaux chez une grande diversité d'espèces (Clutton-Brock, 1991; Queller, 1997; Kokko and Jennions, 2012). En effet, le point de départ de cette partition des tâches est l'anisogamie, soit la différence entre l'investissement initial -





relativement important des femelles dans une quantité limitée d'œufs chargés en réserves et l'investissement faible des mâles dans une abondante quantité de spermatozoïdes. La distinction même des sexes repose sur cette inégalité d'investissement de départ (Kokko and Jennions, 2012) puisque la différence de caryotype (sexe homogamétique et sexe hétérogamétique) n'est pas uniforme dans le monde vivant (e.g. le sexe hétérogamétique est le mâle chez l'Homme et la femelle chez l'oiseau). La discussion de ce schéma est très utile pour comprendre les processus évolutifs, basés sur les conflits sexuels, qui conduisent aux formes des soins parentaux que nous observons.

Selon le raisonnement de Trivers (1972), lui-même basé sur les travaux de Bateman (1948) portant sur la sélection sexuelle chez la drosophile, l'anisogamie est à l'origine d'un processus de renforcement autonome (« self reinforcing process ») de la divergence entre les sexes par les processus de sélection naturelle et de sélection sexuelle. Pour expliquer ce renforcement, Trivers crée deux arguments : un « argument mâle » et un « argument femelle ». Ces arguments ont souvent été repris et critiqués malgré le fait qu'ils aient permis des avancées théoriques riches (e.g. dans Kokko and Jennions, 2008). Le premier argument stipule qu'une femelle ne « peut pas se permettre de perdre son investissement passé » et qu'elle est donc du sexe qui prodigue des soins parentaux. Cet argument commet en réalité la « con corde fallacy » puisqu'il est démontrable que la sélection ne tient pas compte de l'investissement passé mais bien de l'investissement futur (i.e. théoriquement, une mère peut préférer s'occuper d'un de ses frères que de son fils si le premier demande moins d'effort futur que le second, Dawkins and Carlisle, 1976). Le second argument stipule que le mâle « est un compétiteur qui n'a pas le temps de prendre soin de ses jeunes ». Ainsi, la meilleure réponse évolutive du mâle, au fait de devoir concourir pour multiplier son succès reproducteur, est d'investir toujours davantage dans la compétition pour la reproduction et par conséquent d'investir toujours moins dans les soins parentaux.

Certains travaux se basaient sur cette anisogamie pour expliquer les rôles « inversés » ayant évolué chez plusieurs familles de limicoles. Ils supposaient alors que la demande énergétique importante imposée à la femelle au moment de la ponte (Colwell, 2006) impactait fortement sa condition corporelle et donc sa capacité à fournir des soins parentaux (« differential parental capacity hypothesis » et « stressed female hypotehesis », discutée dans de nombreux travaux : Graul et al., 1977; Ashkenazie and Safriel, 1979b; Lenington, 1980; Myers, 1981;



Erckmann, 1983; Gratto-Trevor, 1991; Pierce, 1997). Cette hypothèse permet de réhabiliter partiellement l'hypothèse de Trivers en considérant que l'investissement passé altère la condition corporelle des femelles et contraint leur décision future. En effet, des travaux de modélisation ont permis de montrer que la condition corporelle d'un oiseau, associé à la probabilité qu'il a de retrouver un partenaire, influence son niveau d'investissement parental (Barta et al., 2002). Cependant, cette hypothèse est réfutable facilement en prenant un exemple comme le bécasseau variable. En effet, la femelle de bécasseau variable est plus lourde que le mâle au début de l'incubation (Weiser et al., 2018a), elle est capable de pondre une ponte de remplacement très rapidement en début de saison (Jamieson, 2011) et elle peut même pondre à nouveau après que son premier nid a éclos (i.e. « double brood »), dans certaines zones de l'aire de reproduction de l'espèce (Soikkeli, 1967; Jamieson, 2011). Ces femelles ne semblent donc pas être physiologiquement impactées par la ponte au point de devoir désert.

De même, une étude comparative de grande ampleur (792 espèces de 126 familles d'oiseaux) menée par Liker et al. (2015) n'a pas permis de soutenir l'importance de l'anisogamie ou de l'investissement total dans les gamètes (investissement nécessaire à la fécondation) dans la divergence des rôles sexuels chez les oiseaux, soutenant les critiques de l'argument de Trivers (Dawkins and Carlisle, 1976; Kokko and Jennions, 2008; Klug et al., 2012, 2013). Ainsi, ce point de départ de notre réflexion sur les conflits entre les intérêts évolutifs des mâles et ceux des femelles, ne peut être discuté de manière isolée mais doit être confronté à d'autres paramètres qui pourraient jouer un rôle plus important dans l'évolution des rôles sexuels.

### 4.2. L'importance de l'environnement social

La reproduction sexuée est avant tout une interaction entre deux individus au sein d'une population dont la composition détermine l'environnement social. Or, la participation d'un individu aux soins parentaux l'empêche théoriquement de rechercher un autre partenaire au sein de la population, c'est ce qui est appelé coûts d'opportunité (Alonso-Alvarez and Velando, 2012). Ainsi, plus la probabilité de trouver un partenaire après la désertion est grande, plus les bénéfices de la désertion augmentent. Cette probabilité dépend du nombre relatif de



partenaires disponibles par rapport au nombre et à la qualité relative des compétiteurs. La sex-ratio est alors souvent utilisée pour décrire l'environnement social.

### 4.2.1. *Des boucles de rétroaction*

Pour comprendre les raisonnements qui vont suivre à propos de l'influence de l'environnement social sur l'évolution des stratégies de soins parentaux, il faut introduire la condition de Fisher. Cette dernière naît du constat trivial que chez les espèces diploïdes à reproduction sexuée, chaque jeune a un père et une mère (Houston et al., 2005; Kokko and Jennions, 2008). Suivant cette condition, le succès reproducteur total des mâles est égal à celui des femelles. Ainsi, à tout moment, le succès reproducteur d'un individu est limité par la disponibilité relative en partenaires du sexe opposé (soit par son environnement social).

En se basant sur les travaux de Trivers (1972), Maynard Smith (1977) a créé les premiers modèles basés sur la théorie des jeux pour étudier la résolution des conflits sexuels autour de l'investissement parental. L'objectif était alors de définir des stratégies évolutivement stables, soit des états d'équilibre vers lesquels le système revient après une perturbation (ici l'intrusion d'un variant dans la population). Dans ces modèles, les adultes ont le choix entre la désertion ou les soins parentaux, et le mâle a une probabilité fixée  $p$  de retrouver un partenaire sexuel après désertion. La stratégie évolutivement stable est alors la meilleure réponse du mâle à la décision de la femelle et inversement. Quatre stratégies évolutivement stables sont considérées : l'absence de soin, les soins uniparentaux maternels, uniparentaux paternels et les soins biparentaux, lorsqu'aucun des deux adultes ne déserte. Ainsi, les soins biparentaux sont stables lorsque les chances de trouver un autre partenaire sont très faibles, lorsque le succès reproducteur attendu est supérieur au double de celui d'un individu seul (modèles synergétiques, Maynard Smith, 1977; Yamamura and Tsuji, 1993; Kokko and Jennions, 2008; Fromhage and Jennions, 2016), ou lorsque les parents se spécialisent dans un certain type de soin (Grafen and Sibly, 1978). Les soins uniparentaux quant à eux seraient stables lorsque la probabilité qu'un individu seul parvienne au succès est élevée (Maynard Smith, 1977; Grafen and Sibly, 1978).

Si ces premiers modèles ont servi de bases théoriques, ils ont été largement critiqués dans la littérature pour leur manque de cohérence dans la définition de la probabilité  $p$  (« lack of



consistency », Grafen and Sibly, 1978; Webb et al., 1999; Mcnamara et al., 2000; Houston and McNamara, 2005; Houston et al., 2005, 2013; Kokko and Jennions, 2008; Alonzo, 2010; Lessells, 2012). En effet, prenons la sex-ratio opérationnelle (OSR), soit la sex-ratio des individus sexuellement actifs et disponibles (émancipés des soins parentaux) dans le pool reproducteur (partie de la population disponible pour se reproduire). Ce proxy de la probabilité  $p$  dépend de la décision de chaque membre de la population puisque les déserteurs réintègrent le pool reproducteur. L'environnement social (ici l'OSR) varie donc selon la décision de chaque membre de la population et inversement : il y a une boucle de rétroaction. La décision de désertir est donc fréquence-dépendante. En effet, certaines études qui ont tenté d'expliquer l'évolution d'une telle diversité de systèmes de reproduction chez les limicoles ont distingué deux hypothèses. L'une repose sur l'investissement parental uniquement (la stratégie de soins parentaux contraint l'évolution du régime d'appariement en déterminant l'environnement social) et l'autre hypothèse sur les conflits sexuels (stratégies de soins et régimes d'appariement sont en interrelation du fait de cette rétroaction). Les résultats de ces travaux corroborent cette seconde hypothèse, démontrant que les stratégies de soins parentaux ont co-évolué avec les régimes d'appariement chez les limicoles (Thomas and Székely, 2005; Olson et al., 2009).

Inspirés par les travaux de Queller (1997), Kokko et Jennions (2008) construisent un modèle nul qui témoigne de l'importance de prendre en compte ces boucles de rétroaction. En effet ce modèle montre que si l'anisogamie favorisait la désertion des mâles initialement, elle ne conduirait pas à la divergence des rôles sexuels mais bien à leur convergence vers un partage équitable des soins parentaux. En effet, la désertion des mâles est avantageuse tant que le biais de l'OSR, qui en découle, leur garantit un succès reproducteur plus important que celui qu'ils pourraient atteindre en investissant dans la reproduction actuelle, par la fourniture de soins parentaux. Ainsi, plus l'OSR est biaisée en faveur des mâles, plus la compétition s'intensifie pour les femelles et plus la probabilité qu'un mâle donné acquiert une partenaire diminue (si tous les mâles sont identiques).

En intégrant cette fréquence dépendance entre décision de désertir et sex-ratio, certains modèles montrent l'existence d'un état stable où les représentants d'un sexe peuvent avoir des stratégies différentes (je parlerai de stratégie mixte dans la suite de ma thèse, soit la coexistence de la stratégie uniparentale et de la stratégie biparentale dans une même



population, Yamamura and Tsuji, 1993; Webb et al., 1999; McNamara et al., 2000). Ceci explique alors les variations dans le système de soins parentaux observées chez certaines espèces comme chez les bécasseaux sanderlings (Reneerkens et al., 2014; Moreau et al., 2018) ou chez les gravelots à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*, Székely and Lessells, 1993).

Cependant, si l'environnement social détermine la probabilité de retrouver un partenaire sexuel dans une population, il détermine aussi l'intensité de la compétition sexuelle et, sur un pas de temps plus long, de la sélection sexuelle. Il influence donc considérablement le compromis entre l'investissement dans les soins parentaux et l'investissement dans la compétition pour la reproduction. Sur un pas de temps évolutif, la coévolution, parfois antagoniste entre les traits favorisant les soins parentaux et les traits favorisant la compétitivité, peut perturber les boucles de rétroaction précédemment décrites, et aboutir à la spécialisation des sexes dans l'une des deux activités, diminuant les bénéfices potentiels de l'autre (McNamara and Wolf, 2015). Dans ce cas, le modèle nul de Kokko et Jennions (2008) est revu et les rôles sexuels peuvent diverger par le processus de sélection sexuelle depuis un point de départ où les sexes ne diffèrent que par l'anisogamie (Fromhage and Jennions, 2016; Jennions and Fromhage, 2017).

### 4.2.2. Les biais de la sex-ratio

Au-delà des modèles nuls, l'influence d'un déséquilibre de la sex-ratio sur la divergence des rôles sexuels a été longuement discutée dans la littérature. En effet, si j'ai discuté des biais de l'OSR selon les décisions des individus de la population de participer ou non aux soins parentaux, ces biais peuvent également apparaître au cours de la saison. Chez les limicoles, certaines populations ont effectivement un biais de l'OSR en début de saison de reproduction, du fait de l'asynchronisme des arrivées des sexes, certainement accru par la distance de migration (voir paragraphe 3.5), et favorisant la polygamie (Emlen and Oring, 1977). Cependant, le lien entre l'ordre d'arrivée des représentants des sexes et les systèmes de reproduction est complexe. En effet, les mâles des espèces monogames arrivent généralement avant les femelles sur le site de reproduction, sans pour autant accaparer plusieurs femelles (Holmes, 1966, 1971; Myers, 1981; Handel and Gill, 2000). Si ce constat



était d'abord interprété comme une nécessité dans le cas d'espèces territoriales, d'autres résultats contredisent cette idée. En effet, chez les espèces polyandres, les femelles arrivent en premier sur le site de reproduction, même si elles n'établissent pas de territoire (Oring and Lank, 1982; Reynolds et al., 1986). Ces arrivées asynchrones ont également été discutées chez des espèces polygynes, sans aboutir à un consensus (le bécasseau tacheté dans Pitelka, 1959; le bécasseau à croupion blanc dans Parmelee et al., 1968) et les mâles semblent également arriver avant les femelles chez le bécasseau de Temminck (Breihagen, 1989). Enfin, chez d'autres espèces de limicoles, les couples sont formés au cours des haltes migratoires qui précèdent l'arrivée sur le site de reproduction (le bécasseau variable dans Holmes, 1966; le bécasseau violet dans Bengtson, 1970; le bécasseau sanderling dans Tomkovich and Soloviev, 2001).

De plus, certains ont prédit qu'un biais de la sex-ratio des adultes (ASR), provoqué par une mortalité différentielle des sexes (notamment due à leurs activités respectives : défense de territoire, ponte, etc.) diminue les bénéfices de la désertion en augmentant l'intensité de la compétition pour le sexe le plus représenté (Maynard Smith, 1977; Mcnamara et al., 2000; Székely et al., 2000; Kokko and Jennions, 2008). Par exemple, si la mortalité est plus importante dans le pool reproducteur (pendant la compétition), alors le sexe compétiteur est le sexe limitant, celui dont la valeur reproductive est la plus élevée, et donc celui qui a un intérêt plus grand à la désertion, malgré la diminution de son espérance de vie. Liker *et al.* (2013) ont mené une analyse comparative visant à tester les prédictions théoriques de l'effet de l'ASR sur la répartition des rôles sexuels chez les limicoles. Cette étude soutient ces prédictions malgré les difficultés à établir une relation de causalité entre l'ASR et les stratégies de soins parentaux, les deux étant interdépendants. Il montre alors que l'ASR est très variable entre des populations d'espèces proches phylogénétiquement et qu'elle est un prédicteur des rôles sexuels, du régime d'appariement et de la durée des liens entre adultes.

Cependant, si de nombreux auteurs s'y réfèrent (Emlen and Oring, 1977; Clutton-Brock and Parker, 1992; Yamamura and Tsuji, 1993; Webb et al., 1999; Mcnamara et al., 2000), l'OSR se reporte davantage à l'étude de la plasticité des rôles sexuels sur le court terme qu'à l'évolution de ces rôles sur le long terme (e.g. chez des gravelots, Székely et al., 1999; Parra et al., 2014). L'OSR utilisée jusque-là n'est en réalité qu'un indicateur du taux de reproduction, soit de la vitesse d'acquisition d'un partenaire après désertion (Jennions and Fromhage, 2017). De



même l'ASR n'est pas un indicateur adéquat de la valeur reproductive et n'informe que sur la mortalité relative des sexes. La valeur reproductive serait plutôt approximée par la sex-ratio à la maturité sexuelle (MSR, Fromhage and Jennions, 2016; Jennions and Fromhage, 2017). En effet, selon la condition de Fisher, si un sexe est en minorité à la maturité alors la valeur reproductive des représentants de ce sexe est plus grande en moyenne que celle des représentants du sexe majoritaire. Un biais de la MSR serait alors la conséquence de la mortalité sexe-spécifique des jeunes. Si l'ASR est modifiée par l'effet de la MSR, les résultats précédents sont supportés. En revanche, si l'ASR est modifiée par la mortalité plus faible d'un sexe après la maturation, sans que la MSR ne change, alors il n'y a pas de lien avec la valeur reproductive des sexes et donc avec la divergence des rôles sexuels sur un pas de temps évolutif (la vitesse de reproduction change mais pas leur valeur reproductive).

Peu d'études fournissent des estimations de la MSR chez les bécasseaux. Quelques rares études se sont concentrées sur la sex-ratio primaire (à la naissance) pour confronter la théorie de la répartition des sexes ; e.g. chez le combattant varié par exemple ("sex allocation theory", Thuman et al., 2003; Jaatinen et al., 2010) mais les sex-ratios primaires trouvées ne semblent pas significativement éloignées de l'équilibre chez la plupart des espèces (biaisée en faveur des mâles chez les bécasseaux variables à Zackenberg dans Reneerkens et al., 2005b; voir aussi la sex-ratio équilibrée chez le gravelot à collier interrompu dans Székely et al., 2004; ou chez le phalarope à bec large dans English et al., 2014). Cependant, la MSR varie également selon la mortalité sexe-spécifique relative après l'éclosion expliquée par e.g. le dimorphisme sexuel (Sheldon et al., 1998; e.g. chez la barge rousse, Loonstra et al., 2018) mais beaucoup d'autres mécanismes peuvent entrer en jeu (Eberhart-Phillips et al., 2017, 2018 et les références citées). Or, les bécasseaux montrent peu de dimorphisme (sauf e.g. le bécasseau tacheté) mais les sexes peuvent différer par d'autres aspects comme leur route migratoire ou leur calendrier de migration par exemple, potentiellement responsables du biais de la sex-ratio dès la première migration (Baker et al., 1999; Nebel et al., 2002). Ce manque de connaissance ne permet pas de tester l'influence de la MSR sur la stratégie de soins parentaux chez les bécasseaux. L'étude très innovante menée par Eberhart-Phillips *et al.* (2018) sur 6 populations de gravelot a montré que chez les populations où la survie apparente des juvéniles différait entre les sexes, la désertion d'un des adultes était plus fréquente (voir aussi chez le gravelot neigeux où les femelles ont une mortalité juvénile plus importante et qui sont polyandres,



Eberhart-Phillips et al., 2017). Chez ces espèces dont la stratégie de soins parentaux est très flexible (coopération, soin paternel ou maternel uniquement peuvent être représentés au sein d'une seule population), la MSR est donc bel et bien corrélée à la probabilité de désertion d'un adulte.

Enfin, l'environnement social conditionne également la compétition pour les partenaires et tous les représentants d'un sexe n'ont pas la même valeur reproductive. En effet, Queller (1997) a montré que lorsque la valeur reproductive des mâles est très variable (sélection sexuelle intense), certains mâles seulement ont accès aux femelles (les meilleurs compétiteurs) et leur valeur reproductive est supérieure à celle de leurs partenaires, qui prennent donc une part plus importante des soins parentaux. L'intensité de la sélection sexuelle peut alors influencer le comportement des individus qui maximisent leur succès reproducteur en augmentant le nombre de leurs partenaires, parfois aux dépens d'autres individus. C'est ainsi que, chez les espèces monogames ou polygames, certains adultes prennent soins de jeunes qui ne leur sont pas apparentés (dits illégitimes) et contribuent au succès reproducteur d'un autre. Dans la partie qui suit, j'aborde l'importance de ces mécanismes dans l'évolution des stratégies de soins parentaux.

### 4.3. L'assurance de paternité et les soins parentaux

Les systèmes de reproduction au sens de Reynolds (1996) sont généralement décrits en utilisant les régimes d'appariement sociaux. Cependant, la simplification opérée en assignant un système de reproduction à chaque espèce masque souvent une réalité plus complexe et mène vers des écueils dans la classification (e.g. le cas du bécasseau sanderling dans les analyses comparatives, Reneerkens et al., 2014). En effet, il y a parfois une distorsion entre les régimes d'appariement sociaux, observés grâce à des études comportementales, et la réalité révélée par des analyses de parenté elles-mêmes basées sur des techniques d'empreinte génétique, développées depuis les années 1980.

Ainsi, les adultes qui fournissent les soins ne sont pas toujours apparentés aux jeunes et les jeunes d'une couvée ne sont pas toujours frères et sœurs génétiquement. Cette distorsion résulte de plusieurs mécanismes. Dans la plupart des cas, les jeunes ne sont pas apparentés à leur père social, suggérant une copulation et une fécondation hors couple (EPC : « Extra-Pair





Copulation »). On parle alors de paternité hors couple (EPP : « Extra-Pair Paternity »). Dans la situation inverse, un mâle peut rechercher une partenaire hors couple et se reproduire avec une femelle qui pondra dans le nid du couple social. On parlera alors de quasi-parasitisme et la femelle sociale n'est pas apparentée aux jeunes (e.g. chez le gravelot à collier interrompu et chez le chevalier guignette *Actitis hypoleucos*, Blomqvist et al., 2002a). Enfin, dans certains cas, une femelle pond ses œufs dans le nid d'un autre couple, adoptant alors un comportement parasitaire ("intraspecific brood parasitism" ; e.g. chez l'avocette élégante *Recurvirostra avosetta*, Hötker, 2000). Dans ce dernier cas, aucun des deux adultes, en charge des soins, n'est apparenté aux jeunes (Küpper et al., 2004).

### 4.3.1. Les modèles théoriques

La parenté se définit comme la proportion des jeunes d'une couvée qui a été engendrée par un individu donné. Si les individus ne peuvent pas estimer leur parenté à chaque épisode de reproduction, alors l'investissement parental évolue par le processus de sélection naturelle en fonction de leur assurance de paternité, considéré comme la parenté moyenne (Houston and McNamara, 2002). Sur un pas de temps évolutif, l'assurance de paternité évolue avec les interactions entre les sexes (e.g. régime d'appariement et sélection sexuelle) et son influence sur l'évolution des patrons de soins parentaux ne peut être dissociée de l'évolution des comportements de reproduction (Westneat and Sherman, 1993; Kempenaers and Sheldon, 1997; Houston and McNamara, 2002; Sheldon, 2002).

Robert Trivers (1972) et John Maynard-Smith (1977) ont initié une réflexion sur la relation entre l'assurance paternité et l'investissement dans les soins parentaux. Cette réflexion et celles qui suivent font notamment appel à la règle d'Hamilton qui explique les comportements altruistes par l'apparentement des individus. Selon cette règle, un comportement altruiste est sélectionné lorsque ses coûts ( $c$ ) sont inférieurs aux bénéfices du récipiendaire ( $b$ ) pondérés par la proximité génétique ( $r$ ) entre les deux parties ( $r.b > c$ , Hamilton, 1963). Les coûts des soins ne dépendent pas de la parenté alors que les bénéfices sont pondérés par ce facteur. Une relation négative devait alors émerger entre investissement parental et assurance de paternité.



Les premiers modèles montraient que l'investissement parental était indépendant de l'assurance de paternité lorsque le mâle ne pouvait augmenter sa parenté. En effet, si les bénéfices des soins parentaux sont pondérés par l'assurance de paternité mais que la valeur reproductive du mâle l'est aussi, alors l'assurance de paternité peut être retirée de l'équation (Grafen and Sibly, 1978; Grafen, 1980; Werren et al., 1980; Winkler, 1987; Westneat and Sherman, 1993). Certains de ces travaux et les travaux qui suivirent ont encore une fois eu à prendre en considération la cohérence : la paternité perdue par certains mâles doit être gagnée par d'autres (Werren et al., 1980; Westneat and Sherman, 1993; Queller, 1997; Houston and McNamara, 2002, 2005; Houston et al., 2005). Lorsque tous les mâles sont identiques et que la sex-ratio est équilibrée, chaque mâle engendre des jeunes dans sa couvée mais également des jeunes issus de copulations hors-couples. La valeur reproductive des mâles est alors égale à celle des femelles et ne dépend pas de l'assurance de paternité (Werren et al., 1980; Queller, 1997; Houston and McNamara, 2002; Alonzo and Klug, 2012). Si seuls les bénéfices des soins parentaux dépendent de l'assurance de paternité, alors l'investissement parental doit diminuer lorsque cette dernière diminue.

L'influence de l'assurance de paternité sur la provision de soins paternels dépend de ce qui crée la variation de la paternité. En effet, dans une population, les mâles ne sont pas tous identiques et leur assurance de paternité peut varier selon leur attractivité (sélection intersexuelle) ou leur compétitivité (sélection intrasexuelle, Werren et al., 1980; Sargent and Gross, 1985; Kempenaers and Sheldon, 1997; Queller, 1997). Dans cette situation, former un couple social avec un mâle et chercher des copulations hors couple avec un autre mâle de meilleure qualité permet à la femelle de maximiser ses bénéfices en profitant du mâle social, qui ne peut augmenter ses bénéfices, et qui fournit des soins parentaux à des jeunes dont certains auront de « bons gènes » (Kempenaers and Sheldon, 1997). On comprend ainsi que, selon la qualité du mâle (statut, attractivité, compétitivité), son assurance de paternité peut être négativement corrélée à son investissement parental. À l'inverse, si l'investissement dans les soins parentaux augmentent l'attractivité du mâle (« good father »), alors l'assurance de paternité varie positivement avec l'investissement parental (Sargent and Gross, 1985; Kempenaers and Sheldon, 1997; Houston and McNamara, 2002). Le choix des femelles, reposant sur le territoire ou sur les caractères du mâles sont alors déterminants (Alonzo, 2010, 2012).



Enfin, des modèles de la théorie des jeux se sont concentrés sur la recherche d'une stratégie évolutivement stable entre investir dans les soins parentaux ou désertir et maximiser le nombre de copulations desquelles résultent des jeunes que d'autres mâles cocufiés soigneront (Kokko, 1999b; Wade and Shuster, 2002; Fromhage et al., 2007). Fromhage *et al.* (2007) ont montré la possibilité d'un état stable où les deux stratégies pouvaient coexister dans une même population (« deserters » et « carers »).

### 4.3.2. La paternité hors couple (EPP, « Extra Pair Paternity ») chez les limicoles

Chez les limicoles monogames, le taux d'EPP est relativement faible avec moins de 5% des jeunes illégitimes (Tableau 2 ; Heg et al., 1993; Pierce and Lifjeld, 1998; Zharikov and Nol, 2000; Wallander et al., 2001; Blomqvist et al., 2002b, 2002b, 2002a; Küpper et al., 2004; Yezerinac et al., 2013; Reneerkens et al., 2014), par rapport à ce qui est reporté chez les passereaux socialement monogames où 11% des jeunes sont illégitimes en moyenne (Griffith et al., 2002). Seules les études de Mee *et al.* (2004) et de Casey *et al.* (2011) reportent des taux d'EPP plus élevés avec respectivement 15.7% et 15.0% d'EPP chez le chevalier guignette et la bartramie des champs (*Batramia longicauda*).

Des tendances contradictoires ont été trouvées entre la latitude et le taux d'EPP. En effet, une méta-analyse conduite par Spottiswoode et Møller (2004) a révélé que le taux d'EPP augmente avec la latitude, alors qu'une autre méta-analyse menée par Brouwer et Griffith (2019) sur un plus grand nombre d'espèces a montré la tendance inverse chez des espèces monogames non coloniales. Les différences pourraient alors résider dans l'influence de la migration sur la disponibilité en partenaire à chaque instant (voir paragraphe 1.5). Certains auteurs supposaient également qu'une courte période de reproduction, souvent associée aux hautes latitudes, limitait la recherche de copulations hors-couple (e.g. Ims, 1990) alors que d'autres soutenaient la thèse inverse en supposant que le synchronisme permettait aux femelles d'avoir accès à une multitude de mâles disponibles (e.g. chez les passereaux tropicaux, Stutchbury and Morton, 1995).

Certains auteurs prédisaient des taux d'EPP plus élevés chez les espèces polygames en supposant que des liens courts entre des partenaires favorisaient la paternité multiple,



notamment par le stockage de sperme dans le tractus génital des femelles. En effet, le taux d'EPP est plus élevé chez certaines espèces polyandres facultatives comme le phalarope à bec large dont 8.6% des jeunes sont illégitimes (Dale et al., 1999). En revanche, la variabilité interspécifique est très forte puisque chez d'autres espèces polyandres facultatives comme le phalarope de Wilson et le phalarope à bec étroit, les taux d'EPP mesurés sont respectivement nul (Delehanty et al., 1998) et très faible (<1.0% dans Schamel et al., 2004b). Chez le bécasseau de Temminck, le système de reproduction peut être polygame séquentiel et la seconde ponte peut contenir des œufs apparentés au premier mâle (Oring et al., 1992; Schamel et al., 2004b; Thomson et al., 2014). Les mâles se reproduisant en début de saison peuvent alors étendre le nombre de leurs descendants au dépend des mâles de moins bonne qualité, se reproduisant plus tard (Valle, 1994).

Chez les limicoles monogames, le mâle fournit souvent des soins indispensables au succès de reproduction, et si l'assurance paternité conditionne l'investissement paternel (voir paragraphe 2.3.1) alors l'infidélité des femelles devrait être contre-sélectionnée (Pierce and Lifjeld, 1998; Wallander et al., 2001; Blomqvist et al., 2002b). Il est donc étonnant de constater un taux d'EPP élevé chez des espèces polyandres où les mâles fournissent tous les soins parentaux. Certaines études ont avancé que si l'assurance de paternité était essentielle à l'émergence de soins paternels, elle n'est pas nécessaire à son maintien. Par exemple, il est possible que les mâles de jacana noir (*Jacana jacana*) soient dans un piège évolutif puisque les femelles gagnent à maximiser le nombre de partenaire quand les mâles sont contraints de prendre soin de leur couvée pour assurer un minimum de succès reproducteur (Emlen et al., 1998). Le faible taux d'EPP trouvé chez le Jacana à crête (*Jacana gallinacea*) en revanche suggère que les mâles ne sont pas encore dans ce piège évolutif (Haig et al., 2003).

Dans le même temps, si l'assurance de paternité contre-sélectionne l'infidélité des femelles, des traits ont aussi pu évoluer chez les mâles pour leur permettre de contrôler leur paternité. En effet, les limicoles nichent généralement dans des zones ouvertes où il est peu coûteux pour un mâle d'éviter que sa partenaire ne cherche d'opportunités de copulation hors couple (Delehanty et al., 1998; Zharikov and Nol, 2000; Wallander et al., 2001). Les mâles emploient aussi des comportements spécifiques et souvent coûteux pour augmenter leurs chances de paternité comme des copulations très fréquentes (e.g. le plus élevé reporté était de 1.3 fois par heure chez le jacana noir dans Emlen et al., 1998; alors qu'il est bien plus faible, i.e. 0.034



fois par heure chez le bécasseau violet dans Pierce and Lijfeld, 1998), des copulations à des périodes stratégiques (Owens et al., 1995; Mee et al., 2004; Schamel et al., 2004b) ou du gardiennage de femelles (Heg et al., 1993; Oring et al., 1994; Owens et al., 1995; Zharikov and Nol, 2000; Blomqvist et al., 2002b; Schamel et al., 2004b; mais voir ; Pierce and Lijfeld, 1998; Wallander et al., 2001).

Parfois, les gains de la copulation hors couple sont importants, et notamment lorsque les adultes sont proches génétiquement. La recherche d'EPC serait alors avantageuse, diminuant les effets négatifs de la consanguinité. L'EPC est effectivement plus fréquente chez les couples dont les parents partagent une partie de leur génome (Blomqvist et al., 2002a). Il est peu probable que ce soit un choix pré-copulatoire de la part des femelles qui sauraient discriminer les mâles selon leur proximité génétique. En réalité, Thuman et Griffith (2005) ont montré que ce choix se fait après la copulation, dans le tractus génital de la femelle. Ainsi, les femelles de combattant varié réaliseraient un choix cryptique en biaisant la compétition spermatique par une forme d'incompatibilité. Autrement dit, la femelle stocke du sperme provenant de plusieurs mâles et les spermatozoïdes qui fécondent les ovules sont ceux des mâles dont la distance génétique permet la compatibilité des gamètes alors que les autres sont détruits. Le taux d'EPP est aussi plus élevé à mesure que la saison avance et que le coût en terme de réduction de la survie des jeunes augmente (Dale et al., 1999; Haig et al., 2003; Küpper et al., 2004). Dans l'étude sur l'EPP chez le bécasseau violet, Pierce et Lijfeld (1998) ont fait l'hypothèse que la femelle n'avait pas d'intérêt à rechercher des EPCs sachant que les mâles sont en général tous proches génétiquement, puisque les populations de bécasseaux ont généralement une faible diversité génétique (Baker, 1992).



## Chapitre 1

Tableau 2 : Références aux pourcentages de jeunes illégitimes (i.e. non apparentés à au moins l'un des parents, généralement le père) et de familles contenant des jeunes illégitimes chez les limicoles. Ce tableau est inspiré de tableaux déjà publiés (voir Colwell, 2010b; Casey et al., 2011) et y ajoutent des études supplémentaires.

Espèce	Régime d'appariement social assigné	Pourcentage de jeunes illégitimes	N	Pourcentage de familles avec des jeunes illégitimes	N	Référence
<i>bécasseau roussâtre</i>	polygyne	-	-	<b>40.4</b>	47	(Lanctot et al., 1997)
<i>combattant varié</i>	polygyne	-	-	<b>50</b>	34	(Lank et al., 2002)
<i>combattant varié</i>	polygyne	-	-	<b>52</b>	66	(Thuman and Griffith, 2005)
<i>Bécasseau sanderling</i>	monogame	<b>2.0</b>	342	<b>6.3</b>	48	(Reneerkens et al., 2014)
<i>grand gravelot</i>	monogame	<5% <sup>a</sup>	57	<b>0</b>	21	(Wallander et al., 2001)
<i>bécasseau violet</i>	monogame	<b>1.2</b>	82	<b>3.7</b>	27	(Pierce and Lifjeld, 1998)
<i>gravelot à collier interrompu</i>	monogame	<b>0.6</b>	170	<b>1.5</b>	65	(Blomqvist et al., 2002a)
<i>bécasseau d'alaksa</i>	monogame	<b>6.6</b>	61	<b>8.0</b>	25	(Blomqvist et al., 2002a)
<i>chevalier guignette</i>	monogame	<b>1.8</b>	53	<b>6.7</b>	15	(Blomqvist et al., 2002a)
<i>bécasseau d'alaksa</i>	monogame	<b>5.0</b>	98	<b>8.0</b>	40	(Blomqvist et al., 2002b)
<i>huitrier pie</i>	monogame	<b>1.5</b>	65	<b>3.8</b>	26	(Heg et al., 1993)
<i>pluvier semipalmé</i>	monogame	<b>4.7</b>	85	<b>4</b>	24	(Zharikov and Nol, 2000)
<i>pluvier bronzé</i>	monogame	<b>8.0</b>	131	<b>16</b>	37	(Yezerinac et al., 2013)
<i>gravelot à collier interrompu</i>	monogame	<b>3.9</b>	229	<b>7.9</b>	89	(Küpper et al., 2004)
<i>chevalier guignette</i>	monogame	<b>15.7</b>	83	<b>18.5</b>	27	(Mee et al., 2004)
<i>bartramie des champs</i>	monogame	<b>15.2</b>	177	<b>30.4</b>	56	(Casey et al., 2011)
<i>vanneau téro</i>	monogame <sup>b</sup>	<b>9.8</b>	41	<b>18.8</b>	16	(Saracura et al., 2008)
<i>pluvier guignard</i>	polyandre	<b>4.6</b>	44	<b>9.1</b>	22	(Owens et al., 1995)
<i>phalarope de wilson</i>	polyandre	<b>0</b>	51	<b>0</b>	17	(Delehanty et al., 1998)
<i>phalarope à bec large</i>	polyandre	<b>4.3</b>	70	<b>33.3</b>	18	(Dale et al., 1999)
<i>jacana à crête</i>	polyandre	<b>2.8</b>	36	<b>10</b>	10	(Haig et al., 2003)
<i>jacana noir</i>	polyandre	<b>7.5</b>	235	<b>17.9</b>	74	(Emlen et al., 1998)
<i>phalarope à bec étroit</i>	polyandre	<b>1.7</b>	226	<b>6.4</b>	63	(Schamel et al., 2004b)
<i>chevalier grivelé</i>	polyandre	<b>10.8</b>	111	<b>20.6</b>	34	(Oring et al., 1992)

<sup>a</sup> : (estimé à moins de 5%) mais 0 jeunes EPF trouvés ; <sup>b</sup> : et coopératif



#### 4.4. Résolution des conflits sexuels au quotidien : coopération, négociation, compensation et manipulation

Nous avons vu que l'investissement parental était au centre des conflits sexuels et que chaque adulte avait intérêt à déplacer l'effort parental sur son partenaire pour avoir les bénéfices des soins parentaux sans en payer les coûts. C'est dans ce cadre qu'émergent les concepts de compensation et de négociation qui ont permis de réaliser des avancées considérables dans notre compréhension de la coopération entre les adultes.

Selon le modèle séminal de Houston et Davies (1985) basé sur la théorie des jeux, pour que les soins biparentaux persistent malgré ces conflits, il faut que le système évolue vers un état stable où l'adulte qui est exploité ne compense que partiellement la réduction de l'investissement de son partenaire. Ce modèle est dit de « sealed bid » puisqu'il considère que la stratégie de chaque parent est fixée pour toute sa vie (voir aussi le modèle de Chase, 1980). D'autres modèles mathématiques ont ensuite laissé place à la négociation sur des temps courts, en considérant que les adultes réévaluaient leur investissement parental par période (McNamara et al., 1999, 2003; Taylor and Day, 2004). Ainsi, ces modèles ne modélisent plus une stratégie évolutivement stable qui serait un niveau d'investissement parental fixe mais qui serait une règle de négociation permettant aux adultes de répondre rapidement aux variations de l'investissement de leur partenaire. Ces modèles prédisent également une compensation partielle pour que la coopération soit stable.

De nombreuses études expérimentales ont cherché à tester la stabilité de la stratégie biparentale face à ces conflits. Chez les oiseaux, plusieurs méthodes sont employées pour manipuler l'investissement parental des adultes et observer les stratégies de compensation chez leur partenaire :

- Eliminer un adulte et observer le comportement du partenaire veuf, contraint à un système de soin uniparental (e.g. Whittingham et al., 1994; Székely and Cuthill, 1999). Il est aussi possible de retenir un adulte durant une période donnée avant de le relâcher (e.g. Bulla et al., 2019b) ;
- Handicaper un individu dans le but d'accroître le coût des soins parentaux (e.g. ajout de poids, coupure des ailes Wright and Cuthill, 1990; Sanz et al., 2000) ;



- Administrer de la testostérone aux mâles pour les détourner des soins parentaux (Harrison et al., 2009) ;
- Manipuler la quantité de soins requis par les jeunes ou les œufs (e.g. augmentation du begging behaviour chez la mésange charbonnière *Parus major* dans Hinde, 2006; refroidissement ponctuel du nid de gravelot à collier interrompu dans Kosztolányi et al., 2009) ;

Néanmoins, les réponses aux manipulations expérimentales ont donné des résultats très variables allant de la non-compensation, la compensation partielle, la compensation totale et même le « matching » caractérisé par le fait que les partenaires ajustent leur investissement dans le même sens (Sanz et al., 2000; Houston et al., 2005; Hinde, 2006; Harrison et al., 2009).

Pour expliquer la compensation totale, Jones *et al.* (2002) ont modifié la courbe de bénéfice (succès reproducteur) en fonction de l'effort parental. En effet, cette fonction a souvent été représentée sous la forme d'une courbe de saturation (Davies, 1985; Winkler, 1987; McNamara et al., 1999, 2003). En choisissant une « step function » pour laquelle une petite réduction de l'effort parental entraîne une réduction drastique du succès reproducteur, et en amendant le modèle de McNamara *et al.* (1999), les auteurs ont trouvé que la compensation partielle amenait à l'échec de la reproduction. Dans des environnements extrêmes, où l'exposition des œufs aux conditions extérieures peut être fatale, la compensation totale permet donc de garantir le succès reproducteur. Néanmoins, les soins biparentaux sont tout de même stables puisque la coopération est garantie par le fait que l'adulte exploité déserte lorsque l'autre parent réduit son investissement parental au-delà d'une limite appelée « limit to laziness » (Jones et al., 2002) ou encore « abundance threshold » (Wiebe, 2010). Les partenaires peuvent avoir une limite différente (Wiebe, 2010). Sur un pas de temps évolutif, la contribution plus faible d'un des deux sexes est rapidement contrebalancée par l'augmentation de la probabilité que son partenaire déserte en condamnant la couvée ; mais la manipulation reste possible.

Pour expliquer le « matching », Johnstone et Hinde (2006) ont ajouté une incertitude, quant aux besoins de la descendance, aux modèles de McNamara *et al.* (1999, 2003). Selon eux, l'effort parental d'un adulte pourrait constituer une information pour son partenaire qui en déduirait l'effort qu'il doit lui-même fournir (deux études clés chez *Parus major*, Sanz et al., 2000; Hinde, 2006). Dans le cas où le parent le mieux informé réduit son effort parental, l'autre





réduira le sien en réponse à l'information perçue. Le « matching » émergerait surtout lorsque les besoins de la descendance sont variables relativement à la condition corporelle de l'adulte et que ce sont ces besoins qui déterminent l'effort parental. Ici encore la manipulation est possible mais coûteuse. En effet, pour obtenir un accroissement de l'investissement de la part d'un partenaire, un adulte doit accroître son propre investissement parental.

Les conditions imprévisibles et parfois rudes de l'Arctique permettent de faire l'hypothèse qu'une compensation partielle serait trop coûteuse (courbe de bénéfice comme décrite dans Jones et al., 2002) et que les limicoles biparentaux compenseraient parfaitement l'absence de leur partenaire. Or, on observe que les nids ne sont pas incubés 100% du temps et que certains individus d'espèces biparentales peuvent incuber seuls un nid pendant plus de 10 jours (14 jours chez le bécasseau semipalmé dans Bulla et al., 2017) et achever l'incubation avec succès. De même, chez les limicoles biparentaux, les parents se nourrissent loin du nid pendant que leur partenaire incube (Bulla et al., 2015b), et n'y reviennent que pour les échanges (i.e. pas de surveillance du partenaire). Parfois les adultes ne se croisent pas au nid (Ashkenazie and Safriel, 1979b; Bulla et al., 2014, 2015b, 2017), ce qui rend l'échange d'informations impossible. Ces derniers n'ont pas la possibilité de connaître le niveau de soin de leur partenaire et d'ajuster le leur en fonction (comme décrit dans Johnstone and Hinde, 2006). Ainsi, on s'attendrait à ce que les limicoles biparentaux compensent partiellement la diminution de l'effort parental de leur partenaire.

Quelques études expérimentales seulement ont été menées chez les limicoles pendant la période d'incubation. Des études menées sur le gravelot à collier interrompu dans des environnements chauds mettent en évidence une compensation partielle chez cette espèce et une réponse en temps réel au niveau d'investissement parental du partenaire (Kosztolányi et al., 2003, 2009). Lorsque l'effort parental d'un adulte est artificiellement accru, son partenaire diminue sa provision (Kosztolányi et al., 2009). Lorsque la femelle est éliminée, le mâle compense partiellement son absence, alors que la femelle ne modifie pas son comportement d'incubation lorsque son partenaire est éliminé (Kosztolányi et al., 2003). De plus, la supplémentation en nourriture ne modifie pas le niveau de compensation, ce qui indique que ce dernier n'est pas lié à la condition corporelle de l'oiseau. Bulla *et al.* (2019b) ont étudié ces comportements de compensation chez le bécasseau semipalmé à Utqiagvik en retenant l'un des deux adultes pendant une courte période au cours de l'incubation. La



compensation partielle semble être la plus courante mais le niveau de compensation est très variable. Selon les auteurs, une compensation totale garantirait un meilleur succès reproducteur mais les limicoles ont peu de réserves énergétiques et un tel effort entraînerait la dégradation de la condition corporelle de l'adulte et une diminution de sa survie. De plus, sans échanges d'informations fréquents, l'adulte laissé seul peut avoir un délai de réponse avant de commencer à compenser (i.e. "responsiveness" dans Bulla et al., 2019b; aussi observé chez les sanderlings en 2019 avec des absences de plus de 7 heures couramment reportées après la désertion d'un des deux adultes à Hochstetter Forland). Cette étude révèle enfin qu'un adulte attentif à son environnement quitterait le nid plus tôt (i.e. grande distance de fuite) et serait également plus apte à analyser le comportement de son partenaire et donc à compenser. Ainsi, la condition corporelle de l'adulte et son niveau d'information permettent de prédire sa capacité à compenser la réduction de l'investissement parental de son partenaire. Enfin, comme reporté dans (Wiebe, 2010), le traitement ponctuel permet de montrer que lorsque les adultes reviennent au nid après avoir été retenus, un processus de renégociation se met en place et les deux adultes reviennent à leur investissement initial sans vengeance de la part de l'adulte déserté temporairement. Ce comportement de vengeance serait contre-sélectionné du fait des coûts importants qu'il imposerait à la couvée.

Enfin, la divergence des intérêts des deux sexes peut également conduire l'évolution de traits qui permettent la manipulation de l'effort parental du partenaire. Si peu d'études s'y réfèrent chez les bécasseaux, certaines émettent l'idée que les femelles pourraient maintenir une condition corporelle dégradée si cela induit une augmentation de l'effort du mâle (Barta et al., 2002). En effet, si la condition de la femelle est une information sur sa capacité à fournir des soins uniparentaux, alors le mâle n'a pas intérêt à désertir lorsque la condition de sa partenaire est dégradée. Cette hypothèse est parfois appelée pour expliquer les différences de masses entre les partenaires chez les bécasseaux à stratégie biparentale ; e.g. le mâle de bécasseau variable prend du poids avant le début de l'incubation alors que la femelle a une masse constante (e.g. Weiser et al., 2018a).



Dans les parties précédentes, j'ai tenté d'apporter des éléments pour expliquer la diversification et le maintien de certaines stratégies de soins chez les espèces modèles de ma



thèse. Au-delà de l'intérêt intellectuel que suscite un tel travail, il est utile de comprendre les mécanismes qui façonnent les stratégies de soins parentaux pour comprendre leurs conséquences sur l'évolution du comportement d'incubation. En effet, le comportement des adultes varie entre les stratégies de soins et les relations entre l'environnement et le comportement, ainsi que les relations entre le comportement et le succès reproducteur devraient également différer.

Dans l'introduction générale de ma thèse, j'ai exposé que le succès reproducteur des bécasseaux dépendait à la fois des conditions abiotiques et des interactions au sein de la communauté terrestre arctique. J'ai également expliqué que mon travail se centre sur l'étude du comportement d'incubation des bécasseaux, la période d'incubation étant critique pour leur succès reproducteur et propice à l'étude fine du comportement des parents. L'étude de l'influence des conditions environnementales sur le comportement d'incubation d'un ensemble d'espèces de bécasseaux différant par leur stratégie (entre autres), nous permettra d'apporter des éléments de prédiction quant à la dynamique future de ces espèces face au changement climatique rapide qui altère les écosystèmes arctiques.

Dans un premier temps, je décrirai le comportement d'incubation correspondant à la gestion d'un compromis entre incubation et nourrissage, en insistant sur les différences entre les stratégies. Ensuite, j'aborderai les variations prévisibles du comportement d'incubation au cours du temps (e.g. journée, saison) et prolongerai notre raisonnement en abordant l'évolution des stratégies de soins après l'éclosion. En effet, puisque l'investissement parental pendant l'incubation répond à un compromis entre succès courant et succès futur, connaître l'évolution de la stratégie de soin après l'éclosion, et donc l'investissement futur des adultes, offre une discussion intéressante.

## 5. STRATEGIES ET COMPORTEMENT D'INCUBATION

Plusieurs classifications ont été proposées pour distinguer les différentes stratégies d'incubation chez les oiseaux ("incubation strategies", Williams, 1996). Skutch (1957) fut l'un des premiers à en lister trois principales : (1) une stratégie biparentale pour laquelle les deux



partenaires sociaux coopèrent pour fournir les soins, (2) une stratégie uniparentale avec un seul adulte en charge des soins et (3) une stratégie coopérative où d'autres individus coopèrent avec le couple social (i.e. soins alloparentaux). Plus récemment, Williams (1996) proposait une classification légèrement différentes en distinguant : (1) l'incubation biparentale continue, (2) l'incubation « androparentale » (soins paternels uniquement), (3) l'incubation « gynéparentale » (soins maternels uniquement) qu'il est possible de diviser entre les espèces dont (3a) les femelles sont assistées par les mâles qui les nourrissent (« *assisted gyneparental incubation* » ; non décrite chez les limicoles) et (3b) les femelles qui doivent interrompre l'incubation pour se nourrir (« *gyneparental intermittent incubation* »). Ces travaux suffisent à distinguer les différentes stratégies d'incubation existant chez les oiseaux mais je vais décrire plus en détails le comportement d'incubation qui découle de chacune de ces stratégies ci-dessous.

### 5.1. L'incubation

L'incubation est un comportement qui permet à des adultes de maintenir les conditions nécessaires au développement de leurs embryons (Deeming, 2002b), incapables de thermoréguler (Vleck and Vleck, 1987, 1996). C'est un comportement coûteux (Williams, 1996; Tinbergen and Williams, 2002), surtout chez les espèces modèles de ma thèse qui ont déjà un taux métabolique maximal pendant l'été arctique (Piersma and Morrison, 1994; Lindström, 1997; Kvist and Lindström, 2001; Williamson et al., 2006) et qui montrent des dépenses énergétiques proches des seuils théoriques de soutenabilité pendant l'incubation (Ashkenazie and Safriel, 1979b; Piersma and Morrison, 1994; Carey, 2002; Piersma et al., 2003; Cresswell et al., 2004; Tulp et al., 2009a). La dépense énergétique journalière des adultes varie peu entre l'incubation et les soins post-éclosions (e.g. comportement de «brooding» pour réchauffer les jeunes poussins qui ne sont pas capables de thermoréguler, Visser and Ricklefs, 1993b, 1993a), quelle que soit la stratégie d'incubation (Tulp et al., 2009a). En revanche, l'incubation requiert la présence de l'adulte au nid et exclue d'autres activités comme la recherche de nourriture (Yom-Tov and Hilborn, 1981b), alors que les soins post-éclosions laissent davantage de temps à l'adulte pour se nourrir. Ainsi, pendant l'incubation, les faibles réserves énergétiques de l'oiseau sont rapidement consommées et doivent constamment (i.e.



quotidiennement chez les bécasseaux) être renouvelées, au risque de voir la condition corporelle de l'adulte se dégrader ce qui réduirait son aptitude à fournir des soins parentaux (McNamara and Houston, 1996) ainsi que sa valeur reproductive résiduelle (Williams, 1966).

Les petits limicoles tels que les bécasseaux ne possédant pas de réserves substantielles (Drent and Daan, 1980; Meijer and Drent, 1999), ils doivent régulièrement quitter le nid pour aller se nourrir (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005). S'ils ne sont pas relayés par leur partenaire, alors le nid est laissé sans adulte et l'incubation est interrompue. Ces interruptions créent alors des variations importantes de la température des œufs (Zerba and Morton, 1983; Morton and Pereyra, 1985; Haftorn, 1988; Weathers and Sullivan, 1989; Olson et al., 2006; Reneerkens et al., 2011), entraînant l'arrêt du développement embryonnaire lorsqu'elle passe en dessous d'un certain seuil (i.e. 26°C ; Webb, 1987). La température des œufs chute d'autant plus que l'interruption est longue, et la vitesse de refroidissement des œufs dépend de la température environnementale, de leur taille (Turner, 2002), du site et de la composition du nid (Reid et al., 2002; Tulp et al., 2012). En affectant le développement embryonnaire, le comportement d'incubation influe donc également sur la durée d'incubation et la période d'exposition des œufs à la prédation (Lyon and Montgomerie, 1985; Bosque and Bosque, 1995; Tombre and Erikstad, 1996; Lindström, 1999; Hepp et al., 2006; Martin et al., 2007; DuRant et al., 2012), mais aussi sur le phénotype des jeunes (Hepp et al., 2006; Olson et al., 2006; DuRant et al., 2010, 2012, 2013; Hopkins et al., 2011; Lunny et al., 2020). Ainsi, « laisser les œufs » diminue le succès reproducteur courant mais « les soigner » diminue le succès reproducteur futur en impactant la condition corporelle de l'adulte. L'adulte doit donc gérer ce compromis permanent entre se nourrir et incubé. Ce compromis illustre la notion d'investissement parental définie en introduction.

### 5.2. La gestion de l'incubation selon les stratégies

La fréquence, la durée moyenne et cumulée de ces interruptions, la fréquence des échanges chez les biparentaux, mais également le patron d'activité journalier des adultes au nid, ont été utilisés par Skutch (1957) pour affiner sa classification des stratégies d'incubation. Ces variables comportementales mesurables sont au centre de mon travail de thèse puisqu'elles renseignent sur la gestion du compromis décrit précédemment. Chez les bécasseaux, ces



dernières varient fortement entre les stratégies mais également entre les espèces qui ont une stratégie identique (voir Figure 2 du Chapitre 3). En effet, si les deux adultes coopèrent au cours de l'incubation, ils se relaient et chacun peut aller se nourrir sans que l'incubation ne soit significativement altérée (le nid est incubé 95% de la journée, Norton, 1972; Cresswell et al., 2003; Tulp, 2007; Bulla et al., 2014, 2015b). En revanche, si un unique parent est en charge de l'incubation, le temps qu'il passe à se nourrir est autant de temps perdu pour l'incubation (le nid est incubé entre 80 et 85% de la journée, Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006). Enfin, chez les espèces à stratégie d'incubation mixte comme le bécasseau sanderling, les nids semblent incubés moins longtemps (environ 57% pour les uniparentaux contre environ 71% pour les biparentaux, Reneerkens et al., 2011 mais voir Tableau 3).

Chez les espèces uniparentales pour lesquelles le compromis entre se nourrir et incuber est le plus intense (Tulp and Schekkerman, 2006), l'adulte quitte le nid lorsque son niveau de réserve passe en dessous d'un certain seuil (montré expérimentalement en réduisant les coûts d'incubation chez le bécasseau tacheté dans Cresswell et al., 2004). Si interrompre l'incubation pour se nourrir est nécessaire, la durée d'une interruption et la fréquence de ces dernières sont des paramètres importants pour l'adulte et pour les œufs. En effet, contrairement à de nombreuses interruptions courtes, opter pour quelques interruptions longues entraîne une exposition prolongée au froid pour les embryons (avec arrêt de l'embryogénèse ; voir paragraphe 5.1), mais permet de limiter les déplacements de l'adulte (entre le nid et les zones de nourrissage), dont les coûts sont bien supérieurs à ceux de l'incubation (Piersma et al., 2003). La durée et la fréquence des interruptions dépendent alors principalement des facteurs qui influencent le refroidissement des œufs et de l'efficacité des limicoles dans leurs recherches alimentaires. Les bécasseaux uniparentaux s'apparentent donc à des « central place foragers » (Kacelnik, 1984; Houston and McNamara, 1985) au cours de la période d'incubation : ils effectuent des allers-retours entre un endroit où ils ne se nourrissent pas (le nid) et des zones de nourrissages plus ou moins éloignées. Ce cadre théorique (« central place foraging theory ») est souvent utilisé chez les oiseaux marins (Thabet et al., 2019) mais il est peu employé pour les bécasseaux. Seule l'étude de Tulp et Schekkerman (2006) mentionne une hypothèse qui est liée à cette théorie : l'hypothèse du « digestive bottleneck » suppose que les oiseaux maximisent leurs gains en revenant



rapidement au nid lorsque leurs capacités de digestion sont atteintes, afin de digérer tout en incubant. Enfin, il convient de noter que certaines espèces uniparentales semblent pouvoir maintenir une température d'incubation supérieure à celle des biparentaux, afin de compenser partiellement leurs absences et d'éviter ainsi un allongement de la période totale d'incubation (Reneerkens et al., 2011).

Chez les bécasseaux biparentaux, les interruptions de l'incubation peuvent être détectées lorsque les deux adultes se relaient au nid mais ne sont pas parfaitement synchronisés ("exchange gaps", Bulla et al., 2015a), lorsqu'un adulte fuit à l'approche d'un prédateur, ou lorsque l'adulte en charge de l'incubation quitte le nid pour aller se nourrir. Chez ces espèces, le problème d'allocation est considérablement réduit par la coopération des deux adultes. En revanche, l'organisation de l'incubation (i.e. la répartition de l'incubation et la synchronisation des deux adultes) demeure méconnue et particulièrement intéressante pour comprendre la résolution concrète des conflits sexuels (Bulla et al., 2016). Alors qu'une première expérience manipulant les coûts d'incubation du bécasseau semipalmé semblait montrer un allongement des tours d'incubation lorsque les coûts étaient réduits (Cresswell et al., 2003), une étude plus récente conduisant une expérience originale similaire, associée à une réanalyse de la première étude, est venue contredire cette hypothèse (Bulla et al., 2015a). La contrainte énergétique ne semble donc pas être un déterminant important de l'organisation de l'incubation entre les adultes.

Je viens de différencier les stratégies selon leur gestion du compromis entre se nourrir et incuber, deux activités nécessaires mais mutuellement exclusives. Ces différences sont observables en étudiant le comportement d'incubation des adultes (fréquence et durée des interruptions de l'incubation). Dans la partie suivante, je présente les variations du comportement d'incubation des bécasseaux au cours du temps en distinguant les stratégies. Cette immixtion dans la gestion des soins parentaux apportera des éléments importants pour comprendre l'organisation de l'incubation chez les bécasseaux et permettra de nuancer notre classification des stratégies en abordant les soins post-éclosions.



## Chapitre 1

Tableau 3 : Données de comportement d'incubation en fonction de la stratégie : comparaison d'études précédentes avec les données utilisées au cours de ma thèse. Les trois variables comportementales sont reportées : TDR (« total duration of recesses », la durée cumulée des interruptions d'incubation), NR (« number of recesses », le nombre d'interruptions) et MDR (« mean duration of recesses », la durée moyenne d'une interruption). Les deux stratégies sont représentées avec les biparentaux (BI) et les uniparentaux (UNI) ; les nids de bécasseaux sanderling ont été séparés selon la stratégie des adultes grâce au discriminant publié par Moreau et al. (Moreau et al., 2018). Enfin les méthodes et les tailles d'échantillon sont ajoutées ici avec « Temp » qui signifie que le comportement d'incubation est obtenue grâce à l'enregistrement dans la température dans le nid.

Stratégie	Espèce	TDR (% du jour hors du nid)	NR (nombre/jour)	MDR (min)	Méthode (nb nids / nb jours)	Référence
BI	<i>B. de Baird</i>	3.5 ± 0.5	-	5.0 ± 0.4	Temp <sup>a</sup> (13/29)	(Norton, 1972)
BI	<i>B. de Baird</i>	<b>5.5 ± 4.2</b>	<b>16.7 ± 7.3</b>	<b>4.7 ± 2.5</b>	<b>Temp (51/415)</b>	<b>Cette thèse</b>
BI	<i>B. sanderling</i>	<b>5.9 ± 3.7</b>	<b>13.7 ± 4.0</b>	<b>6.2 ± 3.2</b>	<b>Temp (13/86)</b>	<b>Cette thèse</b>
BI	<i>B. sanderling</i>	32.2 ± 14.5	38.7 ± 7.2	5.1 ± 3.8	Temp and PIT (21/env. 128)	(Reneerkens et al., 2011)
BI	<i>B. semipalmé</i>	<b>5.1 ± 5.8</b>	<b>13.6 ± 9.1</b>	<b>4.9 ± 3.9</b>	<b>Temp (110/938)</b>	<b>Cette thèse</b>
BI	<i>B. semipalmé</i>	0.0	-	1.5 ± 0.5	PIT/Temp	(Tulp, 2007)
BI	<i>B. semipalmé</i>	3.0 ± 0.01	9.6 ± 0.2	3.6 ± 0.5	Video (14/26)	(Smith et al., 2012a)
BI	<i>B. semipalmé</i>	0.5 ± 0.1	-	-	Temp and PIT <sup>b</sup> (12/NA)	(Cresswell et al., 2003)
BI	<i>B. variable</i>	2.5 ± 0.3	5.1 ± 1.1	5.0 ± 0.4	Temp <sup>a</sup> (4/30)	(Norton, 1972)
BI	<i>B. variable</i>	3.0 ± 0.01	7.2 ± 0.0	5.7 ± 1.2	Video (6/12)	(Smith et al., 2012a)
BI	<i>B. variable</i>	<b>5.8 ± 6.8</b>	<b>10.8 ± 6.7</b>	<b>7.9 ± 8.6</b>	<b>Temp (179/1508)</b>	<b>Cette thèse</b>
BI	<i>B. violet</i>	<b>2.3 ± 2.0</b>	<b>6.9 ± 4.0</b>	<b>4.4 ± 2.4</b>	<b>Temp (12/116)</b>	<b>Cette thèse</b>
BI	<i>B. violet</i>	4.9 ± 10.7	-	-	Temp (10/env.78)	(Pierce, 1997)
UNI	<i>B. minute</i>	18.8 ± 7.7	-	9.4 ± 8.6	Temp (38/197)	(Tulp and Schekkerman, 2006)
UNI	<i>B. minute</i>	<b>21.6 ± 5.8</b>	<b>38.7 ± 7.6</b>	<b>8.4 ± 3.3</b>	<b>Temp (74/529)</b>	<b>Cette thèse</b>
UNI	<i>B. à croupion blanc</i>	17.5 ± 2.5	25.1 ± 6.1	10.5 ± 2.7	Video (8/env. 118)	(Cantar and Montgomerie, 1985)
UNI	<i>B. à croupion blanc</i>	14.0 ± 0.0	28.8 ± 0.0	8.0 ± 0.4	Temp (22/100)	(Smith et al., 2012a)
UNI	<i>B. à croupion blanc</i>	<b>15.4 ± 4.0</b>	<b>26.8 ± 6.0</b>	<b>8.6 ± 2.9</b>	<b>Temp (100/749)</b>	<b>Cette thèse</b>
UNI	<i>B. cocorli</i>	17.6 ± 6.9	21.6 ± 7.4	15.3 ± 19.5	Temp (15/91)	(Tulp and Schekkerman, 2006)
UNI	<i>B. de Temminck</i>	<b>22.1 ± 6.4</b>	<b>38.1 ± 9.8</b>	<b>9.0 ± 4.4</b>	<b>Temp (121/1097)</b>	<b>Cette thèse</b>
UNI	<i>B. sanderling</i>	<b>19.5 ± 10.4</b>	<b>28.9 ± 10.5</b>	<b>10.7 ± 10.1</b>	<b>Temp (79/561)</b>	<b>Cette thèse</b>
UNI	<i>B. sanderling</i>	42.1 ± 6.3	64.6 ± 14.1	7.2 ± 2.1	Temp and PIT <sup>b</sup> (13/env.78)	(Reneerkens et al., 2011)
UNI	<i>B. tacheté</i>	17.1 ± 5.7	29.9 ± 9.2	9.8 ± 9.0	Temp (7/64)	(Tulp and Schekkerman, 2006)
UNI	<i>B. tacheté</i>	18.5 ± 0.6	1.2 ± 0.1	6.0 <sup>c</sup>	Temp (46/NA)	(Cresswell et al., 2004)
UNI	<i>B. tacheté</i>	<b>23.1 ± 5.2</b>	<b>29.3 ± 6.8</b>	<b>12.2 ± 6.0</b>	<b>Temp (88/482)</b>	<b>Cette thèse</b>
UNI	<i>B. tacheté</i>	15 ± 0.5	NA	8.0 <sup>d</sup>	Temp (4/30) <sup>a</sup>	(Norton, 1972)

<sup>a</sup> températures du nid prise dans le nid et/ou dans un œuf factice

<sup>b</sup> PIT : "Passive Integrated Transponders" utilisé pour distinguer les deux adultes grâce à la détection de puces à attribuées à chacun (i.e. collée à une bague).

<sup>c</sup> report de la médiane uniquement, la moyenne n'étant pas donnée.

<sup>d</sup> déterminé par lecture graphique





### 5.3. Les variations du comportement au cours du temps

L'incubation dure 3 semaines en moyenne chez les bécasseaux (Pitelka, 1959; Holmes, 1966, 1972; Soikkeli, 1967; Ashkenazie and Safriel, 1979a; Breihagen, 1989; Del Hoyo et al., 1996; Pierce, 1997; Sandercock, 1998; Reneerkens et al., 2014). Les coûts et bénéfices des soins parentaux pour les adultes, déterminants du comportement d'incubation, varient quant à eux sur différentes échelles de temps, allant de la journée à la saison entière. Ici, je souhaite également aborder les soins post-éclosions et notamment la répartition de ces soins entre les partenaires chez les espèces à stratégie biparentale. En effet, si l'investissement parental illustre un compromis entre ce qui est investi dans la couvée actuelle et ce qui est investi dans la survie de l'adulte, connaître la répartition des soins post-éclosions nous informe également sur l'intensité relative de ce compromis entre les partenaires durant l'incubation.

#### 5.3.1. *Au cours de la journée*

Pendant la période d'incubation, le rythme d'activité journalier des bécasseaux est déterminé par l'interaction de facteurs endogènes et de facteurs exogènes, parfois appelés « zeitgebers », détectables par l'oiseau et variables y compris pendant le jour continu (e.g. l'angle d'incidence du soleil, Steiger et al., 2013). De plus, les variations journalières des conditions abiotiques, de la disponibilité en nourriture, de la nature et du niveau d'activité des prédateurs influencent les coûts et bénéfices des soins parentaux au cours de la journée.

Les espèces uniparentales ont un rythme d'activité journalier très marqué pendant l'incubation. Les adultes semblent plus actifs aux heures les plus chaudes de la journée, lorsque les interruptions sont les moins délétères pour les œufs et la disponibilité en arthropodes maximale (Figure 10 ; Norton, 1972; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Smith et al., 2012a).



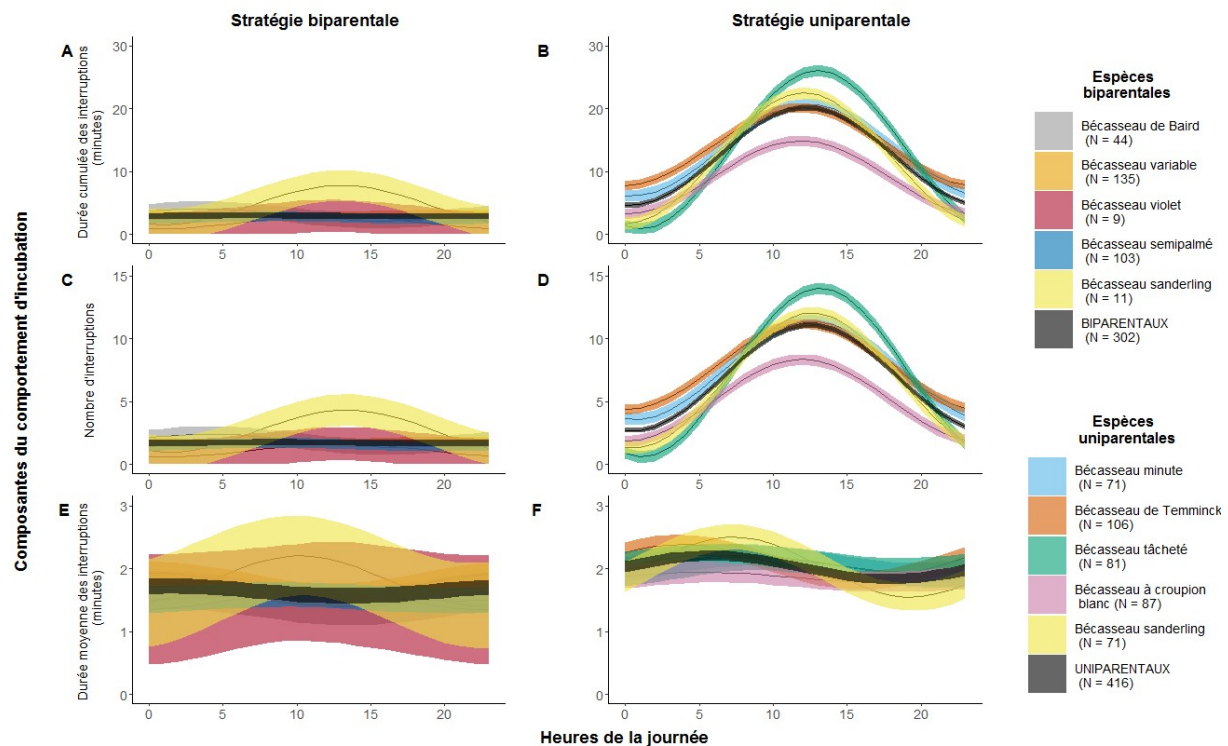


Figure 10 : Rythme d'incubation des bécasseaux. Voir le matériel et méthode du Chapitre 2 pour comprendre la provenance des données (9 espèces, 15 sites, 2016-2019). Les courbes correspondent aux prédictions de la composante du comportement (e.g. nombre d'interruptions) fournies par des modèles utilisant tous des équations cycliques pour le temps (cosinus et sinus de l'heure de la journée transformée en radian) en interaction soit avec l'espèce (courbes colorées) soit avec la stratégie (courbes noires). L'heure est calculée en fonction de la latitude du site d'étude où les espèces ont été suivies (heure solaire). Enfin, dans ces modèles linéaires mixtes, les données sont répétées sur chaque nid et le nid a été placé en effet aléatoire. Les tailles d'échantillon (nombre de nids suivis) sont données dans la légende.

Chez les limicoles biparentaux en revanche, le partage des périodes de la journée entre les deux adultes peut être interprété comme la résolution d'un conflit sexuel. En effet, chez de nombreuses espèces de Charadriidé nichant sous des latitudes tempérées, avec un cycle jour-nuit marqué, le mâle incube la nuit et la femelle le jour (pluvier doré *Pluvialis apricaria*, Byrkjedal, 1985; pluvier de Wilson *Charadrius wilsonia*, Thibault and McNeil, 1995; pluvier kildir *Charadrius vociferus*, Warnock and Oring, 1996; Pluvier semipalmé *Charadrius semipalmatus*, Blanken and Nol, 1998; gravelot neigeux *Charadrius nivosus*, Kosztolányi and Székely, 2002; grand gravelot *Charadrius hiaticula*, Wallander, 2003; pluvier des Falkland *Charadrius falklandicus*, St Clair et al., 2010; pluvier de Sainte-Hélène *Charadrius sanctaehelenae*, Burns et al., 2013; gravelot à collier interrompu et gravelot neigeux, Vincze et al., 2013, 2017; gravelot à tête rousse *Charadrius ruficapillus*, Ekanayake et al., 2015; mais la femelle incube la nuit chez *Vanellus coronatus*, *Vanellus melanopterus*, Ward, 1990). En revanche, dans l'Arctique où le jour est généralement permanent durant la saison de



reproduction des limicoles arctiques, aucun biais vers une incubation nocturne par le mâle n'a été reporté chez le grand gravelot ou le bécasseau violet, qui partagent équitablement les soins entre ces deux périodes (Norton, 1972; Pienkowski, 1984; Pierce, 1997). En revanche, les femelles de bécasseau d'Alaska semblent incuber davantage aux heures les plus froides et les mâles en journée (Holmes, 1973). Le même constat a été fait chez le bécasseau variable en Finlande (Soikkeli, 1967) et chez le bécasseau à échasses à Churchill (Jehl, 1973), deux sites dont la latitude est inférieure à 62°N, ou encore chez les pluvier doré américain (*Pluvialis dominica*) ou le bécasseau d'Alaska à Barrow (mais il existe une grande variabilité intra-populationnelle, Bulla et al., 2016). Enfin, dans une étude récente menée à Utqiagvik, Bulla et al. (2014) montrent que la femelle du bécasseau semipalmé incube aux heures les plus froides avant d'être relayée aux heures les plus chaudes de la journée, lorsque les arthropodes sont les plus disponibles et l'incubation moins coûteuse. Les échanges au nid aux moments les plus sombres de la journée pourraient alors être une adaptation au risque de prédation, limitant la visibilité des mouvements au nid (Thibault and McNeil, 1995). De plus, la spécialisation des sexes dans l'incubation à certaines périodes de la journée (Blanken and Nol, 1998) et/ou l'évolution de caractères sexuels délétères pour la survie du nid selon les conditions (e.g. "the brightest incubates at night" chez le gravelot à tête rousse, Ekanayake et al., 2015), pourraient favoriser la coopération et les soins biparentaux. Néanmoins, une étude portant sur 32 espèces biparentales a également montré qu'il existe une grande diversité interspécifique et intraspécifique de rythmes d'incubation journaliers, principalement déterminés par la synchronisation des rythmes individuels des deux adultes (Bulla et al., 2016).

### 5.3.2. *Au cours de la saison*

Chez les espèces biparentales, la répartition de l'incubation entre les partenaires peut évoluer au cours de la période d'incubation. En début de saison, le mâle assure une part plus faible de l'incubation chez certaines espèces de bécasseaux (bécasseau variable, Holmes, 1966; and Soikkeli, 1967; bécasseau d'Alaska Holmes, 1971; bécasseau minuscule, Miller, 1985; bécasseau violet, Pierce, 1997; mais non reporté chez le bécasseau à échasses, Jehl, 1973). Pierce (1997) a par exemple rapporté que le partage équitable du temps d'incubation n'avait lieu qu'au 11<sup>ème</sup> jour en moyenne après le début de l'incubation chez le bécasseau violet. Chez ces espèces, les mâles expriment des comportements territoriaux intenses en début de saison,



les empêchant vraisemblablement d'assurer une part équitable de l'effort d'incubation. Les mâles pourraient également utiliser le début de la période d'incubation pour recouvrer leurs réserves, après une période de parades et de comportements territoriaux intenses. De plus, juste après la ponte, il est possible que les mâles cherchent à maximiser leur succès reproducteur en recherchant des opportunités d'accouplement hors couple avant de revenir au nid (Pierce, 1997). Enfin, chez certaines espèces comme le bécasseau semipalmé, la femelle incube toujours davantage et a une incubation plus constante que celle effectuée par le mâle (Bulla et al., 2014). À la fin de la période d'incubation, la situation peut s'inverser avec des femelles qui passent parfois plus de temps à se nourrir et qui diminuent leur contribution aux soins. Cette diminution serait alors compensée par les mâles (e.g. bécasseau d'Alaska, Erckmann, 1983; gravelot semipalmé, Blanken and Nol, 1998). Cette tendance observée chez certaines espèces peut ensuite continuer après l'éclosion.

Chez les représentants de la stratégie uniparentale, certaines espèces semblent montrer une baisse de l'attention portée au nid avec l'avancement de la saison (e.g. bécasseau tacheté, Tulp and Schekkerman, 2006) mais cette tendance est difficile à prouver étant donné la quantité de facteurs confondants potentiels (e.g. météo, conditions corporelles des parents de pontes tardives).

### 5.3.3. *Après l'incubation*

Chez les bécasseaux monogames pour lesquels les deux adultes incubent une unique couvée, la femelle déserte fréquemment la couvée après l'éclosion (et parfois quelques jours avant, Erckmann, 1983; Oring and Lank, 1984; Miller, 1985; Gratto-Trevor, 1991; Székely and Reynolds, 1995). Chez le bécasseau violet, les femelles ne sont plus observées sur le site d'étude quelques jours après l'éclosion et la grande majorité (94%) des familles sont soignées par des mâles (Bengtson, 1970; Pierce, 1997). Le même patron a été observé chez le bécasseau maubèche où les femelles désertent également très tôt, juste avant l'éclosion ou au départ des jeunes du nid, alors que les mâles restent avec les jeunes jusqu'à l'envol dans la plupart des cas (Whitfield and Brade, 1991). Les femelles désertent aussi les jeunes entre 5 et 7 jours après l'éclosion en moyenne chez le bécasseau d'Alaska (Holmes, 1973; Ruthrauff et al., 2009), le bécasseau minuscule (Miller, 1985), le bécasseau variable (Holmes, 1966; Soikkeli, 1967;



Jamieson, 2011, 2012), le bécasseau semipalmé (Ashkenazie and Safriel, 1979b; Gratto-Trevor, 1991) et chez le bécasseau des aléoutiennes, une espèce proche du bécasseau violet (Johnson et al., 2009). La désertion de la femelle est aussi présente chez le bécasseau à échasses (Jehl, 1973) et chez d'autres espèces de limicoles arctiques comme le gravelot semipalmé (Blanken and Nol, 1998) ou tempérée comme le courlis cendré (*Numenius arquata*; Currie et al., 2001) ou le gravelot à collier interrompu (Lessells, 1984; Székely and Williams, 1995).

Cette désertion, permise par la réduction des soins parentaux post-éclosions, semble donc faire partie intégrante de la stratégie biparentale (Borowik and McLennan, 1999). Si les jeunes sont rapidement autonomes et capables de se nourrir par eux-mêmes, des soins parentaux sont encore fournis par le mâle qui les accompagne (e.g. « brooding », vigilance, comportement anti-prédation, guidage vers les zones de nourrissage, Ashkenazie and Safriel, 1979b; Walters, 1984). Le mâle est alors contraint de fournir ces soins pour ne pas perdre son succès reproducteur courant (le mâle est dans une situation de "cruel bind", Trivers, 1972). De plus, les femelles de bécasseaux arctiques ne désertent pas pour retrouver un partenaire puisque la saison de reproduction est trop courte, contrairement aux espèces nichant dans des environnements tempérés (Lessells, 1984; Székely and Williams, 1995). Ainsi, les bénéfices de la désertion ne sont pas liés à la recherche d'un nouveau partenaire.

Les femelles sont pourtant capables également d'assurer les soins post-éclosions puisque, lorsque le mâle est absent, ces dernières peuvent rester avec les jeunes (Gratto-Trevor, 1991; Pierce, 1997). De même, en simulant la désertion des mâles de bécasseaux violets, Pierce *et al.* (2010) montrent que les femelles sont capables de prendre soin des jeunes et elles ne semblent ni plus impactées par cet effort, ni moins adaptées que les mâles. De même, Jamieson (2012) n'a pas trouvé de lien entre la date de désertion de la femelle et sa masse, proxy de sa condition corporelle. Pierce suppose ainsi qu'une différence minimale entre mâle et femelle est à l'origine de la désertion de ces dernières.

L'évolution de la désertion des femelles après l'éclosion a d'abord été considérée comme un mécanisme permettant de réduire la compétition et d'augmenter la quantité de nourriture disponible pour les jeunes (Holmes and Pitelka, 1968; Pitelka et al., 1974). Néanmoins, puisque la plupart des espèces précédemment citées guident les jeunes vers des aires de nourrissage communes, la famille n'est donc pas vraiment contrainte par les ressources présentes dans le



territoire de nidification (Ashkenazie and Safriel, 1979a). La désertion permettrait plutôt au déserteur de se nourrir plus rapidement, afin d'être mieux préparé à la migration post-nuptiale et donc de partir plus tôt pour rejoindre ses sites d'hivernage (e.g. les premiers groupes partant du site de reproduction sont quasiment entièrement formés de femelles chez certaines populations de bécasseaux variable, Holmes, 1966; et semipalmé, Gratto-Trevor, 1988). Cette désertion lui permettrait donc d'accroître son succès reproducteur résiduel au dépend de celle de son partenaire. La désertion de la femelle serait par ailleurs plus précoce chez des espèces qui ont de longues routes migratoires (Myers, 1981; Lenington, 1984; Reynolds and Székely, 1997b) ou lorsque l'éclosion a été tardive (Ashkenazie and Safriel, 1979a; Gratto-Trevor, 1991). Ces explications ne permettent néanmoins pas de comprendre pourquoi, dans la grande majorité des cas étudiés, c'est la femelle qui est le sexe déserteur.

Ashkenazie et Safriel (1979a) ont également observé des mâles montrer des comportements agonistiques envers leur partenaire après l'éclosion. Cette observation a aussi été faite sur des bécasseaux sanderling sur le site de Hochstetter Forland (Olivier Gilg; observations personnelles), et a été rapportée également au Svalbard, chez les bécasseaux violets par Pierce (Pierce et al., 2010). Il est difficile d'imaginer quels seraient les bénéfices de tels comportements pour le mâle, dans le contexte des conflits sexuels où ce dernier gagnerait plutôt à déplacer les coûts des soins sur sa partenaire. Gratto-Trevor *et al.* (1985) ont proposé une explication intéressante dans leur étude du bécasseau semipalmé à La Pérouse Bay (proche de Churchill, Manitoba, Canada) : la désertion des femelles pourrait augmenter le succès reproducteur futur du mâle si le couple a une grande probabilité de se reformer l'année suivante, les deux partis y auraient donc intérêt commun. En effet, ces auteurs ont trouvé que 80% des couples dont les deux adultes reviennent sur le site de reproduction se reforment (Gratto et al., 1985). La désertion de la femelle pourrait ainsi garantir une probabilité plus élevée de retrouver un partenaire sexuel l'année suivante, dont la qualité sera augmentée par les bénéfices de la désertion. Il serait dès lors intéressant de découvrir si la date de désertion des femelles est liée à leur investissement parental pendant la période d'incubation (Bulla et al., 2014).





Dans ce premier chapitre, j'ai exposé les caractéristiques, propres au groupe des limicoles, qui ont favorisé l'émergence d'une telle diversité de systèmes de reproduction et donc de stratégies de soins parentaux. J'ai également tenté de mettre en avant les pressions qui ont favorisé l'évolution et le maintien de certaines formes de soins avant d'expliquer l'importance des conflits sexuels dans la répartition des coûts des soins parentaux entre les adultes. Particulièrement intéressé par la période d'incubation, j'ai ensuite décrit les conséquences de la stratégie de soins sur le comportement d'incubation (attention portée au nid, nombre et durée des interruptions). Nécessaire à la suite de mes travaux, ce premier chapitre se positionne sur le temps long et s'intéresse aux variations interspécifiques du comportement d'incubation ou à sa variabilité en réponse à des changements prévisibles (e.g. au cours de la journée, saison). Cependant, j'ai rappelé en introduction que l'objectif de cette thèse est d'étudier la capacité des bécasseaux à modifier leur comportement d'incubation, selon la marge de variation permise par leur stratégie d'incubation, afin de maintenir leur succès reproducteur dans des conditions variables et imprévisibles. En effet, la rapidité des changements dans l'Arctique nous oblige à étudier la flexibilité des traits comportementaux, qui garantissent le succès reproducteur, sur des pas de temps courts. Les chapitres qui suivent sont donc dédiés à cet effort qui permettra ensuite de discuter du maintien des représentants des deux stratégies dans les écosystèmes arctiques en mutation.





## Chapitre 2

Behavioural responses of arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary production during incubation



Dans l'Arctique, les conditions météorologiques sont très variables et imprévisibles, surtout au début de la période de reproduction des bécasseaux. Ces conditions peuvent considérablement perturber les activités de reproduction en affectant la condition corporelle des adultes, l'abondance des ressources et la disponibilité en site de nidification (Mayfield, 1978; Evans and Pienkowski, 1984; Gratto-Trevor, 1991; Martin and Wiebe, 2004; Melfo et al., 2007b; Reneerkens et al., 2016; Schmidt et al., 2019).

L'incubation, qui commence tôt en saison (i.e., avant la disparition totale du manteau neigeux), est un comportement coûteux (Williams, 1996; Tinbergen and Williams, 2002) exprimé par les adultes pour maintenir la température des œufs dans un intervalle compatible avec le développement embryonnaire (Webb, 1987; Deeming, 2002b). Pour garantir leur succès reproducteur, les adultes doivent alors tamponner les variations de leur environnement en compensant les pertes de chaleur. Cependant, si une incubation continue serait optimale pour le développement embryonnaire dans ces conditions (Olson et al., 2006), les bécasseaux ne constituent pas de réserves de graisse suffisantes pour pouvoir en soutenir les coûts (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005). Ils passent donc une fraction variable de chaque journée hors du nid, pour se nourrir (Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012a; Bulla et al., 2014). De plus, les bécasseaux consomment des arthropodes terrestres dont la disponibilité dépend aussi des conditions environnementales (Hodkinson et al., 1996; Høye and Forchhammer, 2008b; Reneerkens et al., 2011; Bolduc et al., 2013; Kwon et al., 2019; Saalfeld et al., 2019). Ainsi, lorsque les conditions se dégradent, la demande énergétique des adultes augmente (Piersma and Morrison, 1994; coûts de maintenance + coûts de l'incubation ; Wiersma and Piersma, 1994; Tinbergen and Williams, 2002) et l'efficacité de la recherche de nourriture diminue puisque les ressources sont moins abondantes et/ou moins actives.

Les deux stratégies d'incubation précédemment décrites impliquent alors une gestion très différente du compromis entre se nourrir et incuber (Tulp and Schekkerman, 2006). Dans le cas où deux adultes se relaient au nid, l'un peut se nourrir pendant que l'autre incube et l'incubation peut être quasi continue (Norton, 1972; Bulla et al., 2014). En revanche, lorsqu'un unique adulte est en charge de l'incubation, ce dernier laisse les œufs se refroidir pendant qu'il se nourrit et doit le réchauffer à son retour (Walsberg and King, 1978; Vleck, 1981;



Biebach, 1986; Hainsworth et al., 1998; Conway and Martin, 2000a). La stratégie uniparentale étant beaucoup plus contraignante pour les adultes, ces derniers devraient montrer une réponse plus marquée aux variations des conditions abiotiques, par rapport aux bécasseaux biparentaux (Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011). Les conséquences des variations des conditions abiotiques sur le succès reproducteur dépendent donc de la stratégie.

Dans ce chapitre, j'ai réalisé un travail qui permet une immixtion dans la gestion du compromis entre incubation et se nourrir chez les bécasseaux, dans un environnement variable. Ce travail contribue ainsi aux avancées théoriques en renseignant sur les pressions qui pèsent sur les adultes selon leur stratégie, utile pour la compréhension de l'évolution des stratégies de soins parentaux chez les limicoles arctiques. Mais ces analyses corrélationnelles quantitatives offrent également une base pour paramétrer d'éventuels modèles de comportement ou encore pour formuler des prédictions quant aux effets du changement climatique sur le comportement d'incubation des limicoles arctiques, garant de leur succès reproducteur.

Ne possédant pas de données de température pour tous les sites d'études, j'ai détourné la méthode de suivi du comportement d'incubation des limicoles (reposant sur la mesure et l'enregistrement de la température dans le nid), en mesurant la température au sol dans le micro-habitat précis de nidification de l'espèce d'intérêt, une fois les nids vides (prédatés ou éclos). Cette approche originale permet d'avoir une température proche de ce qu'expérimentent les oiseaux et leurs œufs sur un pas de temps très fin (Steiger et al., 2013), en comparaison des études qui utilisent généralement des températures mesurées à plus d'un mètre du sol (e.g. Tulp and Schekkerman, 2006), ou des températures simulées à partir de données provenant de stations météorologiques éloignées du site d'étude.

De plus, relevée au sol, cette température est également plus représentative des conditions auxquels sont soumis les arthropodes terrestres mais elle ne peut être utilisée comme seul indicateur de la disponibilité en ressource. En effet, nous savons que la physiologie, la structure, le stade de développement et la composition de la végétation (incluant les lichens) affectent également la communauté d'arthropodes et notamment leur biomasse (Sweet et al., 2015), un paramètre important pour les limicoles. Ainsi, d'une température égale sur deux sites différents, ou sur un même site à deux périodes différentes, nous ne pouvons pas inférer une égalité de la disponibilité en ressource pour les limicoles. Pour prendre en compte cette



variabilité inter-sites et interannuelle sur chaque site, j'ai utilisé un indice, souvent employé comme proxy de la productivité primaire et corrélé à l'abondance d'arthropodes dans l'Arctique (Sweet et al., 2015): le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index). Cet indice a déjà été utilisé pour certaines études comme un moyen d'estimer l'abondance de ressource pour les limicoles arctiques (e.g. van Gils et al., 2016).

J'ai donc cherché à étudier les relations entre le comportement d'incubation journalier de chacune des neuf espèces de bécasseaux suivies (voir l'introduction générale pour la description des espèces) et la température moyenne journalière relevée dans des nids de conspécifiques (voir **Annexe 1** pour le supplément de matériels et méthodes). J'ai ensuite comparé ces relations entre stratégies, mais également entre espèces au sein de chaque stratégie. De même, j'ai souhaité étudier les relations entre la productivité primaire et le comportement d'incubation des bécasseaux avant d'examiner l'effet de la productivité primaire sur la relation comportement-température. Pour aller plus loin dans notre compréhension de la gestion des soins parentaux chez les bécasseaux, j'ai enfin étudié les effets latents des conditions de la journée précédente sur la relation température-comportement d'une journée donnée (e.g. Cartar and Montgomerie, 1987). Un effet latent pourra alors être interprété comme le « remboursement » d'un déficit énergétique contracté pendant la journée précédente, soit parce que les ressources étaient très rares, soit parce que l'adulte a momentanément accru son effort parental pour éviter d'exposer ses œufs à des conditions délétères. Ces effets latents renseignent sur la gestion des réserves de l'adulte pendant l'incubation, dans un environnement variable.

Deux types de réponse sont attendus de la part des adultes face à une dégradation de la météo : (1) une augmentation de l'effort parental lorsque les conditions sont délétères pour les œufs, ou (2) une diminution de cet effort lorsque la contrainte énergétique est trop forte pour les adultes, qui doivent alors se nourrir (avec une disponibilité d'arthropodes réduite) pour garantir leur survie et la continuité des soins. La première a été rapportée et étudiée chez les passereaux (White and Kinney, 1974; Haftorn, 1988; Conway and Martin, 2000a). La seconde semble davantage correspondre à ce que certaines études rapportent chez les limicoles à stratégie d'incubation uniparentale (Norton, 1972; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Tulp and Schekkerman, 2006; mais voir ; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012a).



**BOX.1 : Les arthropodes terrestres dans l'Arctique.**

Généralement centrées sur la communauté de vertébrés, la structure, la dynamique et l'importance de la communauté d'arthropodes terrestres dans ce réseau d'interactions ont souvent occupé une place mineure dans les descriptions des écosystèmes arctiques (Summerhayes and Elton, 1923; Krebs et al., 2003; Legagneux et al., 2012). Pourtant, les études qui s'y sont intéressées ont révélé une grande diversité d'espèces assurant des fonctions aussi essentielles que la décomposition, indispensable aux flux de matières dans cet environnement peu productif, ou encore la pollinisation (Hodkinson and Coulson, 2004; Høye and Sikes, 2013; Wirta et al., 2015; Hansen et al., 2016; Barrio et al., 2017). Ces petits ectothermes sédentaires montrent de multiples adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales qui leur permettent de vivre sous ces latitudes et qui déterminent leur cycle de vie. Ainsi, ils passent l'hiver sous des formes de résistance (œufs, larves, pupes) et ne sont actifs que pendant la saison estivale, lorsque les conditions permettent la croissance et la reproduction des adultes (Danks, 1999, 2004).

Quelles que soient les méthodes de piégeage utilisées (adaptées à la physiologie de la végétation) et les sites étudiés, la composition globale de la communauté des arthropodes de l'Arctique est similaire. L'ordre des diptères est souvent le plus abondant, représentant parfois plus de la moitié de la biomasse capturée (MacLean and Pitelka, 1971; Schekkerman et al., 2003, 2004; Høye and Forchhammer, 2008b; McKinnon et al., 2012; Bolduc et al., 2013; Wirta et al., 2016; Corkery et al., 2019; Saalfeld et al., 2019) avec des familles très représentées comme les *Tipulidae* et les *Chironomidae* dont la présence est essentielle pour les limicoles (Holmes and Pitelka, 1968). Les acariens et les collemboles sont deux groupes également très représentés dans la toundra (Høye and Forchhammer, 2008b; Corkery et al., 2019). D'autres ordres sont également présents comme les *Araneae*, *Hymenoptera*, *Hemiptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera*.

Si la composition de la communauté d'arthropodes est relativement uniforme dans l'Arctique (localement variable selon la végétation, Schekkerman et al., 2004), l'abondance des arthropodes varie selon les habitats (plus abondants dans les zones humides, Tulp and



Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013) et les sites (selon la productivité primaire, Sweet et al., 2015). Mais l'abondance et la composition de la communauté d'arthropodes varient surtout au cours du temps, à de multiples échelles.

Le cycle de vie de ces petits ectothermes est contraint par les conditions et la saisonnalité qui caractérisent les habitats arctiques. Les arthropodes passent alors l'hiver sous des formes de résistance qui leur permettent de soutenir des conditions rudes grâce à des mécanismes physiques et physiologiques (Danks, 2004). La courte période de reproduction dans l'Arctique favorise ensuite des émergences synchronisées chez plusieurs ordres, créant des pics d'abondance de nourriture pour les insectivores (MacLean and Pitelka, 1971). La chronologie des émergences dépend alors de la température cumulée au cours de la saison (Danks, 1999; Schekkerman et al., 2004; Bolduc et al., 2013; Saalfeld et al., 2019), de la date (Tulp and Schekkerman, 2008; Saalfeld et al., 2019) ou encore de l'état du couvert nival (Høye and Forchhammer, 2008b; Saalfeld et al., 2019). Enfin, la disponibilité en arthropodes à un instant donné est déterminée par les conditions météorologiques conditionnant leur abondance et leur niveau d'activité (e.g. température, vitesse du vent, précipitations, Tulp and Schekkerman, 2008; Saalfeld et al., 2019) et varie donc sur des pas de temps plus courts.

De même, la composition de la communauté d'arthropodes varie au cours de la saison (McKinnon et al., 2012; Wirta et al., 2016). En effet, les *Tipulidae* et les *Chironomidae* montrent un ou des pics d'émergences très synchronisées (voir aussi, MacLean and Pitelka, 1971; Tulp and Schekkerman, 2008) alors que les *Araneae* sont disponibles en faible quantité toute la saison de reproduction et dès la fonte de la neige (Saalfeld et al., 2019). Les diptères qui émergent relativement tardivement, semblent plus importants pour la croissance des jeunes (Pearce-Higgins and Yalden, 2004; McKinnon et al., 2012; Bolduc et al., 2013) que les *Araneae* et les larves, plus importantes pour les adultes. La taille des insectes augmente aussi cours de la saison, résultat de différences physiologiques et phénologiques propres à chaque groupe (Tulp and Schekkerman, 2008).



**BOX.2 : Les modèles utilisés dans cet article**

**Paramètres récurrents :** Température moyenne journalière au sol :  $T$

TDR, NR ou MDR journalier (variables comportementales) :  $VC$ .

*Tous les modèles utilisés ici sont construits de manière à prendre en compte l'autocorrélation entre la valeur des variables de comportement mesurées avec un lag de 1. Les variables comportementales sont toujours utilisées dans des modèles séparés puisqu'elles sont corrélées entre-elles.*

**Choix de la forme fonctionnelle la plus adaptée pour modéliser les relations :**

- Modèle 1 :  $VC \sim w * T / (D + T) + (1 | \text{nid})$
- Modèle 2 inspiré de White et Kinney (1974):  $VC \sim A + [B / (T - C)] + (1 | \text{nid})$
- Modèle 3 :  $VC \sim \text{stratégie} + T + (T)^2 + (1 | \text{nid})$

*Avec  $w$  et  $D$  les constantes utilisées dans les modèles type Michaelis-Menten et  $A$ ,  $B$  et  $C$  des constantes utilisées dans le modèles de White et Kinney (1974). Les modèles 1 et 2 sont des modèles non linéaires à effets mixtes alors que le modèle 3 est un modèle polynomial à effets mixtes.*

**Effet de la stratégie sur le comportement d'incubation – comparaison des modèles 1 et 2**

- Modèle 4 :  $VC \sim \text{stratégie} + T + (1 | \text{nid})$
- Modèle 5 :  $VC \sim \text{stratégie} * T + (1 | \text{nid})$

**Figure 1\* – courbes des espèces uniparentales et estimations des vertex (Figure 2\*)**

$VC \sim \text{espèces} + T + (T)^2 + \text{espèces} : T + \text{espèces} : (T)^2 + (1 | \text{nid})$

**Figure 1\* – courbes des espèces biparentales**

$VC \sim \text{espèces} + T + \text{espèces} : T + (1 | \text{nid})$

**Effet d'interaction température et NDVI, pour les espèces uniparentales :**

$VC \sim T + (T)^2 + \text{NDVI} + T : \text{NDVI} + (T)^2 : \text{NDVI} + (1 | \text{nid})$

*Le terme quadratique pour la température moyenne journalière au sol ainsi que le terme d'interaction entre température et NDVI, sont retirés lorsqu'ils n'améliorent pas significativement le modèle (e.g. pour les espèces biparentales ou pour les bécasseaux sanderling uniparentaux).*

**Effet latent de la température, pour les espèces uniparentales :**

$VC \sim T + (T)^2 + T_{\text{jour}-1} + T : T_{\text{jour}-1} + (T)^2 : T_{\text{jour}-1} + (1 | \text{nid})$

*Le terme quadratique pour la température moyenne journalière au sol ainsi que le terme d'interaction entre température et température moyenne journalière au sol jour -1, sont retirés lorsqu'ils n'améliorent pas significativement le modèle (e.g. pour les espèces biparentales ou pour les sanderlings uniparentaux).*

*\*Les figures se rapportent aux figures de l'article*





Contents lists available at ScienceDirect

## Science of the Total Environment

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/scitotenv](http://www.elsevier.com/locate/scitotenv)

## Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary productivity



Nicolas Meyer <sup>a,b,\*</sup>, Loïc Bollache <sup>a,b</sup>, Matthias Galipaud <sup>c</sup>, Jérôme Moreau <sup>b,d</sup>, François-Xavier Dechaume-Moncharmont <sup>e</sup>, Eve Afonso <sup>a</sup>, Anders Angerbjörn <sup>f</sup>, Joël Bêty <sup>g</sup>, Glen Brown <sup>v</sup>, Dorothee Ehrich <sup>h</sup>, Vladimir Gilg <sup>b</sup>, Marie-Andrée Giroux <sup>i</sup>, Jannik Hansen <sup>j</sup>, Richard Lanctot <sup>k</sup>, Johannes Lang <sup>b,l</sup>, Christopher Latty <sup>w</sup>, Nicolas Lecomte <sup>m</sup>, Laura McKinnon <sup>n</sup>, Lisa Kennedy <sup>x</sup>, Jeroen Reneerkens <sup>o,p</sup>, Sarah Saalfeld <sup>k</sup>, Brigitte Sabard <sup>b</sup>, Niels M. Schmidt <sup>j</sup>, Benoît Sittler <sup>b,q</sup>, Paul Smith <sup>r</sup>, Aleksander Sokolov <sup>s</sup>, Vasily Sokolov <sup>t</sup>, Natalia Sokolova <sup>s</sup>, Rob van Bemmelen <sup>u</sup>, Øystein Varpe <sup>y,z,aa</sup>, Olivier Gilg <sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> UMR 6249 Chrono-environnement, Université de Bourgogne Franche-Comté, 16 route de Gray, 25000 Besançon, France

<sup>b</sup> Groupe de Recherche en Ecologie Arctique, 16 rue de Vernot, 21440 Francheville, France

<sup>c</sup> Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

<sup>d</sup> Université de Bourgogne Franche-Comté, Equipe Ecologie-Evolution, UMR 6282 Biogéosciences, 6 Bd Gabriel, 21000 Dijon, France

<sup>e</sup> Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, F-69622 Villeurbanne, France

<sup>f</sup> Department of Zoology, Stockholm University, 10691 Stockholm, Sweden

<sup>g</sup> Département de Biologie, Chimie et Géographie and Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada

<sup>h</sup> Department of Arctic and Marine Biology, UiT – The Arctic University of Norway, 9037 Tromsø, Norway

<sup>i</sup> K.-C.-Irving Research Chair in Environmental Sciences and Sustainable Development, Département de Chimie et de Biochimie, Université de Moncton, Moncton, NB, Canada

<sup>j</sup> Arctic Research Centre and Department of Bioscience, Aarhus University, 4000 Roskilde, Denmark

<sup>k</sup> Division of Migratory Bird Management, U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, AK, USA

<sup>l</sup> Working Group for Wildlife Research at the Clinic for Birds, Reptiles, Amphibians and Fish, Justus Liebig University Giessen, D-35392 Giessen, Germany

<sup>m</sup> Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology and Centre d'Études Nordiques, Université de Moncton, Moncton, NB, Canada

<sup>n</sup> Department of Multidisciplinary Studies, York University Glendon Campus, Toronto, ON, Canada

<sup>o</sup> Rudi Drent Chair in Global Flyway Ecology, Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), University of Groningen, Groningen, the Netherlands

<sup>p</sup> Department of Coastal Systems, NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Utrecht University, Texel, the Netherlands

<sup>q</sup> Chair for Nature Conservation and Landscape Ecology, University of Freiburg, Freiburg, Germany

<sup>r</sup> Environment and Climate Change Canada, Ottawa, ON, Canada

<sup>s</sup> Arctic Research Station of Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 629400, Zelenaya Gorka Str., 21 Labytnangi, Russia

<sup>t</sup> Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

<sup>u</sup> Bureau Waardenburg, Culemborg, the Netherlands

<sup>v</sup> Wildlife Research & Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources & Forestry, Peterborough, Ontario, Canada

<sup>w</sup> Arctic National Wildlife Refuge, U.S. Fish and Wildlife Service, Fairbanks, AK, USA

<sup>x</sup> Trent University, 1600 West Bank Dr., Peterborough, ON, Canada

<sup>y</sup> The University Centre in Svalbard, 9171 Longyearbyen, Norway

<sup>z</sup> Norwegian Institute for Nature Research, 5006 Bergen, Norway

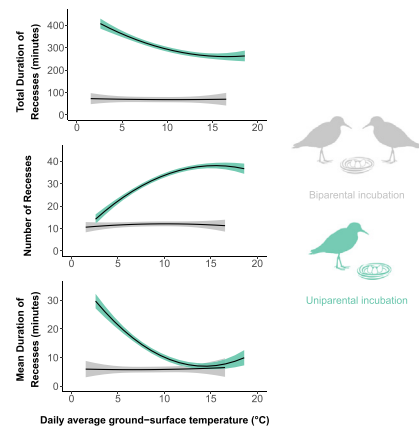
<sup>aa</sup> Department of Biological Sciences, University of Bergen, 5020 Bergen, Norway

\* Corresponding author at: UMR 6249 Chrono-environnement, Université de Bourgogne Franche-Comté, 16 route de Gray, 25000 Besançon, France.  
E-mail address: [nicolas.meyer@univ-fcomte.fr](mailto:nicolas.meyer@univ-fcomte.fr) (N. Meyer).

## HIGHLIGHTS

- We used ground-surface temperature and a primary productivity index to describe environmental conditions.
- Most biparental species showed no relationship between incubation behaviour and environmental conditions.
- Uniparental species showed a higher attentiveness, shorter and more frequent recesses in warm than in cold conditions.
- Relationships found between uniparental species' incubation behaviour and temperature vary with primary productivity.
- We found lag effects of past temperature, supporting the hypothesis that some species use their reserves during cold days.

## GRAPHICAL ABSTRACT



## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 23 June 2020

Received in revised form 5 September 2020

Accepted 16 September 2020

Available online 24 September 2020

Editor: Daniel Wunderlin

## Keywords:

Incubation strategy

Incubation recesses

Lag effects

NDVI

Incubation behaviour

Environmental conditions

Shorebird

## ABSTRACT

Most birds incubate their eggs, which requires time and energy at the expense of other activities. Birds generally have two incubation strategies: biparental where both mates cooperate in incubating eggs, and uniparental where a single parent incubates. In harsh and unpredictable environments, incubation is challenging due to high energetic demands and variable resource availability.

We studied the relationships between the incubation behaviour of sandpipers (genus *Calidris*) and two environmental variables: temperature and a proxy of primary productivity (i.e. NDVI). We investigated how these relationships vary between incubation strategies and across species among strategies. We also studied how the relationship between current temperature and incubation behaviour varies with previous day's temperature.

We monitored the incubation behaviour of nine sandpiper species using thermologgers at 15 arctic sites between 2016 and 2019. We also used thermologgers to record the ground surface temperature at conspecific nest sites and extracted NDVI values from a remote sensing product.

We found no relationship between either environmental variables and biparental incubation behaviour. Conversely, as ground-surface temperature increased, uniparental species decreased total duration of recesses (TDR) and mean duration of recesses (MDR), but increased number of recesses (NR). Moreover, small species showed stronger relationships with ground-surface temperature than large species. When all uniparental species were combined, an increase in NDVI was correlated with higher mean duration, total duration and number of recesses, but relationships varied widely across species. Finally, some uniparental species showed a lag effect with a higher nest attentiveness after a warm day while more recesses occurred after a cold day than was predicted based on current temperatures.

We demonstrate the complex interplay between shorebird incubation strategies, incubation behaviour, and environmental conditions. Understanding how species respond to changes in their environment during incubation helps predict their future reproductive success.

© 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Most bird species maintain egg temperature through contact incubation to ensure embryo development (Deeming, 2002). Moreover, incubation also protects the eggs against environmental hazards (e.g. overheating or solar radiation; Brown and Downs, 2003) and predators (Weidinger, 2002). However, incubation is an energetically costly behaviour preventing adults from performing other activities, such as foraging (Yom-Tov and Hilborn, 1981). Because a parent's body condition can in turn influence both its ability to care (McNamara and Houston, 1996) and its probability of surviving until the next breeding event (Williams, 1966), the time devoted to incubation may have negative consequences for its fitness. To solve this trade-off, birds evolved a diversity of incubation strategies from biparental incubation where both mates cooperate to uniparental incubation, where only one adult incubates. Hence, the extent to which eggs are incubated depends on the incubation strategy but is also flexible and may vary with predation risk (Conway and Martin, 2000a; Fontaine and Martin, 2006; Ghalambor and Martin, 2002) and other environmental factors. Two main

environmental factors known to partly explain the variability in incubation behaviour are temperature and food availability (Chalfoun and Martin, 2007; Conway and Martin, 2000b; Londono et al., 2008; Weathers and Sullivan, 1989). Sharing incubation duties may buffer the effect of such environmental factors on the pair's incubation behaviour but comes with coordination challenges (Bulla et al., 2016). By contrast, incubation behaviour of uniparental species may vary importantly with environmental conditions (e.g. Reneerkens et al., 2011; Tulp and Schekkerman, 2006).

In birds, the genus *Calidris* (Charadriiform, Scolopacids; henceforth referred to as "*Calidris* species") has been studied intensively as they show a diversity of breeding strategies (Pitelka et al., 1974; Reynolds and Székely, 1997; Székely and Reynolds, 1995). Male and female adults within pairs of *Calidris* species can either incubate nests cooperatively (henceforth referred to as "biparental species") or alone (henceforth referred to as "uniparental species"), and in a few species a mix of both strategies can be found within populations (see e.g. Bulla et al., 2017; Moreau et al., 2018; Reneerkens et al., 2011). Biparental incubation allows a quasi-continuous heat input into the eggs and gives both mates



substantial time to forage (Bulla et al., 2014; Norton, 1972). Conversely, uniparental species have a constrained schedule as they must leave the nest unattended during foraging bouts (Tulp and Schekkerman, 2006). Moreover, uniparental species may incur higher incubation costs as some have been shown to maintain a higher incubation temperature, presumably to compensate for their decreased overall attentiveness (Reneerkens et al., 2011). However, nests of biparental species are also left unattended for short periods several times a day (e.g. during parental exchanges or when the attending adult is flushed from its nest). Such periods during which nests are left unattended are called incubation recesses (hereafter referred as “recesses”). Hence, both strategies may result in intermittent incubation with detectable recesses, but incubation patterns (e.g. number and duration of recesses) greatly vary between strategies (Meyer et al., 2020; Norton, 1972; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012b).

Many hypotheses have been formulated to describe the possible advantages that breeding in the Arctic might offer to birds (e.g., reduced parasite loads: Alerstam et al., 2003; Piersma, 1997; increased food availability during continuous daylight: Schekkerman et al., 2003; lower predation risk: Gilg and Yoccoz, 2010; McKinnon et al., 2010; but see Bulla et al., 2019). Yet, the harsh arctic weather can also negatively impact breeding activities (Martin and Wiebe, 2004; Mayfield, 1978; McKinnon et al., 2013; Melfoite et al., 2007; Reneerkens et al., 2016; Schmidt et al., 2019). For example, local conditions may have multiple and interacting negative effects on the adult and its clutch. In harsh conditions, breeding adults experience additional energetic costs to sustain their increasing metabolic rate (Piersma and Morrison, 1994; Tinbergen and Williams, 2002; Wiersma and Piersma, 1994), to keep their eggs warm during incubation bouts or to rewarm them after recesses (i.e. increased egg-cooling rate; Biebach, 1986; Conway and Martin, 2000b). Moreover, *Calidris* species cannot draw on substantial reserves, but instead rely on local resources, forcing them to feed regularly to sustain incubation and body maintenance (Drent and Daan, 1980; Klaassen, 2003; Klaassen et al., 2001; but see Morrison and Hobson, 2004). In addition, *Calidris* species feed on arthropods, the availability (i.e. abundance and activity) of which varies from day to day with local temperatures but also throughout the season and across years and sites according to e.g. the local climate, plant phenology or the timing of snowmelt (Bolduc et al., 2013; Hodkinson et al., 1996; Høye and Forchhammer, 2008; Kwon et al., 2019; Saalfeld et al., 2019).

To investigate the effect of local conditions on bird incubation behaviour, we needed proxies for thermal conditions as well as food availability. We used the temperature near the ground-surface as a proxy for the temperature experienced by incubating birds and their unattended eggs. We also used the ground-surface temperature to account for the day to day variability in arthropod availability. At a broader scale, arthropod's biomass and tundra vegetation are driven by the same environmental factors such as the local climate or the timing of snowmelt (Sweet et al., 2015). The NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) is a widely used proxy for primary productivity and varies with such environmental variables (Jia et al., 2003; Reynolds et al., 2006; Reed et al., 1994). Hence, we used the NDVI as a proxy of secondary production (i.e. arthropods biomass) to account for the variability in arthropod availability throughout season and across years and sites (Sweet et al., 2015). We predicted that uniparental species would show stronger relationships between incubation behaviour and both environmental variables as compared to biparental species that experience lower individual energetic constraints (Bulla et al., 2015). We also predicted that, when foraging efficiency is reduced (low prey availability under low NDVI and/or low temperature) and/or the adult's energetic needs increase (low temperature), uniparental species would increase the time spent off the nest. This behaviour would likely enhance their own survival at the expense of their embryos. Finally, we predicted that uniparental species could use their modest body reserves during harsh weather episodes to sustain a higher attentiveness than expected

under the current conditions. This increased parental effort (i.e. the relative amount of time and energy allocated to parental care) would partially buffer deleterious effects on the developing embryos but adults may experience an energetic deficit. Consequently, a lag effect may emerge since the energetic deficit of a harsher day (“historical factor” sensus Cartar and Montgomerie, 1987) must be “paid back” in the near future to avoid impairing the adult's survival or its ability to attend its nest (McNamara et al., 1994). Conversely, we predicted that biparental species would not show such a lag effect as they cooperate to cope with bad conditions and would always have enough time to forage during off-bouts. Studying such lag effects offers an interesting insight into adult management of energy constraints during incubation. Although we could have expected the incubation behaviour to be driven only by adult's needs for survival (e.g. decreased attentiveness when cold) or only by the needs of embryos (strong lag effect), we assumed that incubation behaviour varies in a complex way due to the trade-off between current and future reproduction that intensifies in poor conditions.

In this study, we monitored the incubation behaviour of nine *Calidris* species, with different incubation strategies, during four consecutive summer seasons at a circumpolar arctic scale (15 sites). First, we describe the variability in the relationship between ground-surface temperature and incubation behaviour across strategies and species. Second, we assess how incubation behaviour varies with NDVI. Third, we investigate the joint effects of NDVI and ground-surface temperature on species-specific incubation behaviour. Finally, we examine the lag effects of past temperatures (i.e. during previous 24 h) on the behavioural responses of *Calidris* species to current ground-surface temperatures.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study sites

The study was conducted at 15 study sites across the Arctic during four consecutive summer seasons (2016–2019): Belyi Island (BELY; 73.32°N, 70.09°E), Sabetta (SABE; 71.24°N 71.80°E), Erkuuta (ERKU; 68.22°N 69.15°E), Hochstetter Forland (HOCH; 75.15°N 19.70°W), Zackenberg (ZACK; 74.28°N 20.34°W), Karupelv (KVPE; 72.50°N 24.00°W), Bylot (BYLO; 73.15°N 80.00°W), Igloolik (IGLO; 69.40°N 81.60°W), East Bay (EABA; 63.98°N 81.67°W), Churchill (CHUR; 58.70°N 94.08°W), Utqiagvik (formerly Barrow; UTQI; 71.23°N 156.75°W), Ammarnäs (AMMA; 65.96°N 16.29°E), Burntpoint Creek (BURN; 55.14°N 84.20°W), Canning River (CARI; 70.12°N 145.82°W) and Longyearbyen (LONG; 78.19°N 15.83°E). This circumpolar network of study sites (the “Interactions Working Group”) offers a large diversity of productivity and temperature conditions within the Arctic biome (Fig. S1; Meyer et al., 2020).

### 2.2. Study animals and nest detection

We monitored the incubation behaviour of nine *Calidris* species (among the 18 known species in this genera; Del Hoyo et al., 1996) on 1090 nests distributed across the 15 study sites listed above (see Table S1). Four species showed a uniparental incubation strategy, including the little stint (*Calidris minuta*) and the Temminck's stint (*Calidris temminckii*) where either sex may incubate, as well as the pectoral sandpiper (*Calidris melanotos*) and the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*) where only females incubate (Cramp and Simmons, 1983; Hildén, 1975; Parmelee et al., 1968; Pitelka et al., 1974). We also monitored four species with a biparental incubation strategy, including dunlin (*Calidris alpina*), Baird's sandpiper (*Calidris bairdii*), purple sandpiper (*Calidris maritima*) and semipalmated sandpiper (*Calidris pusilla*) (Ashkenazie and Safriel, 1979; Gill and Tomkovich, 2004; Holmes, 1966; Pierce, 1997). Finally, we monitored one species with a mixed strategy, the sanderling (*Calidris alba*), where some nests are incubated by one parent (male or female) and others are incubated by both (Moreau et al., 2018; Reneerkens et al.,

2014). Nests were found systematically by rope-dragging or opportunistically by walking through suitable breeding habitat, flushing incubating birds and/or following them visually as they walk back to their nest. Between one and three *Calidris* species were monitored at each site (Table S1; see distribution of species and location of study sites on figure 1 in Meyer et al., 2020).

### 2.3. Incubation behaviour

If nests were found during laying, we assumed that one egg was laid per day to infer the date of clutch initiation. For nests found during incubation, we floated at least two eggs per clutch to determine incubation stage (Hansen et al., 2011; Liebezeit et al., 2007; Mabee et al., 2006). A temperature probe (Flylead thermistor PB 5009 with 60 cm cable) coupled to a data logger (Tinytag Plus2 TGP-4020; Gemini Data Loggers Inc., West Sussex, U.K.) was placed in each nest. We attached probes to a vertical wooden or metal stick and placed the device at the centre of the clutch so that the surface of the probe was levelled with the top of the eggs. This ensures the probe made contact with the adult's brood patch during incubation. Flotation and device deployment took approximately 5 to 10 min and such automatized monitoring allowed us to limit nest visits and so disturbances (Hansen et al., 2011; Moreau et al., 2018). To reduce experimentally induced predation, all efforts were made to avoid leaving scent at the nest site (e.g. nothing laid on the ground except thermologgers) and data loggers and wires were buried or concealed using local vegetation and substrate. We used Tinytag Explorer 5.2 software (Gemini Data Loggers Inc., West Sussex, U.K.) to view and export tabular data.

Data loggers were capable of recording temperature information throughout the full incubation period, ca. three weeks in *Calidris* species (duration of storage capacity: 22.2 days; accuracy of measurement: 0.2 °C; temperature range: -40 to +125 °C). Data loggers continuously (every 1 min) recorded the temperature inside the nest cup, which allowed us to infer when adults were incubating the clutch (see figure 1 in Moreau et al., 2018). Incubation behaviour was documented from the time the temperature probe was installed to the end of incubation (i.e., abandonment, hatching or predation), except for in a few cases when dataloggers were retrieved at the end of the field season and the nest was still active. As ambient temperatures in the Arctic are almost always lower than the incubation temperature (ca. 41 °C), changes in the temperature measurements allowed us to distinguish recesses (i.e. periods when the nest was left unattended) from incubation bouts. Starting and ending times of recesses were documented using a previously used temperature threshold value (i.e. the median incubation temperature calculated over 24 h periods minus 3 °C; Bulla et al., 2014; Meyer et al., 2020; Moreau et al., 2018), with a recess beginning when the measured temperature dropped below the threshold temperature and ending when reaching it again (and figure 1 in Moreau et al., 2018; see also Tulp and Schekkerman, 2006).

This technique for measuring incubation behaviour requires at least 24 h of continuous monitoring. All shorter records were therefore removed from our analyses (166 nests; 15.2%). In some cases, temperature probes sank into the soft substrate or were moved by adults, impairing our ability to record suitable temperatures. Consequently, monitoring records with all daily median temperatures below 36 °C were also removed from analyses (97 nests; 8.9%) to prevent misinterpretations. This threshold value of 36 °C was chosen as it discriminates between good and bad records (Meyer et al., 2020). For the remaining 827 nests, we calculated three components of incubation behaviour for each day a nest was monitored: the total duration of recesses (TDR; directly related to attentiveness; Norton, 1972), the number of recesses (NR) and the mean duration of recesses (MDR; which is equal to TDR/NR). Note that these components describe the individual incubation behaviour of uniparental species only. For biparental species, they reflect the incubation behaviour of both parents during their respective incubation bouts, as we could not discern between adults.

Finally, as sanderling pairs may either display biparental or uniparental incubation behaviour, we split sanderling records into two subsets based on the measured total duration of recesses and number of recesses (after Moreau et al., 2018). When a lone parent incubates, the total duration of recesses and number of recesses are far higher than when both parents incubate and this allows us to discriminate between both strategies. Twenty nests (i.e., 17.4% of all sanderling nests) had days classified as biparental followed by days with uniparental incubation, probably due to the desertion of one adult. These nests were removed from the analyses (see Table S1 for more details on sample sizes).

### 2.4. Ground-surface temperature

In addition to monitoring nest temperature, one or several thermologgers were concomitantly recording the temperature in nearby conspecific nests that were no longer being incubated. These temperatures matched the thermal conditions within 2 cm from the surrounding ground-surface (henceforth-called "ground-surface temperature") at a nest location and during a given period (Fig. S2). As microclimates of nesting habitat differ across species (Fig. S3) but may be relatively consistent within species at each site, these records provide information about the specific microclimatic conditions prevailing in a given species' nesting habitat during a specified period of time. Such ground-surface temperatures may better reflect the thermal conditions birds must cope with during incubation, compared to traditional air temperature recordings measured at least one meter above the ground-surface (Steiger et al., 2013; Weathers and Sullivan, 1989).

To match temporally the incubation behaviour components (measured over 24-h periods in each nest) with ground-surface temperature measurements (recorded every minute in at least one empty conspecific nest), we first generated a mean ground-surface temperature per hour by averaging all measurements available for a given species in a given site. When no temperature data were available for a species in a site, this population was removed (e.g. the dunlin nest monitored at East Bay, see Table S1). We next calculated an overall mean temperature for each 24-h period by averaging hourly temperatures across all 24 h. When temperatures were not available for all 24 h of a corresponding period of incubation monitoring, we did not provide that period with a mean temperature. As the ground temperature follows a strong daily pattern (Fig. S2 and S3; Steiger et al., 2013), this method ensured that every hour would have the same weight in the calculation of daily means (see Fig. S3).

At a few occasions, during the warmest hour of the day, ground-surface temperature was close to the threshold temperature used to detect recesses. Therefore, we removed all 24-h periods when the ground-surface temperature exceeded 33 °C at least once (1.6% of all temperature recordings); this approach kept us from missing recesses due to such unusually high temperatures. Our final dataset contained 666 nests that had both behavioural and ground-surface temperature data.

### 2.5. Primary productivity

We used an indirect method to approximate the relative variation in resource availability to incubating adult shorebirds. Because arthropod abundance is driven by the same abiotic factors as primary productivity (e.g. local climate; Bolduc et al., 2013; Danks, 1999; Tulp and Schekkerman, 2008), we used the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), reflecting primary productivity, as a proxy to grasp the heterogeneity of resource abundance throughout the season and across years and sites.

The NDVI, the normalized difference between near infrared light and red light reflected from plants, has shown to be closely linked to primary productivity in the Arctic (Jia et al., 2003; Raynolds et al., 2006; Reed et al., 1994). This index varies from -1 to 1 (i.e., -1 for water, near 0 for bare ground and above 0 for vegetated areas; Neigh et al., 2008)

and the value becomes more positive with increasing primary productivity (Kerr and Ostrovsky, 2003; Reed et al., 1994). This index is widely used in ecology to study trophic interactions (Pettorelli et al., 2005 and references therein) and has been shown to be positively related to arthropod abundance and biomass in arctic (Sweet et al., 2015) and other ecosystems (Lassau and Hochuli, 2008).

Here, we used NDVI measurements from satellite optical remote sensing. For each study site, the NDVI was extracted from composite images of the MOD13Q1-VI product provided by the Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC) using the “extract area sample” tool from the AppEEARS application (<https://lpdaacsvc.cr.usgs.gov/appeears/>). This product offers one NDVI measurement every 16 days with a 250 m spatial resolution. Each pixel is sensed several times during each 16-day period and a set of algorithms then selects the best measurement per pixel based on some quality indices (e.g. smallest view angle) and the NDVI value (i.e. a high NDVI is more trustworthy than a lower value). Resulting composite images were downloaded to cover the entire summer (from early June to late August) each year (2016–2019) and for each study site (i.e., 420 raster images used in total).

We limited the pixels used in our study in several ways to prevent biased estimates of NDVI. We used the summary quality index (“Pixel Reliability Index”) and a detailed dataset (“VI Quality Assessment Science Data Sets”) that described each pixel and the conditions during the NDVI measurement (Didan et al., 2015). First, we only used pixels where the Pixel Reliability Index equalled to “0”, “1” or “2” (i.e. “good data”, “marginal data” and “snow/ice” respectively; Didan et al., 2015). Second, the “VI Quality Assessment Science Data Sets” was used to create a mask to isolate only useful pixels (e.g. qualified as “ocean coastlines and lake shorelines” and “Land [nothing else but land]”). Third, we set the NDVI values of pixels covered by snow to zero, as they influenced the calculation of the mean productivity at a site. Fourth, we controlled for the presence of shallow water caused by rapid snow melt to values of zero. The presence of shallow water and snow would result in artificially low negative NDVI scores and by changing their pixel values to zero we neutralized their effect on the NDVI score. Using this slightly modified NDVI database, we estimated the average NDVI over all filtered pixels at a given location for defined 16-day periods at each site (Fig. S1).

Since NDVI increases during the plant growing season and because algorithms select for the highest reliable NDVI measurement for every period, we assigned NDVI value to the last day of each 16-day period before estimating daily NDVI using linear interpolations. We used this index to characterize the overall productivity state of a study site (delimited in order to include all nests monitored in this study) at a given time, and not to characterize productivity at individual nest locations. This interpolated daily NDVI was significantly related to ground-surface temperature (Linear Model, linear coefficient =  $5.10^{-3}$ ,  $p$ -value  $< 10^{-9}$ ), but daily temperatures only explained 1.30% of the NDVI variability.

## 2.6. Data analysis

Using the 666 nests that had ground-surface temperature data available (see Table S1), we first investigated how relationships between each incubation behaviour component (i.e. TDR, NR and MDR) and environmental conditions (i.e. temperature and NDVI) varied across incubation strategies. Incubation behaviour components were always used as response variables in separate mixed effect models with incubation strategy, ground-surface temperature and NDVI as fixed effects. Nest identity was used as a random effect to account for repeated measurements. From previous studies, we predicted non-linear relationships between incubation behaviour components and ground-surface temperature, with decreasing slopes (in absolute value) at higher temperatures (Conway and Martin, 2000b; Morton and Pereyra, 1985; White and Kinney, 1974). We therefore built a set of three candidate

mixed effect models to account for such non-linear relationships: (1) a polynomial regression with a quadratic term for temperature, (2) a non-linear model based on the rectangular hyperbola equation provided by White and Kinney (1974) and (3) another non-linear model based on a Michaelis-Menten saturation equation (i.e., predator’s type II functional response). All models were built using the “nlme” package (Pinheiro et al., 2019) in the R software (version 3.6.2; R Core Team, 2019). We then retained the polynomial regression model for further analysis, as it fits the data the best based on its lower AIC value (Burnham and Anderson, 2004) for both the total duration of recesses and the number of recesses ( $\Delta AIC > 100$  between polynomial model and either Michaelis-Menten or White-Kinney model for both incubation behaviour components) and was only slightly worse than the Michaelis-Menten model for mean duration of recesses ( $\Delta AIC = -13.0$  between polynomial and Michaelis-Menten models and  $\Delta AIC > 100$  between polynomial and White-Kinney models). To examine how the relationships between each incubation behaviour component and environmental variables varied between strategies, we used Likelihood Ratio Tests to compare nested models with or without the interaction of interest. Moreover, we specified a first order autocorrelation structure using the *corAR1* argument (Pinheiro et al., 2019) and day as the time unit to account for a higher similarity between closer days.

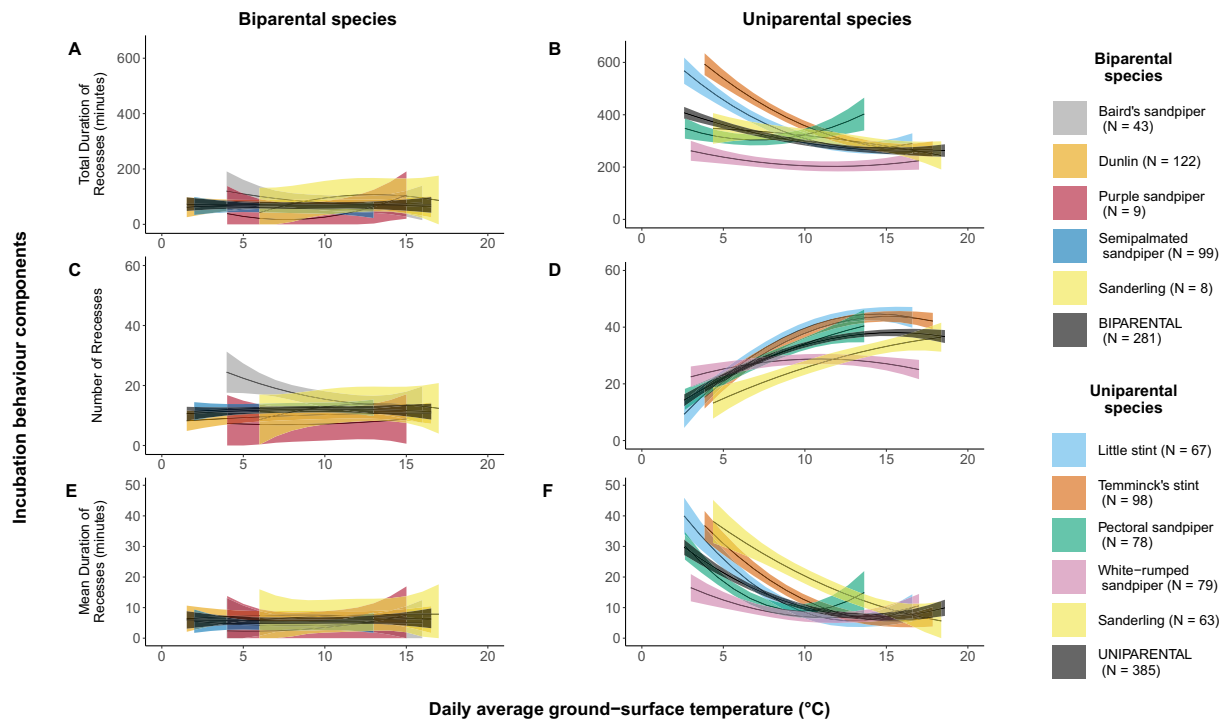
We then tested if the relationships between incubation behaviour components and environmental conditions varied across species that shared the same incubation strategy. Hence, for each strategy, we tested interaction effects between ground-surface temperature or NDVI and species on the response variables, using Likelihood Ratio Tests. We then built a new set of species-specific mixed effect models with incubation behaviour components as the response variable in separate models and both NDVI and ground-surface temperature as predictors to obtain comparable effect sizes for each species. We tested the significance of the quadratic term for temperature for each incubation component in each species, comparing models with Likelihood Ratio Tests. When the quadratic term for temperature significantly improved the model, we calculated the vertex corresponding to the abscissa of the local extrema of the equation provided by the model. In comparing vertex values across species, we were able to compare the temperature above which species no longer showed a relationship with the incubation behaviour. Using the same model structure as previously, we then tested the interaction effect of NDVI and ground-surface temperature for species that showed relationships between incubation behaviour and ground-surface temperature, comparing nested models with Likelihood Ratio Tests.

Finally, for each species where incubation behaviour significantly varied with ground-surface temperature, we ran another set of models to test the interaction effect between the current temperature and the temperature of the previous day on each incubation behaviour component. This allowed us to identify whether there were any lag effects from previous conditions and decisions on the relationship between current ground-surface temperature and each incubation behaviour component. The relationship between current temperature and incubation behaviour components was modelled with a second order polynomial when significant, and the interaction effect with past thermal condition was tested with Likelihood Ratio Tests.

## 3. Results

The relationships between incubation behaviour components and ground-surface temperature significantly differed between strategies, with only uniparental species responding to ground-surface temperature variations (Likelihood Ratio Tests, TDR:  $\chi^2_{df=2} = 83.3$ ,  $p < 0.001$ ; NR:  $\chi^2 = 208.0$ ,  $p < 0.001$ ; MDR:  $\chi^2 = 145.0$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 1A-F). Uniparental species made significantly fewer (i.e. lower NR), but longer recesses (i.e. higher MDR) during days with colder ground-surface temperatures, overall spending more time off the nest (i.e. higher TDR) during these days (Figs. 1B, D, F and 2A). Similarly, the





**Fig. 1.** Relationship between daily incubation behaviour components and ground-surface temperature for biparental (left panels) and uniparental (right panel) species. Curves were obtained from second-order polynomial models with an interaction effect between ground-surface temperature and species (coloured curves) or strategy (dark gray curves) and shaded areas represent the 95% confidence intervals around model predictions. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

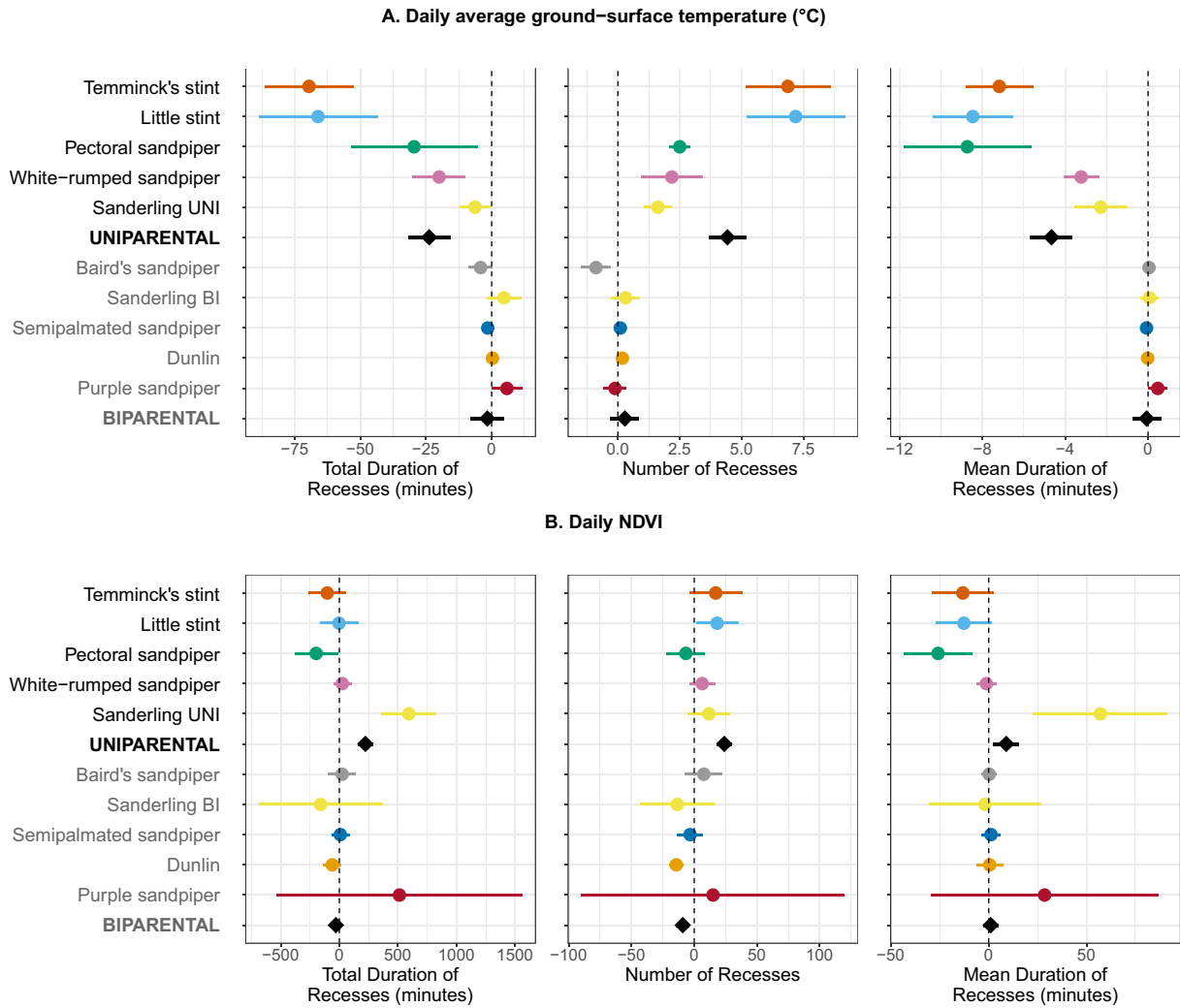
relationships between total duration of recesses and NDVI, and between number of recesses and NDVI, differed between strategies (Likelihood Ratio Tests, TDR:  $\chi^2_1 = 37.5, p < 0.001$ ; NR:  $\chi^2_1 = 60.2, p < 0.001$ ; Fig. 2B), whereas the relationship between mean duration of recesses and NDVI was not significant (Likelihood Ratio Test;  $\chi^2_1 = 3.12, p = 0.077$ ). Uniparental species made significantly fewer and shorter recesses under low NDVI conditions, spending less time off the nest than when environments were more productive (but see the variability across uniparental species; Fig. 2B). Biparental species, on the other hand, made slightly more recesses at low NDVI, but the mean duration of recesses and total time spent off the nest did not vary with NDVI (Fig. 2B).

All uniparental species showed significant relationships between their incubation behaviour and ground-surface temperature. However, we found a high interspecific variability, as indicated by the significant interaction effect of temperature and species on incubation behaviour components (Likelihood Ratio Test, TDR:  $\chi^2_8 = 137.9, p < 0.001$ ; NR:  $\chi^2_8 = 106.0, p < 0.001$ ; MDR:  $\chi^2_8 = 70.3, p < 0.001$ ). Little and Temminck's stints showed the strongest relationships, making about seven times more recesses, each 8 min shorter on average, for every one-degree temperature increase (Fig. 2A). In comparison, the relationships found for uniparental sanderlings and white-rumped sandpipers were markedly weaker with only two additional recesses, each approximately 3 min shorter, for every one-degree temperature increase (Fig. 2A). For the pectoral sandpiper, the relationship between the TDR and ground-surface temperature did not differ from most other uniparental species whereas they showed a similar effect size as little and Temminck's stints for the mean duration of recesses and as white-rumped sandpipers and uniparental sanderlings for the number of recesses (Fig. 2A). In contrast to uniparental species, biparental species showed a high interspecific consistency with mostly non-significant relationships between incubation behaviour components and ground-surface temperature (Fig. 1A, C, E, and Fig. 2A). Only Baird's sandpipers showed a significant negative relationship between the number of

recesses and ground-surface temperature with 1.04 fewer recesses for every one-degree temperature increase (Likelihood Ratio Test, TDR:  $\chi^2_1 = 13.6, p < 0.001$ ).

All incubation behaviour components of uniparental species, except for the number of recesses of pectoral sandpipers ( $\chi^2_1 = 2.4, p = 0.119$ ) and the incubation behaviour components of uniparental sanderlings (TDR:  $\chi^2_1 < 0.1, p = 0.820$ ; NR:  $\chi^2_1 = 0.2, p = 0.641$ ; and MDR:  $\chi^2_1 = 0.4, p = 0.545$ ), showed a significant quadratic relationship with ground-surface temperature (Fig. 3). Pectoral sandpipers also showed a significantly lower vertex for total and mean duration of recesses overall (6.8 °C;  $CI_{95\%} = [5.3 \text{ °C}; 8.2 \text{ °C}]$  and 9.9 °C;  $CI_{95\%} = [8.5 \text{ °C}; 11.2 \text{ °C}]$ , respectively; Fig. 3) relative to Temminck's (16.7 °C;  $CI_{95\%} = [14.9 \text{ °C}, 18.5 \text{ °C}]$  and 15.4;  $CI_{95\%} = [14.2; 16.6]$ ; Fig. 3) and little stints (14.3 °C;  $CI_{95\%} = [12.1 \text{ °C}, 16.5 \text{ °C}]$  and 13.0 °C;  $CI_{95\%} = [12.0 \text{ °C}; 14.0 \text{ °C}]$ ; Fig. 3). In addition, we found that white-rumped sandpipers had a lower vertex than Temminck's and little stints for number of recesses and mean duration of recesses (respectively 10.6 °C;  $CI_{95\%} = [9.3 \text{ °C}, 12.0 \text{ °C}]$  and 11.7 °C;  $CI_{95\%} = [11.0 \text{ °C}; 12.3 \text{ °C}]$ ; Fig. 3). Using these species-specific vertices, we could delineate a temperature that separated a cold day (a slight change below this value was related to incubation behaviour variations) and a warm day (a slight change above this value was not related to incubation behaviour variations). When no vertex could be calculated (i.e. sanderlings), we consider a cold day to be under 12 °C (i.e., approximately the median vertex value) and a warm day to be above.

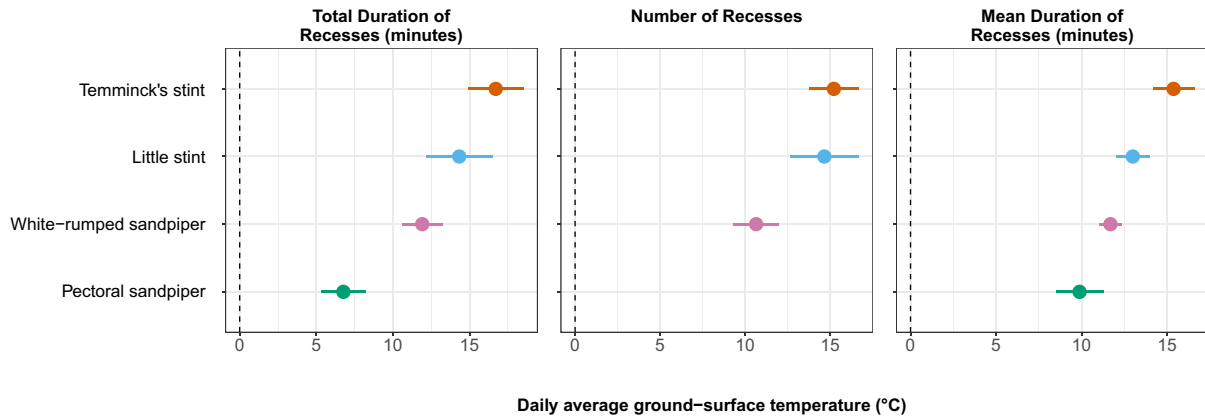
Relationships found between incubation behaviour components and NDVI differed between strategies. However, these relationships also varied markedly across species that shared the same strategy, in such a way that it prevented us from identifying strategy-specific patterns (Fig. 2B). Moreover, we found significant interaction effects between NDVI and ground-surface temperature as they relate to incubation behavioural components for some species (Fig. 4). Temminck's and little stints showed similar trends with stronger relationships between incubation behaviour and ground-surface temperature under productive



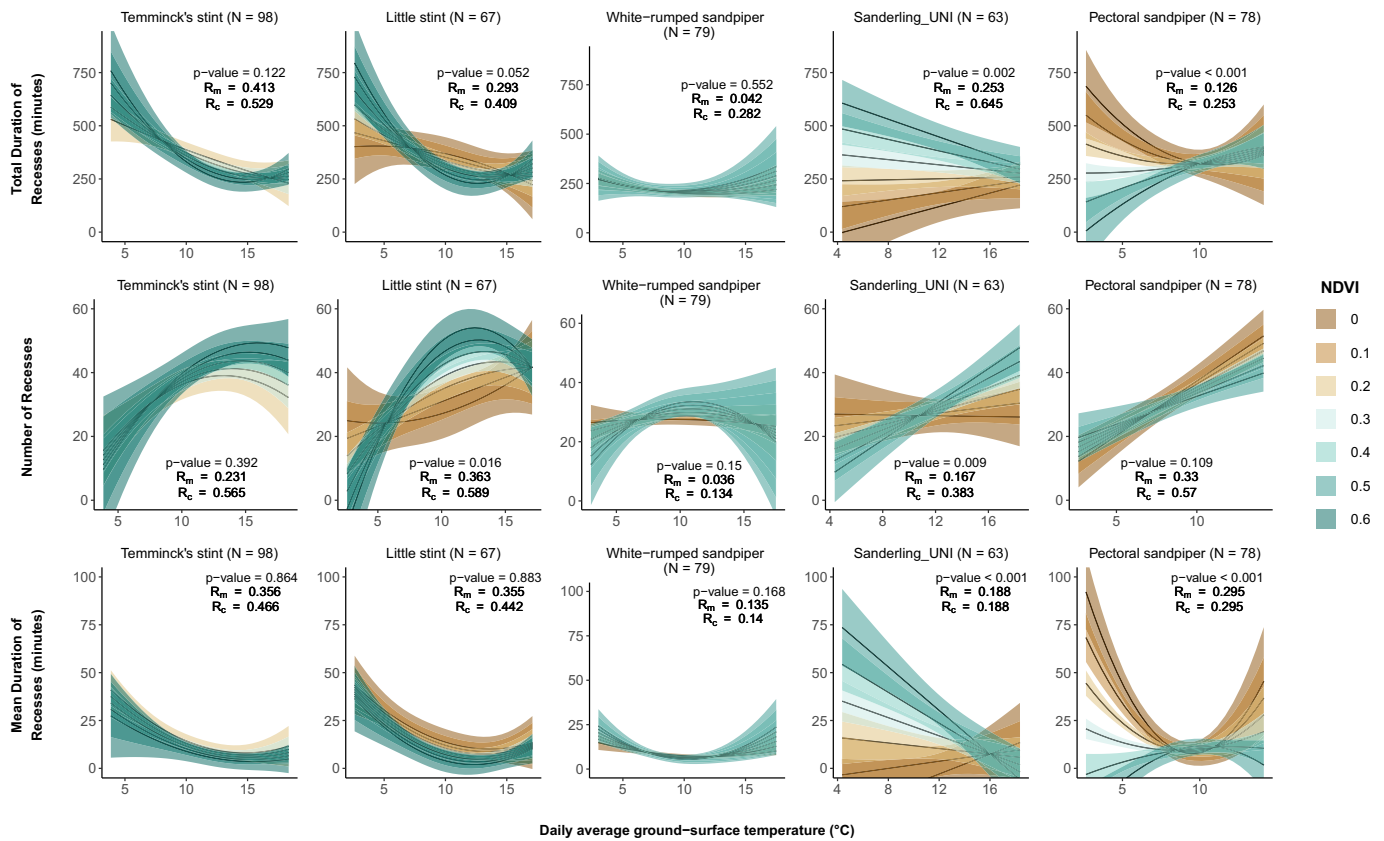
**Fig. 2.** Estimated average effect sizes (model parameter estimate  $\pm$  CI<sub>95</sub>) from the model relating ground-surface temperature (A) and daily NDVI (B) with the three behavioural components for uniparental (black font, only the first order term [i.e. not the quadratic term] is plotted in the upper panels) and biparental species (gray font). Coloured points present the average effect size for each species and black diamonds represent the estimated average effect size for all species within each incubation strategy. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

conditions (only significant for NR in little stint:  $\chi^2_2 = 8.3$ ,  $p = 0.016$ ; Fig. 4). On the other hand, in productive conditions, pectoral sandpipers maintained a higher attentiveness (i.e. a lower total duration of

recesses) with shorter recesses in cold compared to warmer conditions, whereas the reverse was true under low productivity conditions (TDR:  $\chi^2_2 = 17.6$ ,  $p < 0.001$ ; MDR:  $\chi^2_2 = 34.4$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 4). Finally,



**Fig. 3.** Mean vertex temperature (°C) above which any increase in temperature is no longer related to a bird's incubation behaviour for uniparental species that showed quadratic responses between their incubation behaviour components and ground-surface temperatures. The quadratic effect was non-significant for NR for the pectoral sandpiper and for all incubation behavioural components of uniparental sanderling (hence not shown on this figure). Error bars show the 95% confidence intervals for the vertex estimation. Species are listed from top to bottom according to their mean body weights (smallest to largest).



**Fig. 4.** Interaction effect of local primary productivity (approximated by the NDVI) and ground-surface temperature on behavioural incubation components for each uniparental species (listed left to right by increasing weights). Biparental species showed little if any effect of temperature or NDVI on their incubation behaviour, and thus are not presented. Annotated *p*-values correspond to Likelihood Ratio Tests' output, comparing nested models with and without the interaction of interest. Annotated *R<sub>m</sub>* and *R<sub>c</sub>* correspond to marginal *R*<sup>2</sup> and conditional *R*<sup>2</sup> respectively (i.e. coefficient of determination for linear mixed models; Nakagawa and Schielzeth, 2017). Shaded areas represent 95% confidence intervals.

when the temperature was low, uniparental sanderlings took more but shorter recesses and were more attentive under low as compared to high productivity conditions (TDR:  $\chi^2_1 = 9.7, p = 0.002$ ; NR:  $\chi^2_1 = 6.8, p = 0.009$ ; MDR:  $\chi^2_1 = 11.0, p = 0.001$ ; Fig. 4).

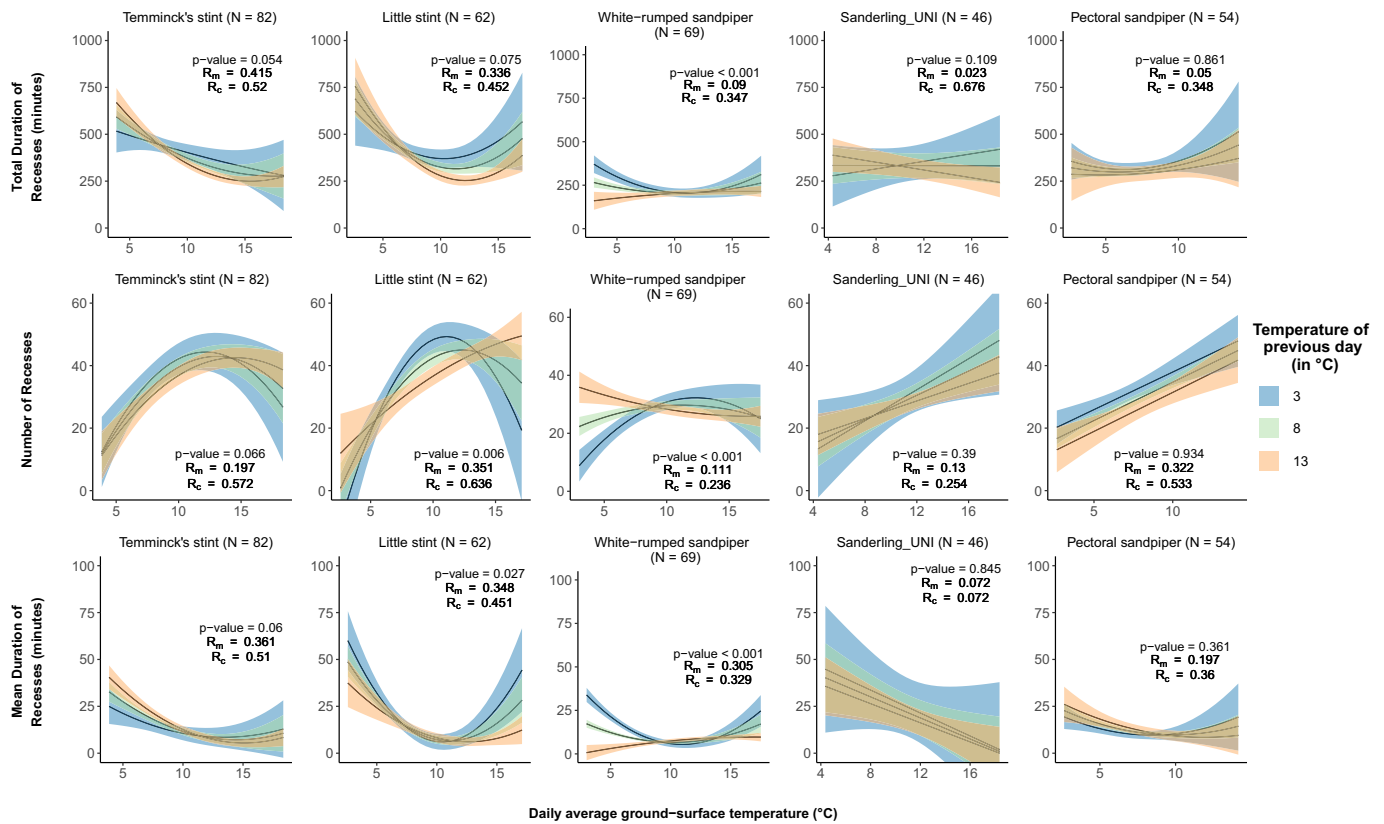
We found that the relationships between ground-surface temperature and incubation behaviour components significantly varied with the average temperature of the previous day for some uniparental species only (i.e. significant lag effect; Fig. 5). For example, little stint took more recesses when the current day's ground-surface temperatures were at intermediate values and the previous day was cold as compared to when the previous day was warm. However, these relationships were reversed when the current ground-surface temperature was high, with little stint taking fewer and longer recesses when the previous day was cold as compared to when the previous day was warm (NR:  $\chi^2_2 = 10.2, p = 0.006$ , MDR:  $\chi^2_2 = 7.26, p = 0.027$ ; Fig. 5). Comparatively, when the current day was cold, white-rumped sandpiper showed a strong relationship between their incubation behaviour and previous conditions with a higher nest attentiveness, more and shorter recesses after a warm day than after a cold day, whereas the effect of past conditions was reduced when the current day was warm (TDR:  $\chi^2_2 = 18.1, p < 0.001$ ; NR:  $\chi^2_2 = 34.1, p < 0.001$ ; MDR:  $\chi^2_2 = 68.4, p < 0.001$ ; Fig. 5). Neither uniparental sanderlings, nor pectoral sandpipers, showed significant relationships involving past conditions.

**4. Discussion**

We found that the relationship between incubation behaviour and ground-surface temperature varied across nine *Calidris* species with different incubation strategies. As expected, we did not detect significant

relationships between ground-surface temperature and components of incubation behaviour in most biparental species, whereas we did for all uniparental species. Although there was high interspecific variability among uniparental species, we found consistent negative relationships between total duration of recesses, mean duration of recesses and ground-surface temperature, as well as positive relationships between number of recesses and temperature. Moreover, most uniparental species showed non-linear relationships (as found for passerines; Morton and Pereyra, 1985; White and Kinney, 1974) with decreasing slopes (in absolute value) as ground-surface temperatures increased (except for uniparental sanderlings). In this study, we also showed that relationships between incubation behaviour and NDVI, which was used as a proxy for secondary productivity (i.e., arthropods), differed between incubation strategies (significant for total duration of recesses and number of recesses). However, the lack of significant relationships among all species prevented us from describing a general pattern for each strategy. We also found that relationships between incubation behaviour components and the ground-surface temperature could vary with productivity for some uniparental species. Finally, we found evidence that some uniparental species exposed to harsher temperatures appeared to adjust their subsequent incubation behaviour to recover their reserves.

We found that uniparental species took longer but less frequent recesses when ground-surface temperatures were low as reported in earlier studies (Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; but see Reneerkens et al., 2011; and Smith et al., 2012a). During cold weather, it appears that adults are energetically constrained as both the amount of resources needed (i.e. increased energy expenditure; Cresswell et al.,



**Fig. 5.** Interaction effect of the ground-surface temperature of the previous day and ground-surface temperature of the current day on behavioural incubation components for each uniparental species (listed left to right by increasing weights). Biparental species showed no effect of temperature on their incubation behaviour, and thus are not listed. To show the interaction effect between two continuous variables, we chose three previous day temperatures that cover the range of available data for each species (i.e. 3 °C, 8 °C and 13 °C). Annotated p-values correspond to Likelihood Ratio Tests' output, comparing nested models with and without the interaction of interest. Annotated  $R_m$  and  $R_c$  correspond to marginal  $R^2$  and conditional  $R^2$  respectively (i.e. coefficient of determination for linear mixed models; Nakagawa and Schielzeth, 2017). Shaded areas represent 95% confidence interval.

2004; Tinbergen and Williams, 2002) and the time required to acquire those resources (i.e. low arthropod availability; Schekkerman et al., 2003) increases with declining temperatures. Consequently, adults spend more time foraging and less time incubating. However, we could have expected adults to decrease recess length in cold conditions (as observed for passerines; Conway and Martin, 2000b; Haftorn, 1988; White and Kinney, 1974) to keep their eggs' temperature from dropping too low and to reduce the time and energy needed to rewarm them (Biebach, 1986; Conway and Martin, 2000b). Indeed, exposing eggs to cold temperatures slows down the development of the embryos (Martin et al., 2007; Olson et al., 2006; Webb, 1987), negatively affects the growth of later-hatched chicks (Olson et al., 2006; Schekkerman et al., 2003), and has irreversible effect on their phenotype (e.g. immunocompetence DuRant et al., 2012; locomotor performance Hopkins et al., 2011; reviewed in DuRant et al., 2013). Spending more time foraging can also increase the risk of nest predation due to lower attentiveness and to a lengthening of the incubation period (Bosque and Bosque, 1995; Fontaine and Martin, 2006; Meyer et al., 2020; Tombre and Erikstad, 1996).

Several mechanisms may explain why adults benefit from longer recesses. First, in cold conditions, egg temperature may quickly reach the temperature at the ground surface and adults may save energy in rewarming their eggs less often (i.e., unless the temperature reaches a given threshold when it becomes lethal for the eggs). Second, adults may need more time to travel to areas with higher prey availability to increase food intake (provided that these areas differ from their preferred nesting habitat; Smith et al., 2007) and may therefore decrease the number of recesses to avoid additional locomotion costs (Kacelnik, 1984). Other authors also reported unusually long recesses (i.e. longer

than 20 min in Tulp and Schekkerman, 2006) during cold spells (also referred as “egg neglect” in Smith et al., 2012a) that might have resulted from a low foraging efficiency in a situation of energy shortage (Haftorn, 1988; Morton and Pereyra, 1985; Smith et al., 2012a; Tulp and Schekkerman, 2006). Consequently, in warmer conditions, when arthropod prey is more abundant, adults save energy and increase their current reproductive success by performing frequent short recesses, preventing the temperature of their eggs from dropping too low while optimizing food intake (Haftorn, 1988; Vleck, 1981).

In contrast, adults of biparental species alternate at the nest and benefit from more time to forage during the partner's incubation bouts (Bulla et al., 2014), regardless of the current weather conditions (Norton, 1972; Reneerkens et al., 2011; present study). Yet, in cold conditions, basal metabolism and incubation costs also increase for biparental species, and parents are expected to alternate more often at the nest, reducing the duration of individual incubation bouts (Cresswell et al., 2003; but see Bulla et al., 2015) and potentially increasing the number of exchange gaps. In the present study, only Baird's sandpiper appeared to support this statement as they showed an increased number of recesses in colder conditions, attributable either to an increased number of exchanges at the nest or to an increase in the number of individual recesses.

The interaction effect of the NDVI and ground-surface temperature was not uniform across uniparental species. For example, higher NDVI scores were related to fewer recesses at low ground-surface temperature and more recesses at medium ground-surface temperature in little stints. This is consistent with the idea that arthropod availability, that is related to both NDVI and daily temperature, is positively related to foraging efficiency in this species: adults find food quicker and take more



recesses when conditions are productive and when temperatures allow arthropods to be active (Carey, 1980). In our study, only the pectoral sandpiper maintained high nest attentiveness under cold ground-surface conditions and high NDVI by taking short recesses, but behaved similarly to other species under equally cold conditions when NDVI was low. Hence, higher productivity may also favour a better overall adult body condition allowing adults to sustain a higher parental effort during cold spells to protect their eggs (Carey, 1980). The importance of food availability on nest attendance has also been shown in studies on female-incubating passerine species that display mate feeding (not observed in *Calidris* species). In this system, females that normally decrease their attentiveness in cold conditions were shown to maintain a higher attentiveness when food was provided by males (Pearse et al., 2004; Smith et al., 1989). Moreover, males were shown to deliver more food in cold conditions (Hałupka, 1994; Nilsson and Smith, 1988; Smith et al., 1989), allowing females to increase their nest attentiveness and thereby enhance the male's reproductive success (Lyon and Montgomerie, 1985). Conversely, uniparental sanderlings did not support this hypothesis (i.e. higher productivity favours greater nest attentiveness with more and shorter recesses); higher productivity was related to decreased parental care (i.e. a lower attentiveness with longer recesses). However, sanderling have a mixed incubation strategy and uniparental sanderling may not behave the same as an obligatory uniparental species during incubation (i.e., they can compensate after their partner's desertion). Finally, vegetation cover, which contributes to NDVI, can also increase nest concealment and insulation for species nesting in densely vegetated areas, which may ultimately affect their incubation behaviour (Reid et al., 2002).

If incubation strategy modulates the trade-off between incubation and foraging, the relationship between incubation behaviour and environmental conditions might also vary across uniparental species due to different life-history traits (e.g. body size or nesting habitat). Indeed, we found two “groups” among uniparental species: the little and Temminck's stints that had a strong relationship between incubation behaviour and temperature, and the white-rumped sandpipers and uniparental sanderlings that showed weaker relationships. Interestingly, pectoral sandpipers could not be distinguished from any other uniparental species regarding these relationships, but the study of the vertex provided additional insights. Indeed, pectoral and white-rumped sandpipers appeared to show a lower sensitivity (i.e. lower vertex) to temperature than little and Temminck's stints, while the latter two species also showed a lower attentiveness and longer recesses compared to all other species in cold conditions (see also Fig. 2 in Meyer et al., 2020). These differences might be related to the smaller size of both stints species (15–44 g), compared to larger white-rumped sandpiper females (30–60 g), pectoral sandpiper females (31–97 g) and sanderlings (33–110 g) (Del Hoyo et al., 1996). Hence, these results suggest that large uniparental species can sustain a higher attentiveness and are less sensitive to cold environmental temperatures than smaller uniparental species (Tulp and Schekkerman, 2006). Indeed, size and weight are good proxies for the physiological ability of a species to build and maintain body reserves, and they also correlate with heat loss of adults (i.e. smaller species lose heat faster; Morrison and Hobson, 2004; Piersma et al., 2003; Schamel and Tracy, 1987).

Like other long-distance migratory shorebirds, *Calidris* species store energy (Piersma and Lindström, 1997) that may help them cope with future unpredictable energetic challenges. After egg-laying, such reserves may represent an “energetic insurance” to enable consistent incubation behaviour under unpredictable conditions (Soloviev and Tomkovich, 1997; Tulp et al., 2002; Tulp and Schekkerman, 2006). Hence, incubation behaviour varies with current conditions but may also vary due to the way past decisions have affected body reserves through a lag effect (“historical factor”; Cartar and Montgomerie, 1987). Here, we found that little stints and to a lesser extent Temminck's stints showed lower nest attentiveness (less and longer recesses) even though a day was warm if they had experienced colder conditions

during the previous day. When prior day was warm this pattern went away. We can therefore hypothesize that little and Temminck's stints that lose weight during a cold day will compensate for store depletion by foraging more in subsequent days. Tulp et al. (2002) also found that adults who lost weight during cold spells were able to recover when conditions improved, hence maintaining a consistent body mass throughout incubation. We also found that female white-rumped sandpipers were able to maintain higher nest attentiveness with more frequent and shorter recesses in cold conditions when the previous day was warm. We hence assume that energy stored during a warm day can also allow some *Calidris* species to increase parental effort during future bad conditions.

The entire community of arctic terrestrial vertebrates is currently experiencing seasonal and long-term changes in environmental conditions driven by climate change (Gilg et al., 2009, 2012; Ims and Fuglei, 2005; Post et al., 2009; Saalfeld et al., 2019; Schmidt et al., 2017). In this context, we present new insights into the effects of ground-surface temperature and site productivity, which closely track climate change (Stow et al., 2004; Tape et al., 2006), on the incubation behaviour of ground nesting shorebirds. Although predation, rather than abiotic conditions or a parent's body resources, is often considered to be the main cause of reproductive failure in birds (Martin, 1993; Reneerkens et al., 2016; Ricklefs, 1969; Skutch, 1949; Smith et al., 2007), several studies also indicate incubation behaviour can affect the risk of nest predation (e.g., a negative relationship between nest attentiveness and the daily predation rate; Meyer et al., 2020; Smith et al., 2012b). Understanding how birds adjust their behaviour under changing abiotic conditions and, in turn, how these behavioural changes impact predation risk, will greatly help us to predict the future population dynamics of arctic nesting species.

#### CRediT authorship contribution statement

NM, LB, JM and OG conceived the ideas and designed methodology, with substantial contribution from MG;

All co-authors participated substantially to the data collection and/or contributed critically to the drafts;

NM and MG analyzed the data;

NM, LB and OG led the writing of the manuscript;

All co-authors gave final approval for publication.

#### Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

#### Acknowledgements

We are particularly grateful to all people who helped collect the field data used in this study within the frame of the “Interactions Working Group”: Vadim Heuacker (HOCH, SABE), Eric Buchel (HOCH), Jasper Koster (ERKU, HOCH), Ivan Fufachev (ERKU, SABE), Don-Jean Léandri-Breton (BYLO, SABE), Laurent Demongin (SABE), Aurélie Chagnon-Lafortune (BYLO), Éliane Duchesne (BYLO), Tom Versluijs (ZACK), Marleen Eikelenboom (ZACK), Palle Smedegaard Nielsen (ZACK), Leah Wright (CHUR), Victor Olek (CHUR), Kerrith McKay (CHUR), Taylor Brown (CHUR), Felix Normann (KVPE), Philipp Weiner (KVPE), Sven Büchner (KVPE), Laurent Montagno (IGLO), Marianne Gousy-Leblanc (IGLO), Audrey Bédard (IGLO), Sarah Jacques (IGLO), Sylvain Christin (IGLO), Tommy O'Neil Sanger (IGLO), Mathieu Archambault (IGLO), Alexandra Gagnon (IGLO), Arian Reda (IGLO), Jacinthe Gosselin (IGLO), Kim Regimbal-Bélanger (IGLO), Laurence Carter (IGLO), Lindsay Gauvin (IGLO), Tim van der Meer (AMMA), Christian Hoefs (AMMA), Michiel Elderenbosch (AMMA), Peter Antkowiak (AMMA), Morrison Pot (AMMA), Birgith Underthurner (AMMA), Therese Flink (AMMA),



Willow English (UTQI), Ben Lagasse (UTQI), Wyatt Egelhoff (UTQI), Lindsay Hermanns (UTQI), Jillian Cosgrove (UTQI), Laura Makielski (UTQI and CARI), Elyssa Watford (CARI), Shiloh Schulte (CARI), Makenna Fair (CARI), Shilo Felton (CARI), Sarah Hoepfner (CARI), Aaron Yappert (CARI), Samuel Vasfallo (CARI), Timothy Knudson (CARI), Kim Bennett (BURN), Rod Brook (BURN), Lisa Pollock (BURN) and Christian Stolz (LONG).

This study was supported by the French Polar Institute (program "1036 Interactions"), PRC CNRS Russie (program "ECCVAT"); SABE and ERKU), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; IGLO, BYLO), the Polar Continental Shelf Program (IGLO, BYLO), the Canada Chair Research Program (IGLO), the Canadian Fund for Innovation (IGLO), Northern Scientific Training Program (BYLO, IGLO and CHUR), the Iglood Hunters and Trappers Organization (IGLO), Université de Moncton (IGLO), ArcticNet (BYLO), Polar Knowledge Canada (BYLO), the Churchill Northern Studies Centre (CHUR), the Russian Fund for Basic Research (grants #18-54-15013 and #18-05-60261; ERKU, SABE, BELY), Yamal-LNG (SABE), Gazpromtrans (ERKU), NGO Russian Center of Development of the Arctic (ERKU), the Netherlands Polar Program of the Netherlands Organization for Scientific research (grant #866.15.207 and #886.13.005; ZACK and AMMA), the Danish Environmental Protection Agency (ZACK), the Metawad project awarded by Waddenfonds (WF209925; ZACK), U.S. Fish and Wildlife Service (UTQI and CARI), Arctic Landscape Conservation Cooperative (UTQI), the National Fish and Wildlife Foundation (UTQI), Manomet Inc (UTQI, CARI), Alaska Cooperative Fish and Wildlife Research Unit (CARI), and The University Centre in Svalbard (UNIS).

## Appendix A. Supplementary data

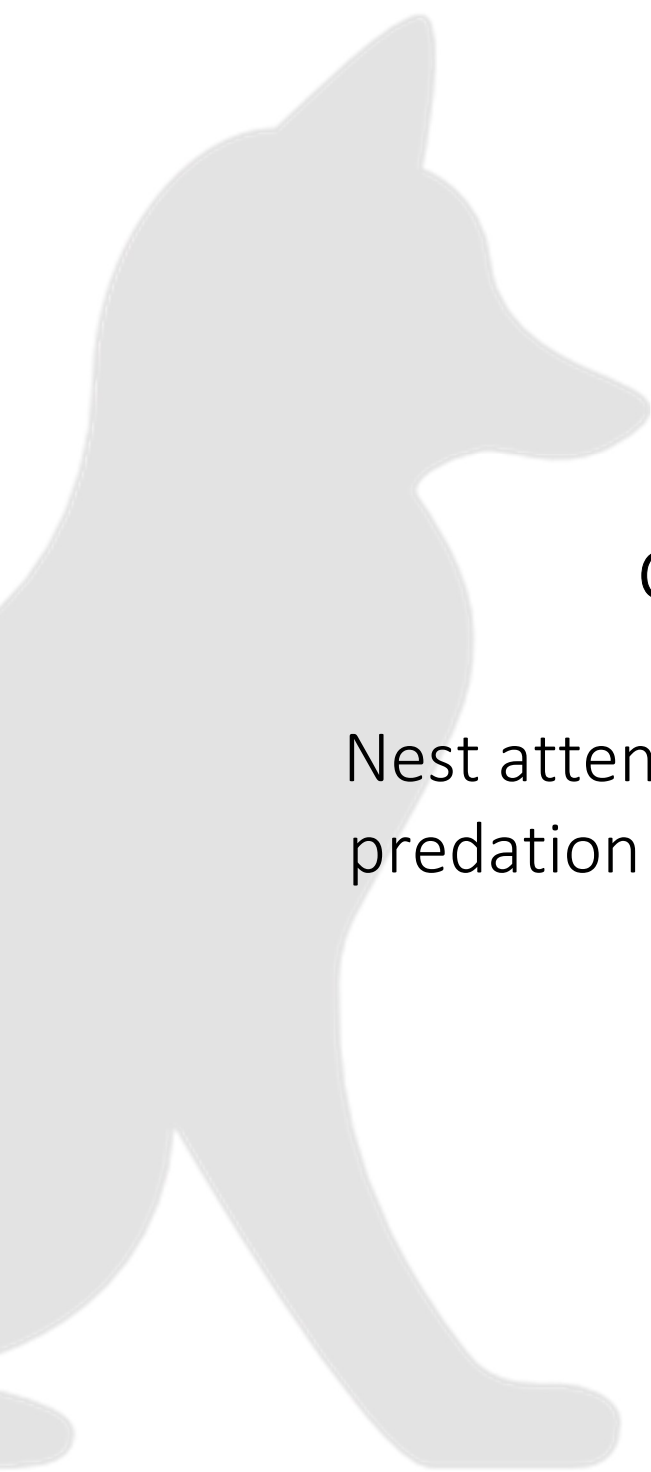
Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142485>.

## References

- Alerstam, T., Hedenström, A., Åkesson, S., 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>.
- Ashkenazie, S., Safriel, U.N., 1979. Breeding cycle and behavior of the semipalmated sandpiper at Barrow, Alaska. *Auk* 96, 56–67.
- Biebach, H., 1986. Energetics of rewarming a clutch in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* 59, 69–75. <https://doi.org/10.1086/physzool.59.1.30156092>.
- Bolduc, E., Casajus, N., Legagneux, P., McKinnon, L., Gilchrist, H.G., Leung, M., Morrison, R.I.G., Reid, D., Smith, P.A., Buddle, C.M., Bêty, J., 2013. Terrestrial arthropod abundance and phenology in the Canadian Arctic: modelling resource availability for Arctic-nesting insectivorous birds. *The Canadian Entomologist* 145, 155–170. <https://doi.org/10.4039/tce.2013.4>.
- Bosque, C., Bosque, M.T., 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of development rates in altricial birds. *Am. Nat.* 145, 234–260. <https://doi.org/10.1086/285738>.
- Brown, M., Downs, C.T., 2003. The role of shading behaviour in the thermoregulation of breeding crowned plovers (*Vanellus coronatus*). *J. Therm. Biol.* 28, 51–58. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00036-0](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00036-0).
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A., Kempenaers, B., 2014. Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behav. Ecol.* 25, 152–164. <https://doi.org/10.1093/beheco/art098>.
- Bulla, M., Cresswell, W., Rutten, A.L., Valcu, M., Kempenaers, B., 2015. Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. *Behav. Ecol.* 26, 30–37. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru156>.
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A.M., Dondua, A.G., Kosztolányi, A., Rutten, A.L., Helm, B., Sandercock, B.K., Casler, B., Ens, B.J., Spiegel, C.S., Hassell, C.J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D.B., Payer, D.C., Loktionov, E.Y., Nol, E., Kwon, E., Smith, F., Gates, H.R., Vitnerová, H., Prüter, H., Johnson, J.A., St. Clair, J.J.H., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Reneerkens, J., Conklin, J.R., Burger, J., Liebezeit, J., Bêty, J., Coleman, J.T., Figuerola, J., Hooijmeijer, J.C.E.W., Alves, J.A., Smith, J.A.M., Weidinger, K., Koivula, K., Gosbell, K., Exo, K.-M., Niles, L., Koloski, L., McKinnon, L., Praus, L., Klaassen, M., Giroux, M.-A., Sládeček, M., Boldenow, M.L., Goldstein, M.I., Šálek, M., Senner, N., Rönkä, N., Lecomte, N., Gilg, O., Vincze, O., Johnson, O.W., Smith, P.A., Woodard, P.F., Tomkovich, P.S., Battley, P.F., Bentzen, R., Lanctot, R.B., Porter, R., Saalfeld, S.T., Freeman, S., Brown, S.C., Yezzerinac, S., Székely, T., Montalvo, T., Piersma, T., Loverti, V., Pakanen, V.-M., Tijssen, W., Kempenaers, B., 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature* 540, 109–113. <https://doi.org/10.1038/nature20563>.
- Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J., Gilg, O., Kempenaers, B., 2017. Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13005-y>.
- Bulla, M., Reneerkens, J., Weiser, E.L., Sokolov, A., Taylor, A.R., Sittler, B., McCaffery, B.J., Ruthrauff, D.R., Catlin, D.H., Payer, D.C., Ward, D.H., Solovyeva, D.V., Santos, E.S.A., Rakhimberdiev, E., Nol, E., Kwon, E., Brown, G.S., Hevia, G.D., Gates, H.R., Johnson, J.A., van Gils, J.A., Hansen, J., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Conklin, J.R., Liebezeit, J., Bêty, J., Lang, J., Alves, J.A., Fernández-Elpe, J., Exo, K.-M., Bollache, L., Bertellotti, M., Giroux, M.-A., van de Pol, M., Johnson, M., Boldenow, M.L., Valcu, M., Soloviev, M.Y., Sokolova, N., Senner, N.R., Lecomte, N., Meyer, N., Schmidt, N.M., Gilg, O., Smith, P.A., Machín, P., McGuire, R.L., Cerboncini, R.A.S., Ottvall, R., van Bemmelen, R.S.A., Swift, R.J., Saalfeld, S.T., Jamieson, S.E., Brown, S., Piersma, T., Albrecht, T., D'Amico, V., Lanctot, R.B., Kempenaers, B., 2019. Comment on "Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds". *Science* 364, eaaw8529. <https://doi.org/10.1126/science.aaw8529>.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* 33, 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>.
- Cantar, R.V., Montgomerie, R.D., 1985. The influence of weather on incubation scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* 95, 261–289. <https://doi.org/10.1163/156853985X00154>.
- Carey, C., 1980. The ecology of avian incubation. *BioScience* 30, 819–824. <https://doi.org/10.2307/1308374>.
- Cantar, R.V., Montgomerie, R.D., 1987. Day-to-day variation in nest attentiveness of white-rumped sandpipers. *Condor* 89, 252–260. <https://doi.org/10.2307/1368478>.
- Chalfoun, A.D., Martin, T.E., 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Anim. Behav.* 73, 579–585. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.010>.
- Conway, C.J., Martin, T.E., 2000a. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54, 670–685. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00068.x>.
- Conway, C.J., Martin, T.E., 2000b. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11, 178–188. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.178>.
- R Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Cramp, S., Simmons, K., 1983. *Waders to Gulls, the Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J.M., Whitfield, D.P., Mellanby, R.J., 2003. Do energetic demands constrain incubation scheduling in a biparental species? *Behav. Ecol.* 14, 97–102. <https://doi.org/10.1093/beheco/14.1.97>.
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J.M., Whitfield, D.P., Mellanby, R.J., Norton, D., Waldron, S., 2004. The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. *Behav. Ecol.* 15, 498–507. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru042>.
- Danks, H.V., 1999. Life cycles in polar arthropods - flexible or programmed? *EJE* 96, 83–102.
- Deeming, D.C., 2002. Importance and evolution of incubation in avian reproduction. In: *Incubation, Avian* (Ed.), *Behaviour. Environment and Evolution*. D.C. Deeming, Oxford, pp. 314–321.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1996. *Hoatzin to Auks, Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Didan, K., Munoz, A.B., Solano, R., Huete, A., 2015. MODIS Vegetation Index User's Guide (MOD13 Series). The University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Drent, R.H., Daan, S., 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 38–90, 225–252. <https://doi.org/10.5253/arde.v68.p225>.
- DuRant, S.E., Hopkins, W.A., Hawley, D.M., Hepp, G.R., 2012. Incubation temperature affects multiple measures of immunocompetence in young wood ducks (Aix sponsa). *Biol. Lett.* 8, 108–111. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0735>.
- DuRant, S.E., Hopkins, W.A., Hepp, G.R., Walters, J.R., 2013. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biol. Rev.* 88, 499–509. <https://doi.org/10.1111/brv.12015>.
- Fontaine, J.J., Martin, T.E., 2006. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *Am. Nat.* 168, 811–818. <https://doi.org/10.1086/508297>.
- Ghalambor, C.K., Martin, T.E., 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13, 101–108. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.1.101>.
- Gilg, O., Yoccoz, N.G., 2010. Explaining bird migration. *Science* 327, 276–277. <https://doi.org/10.1126/science.1184964>.
- Gilg, O., Sittler, B., Hanski, I., 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Glob. Chang. Biol.* 15, 1634–2652. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01927.x>.
- Gilg, O., Kovacs, K.M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R.A., Meltofte, H., Moreau, J., Post, E., Schmidt, N.M., Yannic, G., Bollache, L., 2012. Climate change and the evolution and evolution of Arctic vertebrates. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1249, 166–190. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x>.
- Gill, J., Tomkovich, P., Robert, 2004. Subarctic, alpine nesting by Baird's sandpipers *Calidris bairdii*. *Wader Study Group Bull.* 104, 39–50.
- Haftorn, S., 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the "physiological zero temperature" during their absences from the Nest. *Ornis Scandinavica* (Scandinavian Journal of Ornithology) 19, 97–110. <https://doi.org/10.2307/3676458>.
- Haflupka, K., 1994. Incubation feeding in meadow pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *J. Avian Biol.* 25, 251–253. <https://doi.org/10.2307/3677083>.
- Hansen, J., Schmidt, N.M., Reneerkens, J., 2011. Egg hatchability in high Arctic breeding wader species Charadriiformes is not affected by determining incubation stage using the egg flotation technique. *Bird Study* 58, 522–525. <https://doi.org/10.1080/00063657.2011.601411>.

- Hildén, O., 1975. Breeding system of Temminck's stint *Calidris temminckii*. *Ornis* 52, 117–146.
- Hodkinson, I.D., Coulson, S.J., Webb, N.R., Block, W., Strathdee, A.T., Bale, J.S., Worland, M.R., 1996. Temperature and the biomass of flying midges (Diptera: Chironomidae) in the High Arctic. *Oikos* 75, 241–248. <https://doi.org/10.2307/3546247>.
- Holmes, R.T., 1966. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-backed sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska. *Condor* 68, 3–46. <https://doi.org/10.2307/1365173>.
- Hopkins, B.C., DuRant, S.E., Hepp, G.R., Hopkins, W.A., 2011. Incubation temperature influences locomotor performance in young wood ducks (*Aix sponsa*). *J. Exp. Zool. A Ecol. Genet. Physiol.* 315A, 274–279. <https://doi.org/10.1002/jez.673>.
- Høye, T.T., Forchhammer, M.C., 2008. The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecol.* 8, 8. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-8-8>.
- Ims, R.A., Fuglei, E., 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience* 55, 311–322. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0311:TICTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICTE]2.0.CO;2).
- Jia, G.J., Epstein, H.E., Walker, D.A., 2003. Greening of arctic Alaska, 1981–2001. *Geophys. Res. Lett.* 30. <https://doi.org/10.1029/2003GL018268>.
- Kacelnik, A., 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch Residence Time. *Journal of Animal Ecology* 53, 283–299. <https://doi.org/10.2307/4357>.
- Kerr, J.T., Ostrovsky, M., 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends Ecol. Evol.* 18, 299–305. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00071-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00071-5).
- Klaassen, M., 2003. Relationships between migration and breeding strategies in Arctic breeding birds. In: Berthold, P., Gwinner, E., Sonnenschein, E. (Eds.), *Avian Migration*. Springer, Berlin Heidelberg, pp. 237–249.
- Klaassen, M., Lindström, Å., Meltofte, H., Piersma, T., 2001. Ornithology: Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413, 794. <https://doi.org/10.1038/35101654>.
- Kwon, E., Weiser, E.L., Lancot, R.B., Brown, S.C., Gates, H.R., Gilchrist, G., Kendall, S.J., Lank, D.B., Liebezeit, J.R., McKinnon, L., Nol, E., Payer, D.C., Rausch, J., Rinella, D.J., Saalfeld, S.T., Senner, N.R., Smith, P.A., Ward, D., Wissemann, R.W., Sandercock, B.K., 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecol. Monogr.* 89, e01383. <https://doi.org/10.1002/ecm.1383>.
- Lassau, S.A., Hochuli, D.F., 2008. Testing predictions of beetle community patterns derived empirically using remote sensing. *Divers. Distrib.* 14, 138–147. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00438.x>.
- Liebezeit, J.R., Smith, P.A., Lancot, R.B., Schekkerman, H., Tulp, I., Kendall, S.J., Tracy, D.M., Rodrigues, R.J., Meltofte, H., Robinson, J.A., Gratto-Trevor, C., McCaffery, B.J., Morse, J., Zack, S.W., 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *Condor* 109, 32–47. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2007\)109\[32:ATDOSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2007)109[32:ATDOSE]2.0.CO;2).
- Londono, G.A., Levey, D.J., Robinson, S.K., 2008. Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim. Behav.* 76, 669–677. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.002>.
- Lyon, B.E., Montgomerie, R.D., 1985. Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 279–284. <https://doi.org/10.1007/BF00300147>.
- Mabee, T.J., Wildman, A.M., Johnson, C.B., 2006. Using egg flotation and eggshell evidence to determine age and fate of Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* 77, 163–172. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2006.00037.x>.
- Martin, T.E., 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141, 897–913. <https://doi.org/10.1086/285515>.
- Martin, K., Wiebe, K.L., 2004. Coping mechanisms of alpine and Arctic breeding birds: extreme weather and limitations to reproductive resilience. *Integr. Comp. Biol.* 44, 177–185. <https://doi.org/10.1093/icb/44.2.177>.
- Martin, T.E., Auer, S.K., Bassar, R.D., Niklison, A.M., Lloyd, P., 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61, 2558–2569. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x>.
- Mayfield, H.F., 1978. Undependable breeding conditions in the red phalarope. *Auk* 95, 590–592.
- McKinnon, L., Smith, P.A., Nol, E., Martin, J.L., Doyle, F.L., Abraham, K.F., Gilchrist, H.G., Morrison, R.I.G., Bêty, J., 2010. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* 327, 326–327. <https://doi.org/10.1126/science.1183010>.
- McKinnon, L., Nol, E., Juillet, C., 2013. Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Sci. Rep.* 3, 1816. <https://doi.org/10.1038/srep01816>.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., 1996. State-dependent life histories. *Nature* 380, 215. <https://doi.org/10.1038/380215a0>.
- McNamara, J.M., Houston, A.I., Lima, S.L., 1994. Foraging routines of small birds in winter: a theoretical investigation. *J. Avian Biol.* 25, 287–302. <https://doi.org/10.2307/3677276>.
- Meltofte, H., Høye, T.T., Schmidt, N.M., Forchhammer, M.C., 2007. Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biol.* 30, 601. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0219-1>.
- Meyer, N., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrlich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lancot, R.B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S.T., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R., Gilg, O., 2020. Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos* n/a. <https://doi.org/10.1111/oik.07311>.
- Moreau, J., Perroud, L., Bollache, L., Yannic, G., Teixeira, M., Schmidt, N.M., Reneerkens, J., Gilg, O., 2018. Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis* 160, 13–22. <https://doi.org/10.1111/ibi.12507>.
- Morrison, R.I.G., Hobson, K.A., 2004. Use of body stores in shorebirds after arrival on high-arctic breeding grounds. *Auk* 121, 333–344. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0333:UOBSIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0333:UOBSIS]2.0.CO;2).
- Morton, M.L., Pereyra, M.E., 1985. The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102, 25–37. <https://doi.org/10.2307/4086819>.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2017. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x> [https://doi.org/10.1111/\(ISSN\)2041-210X.STATSTOO](https://doi.org/10.1111/(ISSN)2041-210X.STATSTOO).
- Neigh, C., Tucker, C., Townshend, J., 2008. North American vegetation dynamics observed with multi-resolution satellite data. *Remote Sens. Environ.* 112, 1749–1772. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.08.018>.
- Nilsson, J.-Å., Smith, H.G., 1988. Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Anim. Behav.* 36, 641–647. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80145-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80145-3).
- Norton, D.W., 1972. Incubation schedules of four species of calidridine sandpipers at Barrow, Alaska. *Condor* 74, 164–176. <https://doi.org/10.2307/1366280>.
- Olson, C.R., Vleck, C.M., Vleck, D., 2006. Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol. Biochem. Zool.* 79, 927–936. <https://doi.org/10.1086/506003>.
- Parmelee, D.F., Greiner, D.W., Graul, W.D., 1968. Summer schedule and breeding biology of the white-rumped sandpiper in the central Canadian arctic. *The Wilson Bulletin* 80, 1–26.
- Pearse, A.T., Cavitt Jr., J.F., J.F.C., 2004. Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. *wils.* 1 (116), 23–30. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2004\)116\[0023:EOFSOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2004)116[0023:EOFSOF]2.0.CO;2).
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J., Tucker, C.J., Stenseth, N.C., 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol. Evol.* 20, 503–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>.
- Pierce, E.P., 1997. Sex roles in the monogamous purple sandpiper *Calidris maritima* in Svalbard. *Ibis* 139, 159–169. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04516.x>.
- Piersma, T., 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80, 623–631. <https://doi.org/10.2307/3546640>.
- Piersma, T., Lindström, Å., 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends Ecol. Evol.* 12, 134–138. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01003-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01003-3).
- Piersma, T., Morrison, R.I.G., 1994. Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under High Arctic climatic conditions. *Auk* 111, 366–376. <https://doi.org/10.2307/4088600>.
- Piersma, T., Lindström, Å., Drent, R.H., Tulp, I., Jukema, J., Morrison, R.I.G., Reneerkens, J., Schekkerman, H., Visser, G.H., 2003. High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. *Funct. Ecol.* 17, 356–362. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00741.x>.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., R-core, 2019. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.
- Pitelka, F.A., Holmes, R.T., Maclean, S.F., 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. *Integr. Comp. Biol.* 14, 185–204. <https://doi.org/10.1093/icb/14.1.185>.
- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T., Ims, R.A., Jeppesen, E., Klein, D.R., Madsen, J., McGuire, A.D., Rysgaard, S., Schindler, D.E., Stirling, I., Tamstorf, M.P., Tyler, N.J.C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P.A., Schmidt, N.M., Austrup, P., 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* 325, 1355–1358. <https://doi.org/10.1126/science.1173113>.
- Raynolds, M.K., Walker, D.A., Maier, H.A., 2006. NDVI patterns and phytomass distribution in the circumpolar Arctic. *Remote Sens. Environ.* 102, 271–281. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.02.016>.
- Reed, B.C., Brown, J.F., VanderZee, D., Loveland, T.R., Merchant, J.W., Ohlen, D.O., 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *J. Veg. Sci.* 5, 703–714. <https://doi.org/10.2307/3235884>.
- Reid, J.M., Cresswell, W., Holt, S., Mellanby, R.J., Whitfield, D.P., Ruxton, G.D., 2002. Nest scrape design and clutch heat loss in pectoral sandpipers (*Calidris melanotos*). *Funct. Ecol.* 16, 305–312. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00632.x>.
- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., 2011. Do Uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low Nest attentiveness? *PLoS One* 6, e16834. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016834>.
- Reneerkens, J., van Veelen, P., van der Velde, M., Luttkhuizen, P., Piersma, T., 2014. Within-population variation in mating system and parental care patterns in the Sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. *Auk* 131, 235–247. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-247.1>.
- Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Hansen, J., Hansen, L.H., Moreau, J., Piersma, T., 2016. Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecology and Evolution* 6, 7375–7386. <https://doi.org/10.1002/ece3.2361>.
- Reynolds, J.D., Székely, T., 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behav. Ecol.* 8, 126–134. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.2.126>.
- Ricklefs, R.E., 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1–48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.9>.
- Saalfeld, S.T., McEwen, D.C., Kesler, D.C., Butler, M.G., Cunningham, J.A., Doll, A.C., English, W.B., Gerik, D.E., Grond, K., Herzog, P., Hill, B.L., Lagassé, B.J., Lancot, R.B., 2019. Phenological mismatch in Arctic-breeding shorebirds: impact of snowmelt and unpredictable weather conditions on food availability and chick growth. *Ecology and Evolution* 9, 6693–6707. <https://doi.org/10.1002/ece3.5248>.

- Schamel, D., Tracy, D.M., 1987. Latitudinal trends in breeding red phalaropes (*Tendencias Latitudinales en la Reproducción de Phalaropus fulicaria*). *Journal of Field Ornithology* 58, 126–134.
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., Visser, G.H., 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134, 332–342. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1124-0>.
- Schmidt, N.M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T.T., Krogh, P.H., Meltofte, H., Michelsen, A., Mosbacher, J.B., Raundrup, K., Reneerkens, J., Stewart, L., Wirta, H., Roslin, T., 2017. Interaction webs in arctic ecosystems: determinants of arctic change? *Ambio* 46, 12–25. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0862-x>.
- Schmidt, N.M., Reneerkens, J., Christensen, J.H., Olesen, M., Roslin, T., 2019. An ecosystem-wide reproductive failure with more snow in the Arctic. *PLoS Biol.* 17, e3000392. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000392>.
- Skutch, A.F., 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91, 430–455. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1949.tb02293.x>.
- Smith, H.G., Källander, H., Hultman, J., Sanzén, B., 1989. Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24, 417–420. <https://doi.org/10.1007/BF00293270>.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G., Smith, J.N.M., 2007. Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *Condor* 109, 15–31. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2007\)109\[15:EONHFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2007)109[15:EONHFA]2.0.CO;2).
- Smith, P.A., Dauncey, S.A., Gilchrist, H.G., Forbes, M.R., 2012a. *The influence of weather on shorebird incubation*. In: Ribic, C.A., Thompson III, F.R., Pietz, P.J. (Eds.), *Video Surveillance of Nesting Birds, Studies in Avian Biology*. Berkeley, CA, pp. 89–104.
- Smith, P.A., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H.G., Forbes, M.R., 2012b. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Anim. Behav.* 84, 835–842. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.004>.
- Soloviev, M.Y., Tomkovich, P.S., 1997. Body mass changes in waders (Charadrii) in a high arctic area at northern Taimyr, Siberia. *J. Ornithol.* 138, 271–281. <https://doi.org/10.1007/BF01651552>.
- Steiger, S.S., Valcu, M., Spoolstra, K., Helm, B., Wikelski, M., Kempenaers, B., 2013. When the sun never sets: diverse activity rhythms under continuous daylight in free-living arctic-breeding birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20131016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1016>.
- Stow, D.A., Hope, A., McGuire, D., Verbyla, D., Gamon, J., Huemmrich, F., Houston, S., Racine, C., Sturm, M., Tape, K., Hinzman, L., Yoshikawa, K., Tweedie, C., Noyle, B., Silapaswan, C., Douglas, D., Griffith, B., Jia, G., Epstein, H., Walker, D., Daeschner, S., Petersen, A., Zhou, L., Myneni, R., 2004. Remote sensing of vegetation and land-cover change in Arctic Tundra Ecosystems. *Remote Sens. Environ.* 89, 281–308. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.10.018>.
- Sweet, S.K., Asmus, A., Rich, M.E., Wingfield, J., Gough, L., Boelman, N.T., 2015. NDVI as a predictor of canopy arthropod biomass in the Alaskan arctic tundra. *Ecol. Appl.* 25, 779–790. <https://doi.org/10.1890/14-0632.1>.
- Székelly, T., Reynolds, J.D., 1995. Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262, 57–64. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0176>.
- Tape, K., Sturm, M., Racine, C., 2006. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Glob. Chang. Biol.* 12, 686–702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x>.
- Tinbergen, J.M., Williams, J.B., 2002. Energetics of incubation. In: *Incubation, Avian (Ed.), Behaviour, Environment and Evolution*. D.C. Deeming, Oxford, pp. 299–313.
- Tombre, I.M., Erikstad, K.E., 1996. An experimental study of Incubation effort in high-Arctic barnacle geese. *J. Anim. Ecol.* 65, 325–331. <https://doi.org/10.2307/5878>.
- Tulp, I., Schekkerman, H., 2006. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *J. Avian Biol.* 37, 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0908-8857.03519.x>.
- Tulp, I., Schekkerman, H., 2008. Has prey availability for Arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic* 61, 48–60.
- Tulp, I., Schekkerman, H., Chylarecki, P., Tomkovich, P., Soloviev, M.Y., Bruinzeel, L., Dijk, K.V., Hildén, O., Hötter, H., Kania, W., Roomen, M.V., Sikora, A., Summers, R., 2002. Body mass patterns of little stints at different latitudes during incubation and chick-rearing. *Ibis* 144, 122–134. <https://doi.org/10.1046/j.0019-1019.2001.00014.x>.
- Vleck, C.M., 1981. Energetic cost of Incubation in the Zebra finch. *Condor* 83, 229–237. <https://doi.org/10.2307/1367313>.
- Weathers, W.W., Sullivan, K.A., 1989. Nest attentiveness and egg temperature in the yellow-eyed junco. *Condor* 91, 628–633. <https://doi.org/10.2307/1368113>.
- Webb, D.R., 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89, 874–898. <https://doi.org/10.2307/1368537>.
- Weidinger, K., 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71, 424–437. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00611.x>.
- White, F.N., Kinney, J.L., 1974. *Avian Incubation*. *Science* 186, 107–115.
- Wiersma, P., Piersma, T., 1994. Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor* 96, 257–279. <https://doi.org/10.2307/1369313>.
- Williams, G.C., 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100, 687–690. <https://doi.org/10.1086/282461>.
- Yom-Tov, Y., Hilborn, R., 1981. Energetic constraints on clutch size and time of breeding in temperate zone birds. *Oecologia* 48, 234–243. <https://doi.org/10.1007/BF00347969>.



## Chapitre 3

Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers



La prédation est la cause principale d'échec de l'incubation chez les limicoles (Smith et al. 2007, Reneerkens et al. 2016, Weiser et al. 2018). Cette forte pression biotique a favorisé l'évolution de traits d'histoire de vie qui limitent le risque de prédation du nid (Lima and Dill, 1990).

Les bécasseaux nichant au sol dans des environnements dégagés, leur nid peut être facilement repéré par les prédateurs. Leur défense principale repose alors sur la discrétion et le camouflage. Le camouflage du nid est permis par la coloration cryptique des œufs (Colwell, 2010a; Skrade and Dinsmore, 2013) et du plumage des adultes, ainsi que par le choix du site de nidification (Colwell et al., 2011) et des matériaux utilisés pour la construction (rudimentaire) du nid (Gómez et al., 2018). Un travail suggère également une forme de cryptisme olfactif chez les bécasseaux dont la composition de la cire (« preening wax ») change entre la période d'hivernage et la période de reproduction (Reneerkens et al., 2005a). Par ailleurs, les bécasseaux (et d'autres espèces de limicoles) possèdent un répertoire de comportements particuliers (« distraction displays ») qui leur permettent d'éviter un événement imminent de prédation en détournant l'attention d'un prédateur à l'approche (Gochfeld, 1984; Smith and Edwards, 2018; Humphreys and Ruxton, 2020).

En plus de la protection du nid, qui repose sur cette diversité de défenses passives (e.g. discrétion et camouflage) et actives (e.g. fuite et feinte), le comportement d'incubation (déterminé en grande partie par la stratégie d'incubation et variable selon certains facteurs environnementaux ; voir chapitre 2) pourrait également impacter l'efficacité de ces deux mécanismes et influencer la probabilité de prédation du nid. Smith *et al.* (2012b) ont en effet relevé que le taux de mortalité des nids était corrélé au comportement moyen d'incubation des espèces, sans pour autant présenter de relation claire et sans chercher à comprendre les différences entre stratégies d'incubation.

Chez les espèces cryptiques, l'efficacité du camouflage repose sur l'immobilité, surtout chez des individus isolés (Hall et al., 2013). Or, j'ai expliqué précédemment que les bécasseaux incubent par intermittence et quittent régulièrement le nid pour aller se nourrir, créant des mouvements d'aller et retour. L'importance de cette activité au nid sur le risque de prédation est une hypothèse ancienne, développée dans les travaux de Skutch (1949) centrés sur l'importance de la prédation dans l'évolution des traits d'histoire de vie des oiseaux (en opposition à l'hypothèse de « food limitation »). Cette hypothèse a été testée et soutenue



chez les passereaux pendant le nourrissage des jeunes (Martin, 2000; Martin et al., 2000; Muchai and Plessis, 2005; mais voir Roper and Goldstein, 1997), mais également chez des espèces alpines nichant au sol, comme le lagopède à queue blanche (*Lagopus leucura*), dont la fréquence des interruptions de l'incubation est positivement corrélée à la probabilité de prédation du nid (Wiebe and Martin, 1997). Au-delà du mouvement au nid, la présence des adultes sur les œufs pendant l'incubation pourrait constituer une forme de protection passive et améliorer l'efficacité des comportements anti-prédation (Cresswell, 1997; Weidinger, 2002; mais voir l'étude récente menée sur le gravelot à collier interrompu ; Engel et al., 2020). Le risque de prédation pourrait alors augmenter avec la fréquence des interruptions et/ou la durée de ces absences.

Dans ce chapitre, j'ai d'abord souhaité montrer comment le comportement d'incubation varie entre des espèces qui diffèrent par leur stratégie de soins parentaux. En utilisant les suivis des nids (comportement d'incubation du ou des adultes, durée d'exposition à la prédation et succès ou échec du nid), j'ai ensuite étudié les relations entre comportement d'incubation journalier et risque journalier de prédation des nids (voir **Annexe 2** pour le supplément de matériels et méthodes). Pour ce faire, j'ai utilisé deux méthodes statistiques complémentaires : (1) des modèles de survie classiques et (2) des modèles binomiaux plus adaptés à certaines questions, et permettant la comparaison avec d'autres études (e.g., Smith et al., 2012b). Ces analyses m'ont permis de déterminer quels sont les composantes du comportement d'incubation des bécasseaux qui ont une influence sur le risque de prédation (fréquence des interruptions, durée moyenne et durée cumulée des interruptions au cours d'une journée). J'ai ensuite étudié les différences entre stratégies. En effet, si le comportement d'incubation diffère, le comportement des adultes pendant les interruptions peut également varier, et le risque de prédation peut dépendre de la stratégie. Cette étude corrélationnelle quantitative a ensuite permis de discuter de l'existence éventuelle d'une flexibilité comportementale des bécasseaux dans un environnement où la pression de prédation varie au cours de la saison (Sandercock et al., 1999; Smith and Wilson, 2010; Weiser et al., 2018b), mais également entre sites et années, selon la disponibilité en rongeurs (proies focales du renard polaire, principal prédateur des œufs ; Larson, 1960; Troy, 1996; Bêty et al., 2002; Lecomte et al., 2008; Liebezeit and Zack, 2008; McKinnon and Bêty, 2009; Royer-Boutin, 2015; Reneerkens et al., 2016; Lamarre et al., 2017; voir introduction générale et Box. 3).



**BOX. 3 : Écologie du renard polaire**

Le renard polaire a une distribution circumpolaire (Larson, 1960; Berteaux et al., 2017). Difficile à classer entre prédateur généraliste et spécialiste selon la classification de Andersson et Erlinge (1977), la variabilité du régime alimentaire du renard en fait un spécialiste opportuniste ("opportunistic specialist", Elmhagen et al., 2000). En effet, il est avant tout un prédateur spécialisé dans la consommation de rongeurs (*Arvicolinae*, surtout les genres *Microtus*, *Clethrionomys*, *Lemmus* et *Dicrostonyx*), qui représentent la plus grande partie de son régime alimentaire dans la majeure partie de son aire de distribution (Chesemore, 1968; Kennedy, 1980; Garrott et al., 1983; Fay and Stephenson, 1989; Angebjörn et al., 1994; Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Bantle and Alisauskas, 1998; Dalerum and Angerbjörn, 2000; Elmhagen et al., 2000; Roth, 2002; Gilg et al., 2003; Ehrich et al., 2015, 2017; McDonald et al., 2017). Mais il est également présent dans des zones géographiques où ces espèces sont absentes (e.g., Islande et Svalbard), où il consomme alors majoritairement des oiseaux marins, oies et limicoles (Frafjord, 1993; Angebjörn et al., 1994; Hersteinsson and Macdonald, 1996; Eide et al., 2018; Anufriev, 2019; Carbonell Ellgutter et al., 2020). Le renard polaire est aussi un charognard, notamment en hiver lorsque la Toundra s'est vidée de tous les oiseaux migrateurs (Fay and Stephenson, 1989; Stickney, 1991; Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Hersteinsson and Macdonald, 1996; Dalerum and Angerbjörn, 2000; Elmhagen et al., 2000; Eide et al., 2018). Son régime alimentaire varie ainsi selon la zone géographique et notamment la proximité de la côte (deux écotypes sont parfois même distingués par leur régime alimentaire : "lemming foxes" vs. "coastal foxes" ; Angebjörn et al., 1994; Hersteinsson and Macdonald, 1996; Dalerum and Angerbjörn, 2000; Carbonell Ellgutter et al., 2020; mais voir Eide et al., 2018) mais aussi au cours de la saison estivale (McDonald et al., 2017; mais voir Elmhagen et al., 2000). De même, les ressources marines semblent importantes pour certains individus au moins, pendant la période hivernale (Roth, 2002). Enfin, il adopte un comportement de cache de la nourriture qui permet de limiter sa mortalité lorsque les ressources ponctuellement abondantes disparaissent (Stickney, 1991; Samelius and Alisauskas, 2000; Samelius et al., 2007; Juhasz et al., 2018).



La réponse fonctionnelle, définie comme la quantité de proies consommées en fonction de la densité de proies présentes (Taylor, 1984) nous renseigne également sur le degré de spécialisation du renard. Certaines études rapportent une réponse fonctionnelle (aux densités de rongeurs) de type III (Angerbjorn et al., 1999; Gilg et al., 2003, 2006), ou la suggère (Ehrich et al., 2015). Cette réponse est caractéristique des prédateurs généralistes, avec un « switch » indiquant que le renard consomme d'autres proies lorsque les rongeurs se raréfient (Holling, 1959). D'autres études rapportent plutôt une réponse fonctionnelle de type II, caractéristique des prédateurs spécialistes strictes (pour *Lemmus*, Angerbjorn et al., 1999), ou la suppose faute de données précises à faible densité de lemming (Elmhagen et al., 2000). Quoiqu'il en soit, les renards sont capables de consommer des rongeurs même lorsque les densités de ces derniers sont très faibles (Angerbjorn et al., 1999; Gilg et al., 2006).

La probabilité de reproduction du renard polaire dépend de l'abondance des rongeurs lors de la fonte de la neige, là où ils sont présents (Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Angerbjorn et al., 1999; Elmhagen et al., 2000; Gilg et al., 2003, 2006; Giroux et al., 2012; Ehrich et al., 2017). Mais elle peut également être influencée par des ressources alternatives, comme la présence de carcasse de rennes en Sibérie (Ehrich et al., 2017) ou de colonie d'oies au Canada (Giroux et al., 2012). Certaines études évoquent également un effet différé (d'un an) de la densité de rongeur sur l'abondance des renards (et donc la pression exercée sur ses proies, Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Angerbjorn et al., 1999; Gilg et al., 2003, 2006). De plus, les renards polaires ont une taille de portée parmi les plus importantes dans l'ordre des carnivores. La condition de la femelle (Angerbjörn et al., 1995; Tannerfeldt and Angerbjörn, 1998) liée à la densité de rongeurs (Angerbjörn et al., 1995; Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Angerbjorn et al., 1999), expliquerait cette variabilité, mais ces études ne font pas consensus à ce jour (Elmhagen et al., 2000).





**BOX.4 : Les modèles utilisés dans cet article**

**Paramètres récurrents :** TDR, NR ou MDR journalier (variables comportementales) : VC.

Variables comportementales moyenne journalière : VCm.

*Les variables comportementales sont toujours utilisées dans des modèles séparés puisqu'elles sont corrélées entre-elles.*

**Figure 2\* - Différence de comportement entre les espèces :**

- Modèle 1 : VC ~ espèces + (1 | nid) + (1 | site/année)

*J'ai ensuite fait une analyse post-hoc (test de Tuckey et corrections de Bonferroni) pour comparer les espèces deux à deux.*

*Dans la suite, je travaille avec des données de comportement moyennées sur l'ensemble de la période de suivi et obtiens un TDR, NR et MDR moyen pour chaque nid.*

**Probabilité de prédation entre les stratégies :**

- Modèle 2 : Issue du nid ~ stratégie + (1 | site/année)

*Ce modèle est un GLMM binomial utilisant une fonction de lien de type « logistic exposure ». L'issue du nid correspond soit à la prédation, soit à l'éclosion.*

**Probabilité de prédation en fonction des variables comportementales et interaction avec**

**la stratégie :**

- Modèle 3 : Issue du nid ~ VCm\* stratégies + (1 | site/année)

*Ce modèle est un GLMM binomial utilisant une fonction de lien de type « logistic exposure ».*

**Figure 3\* - Probabilité de prédation en fonction des variables comportementales :**

- Modèle 4 : Issue du nid ~ VCm + (1 | site/année)

*Ces modèles (Modèles 2, 3 et 4) intègrent le temps d'exposition des nids à la prédation afin de prendre en compte le fait que les nids n'entrent pas dans l'étude dès la ponte et donc que nous manquons les nids prédatés tôt en saison (Shaffer, 2004). Un modèle 4 a été implémenté par stratégie.*

**Modèle de survie - Probabilité de prédation en fonction des variables comportementales :**

- Modèle 5 : Survie (age du nid au début du suivi, age du nid à la fin du suivi, issue du nid) ~ Variable comportementale + (1 | site/année)

*Ce modèle est un modèle de Cox (Proportional Hazard Cox's regression) à effets mixtes qui peut prendre en compte les données censurées (i.e. les nids dont on sait qu'ils ont survécu jusqu'à un certain « age » sans connaître l'issue de la période d'incubation (i.e. éclosion ou prédation).*



## Research

### Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers

Nicolas Meyer, Loïc Bollache, François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Jérôme Moreau, Eve Afonso, Anders Angerbjörn, Joël Bêty, Dorothée Ehrich, Vladimir Gilg, Marie-Andrée Giroux, Jannik Hansen, Richard B. Lanctot, Johannes Lang, Nicolas Lecomte, Laura McKinnon, Jeroen Reneerkens, Sarah T. Saalfeld, Brigitte Sabard, Niels M. Schmidt, Benoît Sittler, Paul Smith, Aleksandr Sokolov, Vasiliy Sokolov, Natalia Sokolova, Rob van Bemmelen and Olivier Gilg

N. Meyer (<https://orcid.org/0000-0001-7691-4384>) ✉ ([nicolasmeyer@bomtail.com](mailto:nicolasmeyer@bomtail.com)), L. Bollache (<https://orcid.org/0000-0003-0316-6746>), E. Afonso (<https://orcid.org/0000-0001-5836-9909>) and O. Gilg (<https://orcid.org/0000-0002-9083-4492>), UMR 6249 Chrono-environnement, Univ. de Bourgogne Franche-Comté, 16 route de Gray, FR-25000 Besançon, France. – NM, LB, OG, J. Moreau (<https://orcid.org/0000-0001-9984-0998>), V. Gilg, J. Lang (<https://orcid.org/0000-0002-7387-795X>), B. Sabard and B. Sittler, Groupe de Recherche en Ecologie Arctique, Francheville, France. JM also at: Biogéosciences, Équipe Ecologie-Evolution, Univ. de Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France. JL also at: Working Group for Wildlife Research at the Clinic for Birds, Reptiles, Amphibians and Fish, Justus Liebig Univ. Giessen, Giessen, Germany. BS also at: Chair for Nature Conservation and Landscape Ecology, Univ. of Freiburg, Freiburg, Germany. – F.-X. Dechaume-Moncharmont (<https://orcid.org/0000-0001-7607-8224>), Univ. Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, Villeurbanne, France. – A. Angerbjörn (<https://orcid.org/0000-0001-5535-9086>), Dept of Zoology, Stockholm Univ., Stockholm, Sweden. – J. Bêty (<https://orcid.org/0000-0002-8775-6411>), Dépt de Biologie, Chimie et Géographie and Centre d'Etudes Nordiques, Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada. – D. Ehrich, UiT – The Arctic Univ. of Norway, Tromsø, Norway. – M.-A. Giroux, K.-C.-Irving Research Chair in Environmental Sciences and Sustainable Development, Dépt de Chimie et de Biochimie, Univ. de Moncton, Moncton, NB, Canada. – J. Hansen (<https://orcid.org/0000-0002-2716-9928>) and N. M. Schmidt (<https://orcid.org/0000-0002-4166-6218>), Arctic Research Centre and Dept of Bioscience, Aarhus Univ., Roskilde, Denmark. – R. B. Lanctot (<https://orcid.org/0000-0001-9873-0199>) and S. T. Saalfeld (<https://orcid.org/0000-0002-6837-9729>), Division of Migratory Bird Management, U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, AK, USA. – N. Lecomte (<https://orcid.org/0000-0002-8473-5375>), Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Univ. de Moncton, Moncton, NB, Canada. – L. McKinnon, Dept of Multidisciplinary Studies, York Univ. Glendon Campus, Toronto, ON, Canada. – J. Reneerkens (<https://orcid.org/0000-0003-0674-8143>), Groningen Inst. for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), Univ. of Groningen, Groningen, the Netherlands, and: NIOZ Royal Netherlands Inst. for Sea Research, Dept of Coastal Systems and Utrecht Univ., Den Burg, Texel, the Netherlands. – P. Smith, Environment and Climate Change Canada, Ottawa, ON, Canada. – A. Sokolov (<https://orcid.org/0000-0002-1521-3856>) and N. Sokolova (<https://orcid.org/0000-0002-6692-4375>), Arctic Research Station of Inst. of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Labytnangi, Russia. – V. Sokolov (<https://orcid.org/0000-0002-0115-3151>), Inst. of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia. – R. van Bemmelen (<https://orcid.org/0000-0002-0688-7058>), Wageningen Marine Research, IJmuiden, the Netherlands, and: Bureau Waardenburg, Culemborg, the Netherlands.

#### Oikos

129: 1481–1492, 2020

doi: 10.1111/oik.07311

Subject Editor: Wendt Müller

Editor-in-Chief: Dries Bonte

Accepted 3 June 2020



[www.oikosjournal.org](http://www.oikosjournal.org)

Most birds incubate their eggs to allow embryo development. This behaviour limits the ability of adults to perform other activities. Hence, incubating adults trade off incubation and nest protection with foraging to meet their own needs. Parents can either cooperate to sustain this tradeoff or incubate alone. The main cause of reproductive failure at this reproductive stage is predation and adults reduce this risk by keeping the nest location secret. Arctic sandpipers are interesting biological models to investigate parental care evolution as they may use several parental care strategies. The three main incubation strategies include both parents sharing incubation duties ('biparental'), one parent incubating alone ('uniparental'), or a flexible strategy with both uniparental and biparental incubation within a population ('mixed'). By monitoring the incubation behaviour in 714 nests of seven sandpiper species across 12 arctic sites, we studied the relationship between incubation strategy and nest predation. First, we described how the frequency of incubation recesses (NR), their mean duration (MDR), and the daily total duration of recesses (TDR) vary among strategies. Then, we examined how the

relationship between the daily predation rate and these components of incubation behaviour varies across strategies using two complementary survival analysis. For uniparental and biparental species, the daily predation rate increased with the daily total duration of recesses and with the mean duration of recesses. In contrast, daily predation rate increased with the daily number of recesses for biparental species only. These patterns may be attributed to two independent mechanisms: cryptic incubating adults are more difficult to locate than unattended nests and adults departing the nest or feeding close to the nest can draw predators' attention. Our results demonstrate that incubation behaviour as mediated by incubation strategy has important consequences for sandpipers' reproductive success.

Keywords: Arctic shorebirds, breeding behaviour, incubation recesses, incubation strategy, nest survival, parental care

## Introduction

Parental care, defined as all types of behaviour displayed by a parent to enhance its offspring fitness, is shaped by the necessity to balance the costs of caring against the benefits of producing good quality offspring (Williams 1966, Sargent and Gross 1985, Gross 2005). Parental care strategies primarily emerge from the partitioning of parental duties between sexes and include a range of parental behaviours: complete absence of care, uniparental care (only one parent provides care), biparental care (both parents provide care), and cooperative breeding (Royle et al. 2012). Evolution has resulted in a diversity of parental care strategies in taxonomic groups of phylogenetically close species (Clutton-Brock 1991, Royle et al. 2012), and even within species (Webb et al. 1999).

In birds, the genus *Calidris* (Charadriiform, Scolopacids; hereafter referred as sandpipers) exhibits a diversity of parental care strategies that are associated with a diversity of social systems (Pitelka et al. 1974, Erckmann, 1983, Oring 1986, Borowik and McLennan 1999, Cockburn 2006). Most sandpipers breed in the Arctic during the short summer season and lay their eggs in a poorly insulated nest scrape that is exposed to the highly variable arctic weather (Reid et al. 2002, but see Tulp et al. 2012). Incubation is hence a crucial parental behaviour as adults must keep their eggs warm (Carey 1980) to ensure their development (Webb 1987) and survival. Indeed, incubating is an energetically costly behaviour, especially in the Arctic (Piersma et al. 2003, Cresswell et al. 2004, Tulp et al. 2009), and it prevents the adult from engaging in other activities such as foraging. Thus, sandpipers must regularly interrupt incubation to refuel (Tulp and Schekkerman 2006), and must balance their time between two mutually exclusive activities: incubation and foraging.

Sandpiper species can be classified in three groups according to their incubation strategy. In some species, both parents share incubation duties (biparental strategy), allowing one parent to forage while its partner is attending the nest. Biparental incubation guarantees a quasi-continuous incubation (Norton 1972, Bulla et al. 2014) and allows long daily feeding periods for each adult to access distant feeding sites and replenish individual reserves with no consequences for incubation (Bulla et al. 2015a). In other species, a single individual incubates (uniparental strategy) and performs the mutually exclusive activities of foraging and incubating alone (Tulp and Schekkerman 2006). Consequently, the nest

is left unattended during foraging bouts in uniparental species. Lastly, some sandpiper species have a flexible strategy, with some nests biparentally incubated and other nests being deserted by one of the adults either before or during incubation, resulting in uniparental incubation (Reneerkens et al. 2014, hereafter referred as mixed strategy).

The main cause of nest failure in birds is predation (Skutch 1949, Ricklefs 1969, Martin 1993) and shorebirds are no exception (Smith et al. 2007, Reneerkens et al. 2016). The predation pressure on sandpipers' eggs varies according to the composition and dynamic of local terrestrial communities (Gilg and Yoccoz 2010, McKinnon et al. 2013, 2014). Shorebirds have evolved a diversity of antipredator behaviours (e.g. distraction displays, aggressive behaviours such as mobbing; Gochfeld 1984) as well as mechanisms (e.g. reduction of smell; Reneerkens et al. 2005) to minimize the risk of nest predation. Yet their incubation behaviour is also playing an important role in the probability of a nest being found and depredated (Smith et al. 2012, Bulla et al. 2016), with higher nest survival usually reported for biparental species (Smith et al. 2007, but see Weiser et al. 2018). In addition, interspecific differences in nest survival rates have been related to nest attentiveness (i.e. proportion of time the nest is incubated; Norton 1972), with low attentiveness resulting in lower nest survival rates (Smith et al. 2012). Although incubation behaviour may explain part of the variability in nest survival rate across species, the exact relationship between incubation behaviour (constrained by the incubation strategy) and the probability of nest predation remains unclear, and the variability within these relationships across strategies has not been investigated. For instance, we still do not know how a given change in nest attentiveness affects the predation rate of nests for species that have different strategies.

Here we present the results of a circumpolar effort to monitor the incubation behaviour of seven sandpiper species across 12 study sites during three consecutive years (2016–2018). First, we describe the differences in incubation behaviour between species and strategies using three components of the incubation behaviour: the daily total duration of recesses, the daily number of recesses and the daily mean duration of recesses. Second, we studied the relationships between the three components of incubation behaviour and the daily predation rate and assessed whether they differed across strategies, using two different statistical approaches.

## Material and methods

### Study sites

The study was conducted at 12 sites across the Arctic (Fig. 1) during the summers of 2016–2018. Field sessions began in June at the southernmost sites and early July at the high-arctic sites. These sites represent a diversity of climates, topographies, vegetation and vertebrate communities. Churchill and Ammannäs are the southernmost sites and have a sub-arctic vegetation profile. Erkueta, in the south of the Yamal Peninsula, is also densely vegetated with mosses and erect shrubs dominating. Most other study sites have discontinuous vegetation cover and are dominated by graminoids, dwarf and prostrated shrubs (Fig. 1; Walker et al. 2005).

Despite these local differences in vegetation and climate, the communities of terrestrial vertebrates found on the 12 sites host similar functional guilds. Among herbivores, small rodents (lemmings and in low arctic sites, voles), geese, ptarmigans and hares are found at all sites. At most sites, one or two large herbivores (i.e. caribou or reindeer *Rangifer tarandus*, and muskox *Ovibos moschatus*) are also found, as well as one or a few small passerines (mainly Lapland longspur *Calcarius lapponicus*, and snow bunting *Plectrophenax nivalis*). At all sites, one to three species of sandpipers are regular breeders. Regarding predators, all sites host one to several species of avian predators (ravens *Corvus corax*, rough-legged hawks *Buteo lagopus*, snowy owls *Bubo scandiacus*, jaegers,

falcons and gulls). Finally, small mustelids (*Mustela* spp.) and the arctic fox *Vulpes lagopus*, which is usually considered as the main predator of bird nests in the Arctic (Young et al. in press, Larson 1960, McKinnon and Bêty 2009), are present and breeding at all sites while the red fox *Vulpes vulpes* is only found at the southernmost sites (McKinnon and Bêty 2009).

### Nest monitoring

At each site, we monitored the incubation behaviour of one to three species of sandpipers (seven species in total). Three species are uniparental (little stint *Calidris minuta*, Temminck's stint *Calidris temminckii* and white-rumped sandpiper *Calidris fuscicollis*), three species are biparental (dunlin *Calidris alpina*, Baird's sandpiper *Calidris bairdii* and semipalmated sandpiper *Calidris pusilla*), and one species, the sanderling *Calidris alba*, exhibits a mixed strategy with nests incubated by either two or only one adult in the same population (Reneerkens et al. 2011, Moreau et al. 2018). All species lay a typical clutch of four eggs (rarely three or five) in a shallow nest scrape directly on the tundra's surface (Reid et al. 2002).

Nests were located opportunistically by walking through suitable breeding habitats and flushing incubating birds, or by following birds back to their nests. Nests found with incomplete clutches were visited repeatedly during the following days to determine the exact date of incubation start. For complete clutches, the relative age of the nest (in days

#### Uniparental strategy:

Little stint (*Calidris minuta*).....1, 2  
 Temminck's stint (*Calidris temminckii*).....2, 3  
 White-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*).....7, 8, 9

#### Biparental strategy:

Dunlin (*Calidris alpina*) .....2, 4, 5, 10, 11, 12  
 Baird's sandpiper (*Calidris bairdii*).....7  
 Semipalmated sandpiper (*Calidris pusilla*).....11

#### Mixed strategy:

Sanderling (*Calidris alba*) .....4, 5, 6

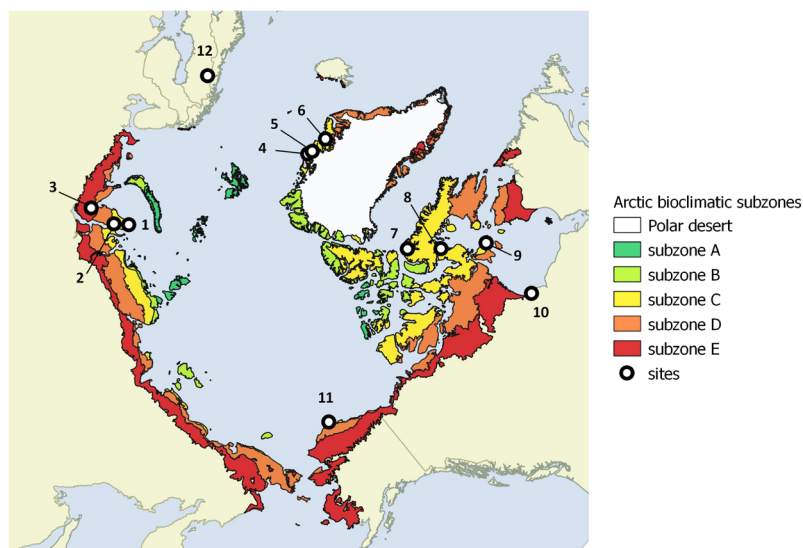


Figure 1. Circumpolar Arctic vegetation map, adapted from Walker et al. (2005), with numbers showing the location of study sites: 1. Belyi Island (BELY; 73.32N, 70.09E), 2. Sabeta (SABE; 71.24N 71.80E), 3. Erkueta (ERKU; 68.22N 69.15E), 4. Hochstetter Forland (HOCH; 75.15N 19.70W), 5. Zackenberg (ZACK; 74.47N 20.57W), 6. Karupelv (KVPE; 72.50N 24W), 7. Bylot (BYLO; 73.15N 80.00W), 8. Igloodik (IGLOO; 69.40N 81.60W), 9. East Bay (EABA; 63.98N 81.67W), 10. Churchill (CHUR; 58.70N 94.08W), 11. Utqiagvik/Point Barrow (UTQI; 71.28N 156.61W) and 12. Ammannäs (AMMA; 69.96N 16.29E). Subzones include subzone: (A) barren vegetation with 5% prostrated vascular plant and 40% mosses and lichens; (B) 5–25% dwarf prostrated vascular plants less than 5–10 cm tall and 60% cryptogams; (C) 5–50% vascular plants with shrubs less than 15 cm tall; (D) 50–80% vascular plants with shrubs 10–40 cm tall; (E) 80–100% vascular plants with shrubs and grass 20–50 cm tall. Density of vegetation increases from subzone A (i.e. patchy vegetation) to subzone E (i.e. continuous vegetation). Shorebird species included in this study are listed on the left of the map with the site numbers where they were investigated.



since initiation of incubation) was estimated (with a precision of 1–3 days) by floating one to three eggs of the clutch and using flotation curves (Mabee et al. 2006, Liebezeit et al. 2007). Expected hatch dates were then inferred from age estimates and average duration of incubation known for each species (Liebezeit et al. 2007).

### Incubation behaviour and nest fate

In each nest, we placed a temperature probe (Flylead thermistor PB 5009 with 60 cm cable) coupled to a data logger (Tinytag Plus2 TGP-4020) to continuously record the nest temperature. This design is widely used to monitor shorebirds' incubation patterns (Tulp and Schekkerman 2006, Smith et al. 2012) as it discriminates between periods of incubation and incubation recesses. The temperature probes were fixed to wooden sticks and anchored into the ground in the centre of the clutch, with the top of the probe levelled with the top of the eggs so as to be in continuous contact with the brood patch of the adults during incubation. Data loggers recorded nest temperature (accuracy of measurements: 0.2°C; temperature range: –40 to +125°C) every minute during the full incubation period, lasting for ca three weeks (data storage capacity: 22.2 days). Data loggers and the wires connecting it to the probe were buried or concealed using vegetation and substrate to avoid visual attraction of predators. Device deployment took approximately 5–10 min and all efforts were made to avoid leaving scent at the nest site to prevent attracting mammalian predators.

Data loggers were retrieved after the expected hatch date (unless the nest was still active and then nests were visited again before the end of the fieldwork session) and temperature records were extracted using the software Tinytag Explorer 5.0. The fate of each nest (depredated versus hatched) was visually inferred on a temperature plot by two independent observers (OG and NM) according to the temperature pattern recorded during the last 24 h of recorded incubation. A nest was considered depredated if the temperature suddenly dropped and permanently stayed at environmental temperatures (usually before the expected hatch date, see Supplementary material Appendix 1 Fig. A1, Weidinger 2006). A nest was considered successful if the temperature was steadily declining for 24 h ( $\pm 12$  h) within 2 days of the expected day of hatching (Tulp and Schekkerman 2006). In a preliminary step, we used field evidence of nests' fate (e.g. presence of piped eggs, hatched chicks or small eggshell fragments typical of hatched eggs in the bottom of the nest cup; Mabee 1997, Mabee et al. 2006) to validate that the method of fate determination based on the temperature record was trustworthy, but fate assignments as used in our analyses were only inferred from temperature records.

To describe incubation behaviour, we used the temperatures recorded shortly after the incubating adult had returned to the nest, after thermologgers were first deployed, until either the predation event or the beginning of the hatching event. At our arctic study sites, environmental temperature is always lower than the temperature of incubation (ca 41°C),

resulting in a drop in measured temperatures when the adult leaves the nest. We considered a recess (i.e. a period when eggs are not incubated) to start when the temperature dropped by  $\geq 3$  °C below the median incubation temperature of a nest (measured over 24 h periods) and to end when the temperature returned above this threshold (see Fig. 1 in Moreau et al. 2018). Hence, all temperature profiles shorter than 24 h were excluded from the analyses. For each nest and each day of monitoring, we calculated three components of incubation behaviour: the total duration of recesses (TDR), the number of recesses (NR) and the mean duration of recesses (MDR; equal to TDR/NR). Note that these components describe individual incubation behaviour for uniparental species only. For biparental species, they combine recesses from both incubating adults during their respective incubation bouts.

### Data analysis

Temperature measurements were obtained from 714 nests across all seven *Calidris* species monitored on the 12 study sites (Supplementary material Appendix 1 Table A1 and Fig. A2). We removed 104 nests when the thermologgers failed to record temperatures for at least 24 h (e.g. due to technical malfunctioning). Furthermore, in some of the 610 remaining nests, the temperature probe had moved during the monitoring period (for instance because the nest was built in too soft substrate) and temperature profiles had a decreasing trend, which limited our ability to detect some recesses. To prevent these unreliable records from affecting our analyses, all days when thermologgers recorded a daily median temperature below 36°C ( $n=68$  nests) were also removed. This approach led to a filtered data set of 542 nests with exploitable nest temperature data.

We first described the inter-specific variability of each component of the incubation behaviour. One linear mixed effect model was performed for each component of the incubation behaviour (i.e. TDR, NR and MDR), with the incubation behaviour component as the response, species as fixed effect and site, year and nest as nested random effects to account for non-independencies. We compared all pairs of species for each of the incubation behaviour components using a Tukey test with Holm–Bonferroni correction method. Linear mixed effect models were conducted using the 'lme4' package (Bates et al. 2015) while the 'multcomp' package (Hothorn et al. 2008) was used to perform post hoc analysis in program R (ver. 3.6.1, <[www.r-project.org](http://www.r-project.org)>).

We described the incubation behaviour of adults by the daily TDR, NR and MDR by averaging values over the entire monitoring period for each nest. To ensure that the averaged behaviour was representative, we only kept nests with a daily median temperature over 36°C for at least 20% of the monitoring period; this approach resulted in the removal of 16 additional nests from the remaining 542 nests. Moreover, an additional 17 nests were excluded from analyses carried on their fates (hatched versus depredated), as 9 nests were abandoned after the beginning of the monitoring and 8 had unclear fate (i.e. the two observers disagreed on the nest's

fate). Then, only data sub-sets with more than one suitable recording per species/site/year combination were kept. As the following models (see next paragraphs) can handle right censoring, nests with unknown fates were kept in our models. This approach resulted in a dataset of 505 nests (with 208 hatched and 229 depredated; see second column in Supplementary material Appendix 1 Table A1 and Figure A2).

We used generalized linear mixed-effect models (GLMMs) with a binomial error distribution and a logistic-exposure link function to test the effect of the average incubation behaviour on nest fate (hatched versus depredated). These 'logistic-exposure models' are similar to logistic models but integrate the exposure time between nest visits in the link function to explicitly take into account the delayed entry of nests in the study and the fact that early depredated nests are overlooked (Shaffer 2004). Logistic-exposure models yield the effect of predictors on the odds of daily nest predation. After running a model to test the effect of the strategy alone on the probability of nest predation, we also constructed separate models for each incubation behaviour component since some explanatory variables were mutually incompatible. For instance, TDR and NR were highly correlated (Pearson product-moment correlation coefficient  $r=0.615$ ,  $p$ -value  $< 0.001$ ) and could not be used in the same model because such an extreme collinearity was likely to strongly bias the analyses (Freckleton 2011). The fate of a nest was considered as the response and the incubation behaviour component as a fixed effect. Interactions between incubation behaviour components and incubation strategy (biparental, mixed and uniparental strategies) were tested using likelihood ratio tests to help select our most robust model. Finally, we also used one model per strategy to illustrate the strategy-specific relationship between incubation behaviour components and the probability of nest predation. For every logistic-exposure model, years nested within study sites were included as random effects (random intercepts) to account for the variability of environmental conditions across sites and between years at each site. Species, initially included as a random effect, were removed during model selection since the intraspecific variability was high compared to the interspecific variability (i.e. low repeatability) within strategies. GLMMs were conducted using the 'lme4' package (Bates et al. 2015) in program R.

In addition, we investigated the relation between average incubation behaviour and daily predation rates by using Cox proportional hazards models (hereafter Cox models). The most striking difference with logistic-exposure models is that Cox models do not assume constant probability of nest predation during the incubation period but consider that groups have proportional hazard functions and that only the baseline hazard function depends on time (Manolis et al. 2000, Nur et al. 2004, Shaffer 2004). Cox models return the effect of a one-unit change of the covariate on the change in hazard rate at a given age. To account for the dataset structure, mixed effect Cox models were implemented using each nest estimated age at the time the temperature probe was installed as

the beginning of the exposure period, and the nest's estimated age when fate was determined (or the probe retrieved) as the end of the exposure period. The fate of the nest was used as its status at the end of the exposure (hatched, depredated or censored if the nest was still incubated at the end of the monitoring period). In the end, Cox models were run using 469 nests for which an age could be estimated, for seven species and 12 sites (including 209 depredated nests; see third column in Supplementary material Appendix 1 Table A1) with a median age at discovery of ca 6 days (Supplementary material Appendix 1 Fig. A3). In these analyses, incubation behaviour components were still used as predictors in separate models to avoid collinearity, and sites and years (nested into sites) were still considered as nested random effects. Interactions between incubation behaviour components and the incubation strategy were tested. Survival analysis was conducted using the 'coxme' package (Bates et al. 2015) in the program R.

## Results

Incubation behaviour differed between species and across strategies (Fig. 2). TDR varied significantly with incubation strategies, with biparental species showing a lower TDR than both mixed and uniparental species. Regarding NR of each species, uniparental and biparental strategies also differed significantly: biparental species showed a lower NR than all other species, while sanderling and white-rumped sandpiper had lower NR than both little stint and Temminck's stint. Finally, only Temminck's stint had a significantly higher MDR than biparental species. Conversely, semipalmated sandpiper was the only biparental species with a significantly lower MDR than dunlin, mixed and uniparental species (Fig. 2).

After checking that the probability of nest predation did not significantly vary across strategies when only strategy was entered in the models (likelihood ratio test,  $\chi^2=1.8$ ,  $p$ -value=0.359), we found that the effect of TDR on the daily predation rate significantly varied between strategies (likelihood ratio test,  $\chi^2=6.6$ ,  $p$ -value=0.037). However, it did not significantly vary between uniparental and biparental strategies (likelihood ratio test,  $\chi^2=1.4$ ,  $p$ -value=0.244) but only between biparental and mixed strategies (likelihood ratio test,  $\chi^2=6.3$ ,  $p$ -value=0.012; Fig. 3A). This relationship was not significant for mixed species (Wald's test:  $z=0.2$ ,  $p$ -value=0.811, odds ratio=1.000), but it was positive for uniparental species with a 0.4% increase of the odds of daily nest predation for every one minute of increase in TDR (Wald's test:  $z=2.1$ ,  $p$ -value=0.036, odds ratio=1.004; Fig. 3A), as well as for biparental species with a 0.6% increase in odds of daily nest predation for every minute of increase in TDR (Wald's test:  $z=4.0$ ,  $p$ -value  $< 0.001$ , odds ratio=1.006). These results are corroborated by the overall pattern shown on Fig. 4, where depredated nests had a higher TDR than successful nests for most subsets.

Comparatively, the effect of NR on the daily predation rate varied significantly between strategies (likelihood ratio

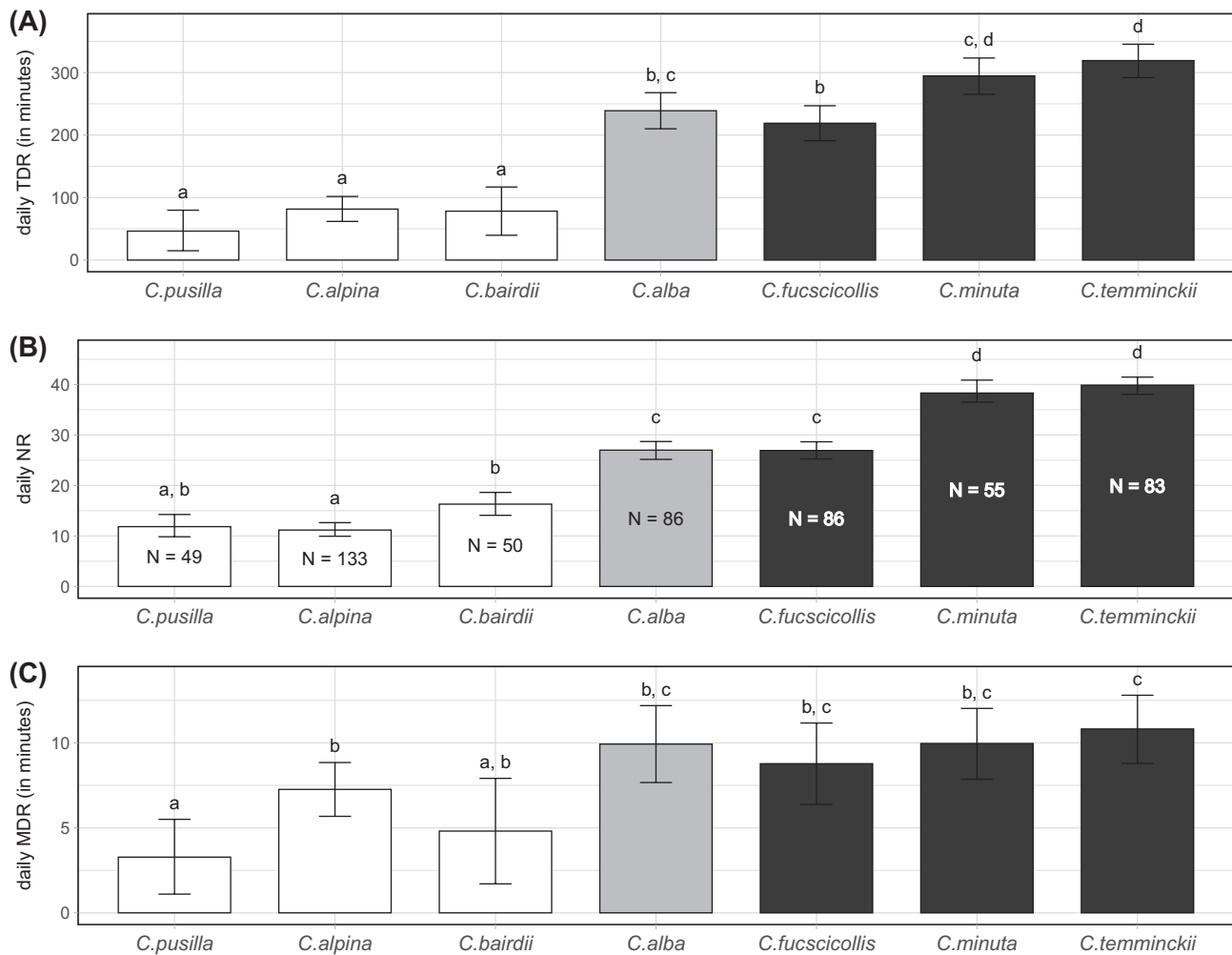


Figure 2. Mean daily total duration of recesses (TDR; A), number of recesses (NR; B) and mean duration of recesses (MDR; C) estimated for each species across all sites and years. Means are estimated through linear mixed effect models. Sample sizes indicated on panel B are the same for all panels. Error bars represent the 95% CI obtained through mean estimation. Species with different letters within each panel are significantly different and result from a post hoc analysis with paired differences. White, grey, and black bars correspond to species with biparental, mixed, and uniparental incubation strategies, respectively.

test,  $\chi^2 = 10.4$ ,  $p$ -value = 0.005; Fig. 3B). The daily predation rate was positively related to NR for biparental species (Wald's test:  $z = 3.7$ ,  $p$ -value < 0.001, odds ratio = 1.006), with a 6% increase of the odds of daily nest predation for each additional recess. Species with a mixed incubation strategy showed a similar but non-significant trend (Wald's test:  $z = 0.2$ ,  $p$ -value = 0.874, odds ratio = 1.003). Conversely, uniparental species showed a negative but non-significant relation between NR and the daily predation rate (Wald's test:  $z = -0.8$ ,  $p$ -value = 0.392, odds ratio = 0.988).

The effect of MDR did not significantly vary between incubation strategies (likelihood ratio test,  $\chi^2 = 0.4$ ,  $p$ -value = 0.797; Fig. 3C), but an increase in MDR was related to an increase of the daily predation rate (Wald's test:  $z = 2.4$ ,  $p$ -value = 0.018, odds ratio = 1.042), with a 4% increase of the odds of daily nest predation for every minute of increase in MDR.

Finally, mixed effect Cox models also confirmed the positive relation between TDR and predation risk (HR = 1.002,  $z = 3.0$ ,  $p$ -value = 0.003), with no significant difference between biparental and uniparental species (likelihood ratio test,  $\chi^2 = 1.2$ ,  $p$ -value = 0.264). As found with the logistic-exposure models, the incubation strategy significantly influenced the relation between NR and the instantaneous risk of nest predation (likelihood ratio test,  $\chi^2 = 9.0$ ,  $p$ -value = 0.011). For biparental species, an increase in the NR was related to an earlier nest predation (HR = 1.048,  $z = 3.1$ ,  $p$ -value = 0.002), whereas mixed species showed non-significant relation (HR = 1.024,  $z = 0.7$ ,  $p$ -value = 0.490) and uniparental species showed an opposite but non-significant relation (HR = 0.978,  $z = -1.6$ ,  $p$ -value = 0.110). Finally, MDR was positively related to the risk of nest predation (HR = 1.044,  $z = 2.4$ ,  $p$ -value = 0.015) and this relation did not significantly vary across strategies (likelihood ratio test,  $\chi^2 = 1.8$ ,  $p$ -value = 0.402).

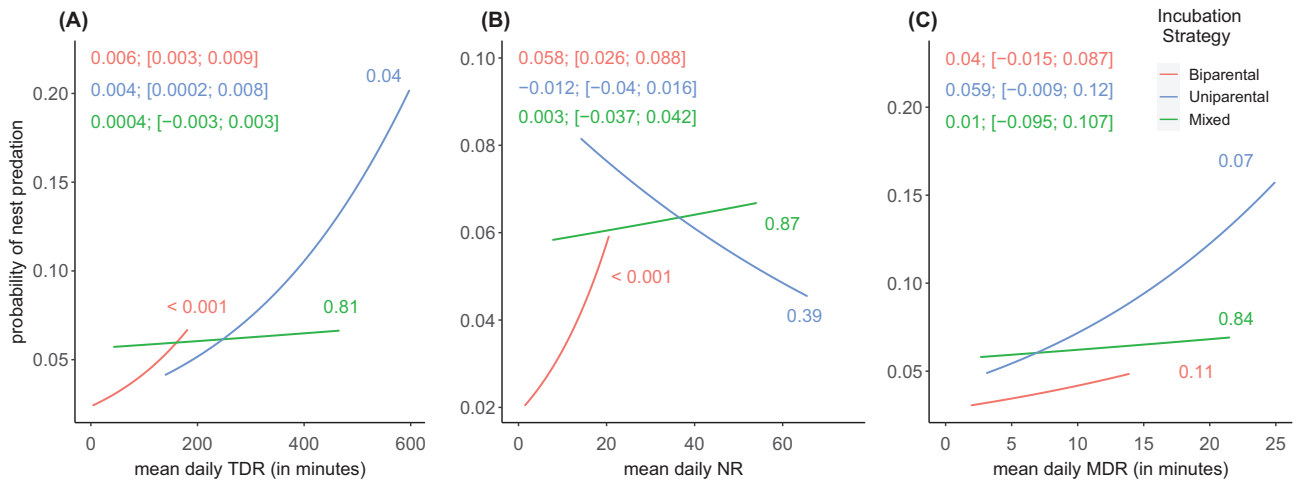


Figure 3. Relations between predation probability (y-axis) and mean daily total duration of recesses (TDR; A), number of recesses (NR; B), and mean duration of recesses (MDR; C) for species with biparental, mixed and uniparental incubation strategies. Log odds ratio of daily nest predation and confidence intervals are presented in each panel with the p-values next to corresponding curves (same colour as in legend).

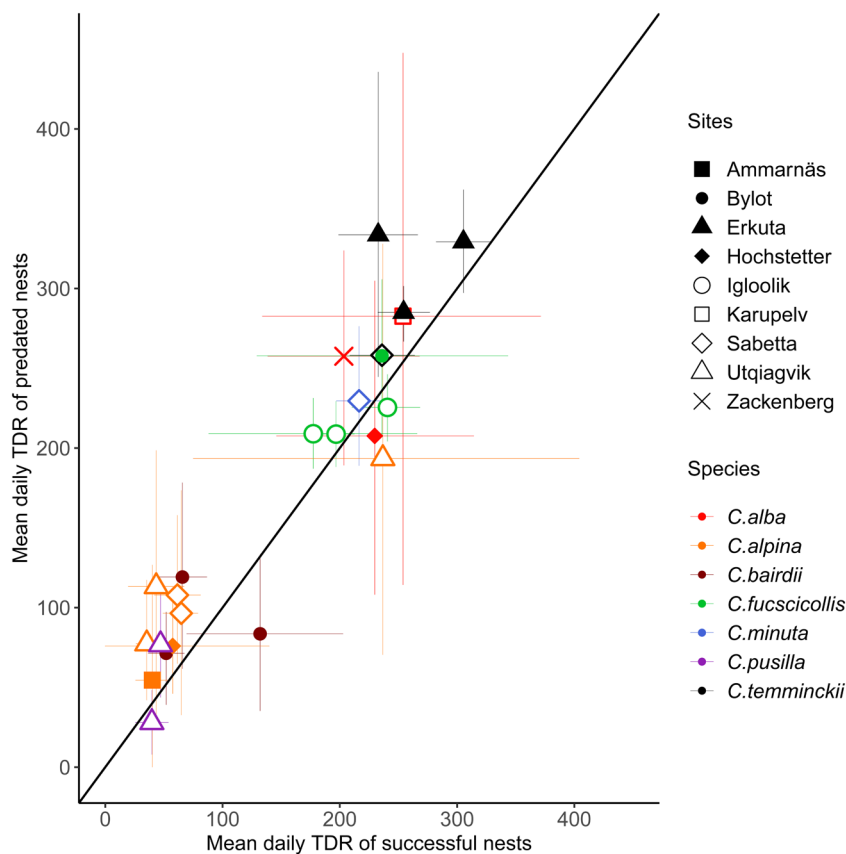


Figure 4. Relation between mean daily total duration of recesses (TDR) of depredated nests and TDR of successful nests (with 95% confidence interval) estimated for each species/study area combination. The black line represents equality for both fates. Means and confidence intervals were estimated using linear mixed effect models to consider intra and inter-nest variabilities. Data were restricted to a single species at a given site and year with a minimum of two nests per modality (i.e. depredated or hatched).



## Discussion

Small shorebirds such as sandpipers mainly rely on camouflage and stillness to keep the nest location undetected by predators (Larsen 1991, Larsen et al. 1996, Reneerkens et al. 2005, Buck 2016). However, adult sandpipers cannot incubate continuously and must regularly leave the nest to 'refuel' to ensure their own survival. The incubation behaviour can be described by the frequency and duration of adult foraging trips (i.e. recesses) and the resulting behavioural components vary across strategies (Cresswell et al. 2004, Reneerkens et al. 2011, Bulla et al. 2015a). We found that uniparental species showed a higher frequency and higher total duration of recesses compared to biparental species (Fig. 2). Smith et al. (2012) showed that the interspecific variability in nest survival could partly be explained by differences in incubation behaviour.

Interestingly, we found that it was not the incubation strategy per se that influenced the probability of nest predation. Instead, it was the time during which the nest was unattended (i.e. TDR, MDR) and the frequency of recesses (i.e. NR) that affected nest predation. Hence, when survival rates differ between strategies, this is most probably a result of quantitative differences in their incubation recess behaviour, rather than qualitative differences in the ability of predators to discover nests of a given strategy (see also Smith et al. 2012).

Increasing TDR resulted in a higher probability of nest predation for both uniparental and biparental incubation strategies, supporting the results of Smith et al. (2012). However, we found a positive relation between probability of nest predation and NR, consistent with Smith's et al. (2012), for biparental species only. Conversely, statistically non-significant negative relationship was found between NR and the probability of nest predation for uniparental species. Finally, the probability of nest predation was positively related to MDR for both uniparental and biparental strategies. The single mixed species (sanderling) showed no significant relationship between their incubation behaviour and the probability of nest predation, even if they could not be distinguished from other strategies when studying the effect of MDR. Such a result may arise from the high variability of the incubation behaviour of sanderlings, due to their flexible strategy. Interestingly, the Cox and logistic-exposure models produced similar results, which might suggest a constant predation probability during the incubation period.

Two independent mechanisms could explain our findings. First, unattended nests may be more visible to predators. Indeed, sandpipers nest directly on the ground (Reid et al. 2002) and most species monitored in this study choose exposed nest sites that allow early predator detection but confer little nest concealment (Götmark et al. 1995, Koivula and Rönkä 1998, Amat and Masero 2004). Adult presence on the nest could confer passive protection as they cover their eggs with their cryptic upper parts (Weidinger 2002, Buck 2016). Egg camouflage may also be important to reduce predation

risk during nest recesses (Šálek and Cepáková 2006) but is probably less effective than plumage crypsis (Swanson et al. 2012), although we are not aware of any specific experiment that evaluates these two types of camouflage for *Calidris* species. This could explain why a decrease in the overall attentiveness (i.e. higher TDR) is related to a higher predation probability for both uniparental and biparental species.

Second, movements of adults near the nest may draw the attention of the predator and reveal the nest location as hypothesized by Skutch (1949) for passerines. Several studies support this hypothesis for passerines (Conway and Martin 2000, Matysioková and Remeš 2018), and Smith et al. (2012) present similar correlational support for nidifugous shorebirds. Moreover, the fact that sandpipers use distraction behaviour to divert predators from their nests (i.e. active deception; Gochfeld 1984, Montgomerie and Weatherhead 1988, Smith and Edwards 2018) also suggests that arctic predators are attracted to movements.

Considering NR as a proxy for movements to/from the nest, we found that only biparental species seemed to face higher predation rates when more mobile (Fig. 3b). The reason for this difference is unclear since, in absolute values, biparental species have much lower number of recesses (NR) values than uniparental and mixed species (Fig. 2b). This result might be due to the suspected more conspicuous behaviour (i.e. social interactions) of biparental species when flushed or taking turns at the nest site, as compared to uniparental species that are usually more discrete during these critical events (Larsen 1991). The negative trend found between NR and predation in uniparental species is also counterintuitive as we would expect them to feed closer to the nest due to their much shorter feeding bouts. Indeed, if movements attract predators, then foraging near the nest during recesses should be detrimental in revealing nest location. By showing that it is less risky for uniparental species to have more shorter, rather than few longer recesses, our results do not support such an explanation and rather suggest that uniparental species can feed at safe distances from the nest even during short recesses. However, because NR and MDR are negatively correlated, the higher predation rates observed for large MDR values (associated with low NR) could also simply be the result of longer feeding bouts spent close to the nest. Indeed, if we assume that uniparental species always feed close to the nest (at distances unrelated to MDR), then longer periods of activity near the nest (i.e. larger MDR regardless of NR values) could also explain this relation. Conversely, if larger values of MDR are associated to distant feeding spots, then our results could suggest that passive (crypsis) or active (distraction) protection behaviour of adults (Weidinger 2002, Lameris et al. 2018) are more important than movements to explain the breeding success of *Calidris* nests.

Regardless of what mechanisms lead to our results, a tradeoff should emerge for uniparental species regarding the distance from their nest when foraging and their ability to protect their clutch. Unfortunately, too little is known about the off-nest behaviour and feeding range of arctic

sandpipers (Bulla et al. 2015b). Investigating how sandpipers behave when off the nest and when departing/returning to their nest would provide important insight on how they manage to keep their nest location undiscovered. We are only aware of a few descriptions of off nest behaviour (Cartar and Montgomerie 1985).

Incubation behaviour that prolongs the incubation period may also indirectly influence the probability of nest predation due to the increased length of exposure (Bosque and Bosque 1995, Tombre and Erikstad 1996). Embryo development is directly dependent on nest temperatures maintained during incubation (Webb 1987). Lowered nest attentiveness, exposes eggs to lower temperatures in the Arctic and slows down embryo's development (Olson et al. 2006, Martin et al. 2007). Uniparental species, in particular, may have prolonged nest incubation periods due to their lower attentiveness, but mechanisms such as increasing egg temperature (Hepp et al. 2006, Reneerkens et al. 2011) may help to (partially) compensate. According to our results, a poorly attended nest has a higher probability of being depredated per day, but it may also have a lower survival rate over the entire incubation period due to a possible lengthening of this period.

Weather conditions are highly variable in the Arctic and extreme cold weather events can severely cool eggs left unattended, reduce the prey availability for adults (i.e. terrestrial arthropods; MacLean and Pitelka 1971, Schekkerman et al. 2003), as well as increase the metabolic rate necessary for adults to stay warm (Wiersma and Piersma 1994, Piersma et al. 2003). Hence, sandpipers may adopt a plastic behavioural response to avoid exposing their eggs to unfavourable conditions and to take advantage of the best foraging opportunities. During cold spells, uniparental species perform fewer but longer recesses (Cartar and Montgomerie 1985, Tulp and Schekkerman 2006, Reneerkens et al. 2011), whereas biparental species such as dunlin *C. alpina* (Tulp and Schekkerman 2006) and semipalmated sandpipers *C. pusilla* (Norton 1972, Bulla et al. 2015a) show no effect of temperature on their incubation behaviour. Hence, uniparental species should suffer an increased rate of nest predation compared to biparental species during inclement weather. This may become even more problematic due to the increasing variability in weather that is associated with climate change (Schmidt et al. 2019). In this study, we controlled for the effect of the site and the site-specific effect of year (i.e. average abiotic and biotic conditions may change across years at each site) on the response variable's variance by using both factors as random effects in our models. However, we currently lack a precise description of the immediate and dynamical effects of abiotic conditions on incubation behaviour. Such information is needed to understand the influence of changing conditions on the reproductive success of shorebirds using different incubation strategies (Matysioková and Remeš 2018).

Among biotic factors, the level of predation pressure on sandpipers' nests could also lead to changes in incubation behaviour that ultimately affects nest predation. For example,

the arctic fox is the most opportunistic terrestrial predator in the tundra (Larson 1960, Dalerum and Angerbjörn 2000, Elmhagen et al. 2000, Gilg et al. 2006, McKinnon and Bêty 2009) and its density and diet vary according to local community dynamics (Angerbjörn et al. 1999, Gilg et al. 2003) present across years and even within a season (Smith and Wilson 2010). This ultimately influences predation pressure on sandpiper's nests (Blomqvist et al. 2002, Fraser et al. 2013). Furthermore, the perception of predation risk can strongly influence the behaviour of breeding birds (e.g. a decrease in the frequency of feeding trips, Conway and Martin 2000, Ghalambor and Martin 2002, Fontaine and Martin 2006). Hence, the relationship between the incubation behaviour of sandpipers and the probability of nest predation will also depend on their ability to detect and respond to changes in trophic and behavioural interactions with their predators.

Ongoing global changes deeply impact the population dynamics of many arctic species, including changes in predation rate and breeding success of shorebird nests (van der Putten et al. 2004, Ims and Fuglei 2005, Gilg et al. 2009, 2012, Post et al. 2009). In this context, studying variation in parental care and its consequences offers unique opportunities to investigate how future reproductive success may change and to assess adaptive capacities of migratory species under changing environmental conditions.

#### Data availability statement

Data are available from the Dryad Digital Repository: <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.0rxwdbxr2>> (Meyer et al. 2020).

*Acknowledgements* – We are particularly grateful to all people who help to collect the field data used in this study: Vadim Heuacker (HOCH, SABE), Eric Buchel (HOCH), Jasper Koster (ERKU, HOCH), Ivan Fufachev (ERKU, SABE), Don-Jean Léandri-Breton (SABE), Tom Versluijs (ZACK), Marleen Eikelenboom (ZACK), Leah Wright (CHUR), Victor Olek (CHUR), Kerrith McKay (CHUR), Taylor Brown (CHUR), Felix Normann (KVPE), Philipp Weiner (KVPE), Sven Büchner (KVPE), Laurent Montagno (IGLO), Marianne Gousy-Leblanc (IGLO), Audrey Bédard (IGLO), Sarah Jacques (IGLO), Tim van der Meer (AMMA), Christian Hoefs (AMMA), Michiel Elderenbosch (AMMA), Peter Antkowiak (AMMA), Morrison Pot (AMMA), Birgith Underthurner (AMMA), Therese Flink (AMMA), Ben Lagassé (UTQI), Wyatt Egelhoff (UTQI), Jillian Cosgrove (UTQI), and Laura Makielski (UTQI).

*Funding* – This study was supported by the French Polar Institute (program '1036 Interactions'), PRC CNRS Russie (program 'ECCVAT'; SABE and ERKU), the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC; IGLO), the Polar Continental Shelf Program (IGLO), the Canada Chair Research Program (IGLO), the Churchill Northern Studies Centre (CHUR), the Northern Studies Training Program (CHUR), the Russian Fund for Basic Research (grants no. 18-54-15013 and no. 18-05-60261; ERKU, SABE, BELY), Yamal-LNG (SABE), Gazpromtrans (ERKU), NGO Russian Center of Development of the Arctic (ERKU), the Netherlands Polar Program of the Netherlands Organization for Scientific research (grant no. 866.15.207 and

no. 886.13.005; ZACK and AMMA) the Danish Environmental Protection Agency (ZACK), the Metawad project awarded by Waddenfonds (WF209925; ZACK), U.S. Fish and Wildlife Service (UTQI), Arctic Landscape Conservation Cooperative (UTQI), and the National Fish and Wildlife Foundation (UTQI).

*Author contributions* – NM, LB and OG led the design, analyses and writing of this manuscript, with substantial contribution from FXDM. All other authors collected the data and/or significantly contributed to the manuscript.

## References

- Amat, J. A. and Masero, J. A. 2004. Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. – *Anim. Behav.* 67: 293–300.
- Angerbjörn, A. et al. 1999. Predator–prey relationships: arctic foxes and lemmings. – *J. Anim. Ecol.* 68: 34–49.
- Bates, D. et al. 2015. lme4: linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. – *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Blomqvist, S. et al. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. – *Oecologia* 133: 146–158.
- Borowik, O. A. and McLennan, D. A. 1999. Phylogenetic patterns of parental care in calidridine sandpipers. – *Auk* 116: 1107–1117.
- Bosque, C. and Bosque, M. T. 1995. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. – *Am. Nat.* 145: 234–260.
- Buck, C. L. 2016. Biological rhythms: wild times. – *Nature* 540: 49–50.
- Bulla, M. et al. 2014. Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? – *Behav. Ecol.* 25: 152–164.
- Bulla, M. et al. 2015a. Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. – *Behav. Ecol.* 26: 30–37.
- Bulla, M. et al. 2015b. Off-nest behaviour in a biparentally incubating shorebird varies with sex, time of day and weather. – *Ibis* 157: 575–589.
- Bulla, M. et al. 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. – *Nature* 540: 109–113.
- Carey, C. 1980. The ecology of avian incubation. – *BioScience* 30: 819–824.
- Cartar, R. V. and Montgomerie, R. D. 1985. The influence of weather on incubation scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. – *Behaviour* 95: 261–289.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. – Princeton University Press.
- Cockburn, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. – *Proc. R. Soc. B* 273: 1375–1383.
- Conway, C. J. and Martin, T. E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. – *Evolution* 54: 670–685.
- Cresswell, W. et al. 2004. The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. – *Behav. Ecol.* 15: 498–507.
- Dalerum, F. and Angerbjörn, A. 2000. Arctic fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv valley, East Greenland, during a summer with low lemming density. – *Arctic* 53: 1–8.
- Elmhagen, B. et al. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. – *J. Zool.* 251: 139–149.
- Erckmann, W. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: an evaluation of hypotheses. – In: Wasser, S. K. (ed.), *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press, pp. 113–168.
- Fontaine, J. J. and Martin, T. E. 2006. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. – *Am. Nat.* 168: 811–818.
- Fraser, J. D. et al. 2013. The red knot (*Calidris canutus rufa*) decline in the western hemisphere: is there a lemming connection? – *Can. J. Zool.* 91: 13–16.
- Freckleton, R. 2011. Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 91–101.
- Ghalambor, C. K. and Martin, T. E. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. – *Behav. Ecol.* 13: 101–108.
- Gilg, O. and Yoccoz, N. G. 2010. Explaining bird migration. – *Science* 327: 276–277.
- Gilg, O. et al. 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator–prey community. – *Science* 302: 866–868.
- Gilg, O. et al. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. – *Oikos* 113: 193–216.
- Gilg, O. et al. 2009. Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. – *Global Change Biol.* 15: 1634–2652.
- Gilg, O. et al. 2012. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. – *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1249: 166–190.
- Gochfeld, M. 1984. Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds. – In: Burger, J. and Olla, B. L. (eds), *Shorebirds: breeding behavior and populations*. Springer US, pp. 289–377.
- Götmark, F. et al. 1995. Nest site selection: a tradeoff between concealment and view of the surroundings? – *J. Avian Biol.* 26: 305–312.
- Gross, M. R. 2005. The evolution of parental care. – *Q. Rev. Biol.* 80: 37–45.
- Hepp, G. R. et al. 2006. Maternal effects in wood ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. – *Funct. Ecol.* 20: 308–314.
- Hothorn, T. et al. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. – *Biom. J.* 50: 346–363.
- Ims, R. A. and Fuglei, E. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. – *BioScience* 55: 311–322.
- Koivula, K. and Rönkä, A. 1998. Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader, Temminck's stint (*Calidris temminckii*). – *Oecologia* 116: 348–355.
- Lameris, T. K. et al. 2018. Nest defensibility decreases home-range size in central place foragers. – *Behav. Ecol.* 29: 1038–1045.
- Larsen, T. 1991. Anti-predator behaviour and mating systems in waders: aggressive nest defence selects for monogamy. – *Anim. Behav.* 41: 1057–1062.
- Larsen, T. et al. 1996. Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. – *Biol. J. Linn. Soc.* 58: 409–439.
- Larson, S. 1960. On the influence of the arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of arctic birds. – *Oikos* 11: 276–305.
- Liebezeit, J. R. et al. 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. – *Condor* 109: 32–47.



- Mabee, T. J. 1997. Using eggshell evidence to determine nest fate of shorebirds. – *Wilson Bull.* 109: 307–313.
- Mabee, T. J. et al. 2006. Using egg flotation and eggshell evidence to determine age and fate of Arctic shorebird nests. – *J. Field Ornithol.* 77: 163–172.
- MacLean, S. F. and Pitelka, F. A. 1971. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near barrow. – *Arctic* 24: 19–40.
- Manolis, J. C. et al. 2000. Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation. – *Auk* 117: 615–626.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. – *Am. Nat.* 141: 897–913.
- Martin, T. E. et al. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. – *Evolution* 61: 2558–2569.
- Matysioková, B. and Remeš, V. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. – *Evolution* 72: 2214–2224.
- McKinnon, L. and Bêty, J. 2009. Effect of camera monitoring on survival rates of high-arctic shorebird nests. – *J. Field Ornithol.* 80: 280–288.
- McKinnon, L. et al. 2013. Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. – *Oikos* 122: 1042–1048.
- McKinnon, L. et al. 2014. Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: a test of the alternative prey hypothesis. – *Auk* 131: 619–628.
- Meyer, N. et al. 2020. Data from: nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. – *Dryad Digital Repository*, <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.0rxwdbx2>>.
- Montgomerie, R. D. and Weatherhead, P. J. 1988. Risks and rewards of nest defence by parent birds. – *Q. Rev. Biol.* 63: 167–187.
- Moreau, J. et al. 2018. Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. – *Ibis* 160: 13–22.
- Norton, D. W. 1972. Incubation schedules of four species of calidridine sandpipers at Barrow, Alaska. – *Condor* 74: 164–176.
- Nur, N. et al. 2004. Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using loggerhead shrikes. – *Condor* 106: 457–471.
- Olson, C. R. et al. 2006. Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. – *Physiol. Biochem. Zool.* 79: 927–936.
- Oring, L. W. 1986. Avian polyandry. – In: Johnston, R. F. (ed.), *Current ornithology: volume 3*. Springer US, pp. 309–351.
- Piersma, T. et al. 2003. High daily energy expenditure of incubating shorebirds on high arctic tundra: a circumpolar study. – *Funct. Ecol.* 17: 356–362.
- Pitelka, F. A. et al. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. – *Integr. Comp. Biol.* 14: 185–204.
- Post, E. et al. 2009. Ecological dynamics across the arctic associated with recent climate change. – *Science* 325: 1355–1358.
- Reid, J. M. et al. 2002. Nest scrape design and clutch heat loss in pectoral sandpipers (*Calidris melanotos*). – *Funct. Ecol.* 16: 305–312.
- Reneerkens, J. et al. 2005. Switch to diester preen waxes may reduce avian nest predation by mammalian predators using olfactory cues. – *J. Exp. Biol.* 208: 4199–4202.
- Reneerkens, J. et al. 2011. Do uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? – *PLoS One* 6: e16834.
- Reneerkens, J. et al. 2014. Within-population variation in mating system and parental care patterns in the sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. – *Auk* 131: 235–247.
- Reneerkens, J. et al. 2016. Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. – *Ecol. Evol.* 6: 7375–7386.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. – *Smithson. Contrib. Zool.* 9: 1–48.
- Royle, N. J. et al. 2012. The evolution of parental care. – Oxford Univ. Press.
- Šálek, M. and Cepáková, E. 2006. Do northern lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation. – *Folia Zool.* 55: 43–51.
- Sargent, R. C. and Gross, M. R. 1985. Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 43–45.
- Schekkerman, H. et al. 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. – *Oecologia* 134: 332–342.
- Schmidt, N. M. et al. 2019. An ecosystem-wide reproductive failure with more snow in the arctic. – *PLoS Biol.* 17: e3000392.
- Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. – *Auk* 121: 526–540.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? – *Ibis* 91: 430–455.
- Smith, P. A. and Wilson, S. 2010. Intra-seasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. – *Oecologia* 163: 613–624.
- Smith, P. A. and Edwards, D. B. 2018. Deceptive nest defence in ground-nesting birds and the risk of intermediate strategies. – *PLoS One* 13: e0205236.
- Smith, P. A. et al. 2007. Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. – *Condor* 109: 15–31.
- Smith, P. A. et al. 2012. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. – *Anim. Behav.* 84: 835–842.
- Swanson, L. et al. 2012. Differential response of nest predators to the presence of a decoy parent in artificial nests. – *Bird Study* 59: 96–101.
- Tombre, I. M. and Erikstad, K. E. 1996. An experimental study of incubation effort in high-arctic barnacle geese. – *J. Anim. Ecol.* 65: 325–331.
- Tulp, I. and Schekkerman, H. 2006. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. – *J. Avian Biol.* 37: 207–218.
- Tulp, I. et al. 2009. Energetic demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental shorebird breeding in the high arctic. – *Auk* 126: 155–164.
- Tulp, I. et al. 2012. Eggs in the freezer: energetic consequences of nest site and nest design in arctic breeding shorebirds. – *PLoS One* 7: e38041.
- van der Putten, W. H. et al. 2004. Trophic interactions in a changing world. – *Basic Appl. Ecol.* 5: 487–494.
- Walker, D. A. et al. 2005. The circumpolar arctic vegetation map. – *J. Veg. Sci.* 16: 267–282.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. – *Condor* 89: 874–898.
- Webb, J. N. et al. 1999. Multiple patterns of parental care. – *Anim. Behav.* 58: 983–993.

- Weidinger, K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. – *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- Weidinger, K. 2006. Validating the use of temperature data loggers to measure survival of songbird nests. – *J. Field Ornithol.* 77: 357–364.
- Weiser, E. L. et al. 2018. Effects of environmental conditions on reproductive effort and nest success of arctic-breeding shorebirds. – *Ibis* 160: 608–623.
- Wiersma, P. and Piersma, T. 1994. Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of red knots. – *Condor* 96: 257–279.
- Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. – *Am. Nat.* 100: 687–690.
- Young, K. G. et al. Does camera presence influence predation pressure on arctic-breeding shorebird nests in East Bay, Southampton Island. – *Arctic*, in press.

Supplementary material (available online as Appendix oik-07311 at <[www.oikosjournal.org/appendix/oik-07311](http://www.oikosjournal.org/appendix/oik-07311)>). Appendix 1.



## Chapitre 4

Breeding strategies in a constrained and changing environment: a review for arctic sandpipers.



## 1. INTRODUCTION

One of the major current challenge for ecologists is to provide policymakers with knowledge about how ecosystems respond to climate change and how to prevent, or at least mitigate, the forecasted losses in biodiversity. Urged by this context, many research projects focused on the responses of various taxa to their changing environment in terms of phenology (Cohen et al., 2018; Kharouba et al., 2018), distribution (Parmesan et al., 1999; Lenoir et al., 2008; Moritz et al., 2008; Pinsky et al., 2020) and population dynamics (Sæther et al., 2000; Both et al., 2006). Although it has been very important to acknowledge how populations or species respond to climate change, such responses seem highly idiosyncratic (Auer and King, 2014; Bradshaw et al., 2014). Such a variability may partly result from differences in individual ability to mitigate the effect of climate change on their fitness between populations, which results from phenotypic plasticity. Studying physiological responses of organisms to variable abiotic conditions (e.g. thermal limits in ectotherms; Somero, 2010; Huey et al., 2012; Hoffmann et al., 2013) has been instrumental to describe the range of conditions an organism can cope with and the importance of phenotypic plasticity in its ability to persist in new conditions. However, species being embedded in communities, their responses to climate change may also be affected by other species' responses (i.e., through interactions; Tylianakis et al., 2008; van der Putten et al., 2010; Cahill et al., 2013; Ockendon et al., 2014) and using only physiological aspects would entails the robustness of our predictions. Hence, to get a comprehensive understanding on how species and populations will cope with climate-induced impacts, one should also study the ability of individuals and populations to adaptively respond (through phenotypic plasticity or flexibility) to both direct (abiotic) and indirect (biotic) effects of climate change. Such responses may mitigate the effects of climate change on organisms' fitness and may allow some populations to persist in their environment.

Although it has been overlooked in the study of animal responses to climate change, behavioural ecology offers an interesting framework, as behaviour can be highly flexible (Piersma and Drent, 2003; Snell-Rood, 2013) and so may allow species to respond to short-term variations in their environment (Buchholz, 2007; Buchholz et al., 2019). Moreover, animal behaviour has important implications on individual's fitness, in addition to shaping



inter-specific relationships (Density vs Trait mediated interactions, Křivan and Schmitz, 2004; Harmon and Barton, 2013) and this allows us to relate behaviours to reproductive success and population dynamics. Constrained by other life-history traits, behavioural flexibility and the ability of individuals to rapidly and adaptively respond to perceived environmental changes should hence considerably help us to refine predictions about direct and indirect effects of climate change on population dynamics.

We must first consider that individuals cope with different sets of pressures during their life cycle, and that some periods are more critical than others for their population dynamic (also with potential long-term effects). Reproduction and post-zygotic parental care are especially important as they determine the reproductive success, the recruitment and the fitness of future generations. During this period, the behaviour of breeding adults results from the resolution of a trade-off between investing their limited time and energy into reproduction, or into their own survival (Williams, 1966; Trivers, 1972). When conditions change, costs and benefits of both maintenance and reproduction vary and it may become advantageous for adults to change their behaviour.

Parental care, defined as every parental behaviours that enhance offspring fitness, takes a great diversity of forms (hereafter called “parental care strategies”) that differ according to the involvement of both social parents (i.e. biparental, uniparental) and potential helpers (alloparental care) (Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012). Different forms of parental care can be associated to different life-history strategies: cooperation between mates (and eventually helpers) to secure few reproductive events vs. uniparental care or no parental care that allow multiple reproductive events (Cockburn, 2006). However, different parental care strategies come with different constraints that may influence the ability of parents to respond adaptively to environmental changes (i.e. biotic and abiotic effects).

Shorebirds have attracted scientists’ attention for long, as they show a diversity of breeding systems, including various parental care strategies, in sympatric species that otherwise share many life-history traits (Pitelka et al., 1974; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Székely and Reynolds, 1995; Reynolds and Székely, 1997a; Borowik and McLennan, 1999; Cockburn, 2006; Székely et al., 2006). Among shorebirds, a diversity of species (hereafter called “arctic shorebirds”) undertake long migrations to reach the Arctic where they breed during the narrow productive season, in summer. In such unpredictable and sometimes harsh





environments, arctic shorebirds evolved various strategies. Some authors proposed to split species into two main categories according to their strategy: “conservative species” being monogamous, showing a high site faithfulness as well as relatively steady nesting densities and reproductive success, as opposed to “opportunistic species” being polygamous with a low site-faithfulness as well as variable nesting densities and reproductive success (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974; Saalfeld and Lanctot, 2015). Conservative species show biparental care during incubation whereas opportunistic species show uniparental care with three possible systems: female only care, male only care or one adult cares regardless of its sex (Pitelka et al., 1974; Cramp and Simmons, 1983).

Here, we are particularly interested in reviewing the strategy-specific flexibility of arctic shorebirds incubation behaviour, as post-hatching care is more variable among species with females usually deserting their mate and chicks in conservative biparental species (Erckmann, 1983; Oring and Lank, 1984; Miller, 1985; Gratto-Trevor, 1991; Székely and Reynolds, 1995). The incubation period is especially critical for shorebirds’ reproductive success as it begins early in the summer season (when conditions can be harsh), it is energetically costly (Williams, 1996; Tinbergen and Williams, 2002), and exposes all eggs to predation (Ricklefs, 1969; Martin, 1993). Moreover, incubation prevents adults from performing other activities such as foraging (Yom-Tov and Hilborn, 1981b; Tulp and Schekkerman, 2006). Since all arctic shorebirds are income breeders (Drent and Daan, 1980; Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; but see Morrison and Hobson, 2004), they must forage every day to sustain their costly activities and incubation behaviour reflects a trade-off between incubation and foraging. Incubation strategies (uniparental or biparental, *sensu* Williams, 1996) importantly affect adults’ energy expenditure (thermoregulation and incubation; Cresswell et al., 2003; Bulla et al., 2015a) as well as its time budget. In conservative biparental species, the share of incubation duties between mates allows a quasi-continuous heat input into the eggs and gives both mates an important part of each day to forage under the arctic permanent daylight (Norton, 1972; Cresswell et al., 2003; Tulp, 2007; Bulla et al., 2014, 2015b; Meyer et al., 2020). Conversely, in opportunistic uniparental species, foraging and incubating being mutually exclusive activities, the nest is left unattended during foraging bouts (Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Meyer et al., 2020). The incubation behaviour differs between strategies with more frequent incubation recesses



(incubation interruptions) and an overall lower attentiveness (i.e. proportion of time the nest is incubated; Norton, 1972) for uniparental species. However, these strategies may also constrain adults' behavioural flexibility.

The Arctic is currently warming at a rate ca. twice higher than what is described globally (IPCC, 2014). This trend is associated with changes in precipitation regimes (e.g. more snowfalls in winter) and more frequent extreme climatic events such as cold spells, summer storms, rain on snow, etc. (Callaghan et al., 2004; Serreze and Barry, 2011; Collins et al., 2013; IPCC, 2014). Moreover, arctic terrestrial communities being relatively simple, with few interacting species (i.e., low functional redundancy, Summerhayes and Elton, 1923; Krebs et al., 2003; Post et al., 2009; Legagneux et al., 2012), their resilience against perturbations is relatively low. Such rapid changes and increased variability may profoundly affect community structures and dynamics (Gilg et al., 2012). In this context, we aim at reviewing how life-history strategies (conservative biparental vs. opportunistic uniparental) affect the ability of arctic shorebirds to persist in such changing conditions. First, we will focus on differences of the parents' behavioural responses to variations of the abiotic conditions between strategies. In this part, we will also discuss the influence of strategies on parents' abilities to respond adaptively to such changes. Second, we will review the effect of arthropod availability on strategy-specific incubation behaviour. We will also introduce the importance of body store management in the ability of adult to delay foraging and to protect their eggs from deleterious conditions. In the third part, we will compare the abilities of both uniparental and biparental species to tune their laying schedule to hatch their eggs during the currently advancing peak period of arthropod abundance. Finally, in a fourth part, we will discuss the differences in the predation risk induced by behaviour and in the abilities of adults to mitigate nest predation risk behaviourally, between strategies.



## 2. ABIOTIC FACTORS

### 2.1. Incubation behaviour and abiotic conditions

Breeding in the Arctic may be advantageous for shorebirds (e.g., reduced parasite loads: Alerstam et al., 2003; Piersma, 1997; increased food availability during continuous daylight: Schekkerman et al., 2003; lower predation risk: Gilg and Yoccoz, 2010; McKinnon et al., 2010; but see Bulla et al., 2019a) that travel thousands of kilometers every year to reach their breeding sites. However, the arctic weather can be harsh and sometimes profoundly affects shorebirds' breeding activities (Mayfield, 1978; Martin and Wiebe, 2004; Meltofte et al., 2007a; McKinnon et al., 2013b; Reneerkens et al., 2016; Schmidt et al., 2019). Hence, behavioural flexibility may have evolved as it should be advantageous in such variable environments but the ability of each strategies to adaptively respond to changing conditions remained poorly studied.

Shorebirds' reproductive success relies on their ability to provide their eggs and chicks with the best developmental conditions and protection. In such an unpredictable environment, an important part of parental care is dedicated to buffering environmental temperature variations, as neither eggs (Vleck and Vleck, 1987, 1996) nor young chicks (Visser and Ricklefs, 1993b, 1993a) can thermoregulate. Transferring their own metabolic heat through contact incubation (Deeming, 2002b), adults keep their eggs' temperature in a range compatible with development (Webb, 1987) and the same process is used to brood their chicks to avoid hypothermia (Ashkenazie and Safriel, 1979a). If adults' energy expenditure does not significantly vary between incubation and chick-rearing periods (Tulp et al., 2009a), incubation is more costly because it prevents adults from foraging, which chick-rearing does not (Yom-Tov and Hilborn, 1981b).

However, shorebirds' basal metabolic rate is maximal while in the Arctic as compared to other life-cycle periods (Piersma and Morrison, 1994; Lindström, 1997; Kvist and Lindström, 2001; Williamson et al., 2006). Moreover, parental energy expenditure varies with variations of abiotic factors that enhance their own heat losses (e.g. temperature, wind, humidity; Piersma and Morrison, 1994; Wiersma and Piersma, 1994; Tinbergen and Williams, 2002) or the energy



needed to keep eggs warm or to rewarm them after a recess (Biebach, 1986; Conway and Martin, 2000a). Hence deteriorating abiotic conditions may require an increased parental expenditure that species with different incubation strategies (uniparental and biparental) may not be equally able to do: incubation strategies constrains energy expenditure (thermoregulation and incubation) as well as time budget.

Biparental incubation behaviour mostly depends on the synchronism between both adults (Bulla et al., 2014, 2015a, 2015b, 2016) and seems unconstrained by adults' energy expenditure (Bulla et al., 2015a). Conversely, when a single adult incubates (i.e., uniparental strategy), its incubation behaviour is ruled by its energy expenditure (Cresswell et al., 2004) as foraging and incubating are mutually exclusive activities and the nest cools down while the adult forages (Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Meyer et al., 2020). This difference leads to uniparental incubation behaviour being highly sensitive to abiotic conditions: when temperature drops, adults perform fewer but longer recesses that results in a lower overall attentiveness (Cantar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; Meyer et al., 2021; but see Reneerkens et al., 2011; and Smith et al., 2012a). It can be surprising that during cold spells uniparental shorebirds spend more time foraging, leaving their eggs in conditions that stop their development (Webb, 1987) as the opposite pattern is often found in passerine for example (White and Kinney, 1974; Haftorn, 1988; Conway and Martin, 2000a). However, adult's survival and its ability to care for its eggs decrease rely on its body condition that deteriorates in cold conditions (Tulp and Schekkerman, 2006). Hence, adults may enhance their own survival at the expense of their embryos if they gain by increasing their residual reproductive success over their current reproductive success.

Regardless of their incubation strategy, trends towards higher mean temperatures may benefit every ground nesting-shorebirds and their chicks (McKinnon et al., 2013b). Uniparental species may especially benefit from such a temperature rise at it would limit the energetic constraint over incubation and allow an increased parental expenditure, ultimately leading to an increased reproductive success. However, the increased variability and unpredictability of the arctic weather may also be related either to cold waves, especially affecting uniparental incubation behaviour as previously explained, but also to heat waves (Dobricic et al., 2020), the effect of which is still ignored. Indeed, most shorebirds nest in open



habitat where eggs are directly exposed to solar radiations while unattended. As hyperthermia is more deleterious than hypothermia for embryos (Webb, 1987), increasing nest attentiveness during the potentially harmful periods may be adaptive. Again, an increased parental expenditure is constrained by the need to forage in uniparental shorebirds. In addition, even if shorebirds' summer plumage has a lower insulative capacity when compared with winter plumage (Piersma et al., 1995), we cannot exclude that some adults will experience heat stress or dehydration. To cool down their body temperature, adults may perform behaviours that increase heat losses (e.g. belly soaking or nest shading; Grant, 1982; Downs and Ward, 1997; Brown and Downs, 2003) but can also preclude foraging and may sometimes be more conspicuous to predator (e.g. nest shading). Hence, while suffering from heat, adults may handle three mutually exclusive activities: incubation/protection, thermoregulation and foraging. Hence, uniparental incubation may be highly constrained and nest abandonment may be more common. Some authors showed that even in biparental shorebird species, such as the Kentish or snowy plovers that breed in areas where heat is an important stressor, males increase their parental investment (and parents perform shorter incubation bouts) in response to higher temperatures during the day (Amat and Masero, 2004; AlRashidi et al., 2010, 2011; Vincze et al., 2013, 2017).

### 2.2. Long term effects as a result of interactions between abiotic conditions and incubation behaviour

Incubation behaviour has important consequences on the quality and survival of offspring, as it defines the conditions they are exposed to during early development (i.e. parental effect ; Mousseau and Fox, 1998; Lindström, 1999). Indeed, eggs' temperature varies according to incubation behaviour and local conditions. Hence, eggs' temperature sometimes falls under the physiological threshold for embryo's development (i.e. 26°C ; Webb, 1987) that slows down or even temporarily stops (Zerba and Morton, 1983; Morton and Pereyra, 1985; Haftorn, 1988; Weathers and Sullivan, 1989; Olson et al., 2006; Reneerkens et al., 2011; Kwon et al., 2017). This lengthens incubation period, and as consequences, exposes eggs to predation longer and increases the likelihood that eggs hatch after the optimal period of hatching (Lyon and Montgomerie, 1985; Bosque and Bosque, 1995; Tombre and Erikstad,



1996; Lindström, 1999; Hepp et al., 2006; Martin et al., 2007; DuRant et al., 2012). On the longer-term, early developmental conditions affect various traits in future young: e.g. susceptibility to pollutant (Lunny et al., 2020), weight (Hepp et al., 2006; DuRant et al., 2010; but see Hopkins et al., 2011; DuRant et al., 2012), skeletal muscles development and locomotion (Hepp et al., 2006; Hopkins et al., 2011), stress response (DuRant et al., 2010) and thermoregulatory abilities (DuRant et al., 2012).

In years with extreme weather events, the entire cohort of new-born chicks may be exposed to deleterious conditions during early development if their parents cannot increase their parental expenditure sufficiently. This may result in latent and transgenerational cohort effects because poor quality chicks will have a reduced overall reproductive success (Lindström, 1999). Van Gils *et al.* (2006) studied such a latent effect of nesting conditions on the bill length of the young red knots (a monogamous species with biparental incubation ; Whitfield and Brade, 1991). They found that a delayed laying and poor developmental conditions result in shorter bills that entail young's abilities to reach profitable preys on sandy beaches during winter, affecting their state and reducing their survival (see also Martin et al., 2018). The increased occurrence of extreme weather events associated to current climate change (IPCC, 2014) may hence be related to an increased frequency of such cohort effects that may result in long-lasting effects on populations' dynamic (Lindström and Kokko, 2002).

Uniparental shorebirds may be the most concerned by such negative effects of parental behaviour on offspring fitness due to their overall lower attentiveness and more variable incubation behaviour, when compared with biparental species (except if embryos evolved still undiscovered traits that cancel those effects). However, some authors found that uniparental species may sometimes be able to compensate their low attentiveness by increasing their incubation temperature (Reneerkens et al., 2011) or by optimizing nest building and insulation (Tulp et al., 2012) to significantly reduce energy expenditure (Cresswell et al., 2004).



### 2.3. Incubation behaviour flexibility to buffer variations of abiotic conditions

Incubation costs are expected to vary importantly in the future: overall warmer summers will decrease incubation costs while increased frequency of bad spells and late summers may lead to temporary high incubation costs. However, reproduction and parental care result from interactions between two individuals that share the benefits that result from their summed investment but pay costs individually (Taylor and Day, 2004; Arnqvist and Rowe, 2005). Having diverging evolutionary interests, males and females can either cooperate or desert their mate and clutch according to the relative cost-benefit ratio of both decisions (that also depends on social environment and the decisions of the others; Parker et al., 2002; Chapman et al., 2003; Arnqvist and Rowe, 2005; Kokko and Jennions, 2008; Lessells, 2012). Between cooperation and desertion, parental care also varies according to how pair divides the burden of care (i.e. equally or not) and how long parents cooperate. As the development mode of arctic shorebirds chicks (i.e. precocial) already increases the potential for sexual conflict by reducing the amount of care needed for successful reproduction (Silver et al., 1985; Temrin and Sillén-Tullberg, 1995; Thomas and Székely, 2005; Olson et al., 2008), an overall milder climate in the Arctic will increase conflict load even more. Indeed, reduced parental expenditure may decrease the costs of desertion as the probability that a lone parent will success increases. In species, such as the sanderling, where incubation strategy is flexible, such conditions may lead to more frequent desertion, all else being equal. Moreover, beyond desertion, the share of incubation duties also varies with conditions. Indeed, it has been shown that in harmful conditions, both for adults and embryos, males of biparental shorebirds that usually take a little part in daily incubation, can increase their participation (Amat and Masero, 2004; AlRashidi et al., 2010, 2011; Vincze et al., 2013, 2017). Relationships between abiotic conditions and how parents share their duties remain understudied and may provide important insights on parents' abilities to sustain variable conditions as well as on the resolution of sexual conflicts.



### 3. INCUBATION STRATEGIES AND TIMING OF LAYING

#### 3.1. Phenology and life-history strategies

Phenology has been reported to advance in a wide array of taxa that experience climate change (Parmesan and Yohe, 2003; Rosenzweig et al., 2008). Such changes are expected to be even more important in high latitudes due to a quicker climate change, a marked seasonality and the narrowness of the productive season (Both et al., 2004; Høye et al., 2007; Parmesan, 2007; Gilg et al., 2012; Post et al., 2018). The magnitude of these changes also varies across trophic levels with prey species showing larger shifts than their predators (e.g. greater shifts in ectotherms than endotherms ; Thackeray et al., 2010, 2016; Cohen et al., 2018), leading to phenological mismatches between interacting species. As individuals increase their reproductive success when the most demanding period of their life-cycle (offspring growth) is timed with the peak abundance of their preys (Visser et al., 2006; Durant et al., 2007), such mismatches can have important effects on individual reproductive success and, at a wider scale, on a population's dynamic (e.g. Both et al., 2006). Some studies showed phenological mismatches between shorebirds and their main prey, arthropods (Reneerkens et al., 2016; Saalfeld and Lanctot, 2017; Corkery et al., 2019) but some others argued in favour of a lower importance of mismatches than expected (Leung et al., 2018; Chagnon-Lafortune et al., submitted). The probability of phenological mismatch and its effect on shorebird reproductive success may vary between sites (Kwon et al., 2019; McGuire et al., 2020) and depends on the relative position into the breeding distribution of the species (e.g. Baird's sandpiper in Utqiagvik Saalfeld and Lanctot, 2017; or Godwit in Churchill Senner et al., 2017). If studying mismatch between interacting species gives the opportunity to build predictions about specific dynamic, questioning how life-history strategies affects individuals' flexibility or ability to cope with mismatch situations (e.g. in the phenology of the resources or predators) is a far more general approach (e.g. Kerby and Post, 2013).

In the Arctic, the phenology of terrestrial arthropods results in a peak of resource availability for breeding shorebirds (MacLean and Pitelka, 1971; Danks, 2004) that is timed with environmental conditions (e.g. cumulated temperatures or snow cover ; Danks, 1999;





Schekkerman et al., 2004; Bolduc et al., 2013; Saalfeld et al., 2019; Høye and Forchhammer, 2008b) and which timing can greatly vary between years. Arthropods' phenology currently advances with climate change (Tulp and Schekkerman, 2008; Reneerkens et al., 2016) and may be even more variable with the increased frequency of extreme events. Hence, shorebirds' future reproductive success relies on their ability to hatch their young earlier and/or to remain flexible in extreme years. However, shorebird's breeding phenology is constrained in several ways.

Primarily being long-distance migrants, shorebirds cannot infer local breeding conditions from their wintering areas (Piersma et al., 1990) and are hence unable to adjust their migratory schedule accordingly (except e.g. when the population stops in a nearby staging areas during their journey; Schekkerman et al. 2004, Ely et al. 2018). Moreover, migration departure is defined by an interplay between endogenous factors and photoperiod cues that may not be affected by climate change (Gwinner, 1996; Dawson, 2008; Piersma et al., 2008; Karagicheva et al., 2016). Some studies also suggest that the phenotypic plasticity in migratory schedule is rather low in shorebirds (Battley, 2006; Gill et al., 2014) and that migration departure advancement could be reached through slow micro-evolutionary processes (Gienapp et al., 2007). Beyond the timing of departure, migration speed also depends on resource availability at stop-overs (Peng et al., 2015) and weather conditions (e.g. in 2007 at Bylot, arrival was delayed by one week, probably due to a storm ; McKinnon et al., 2012). Moreover, after their arrival, shorebirds time nest initiation with snowmelt (Green et al., 1977; Troy, 1996; Schekkerman et al., 2004; Høye et al., 2007; Smith et al., 2010; Grabowski et al., 2013; Liebezeit et al., 2014; Saalfeld and Lanctot, 2017; Kwon et al., 2019) but also with arthropod abundance during early summers (Meltotte et al., 2007a; Grabowski et al., 2013). However, temperatures that drive arthropod phenology, and the timing of snowmelt, related to nest initiation dates, are currently decoupling (Kwon et al., 2019).

If breeding early is often beneficial for both offspring (i.e. rapid precocial chicks' growth require high resource availability; Schekkerman et al., 2003; Pearce-Higgins and Yalden, 2004; Tjørve et al., 2007; McKinnon et al., 2012) and parents (it allows e.g. an earlier arrival on wintering grounds and reduces the competition for foraging places Schneider and Harrington, 1981), it is achieved at a cost, as abiotic conditions can be harsh and resources scarce at the beginning of the breeding season. Hence, the laying schedule is a form of individual



optimization problem between offspring needs and parents' abilities, which can be studied in a parental investment framework (Perrins, 1970; Drent, 2006). If "capital breeders" (e.g. arctic geese) build large body stores to lay their eggs and start incubation under unpredictable conditions (e.g. Ankney and MacInnes, 1978; Parker and Holm, 1990), "income breeders" like small shorebirds (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005) mainly rely on tundra arthropods from their arrival until their first migration stopover in fall (Drent and Daan, 1980; Meijer and Drent, 1999). Hence, if they avoid costs associated with carrying fat (Witter and Cuthill, 1993), the trade-off between early and late laying may be stronger for income breeders and it may be handled differently according to life history strategies that determine the adults' needs during early breeding.

### 3.2. Life-history strategies and nest initiation

The interspecific variability of the laying date between shorebird populations, that otherwise share the same migratory routes, breeding sites and habitats, has often been explained by differences in breeding systems : polygamous species lay later as compared to monogamous species (with the exception of the early-breeder polygynous curlew sandpiper *Calidris ferruginea*; Whitfield and Tomkovich, 1996; Tulp, 2007). First, we explained in the introduction that incubation strategies has been thought to reflect settlement strategies (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974) with uniparental species being opportunistic and biparental species being conservative. Hence, uniparental opportunistic species may delay arrival on breeding sites (Tulp, 2007; e.g. Kempenaers and Valcu, 2017), whereas conservative biparental species show a higher site-faithfulness (Oring and Lank, 1984; Tomkovich and Soloviev, 1994) that allows an earlier breeding (Sandercock et al., 1999). Second, the mating system, which co-evolved with parental care, can also partly explain this variability. Indeed, some monogamous species (i.e. biparental species) arrive in pairs on their breeding sites (e.g. Holmes 1966, Bengtson 1970, Tomkovich and Soloviev 2001) and their high site-faithfulness enhances the probability of re-mating with a previous year partner (Soikkeli, 1967; Greenwood, 1980; Sandercock et al., 2000; Johnson and Walters, 2008); two behaviours that may shorten the pre-laying period (Lanctot et al., 2000; Johnson and Walters, 2008). Conversely, in polygamous



species (i.e. uniparental species), competition for mates may delay the start of laying or the beginning of incubation (e.g. *Calidris Temminckii* ; Hildén, 1975; Breiehagen, 1989).

Beyond these explanations based on mating systems and settlement strategies, resource availability for adults may also importantly affect individual's decision about when to lay. Indeed, after their arrival, shorebirds spend most of their time feeding (Ashkenazie and Safriel, 1979b; Meltofte and Lahrman, 2006) to refuel (Tulp et al., 2009b), to allow anatomic transformations (Morrison et al., 2005; Vezina et al., 2012) and to acquire the needed energy to produce eggs and to sustain parental care (Klaassen et al., 2001; Morrison and Hobson, 2004). However, the relationship between incubation behaviour and adult's state or resource availability differ between strategies. Indeed, for uniparental species, laying too early (when energy expenditure is high and resource abundance is scarce) would probably not be advantageous if it results in a lower nest attentiveness during incubation, leading to various negative consequences for embryos (see part 2.2). Hence, they may save energy by laying later and incubating when arthropod abundance is higher, the weather milder and the permafrost deeper (Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Meyer et al., 2021). These requirements for uniparental strategy may limit their ability to advance their breeding schedule if arthropod availability upon their arrival is low. Conversely, biparental incubation behaviour may be less affected by environmental conditions and by parents' individual body condition.

Regardless of their higher needs, uniparental species' laying schedule seems more flexible: some studies reported that the latest breeders and the most opportunistic species advanced their breeding phenology the most in response to earlier snowmelt and advancement of the arthropod phenology (McKinnon et al., 2012; Liebezeit et al., 2014; Saalfeld and Lanctot, 2017). Their low site faithfulness may allow them to track the best breeding conditions before settling, to optimize breeding schedule. However, recent studies suggest that neither biparental, nor uniparental species, advance their phenology sufficiently to keep pace with their resources (Grabowski et al., 2013; Reneerkens et al., 2016; Saalfeld and Lanctot, 2017). Some authors also found that laying dates are far less variable than arthropods' phenology or snowmelt timing between years (Smith et al., 2010; Liebezeit et al., 2014; Kwon et al., 2019; Saalfeld et al., 2019).



If opportunistic uniparental species are more at risk than conservative biparental species, as they cannot initiate reproduction too early, mismatches can potentially be less damaging as thought. Indeed, if the trend towards arthropods' phenology advancement is also related to a longer productive period, then the arthropods' peak may be wider and higher than it is today at some locations. This may limit the effect of a phenological mismatch on both nest initiation, incubation behaviour and chick growth. Hence, if some found that mismatches had deleterious effects on chicks' growth (McKinnon et al., 2012; Saalfeld et al., 2019) other authors do not (Reneerkens et al., 2016; Senner et al., 2017; Corkery et al., 2019). For example, Reneerkens *et al* (2016) found that arthropods are abundant for a longer period in Zackenberg (Høye and Forchhammer, 2008b) than in other arctic regions (e.g. Siberia; Tulp and Schekkerman, 2008; Canada; Bolduc et al., 2013). As chicks can achieve optimal growth while arthropod abundance is over a given threshold, (e.g. 200mg/20traps/jour for *Calidris canutus* chicks; Schekkerman et al., 2003), they may not suffer from phenological mismatches if arthropods abundance is still above the threshold after it peaks. Moreover, some authors argued that the positive effect higher temperatures on chick growth may counteract the negative effect of mismatches by decreasing energetic needs as well as time of brooding which preclude foraging (McKinnon et al., 2012). However, as arthropods' availability for chicks (resulting from an interaction between their abundance and their activity level) also depends on temperature, it is hard to show which one of the weather (Schekkerman et al., 1998, 2003; Pearce-Higgins and Yalden, 2004; McKinnon et al., 2012; Senner et al., 2017) and the arthropod abundance is the most important driver of chick growth (Machin et al., 2018; Saalfeld et al., 2019).

### 3.3. Season length and sexual conflicts

Trends towards earlier snowmelt, and, to a lesser extent, earlier nesting initiation in shorebirds may result in longer breeding seasons and a reduction of the current high synchrony of breeding activities among shorebirds, in high latitudes (Smith and Wilson, 2010). However, asynchrony of breeding activities in a given population favours polygamy by enhancing the ability of individuals to get several partners (Emlen and Oring, 1977; Andersson, 2004; Thomas and Székely, 2005) and so limits the frequency of biparental care. Indeed, the



importance of synchrony in the evolution of breeding systems in shorebirds has been used to explain the relationship between migration distances (i.e. longer migration favours asynchrony) and paternal care (i.e. asynchrony favours reduced paternal care, Reynolds and Székely, 1997a; García-Peña et al., 2009).

Beyond synchrony, a longer reproductive season may also be related to increased frequency of replacement clutches or even double brooding in southernmost sites, in “good” years (e.g. *Calidris alpina pacifica*; Jamieson, 2011). Double brooding may be especially important from a population dynamic point of view but it may also strongly alters the resolution of sexual conflicts. Indeed, in most sandpipers, females frequently desert their brood few days after hatching, leaving the male as the lone chicks’ “carer” (Bengtson, 1970; Jehl, 1973; Erckmann, 1983; Oring and Lank, 1984; Miller, 1985; Gratto-Trevor, 1991; Whitfield and Brade, 1991; Székely and Reynolds, 1995; Pierce, 1997; Johnson et al., 2009; Ruthrauff et al., 2009; Jamieson, 2011, 2012). Hence, if the population’s sex-ratio was initially at the equilibrium, the operational sex-ratio (OSR; the sex ratio in the mating pool, with only adults emancipated from parental care) may be strongly biased towards females while they search for a second partner after a successful reproduction, and the competition between females may increase. As, by caring, males pay an important opportunity costs (i.e. missed opportunities for a second reproduction as they cannot concomitantly share incubation and rear chicks from a previous reproduction episode), it may be advantageous for them to desert. However, they are in a “cruel bind”, as deserting after the female did condemn the chicks to death. In such a situation males may be evolutionary trapped and may have no other options than caring for chicks to avoid losing them (e.g. in *Jacana jacana*; Emlen et al., 1998). Hence, only very few unmated males (e.g. “floating” males have been reported in dunlin and in western sandpiper Holmes, 1966, 1971) may be available for females and their number may decrease with time. In such cases, females may benefit from deserting their first mate the earliest, to have a relative advantage over other females only if males are able to withstand the remaining incubation unassisted (e.g. Bulla et al., 2017). Hence longer breeding period may potentially lead to changes in incubation strategies in a way that must be discussed. However, the OSR does not allow us to make prediction on the long term evolution of parental roles in shorebirds (Jennions and Fromhage, 2017), it may be useful to discuss the relative advantage a female may have to lay two broods during “good” years. Moreover, whether behavioural responses



to climate change and its effects, alter social interactions remains unknown but it may be of great interest for who wants to make predictions about how parental care strategies will evolve.

### 4. BOTTOM-UP EFFECTS

#### 4.1. Climate change effects on arctic arthropods

Climate change is also expected to impact arthropods in a number of way, all potentially leading to effects on trophic interactions. For example, increasing temperatures during the arctic summer may enhance physiological processes and reduce the proportion of inactive periods, leading to increased arthropods' population growth rate (Frazier et al., 2006). A lengthening of the breeding season may also increase the probability that some species reproduce several times (e.g. wolf-spider, *Pardosa glacialis*; Høye et al., 2020). Moreover, arctic greening and "shrubification" (Post et al., 2009; Myers-Smith et al., 2011, 2020; Pearson et al., 2013) is related to an increased primary productivity that may favour some arthropod groups (Sweet et al., 2015). All these climate induced effects should favour an increase of insectivorous' resources abundance. Conversely, milder conditions during winter would alter the protective quality of the snow layer and may decrease arthropods' winter survival (Bale and Hayward, 2010) as well as the duration and height of their peak density during the following summer (Koltz et al., 2018). Effects of climate change on arthropod communities may also vary spatially in the heterogeneous tundra, with communities inhabiting drier habitat being the most affected (Hodkinson et al., 1996; Bowden et al., 2015b; Koltz et al., 2018; Gillespie et al., 2020). Indeed, one of the biggest threat for arctic arthropods, especially for soil-dwelling species (Hodkinson et al., 1996), is desiccation that may be favoured by the reduction of soil moisture, a consequence of the advancing snowmelt (Mortensen et al., 2016; Bowden et al., 2018; Loboda et al., 2018; Gillespie et al., 2020). Mismatches between plants and arthropods in early melting years may also lead to a decreased in arthropod abundance (Høye et al., 2013; Schmidt et al., 2016), biomass and nutritional quality that could last for several years (Hodkinson et al., 1996). Trends towards a reduction in body size, proxy of their



reproductive value and nutritional quality, have also been evidenced for some species (Bowden et al., 2015a). Finally, some southern species may shift their distribution range northward with climate change, potentially increasing arthropod's biomass or competing with native arthropods. And not the least, arthropods' availability also relies on their activity level, that greatly varies with weather conditions on much shorter time periods (i.e. hours or days); e.g. if daily weather conditions become more variable, then arthropod availability may also become a less predictable resource for adults and chicks (Schekkerman et al., 1998; Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013; Machin et al., 2018; Saalfeld et al., 2019). Given all these climate induced impacts, it is difficult to predict how strongly arthropod availability will change in the future, but many of these impacts will definitely alter the balance between birds' needs and their resources.

### 4.2. Incubation behaviour and resource availability

During the incubation period, shorebirds' foraging behaviour may be studied in a "central place foraging" theoretical framework (Orians and Pearson, 1979; Schoener, 1979): they starve while incubating and leave the nest to forage. Moreover, according to the "digestive bottleneck argument" proposed by Tulp and Schekkerman (2006), uniparental shorebirds may stop foraging when reaching satiety and digest their guts' content while incubating. Consequently, uniparental species' must closely respond to arthropod availability as their foraging behaviour directly mirrors their incubation behaviour (Tulp and Schekkerman, 2006). Hence, an increased resource availability may allow uniparental shorebird to increase their nest attentiveness and to perform shorter recesses, whereas the opposite is true when resources are scarce (Meyer et al., 2021). Conversely, biparental incubation behaviour is nearly unaffected by arthropod's availability as both parents benefit from a very long time to forage before coming back to their central place (Bulla et al., 2015b).

Breeding in highly variable and sometimes harsh environments, arctic shorebirds have evolved several mechanisms that may allow them to sustain incubation in temporary bad conditions. Indeed, some authors found that arctic shorebirds maintained a higher body mass during incubation, as compared to the pre-laying and post-hatching periods, and may build their reserves as an "energetic insurance" (Soloviev and Tomkovich, 1997; Tulp et al., 2002; Tulp



and Schekkerman, 2006; see also dunlin males Weiser et al., 2018a). Tulp and Schekkerman (2006) found that uniparental sandpipers actually lose weight during cold spells as opposed to biparental sandpipers. Moreover, some studies found latent effects of past abiotic conditions/behavioural decisions on the current incubation behaviour (“historical factor”; Cartar and Montgomerie, 1987; Meyer et al., 2021), supporting the argument that adults may be able to increase their parental expenditure in deleterious conditions by relying on their stores and pay-back their energetic deficit during the next potentially milder days. Such a dynamic management of body stores may depend on resource availability, adult’s ability to build stores (positively related to size) and may have important implications in uniparental species. Indeed, the incubation behaviour of the smaller species may depend more on immediate arthropod availability than the incubation behaviour of bigger species that may be able to delay foraging to avoid exposing their eggs to deleterious conditions (Meyer et al., 2021).

Such management of body reserves is directly related to adults’ state and can have important implications on its decisions (Mangel and Clark, 1988; Houston and McNamara, 1999), especially for uniparental species as when both parents cooperate, the relationship between individual state and incubation behaviour is more complex. Hence, an increased overall arthropod availability for adults may considerably enhance uniparental incubation behaviour but also their ability to buffer temporary bad conditions using their body stores. This ultimately increases their reproductive success and forwards hatching. Conversely, frequent bad spells, phenological mismatch or reduced arthropod abundance induced by climate change can impair the ability of a lone adult to pay-back its energetic deficit and may result in a state deterioration. Such conditions can then trigger a stress response (i.e. corticosterone secretion Reneerkens et al., 2002) that inhibits parental care behaviours to save the needed energy for adult survival (i.e. “emergency life history stage” Wingfield et al., 1998; Angelier and Chastel, 2009) and so to nest abandonment (Weiser et al., 2018b).





## 5. TOP-DOWN EFFECTS

### 5.1. Predation pressure on shorebirds' nests in a changing Arctic

Predation is the main cause of reproductive failure in arctic-nesting sandpipers (Smith et al., 2007a; Reneerkens et al., 2016; Weiser et al., 2018a). The arctic fox is considered as the main egg predator in the Tundra (Larson, 1960; Troy, 1996; Bêty et al., 2002; Lecomte et al., 2008; Liebezeit and Zack, 2008; McKinnon and Bêty, 2009; Royer-Boutin, 2015; Reneerkens et al., 2016; Lamarre et al., 2017), even if avian predators (mainly gulls, corvids, skuas) are often more abundant (Liebezeit and Zack, 2008; Weiser et al., 2018c).

Most arctic predators are specialized on lemmings and voles (arvicoline rodents *Arvicolinae*, Gilg et al., 2006; Krebs, 2011; Schmidt et al., 2012) during the summer season. However, rodent densities can greatly vary between years, and often exhibit 3-5 year population cycles in the Arctic (Stenseth, 1999; Turchin et al., 2000; Angerbjörn et al., 2001; Kokorev and Kuksov, 2002; Gilg et al., 2003; Ims and Fuglei, 2005; Pitelka and Batzli, 2007; Oksanen et al., 2008; Krebs, 2011; Ehrich et al., 2020). As they share common predators, birds' reproductive success and rodents' population dynamics can then be related through indirect interactions (Holt, 1977, 1984; Holt and Lawton, 1994; Chanton and Bonsall, 2000; Holt and Bonsall, 2017). For example, the alternative prey hypothesis (APH; Angelstam et al. 1984, also called the "lemming-bird hypothesis" Blomqvist et al. 2002) suggests that predation pressure on shorebirds' eggs is related to rodents' density and may be minimal during peak years ("apparent mutualism"). This is mainly due to the strong type III functional response of arctic fox to rodent densities (Angerbjörn et al., 1999; Gilg et al., 2003, 2006; Ehrich et al., 2015). Several bird studies brought support to the APH (for Taïmyr Peninsula see e.g. Angelstam et al., 1984; Summers and Underhill, 1987; Summers et al., 1987, 1989, 1998; Underhill, 1987; Underhill et al., 1989, 1993; Blomqvist et al., 2002c), although small shorebird eggs are mainly considered to be incidental (or "accidental") preys (Bêty et al., 2002; McKinnon et al., 2013a, 2014), contrary to larger or more common preys like geese (including their eggs) which are true alternative preys (Bêty et al., 2001, 2002; Gauthier et al., 2004; Morrissette et al., 2010; Giroux et al., 2012; Chevallier et al., 2020).



However, a recent dampening of the rodent cycles, resulting in relatively low and steady rodent densities (Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Schmidt et al., 2012; Cornulier et al., 2013), has been reported in several regions, from boreal to high Arctic ecosystems. This large-scale phenomenon can probably partly be explained by decreasing snow quality attributable to increasing winter temperatures and precipitations (Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Bilodeau et al., 2013; Domine et al., 2018). It alters subnivean conditions necessary for lemming winter reproduction and can hence drive spring abundances (Millar, 2001; Ims et al., 2011; Reid et al., 2012). Such fading may in turn negatively impact predators' densities and even lead to the local extinction of the most specialized lemming predators (e.g. the snowy owl) in extreme situations (Gilg et al., 2009; Schmidt et al., 2012). However, if predators respond more functionally than numerically (i.e., in terms of their relative contribution to the total response of predators), then the predation pressure on alternative and incidental preys will increase (Barraquand et al., 2015). Fading of rodent cyclic dynamics can hence also impact shorebirds reproductive success and dynamics (Fraser et al., 2013; Nolet et al., 2013; Aharon-Rotman et al., 2015), and could even be responsible for the local extinction of the sandpiper species being the most sensitive to predation (Gilg and Yoccoz, 2010). A recent study has claimed that it has already found evidence of such an ongoing decline in shorebird breeding success at the circumpolar scale (Kubelka et al., 2018; see also Ims et al., 2019), but their results have been contradicted in follow-up analyses (e.g. using non linear models with interactions Bulla et al., 2019a in "Annexe 3").

Beyond changes in rodents' dynamic, the structure, composition and dynamics of the arctic terrestrial community may also be affected by climate driven anthropogenic impacts. For example, new generalists predators such as red foxes (*Vulpes vulpes* Killengreen et al., 2007; Post et al., 2009; Elmhagen et al., 2017) or ravens have recently been reported to shift their ranges northward as a result of herding practices, recent development of industrial infrastructures, etc. (see e.g. Sokolov et al., 2012, 2016). Moreover, anthropogenic activities may bring allochthonous resources to arctic ecosystems that may benefit to predators' survival and reproduction. First, the human presence increases in the Arctic and brings some waste that can be used by opportunistic predators such as arctic foxes or jaegers (Kapel, 1999). Second, agriculture and especially reindeer husbandry may develop and provide predators



with carrions (Ehrich et al., 2017). Third, the climate change may induce freeze-thaw cycles that increase herbivores mortality and may also increase carcasses abundance that foxes can consume, (Fay and Stephenson, 1989; Stickney, 1991; Kaikusalo and Angerbjörn, 1995; Hersteinsson and Macdonald, 1996; Dalerum and Angerbjörn, 2000; Elmhagen et al., 2000; Eide et al., 2018). Finally, even anthropic activities in distant regions (e.g. agriculture intensification in North America) have been shown to increase population size of some migratory prey species. For example, such an increase in arctic geese populations (Kerbes et al., 2014; Munro, 2017) has subsidised arctic predators on their breeding grounds, which has in turn had negative consequences for arctic shorebirds due to the aggregative response of their shared predators (McKinnon et al., 2013a; Lamarre et al., 2017; Flemming et al., 2019; but see Pedersen et al., 2018). Habitat degradation (Abraham et al., 2005; Flemming et al., 2016) and disturbance (Flemming et al., 2016; Munro, 2017) have also been reported as negative impacts of increasing geese populations on breeding shorebirds.

### 5.2. The role of predation in breeding system diversification

Incubation is a critical period during the breeding season, since a predation event generally results in the loss of the entire clutch and the short reproductive season limits clutch replacement. Hence, predation acts as a strong selective pressure that favoured a diversity of traits to reduce the likelihood of nests to be detected by predators (Lima and Dill, 1990). One of the most conspicuous adaptation against predation is egg camouflage, including cryptic eggshell coloration (Colwell, 2010a), non-random nest site choice (Colwell et al., 2011), and non-randomly chosen nesting materials (Gómez et al., 2018). However, although predation risk can be strongly reduced with camouflage (Skrade and Dinsmore, 2013), adult behaviour is also an important component of the nest defence strategy (Šálek and Cepáková, 2006).

Some authors question a causal link between predation risk, its variability and the evolution of breeding systems (Pitelka et al., 1974; Lenington, 1980; Larsen, 1991). Indeed the polyandrous breeding systems that is observed in shorebirds (e.g. phalaropes) more than in any other groups of bird (Cockburn, 2006), has been interpreted as an adaptation to high predation pressures. It was assumed that female desertion enhances its ability to lay a replacement clutch after a predation event and benefits to both parents, if resources are



sufficient for male-only incubation (i.e. *the replacement clutch hypothesis*; Jenni, 1974; Schamel and Tracy, 1977; Erckmann, 1983; Lenington, 1984; Oring, 1986; Schamel et al., 2004a; Safari and Goymann, in press). However, if laying is costly to females (Graul et al., 1977; Ashkenazie and Safriel, 1979b; Erckmann, 1983), desertion is not mandatory to recover and lay a second clutch and biparental care that prolongs pair-bonds may even favour quicker replacement that what polygamous individuals can achieve (Martin and Cooke 1987, Jagmieson 2011). Some authors also assumed that two adults may be more efficient than one to deter approaching predators if they use aggressive behaviours (Lenington, 1980; Walters, 1982; Erckmann, 1983; Larsen, 1991; Larsen et al., 1996; Smith and Wilson, 2010), which is uncommon in small shorebird species that mainly use deceptive behaviours (reviewed by Gochfeld 1984, Humphreys and Ruxton 2020) and flushing (Smith and Edwards, 2018). As shorebirds with different breeding systems sometimes nest in sympatry, it entails our ability to explain such differences using only ecological arguments. The influence of predation pressure and its variability on the evolution of arctic shorebird's breeding systems may not be as simple as such hypothesis lead us to believe. However, if the role of predation in shaping shorebird life-history strategies remains unclear, here we are interested in the consequences of such strategies on the predation risk as well as on the ability of adults to adaptively respond to variations of predation pressure.

### 5.3. Relationships between incubation behaviour and the risk of nest predation

Skutch's seminal work (1949) introduced the hypothesis that an increased parental expenditure (i.e. activity) at a nest may attract predators' attention and increase the risk of nest predation. This brought new insights into the debate about the relative importance of resources and predation in the evolution of life-history traits in birds (see also Slagsvold, 1982; Ferretti et al., 2005). Several studies then supported Skutch's hypothesis by reporting increased predation risks in passerines with higher feeding rate (Martin, 2000; Martin et al., 2000; Muchai and Plessis, 2005; but see Roper and Goldstein, 1997). As a consequence, predation may select for reduced movements at the nest (Matysioková and Remeš, 2018),



especially for ground-nesting cryptic species that nest at low densities in open areas (e.g. *Lagopus leucurus*; Wiebe and Martin, 1997).

This hypothesis has also been proposed to discuss the variability of the nest survival rate among shorebird (Smith et al., 2007a, 2012b; Reneerkens et al., 2011; Buck, 2016; Bulla et al., 2016; Meyer et al., 2020). Nest attentiveness as well as the frequency and duration of incubation recesses vary between incubation strategies (Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2003, 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Tulp, 2007; Reneerkens et al., 2011; Bulla et al., 2014, 2015b; Meyer et al., 2020) and are expected to explain a part of the variations of the risk of nest predation between strategies. Indeed, predator's ability to find an unattended nest seems not to vary according to the breeding system (Meyer et al., 2020) but a decreased nest attentiveness has been related to increased predation risk (Smith et al., 2012b; Meyer et al., 2020). Hence, uniparental species may suffer a higher predation rate than biparental species (but many confounding factors entail our ability to test this assumption, e.g. difference in defence behaviours, habitat; Smith et al., 2007a; Weiser et al., 2018a).

Such a relationship between incubation and nest predation risk may be explained in two ways. First, we cannot exclude that incubation enhances nest camouflage if the cryptic adult's plumage is less detectable than eggs (Swanson et al., 2012; but see Engel et al., 2020 for plovers). Second, the behaviour of adults while foraging can also be a cue of nest presence to predators. Indeed, Smith *et al* (2012b) found a positive relationship between the frequency of recesses and the risk of nest predation whereas only biparental sandpipers support this trend in Meyer *et al.* (2020). The lack of relationship between movements and risk of nest predation in uniparental sandpipers raised a question about the importance of the attractiveness of the off-nest behaviour to predators (Meyer et al., 2020). Indeed, a trade-off should rule the decision between foraging near the nest and attract predator's attention or leaving the nest vicinity but entailing adult's ability to detect and efficiently fool approaching predators. Moreover, the off-nest behaviour may differ between incubation strategies: in biparental shorebirds, the adult is supposed to forage at a long distance from the nest during off-bouts (Bulla et al., 2015b), whereas uniparental adults may save energy and time by foraging closer from the nest. Studying adult's foraging behaviour has long been limited by technology (only few observations in the literature; e.g. Cantar and Montgomerie, 1985; Bulla et al., 2015b) but



advances in the development of tracking micro-devices may help us complete this picture in a near future.

Moreover, nest predation risk may vary with environmental conditions that affect incubation behaviour (i.e. abiotic conditions and food availability). Indeed, uniparental species are more energetically constrained (Cresswell et al., 2004; Bulla et al., 2015a) and their incubation behaviour strongly varies with local conditions as compared to biparental species (Norton, 1972; Tulp and Schekkerman, 2006; Meyer et al., 2021). Hence, a trend toward warmer temperatures may decrease the risk of nest predation on uniparental clutches, which may still be at a higher risk than biparental clutches (see part 2 on abiotic factors). Conversely, more frequent late springs or cold spells may result in the degradation of the adult state and may alter its behaviour in a way that eases nest detection: decreased attentiveness with few long recesses during the day (Meyer et al., 2021) are related to a higher nest predation risk for those species (Smith et al., 2012b; Meyer et al., 2020). A poor incubation behaviour also lengthens the duration of incubation and so the length of the exposition to predators (Bosque and Bosque, 1995; Tombre and Erikstad, 1996; Fontaine and Martin, 2006; Meyer et al., 2020). Conversely, the risk of nest predation on biparental species may be nearly unaffected by resources availability as well as abiotic conditions.

This supports the dichotomy between biparental species (conservative) that show a steadies reproductive success as compared to uniparental species (opportunistic ; Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974; Saalfeld and Lanctot, 2015). Moreover, if polygamy and uniparental care allows a higher recruitment (or at least a higher reproductive success for the competitive sex) than biparental species, in low predation year it may have a lower when predation is above a certain threshold. With changing rodent dynamic (see paragraph 4.1), such years may be less frequent and uniparental birds may have a lower long-term reproductive success than biparental birds that may also be affected by an increased predation pressure.

### 5.4. Incubation behaviour flexibility against predation

Predation pressure on arctic nesting shorebirds is assumed to importantly vary between sites and years but it also varies through shorter time scale and spatially among sites. Indeed, some authors reported seasonal trends with the highest predation pressure early in the season



(Byrkjedal, 1980; Meltofte et al., 1981; Evans and Pienkowski, 1984; Reneerkens et al., 2016; Weiser et al., 2018b), or in the mid-season (Smith, 2009; Smith and Wilson, 2010), or late (Sandercock, 1998; Ruthrauff and McCaffery, 2005; Hill, 2012; Senner et al., 2017). The risk of nest predation also varies according to daily predators' activity rhythm and between habitats (e.g. the arctic foxes avoid wet areas; Lecomte et al., 2008). When predation risk varies importantly, selection may favour individuals that are able to adjust their incubation behaviour according to the perceived risk to avoid predation (Lima, 2009; Martin and Briskie, 2009).

Some studies showed such a behavioural plasticity in passerines with a negative correlation between indices of predators' abundance and activity at the nest (e.g. lengthened in-bout and off-bout durations Conway and Martin, 2000b; lowered frequency of mate-feeding trips during incubation Martin and Ghalambor, 1999; Ghalambor and Martin, 2002). The reciprocal has also been shown: by experimentally reducing predator's abundance, Fontaine and Martin (2006) found that the frequency of mate-feeding trips increased in passerines. More studies showed similar results: predator's abundance is negatively related to recess frequency or nest attentiveness in corvids (Eggers et al., 2005), ground-nesting galliforms (Coates and Delehanty, 2008), other bush passerines (Ferretti et al., 2005; Massaro et al., 2008; Behrens et al., 2019) but also in shorebirds (Sasvari and Hegyi, 2000; Cervencik et al., 2011). Another interesting study reveals that nesting associations between aggressive Sabine's Gulls (*Xema sabini*) and red phalaropes, limiting predation risk by avian predators, was related to an increased frequency of recesses and longer recess in red phalaropes (Smith et al., 2007b). Matysioková and Remeš (2018) also showed that an increased predation pressure was related to a decreased activity of passerines at the nest site, and discussed that this ability depends on the adult's state as well as on the nest microclimate.

In arctic shorebirds, increasing parental expenditure (i.e. a higher attentiveness with shorter recesses for uniparental species and a higher attentiveness with fewer recesses for biparental species) when perceiving a high predation risk may be adaptive as it is related to a lower nest predation probability (Smith et al., 2012b; Meyer et al., 2020). However, as discussed in the part 4.2, by increasing their parental expenditure, adults may incur an energetic deficit that must be subsequently "paid-back" to avoid state deterioration and reduced survival. If biparental shorebirds reduce the frequency of exchanges at the nest (i.e. longer incubation



bouts), foraging bouts also lengthen and both adult may still benefit from enough time to refuel (while the incubation bout length remains under a critical threshold so that it cause no damage to adults). However, uniparental shorebirds pay a double cost as an increased parental expenditure also reduces the length of foraging bouts. Hence, uniparental species may only be able to sustain an increased parental expenditure in good conditions (mild weather and high arthropod availability) whereas biparental shorebirds may be able to do so in a wider range of conditions. Considering that the incubation strategy does not interact with the ability of species to estimate the predation risk (i.e. two parents gather as much information about their environment as a lone parent), a lower energy constraint over parental expenditure may lead biparental species to have a higher reproductive success when predation pressure is high. It is especially true early or late in the season, when environmental conditions are potentially deleterious.

## 6. CONCLUSION

Here we questioned how behavioural flexibility varies between life-history strategies and whether it allows organisms to buffer the various effects of climate change on their reproductive success, an important parameter of population dynamics. We used arctic shorebirds as a case study, as the diversity of their breeding systems intrigued number of scientists (Pitelka et al., 1974; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Székely and Reynolds, 1995; Reynolds and Székely, 1997a; Borowik and McLennan, 1999; Cockburn, 2006; Székely et al., 2006). More precisely, we focused on their incubation strategies as part life-history strategies that encompass various traits such as e.g. nesting densities, site faithfulness and mating systems (Pitelka et al., 1974; Saalfeld and Lanctot, 2015). Opportunistic uniparental species show a highly flexible incubation behaviour that closely responds to variations of abiotic conditions and resource availability (Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Tulp and Schekkerman, 2006; Reneerkens et al., 2011; Smith et al., 2012a). The only mechanism they may rely on to buffer the effect of environmental conditions on their incubation behaviour would be to deplete their limited body stores, but this may potentially lead to reduced adult survival. On the other hand, the decoupling between





biparental incubation behaviour and parents' needs does not require a high flexibility of biparental incubation behaviour to sustain variable incubation costs. However, studying the flexibility of biparental incubation behaviour remains an important step, as more extreme conditions may reveal abilities of adult to change their share of incubation duties (e.g. in warm breeding sites, Amat and Masero, 2004; AlRashidi et al., 2010, 2011; Vincze et al., 2013, 2017). Regardless of the direct incubation behaviour flexibility and its relationship with incubation strategies, the low site-faithfulness of uniparental species and the potential for adults to sire several clutches in one reproductive season (Oring and Lank, 1984; Tomkovich and Soloviev, 1994), may increase their relative reproductive success when compared with biparental species. Indeed, if they can estimate local breeding conditions reliably and settle accordingly, they may be able to incubate in environments that allow a high reproductive success even with uniparental incubation. Conversely, biparental species with high site faithfulness depend more on inter-annual variations of local conditions on their breeding site (the relative benefits of high vs. low site faithfulness in changing environment are discussed in Wauchope et al., 2017).

We reviewed the importance of body stores and adults' body condition on their abilities to mitigate the effects of climate change on their reproductive success. However, adults' state is also affected by conditions met during migration (e.g. at stopover sites) or even at their wintering areas, through potential latent effects. Indeed, Weiser *et al.* (2018c, 2020) found that breeding conditions did not strongly affect North American shorebird population dynamics in most cases and inferred that population dynamics might be driven by adult mortality during migration or winter. Actually, as long-lived vertebrates, adult mortality is supposed to be the main driver of shorebird population dynamics (Sæther and Bakke, 2000). Urged by the current context of shorebird populations currently declining worldwide (International Wader Study Group, 2003; Andres et al., 2012c; Hua et al., 2015; Smith et al., 2020; but see Meltofte et al., 2019) even if showing trends is sometimes difficult (Weiser et al., 2020), some studies brought support to this claim. Indeed, the well-known example of the artificialization of the Yellow sea, where a diversity of arctic shorebirds refuel before reaching the Beringia region, was responsible for the observed declining trends of shorebirds that fly along the EAAF (i.e. East Asian-Australasian Flyway; Hua et al., 2015; Piersma et al., 2016; Studds et al., 2017; Zhang et al., 2018). It is the same in the Delaware Bay were some shorebird



species (e.g. red knot *Calidris canutus rufa*; or some populations of semipalmated sandpiper *Calidris pusilla*) rely on eggs of horseshoe crabs (*limulus polyphemus*), which population recently steeply declined (due to over-harvesting), to refuel during northward migration (Baker et al., 2004; Jehl, 2007; Andres et al., 2012a). However, beyond mortality, the degradation of adults' body condition due to staging area degradation might have strong consequences on shorebird reproductive success. Reporting adults' body conditions at their arrival or at laying may hence be a way to understand the relationship between wintering site, migratory routes and their ability to thrive in the face of changes in Arctic.



## Conclusions et perspectives

La responsabilité des activités humaines dans l'érosion actuelle de la biodiversité (e.g. exploitation des espèces, destruction et fragmentation des habitats, introduction d'espèces exotiques et changement climatique) est au cœur d'un consensus scientifique (Rosenzweig et al., 2008; IPCC, 2014). La recherche en écologie s'est donnée pour mission d'approfondir nos connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, notamment pour pouvoir quantifier notre impact, prévoir les conséquences de nos activités sur les espèces dont nous dépendons (e.g., auxiliaire de culture, espèces emblématiques) et mettre en place des programmes de conservation. Cette discipline a aussi un rôle important dans l'éducation et la prise de conscience collective : les conclusions sont souvent vulgarisées et s'invitent fréquemment dans le débat public. Néanmoins, la complexité de ces missions requiert une approche transdisciplinaire et demande souvent une vision globale qu'il est difficile de formuler après quelques années de travail seulement.

Au cours de ma thèse, j'ai étudié le comportement d'incubation des bécasseaux, dans l'écosystème arctique affecté par le changement particulièrement rapide du climat sous ces hautes latitudes (Callaghan et al., 2004; Serreze and Barry, 2011; Collins et al., 2013; IPCC, 2014). Si l'étude du comportement a un intérêt intellectuel certain, l'écologie comportementale n'est pas une discipline imperméable dont les conclusions sont hors-sols. En effet, le succès reproducteur ou la survie d'un organisme dépend de la réalisation de ces comportements (e.g., incubation, migration). Face aux changements rapides de leur environnement, la sélection naturelle est un processus lent qui limite l'apparition de nouveaux traits (e.g. comportementaux, physiologiques, morphologiques) qui permettraient l'adaptation des organismes aux nouvelles conditions, et donc leur persistance (Bürger and Lynch, 1995; Gomulkiewicz and Holt, 1995; Aitken et al., 2008; Hoffmann and Sgrò, 2011). En revanche, les bécasseaux ont évolué dans des environnements variables, favorisant la plasticité phénotypique et la flexibilité (Piersma and Drent, 2003; Snell-Rood, 2013). Cette flexibilité pourrait leur permettre de se maintenir en adoptant des réponses adaptatives rapides à leur environnement (Buchholz et al., 2019). Au-delà de l'analyse du comportement d'organismes isolés, l'écologie comportementale offre un cadre conceptuel adapté à l'étude

des interactions et à la façon dont elles structurent les communautés (émergence et importance des “Trait Mediated Interactions” en opposition à l’approche “Density Mediated Effect” toujours appliquée en écologie des communautés, pour lier les densités des populations en interaction, Harmon and Barton, 2013). L’écologie comportementale se fraye ainsi un chemin légitime au sein de la biologie de la conservation, entre biologie des populations et biologie des communautés (Buchholz, 2007; Berger-Tal et al., 2011; Berger-Tal and Saltz, 2016).

### 1. RESUME DES TRAVAUX

J’ai expliqué en introduction que l’intérêt du groupe des bécasseaux, au-delà du fait qu’ils se reproduisent en Arctique, réside dans la diversité de leurs systèmes de reproduction, sujet d’une littérature abondante (Pitelka et al., 1974; Erckmann, 1983; Oring, 1986; Székely and Reynolds, 1995; Reynolds and Székely, 1997b) que j’ai tenté de résumer dans le premier chapitre de cette thèse. Ces systèmes de reproduction émergent de la coévolution des stratégies de soins parentaux et des régimes d’appariement, liés par la sélection sexuelle, qui varie également en fonction de l’écologie des espèces et des caractéristiques de l’environnement (Emlen and Oring, 1977; Reynolds and Székely, 1997b). Les œufs puis les jeunes étant dépendants de leurs parents pendant une grande partie de la courte période de reproduction en Arctique, les soins parentaux sont déterminants du succès reproducteur. Ils représentent cependant un investissement important pour les adultes. Or, la taille des limicoles ne leur permet pas de constituer de réserves corporelles suffisantes pour soutenir les coûts de leurs activités. Ces derniers sont donc contraints de se nourrir chaque jour (Klaassen et al., 2001; Klaassen, 2003; Morrison and Hobson, 2004; Morrison et al., 2005). Or, la présence de l’adulte au contact des œufs est requise pendant l’incubation (Deeming, 2002a). Les adultes gèrent donc un compromis entre la recherche de nourriture, nécessaire au maintien de leur condition corporelle (et donc de leur survie et succès reproducteur futur) et l’incubation des œufs, déterminant de leur succès reproducteur courant.

J’ai ensuite discuté de l’émergence de deux stratégies d’incubation et de leurs conséquences sur la gestion de ce compromis. La stratégie biparentale est basée sur la coopération des deux

parents sociaux, se relayant au nid et profitant d'une grande partie de chaque journée pour se nourrir, sans altération notable de la continuité de l'incubation (Norton, 1972; Cresswell et al., 2003; Tulp, 2007; Bulla et al., 2014, 2015b). À l'inverse, la stratégie uniparentale oblige le seul adulte en charge des soins à quitter le nid pour aller se nourrir, les deux activités étant mutuellement exclusives (Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006). Le comportement d'incubation varie donc de manière importante entre ces deux stratégies (Reneerkens et al., 2011; Chapitre 1 et 3) ainsi que la flexibilité comportementale (Tulp and Schekkerman, 2006; Chapitre 4).

Dans le deuxième chapitre, j'ai pu montrer que la contrainte énergétique forte imposée par la stratégie uniparentale (Cresswell et al., 2004) est associée à une grande flexibilité du comportement d'incubation face aux variations de la température environnementale mesurée au sol (reliée à la dépense énergétique de l'adulte, à la vitesse de refroidissement des œufs mais également à la disponibilité en arthropodes et à l'efficacité de la recherche de nourriture des adultes) et de la productivité (proxy de l'abondance d'arthropodes). À l'inverse la gestion de l'incubation n'est pas affectée par les variations de ces conditions chez les espèces biparentales.

Dans un troisième chapitre, j'ai montré que le comportement d'incubation des bécasseaux influence la probabilité que le nid soit découvert par un prédateur. J'ai également montré que la stratégie uniparentale oblige l'adulte à adopter un comportement probablement plus risqué, en le contraignant à diminuer son attention au nid, comparée à la stratégie biparentale.

Ces travaux m'ont amené à commencer un dernier projet : celui d'une revue de littérature (présentée dans le Chapitre 4) mettant en avant les contraintes et les conséquences de ces stratégies face aux changements en cours dans l'Arctique. Je base une partie de mon raisonnement sur la dichotomie proposée dans des études relativement anciennes (Holmes, 1966, 1971; Pitelka et al., 1974), mais qui continuent à être utilisée (Saalfeld and Lanctot, 2015; McGuire et al., 2020), entre les bécasseaux conservateurs (monogames à soins biparentaux, fidèles au site, aux territoires relativement fixes) et les bécasseaux opportunistes (polygames à soins uniparentaux, nomades, territoires variables). Les hypothèses formulées et les travaux mobilisés dans cette étude permettent de discuter les résultats obtenus au cours

de ma thèse et de les remettre dans la perspective de l'étude de l'impact du changement climatique sur le succès reproducteur des bécasseaux.

Dans cette partie conclusive, je souhaiterais enfin élargir ma réflexion à quelques points importants pour lesquels nous manquons encore aujourd'hui de connaissances.

## 2. PERSPECTIVES – COMPORTEMENT DE RECHERCHE ALIMENTAIRE DES BECASSEAUX

Mes travaux conduisent souvent à discuter du comportement de recherche alimentaire (« foraging behaviour ») des bécasseaux et de son influence sur la gestion de l'incubation et sur le risque de prédation du nid, notamment chez les espèces uniparentales. En effet, dans le premier chapitre, j'ai montré que la stratégie uniparentale contraint l'adulte à réduire au maximum le temps d'alimentation (voir aussi Norton, 1972; Cantar and Montgomerie, 1985; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006). J'ai également discuté de l'influence de la disponibilité en ressource sur le comportement d'incubation dans le Chapitre 2. J'y ai aussi introduit l'idée que la condition corporelle de l'oiseau, dépendante des conditions abiotiques et des ressources, affecte son comportement d'incubation et, en miroir, son comportement de recherche alimentaire. Dans la discussion du Chapitre 3, nous avons abordé l'idée que la distance de l'adulte au nid, pendant les tours d'alimentation, pourrait être liée à la probabilité de prédation du nid : se nourrir près du nid augmente la probabilité que le nid soit trouvé mais se nourrir loin du nid pourrait limiter la possibilité de détecter des prédateurs et/ou l'efficacité des comportements de distraction. Cependant, nous n'avons que très peu d'informations sur le comportement des bécasseaux hors du nid (une seule étude chez le bécasseau semipalmé, une espèce biparentale menée par Bulla et al., 2015b). Souvent limités par la technique, l'acquisition de ces données nous permettrait de documenter le comportement d'alimentation des adultes bécasseaux, sa flexibilité face aux variations de l'environnement et son influence sur le comportement d'incubation et la survie des œufs. Ces informations seront alors utiles pour étayer nos hypothèses quant aux effets directs (abiotiques) et indirects (biotiques) du changement climatique sur le succès reproducteur des bécasseaux.

En faisant des allers-retours entre un point central où ils incubent mais ne s'alimentent pas (le nid) et des endroits où ils s'alimentent (hors du nid), les adultes bécasseaux ont un comportement de recherche alimentaire qui entre dans le cadre conceptuel de la « central place foraging theory » (Orians and Pearson, 1979; Schoener, 1979). Cette théorie est fréquemment utilisée pour expliquer le comportement de nourrissage des oisillons nidicoles, en considérant souvent que l'adulte revient au nid chargé des proies qu'il livre aux jeunes (Kacelnik, 1984; Houston and McNamara, 1985). Elle est également souvent utilisée pour étudier le comportement de recherche alimentaire des oiseaux marins pendant leur période de reproduction, nichant en colonies sur des falaises ou des îles et réalisant des trajets parfois très longs pour aller se nourrir (e.g. Alerstam et al., 2019; Jessopp et al., 2020). Cette théorie doit être légèrement amendée afin de pouvoir être appliquée aux comportements des bécasseaux pendant la période d'incubation. En effet, quitter le nid pour se nourrir implique des dépenses classiquement intégrées aux théories de « foraging » (coûts de locomotion, d'acquisition de la nourriture, de manipulation) mais d'autres dépenses sont spécifiques à l'incubation et peuvent être immédiates (réchauffer les œufs après une interruption, Walsberg and King, 1978; Vleck, 1981; Biebach, 1986; Hainsworth et al., 1998; Conway and Martin, 2000a) ou latentes (allongement de la durée de la période d'incubation, Lyon and Montgomerie, 1985; Bosque and Bosque, 1995; Tombre and Erikstad, 1996; Lindström, 1999; Hepp et al., 2006; Martin et al., 2007; DuRant et al., 2012). Pour les espèces uniparentales, la qualité des soins parentaux dépend de l'efficacité du comportement de recherche alimentaire des adultes en charge des soins, ce qui n'est pas le cas pour les espèces biparentales.

Le comportement de recherche alimentaire des animaux est régi par une balance entre coûts (e.g., déplacements, manipulations des proies) et bénéfices attendus (e.g., nombre et valeurs énergétiques des proies, MacArthur and Pianka, 1966; Krebs et al., 1977). La gestion du risque de prédation doit être intégré dans cette balance (Lima and Dill, 1990; Brown et al., 1999). En effet, au-delà de l'effet létal direct des prédateurs, leur simple présence laisse des indices directs ou indirects, perçus par les proies qui peuvent alors modifier leur comportement pour limiter le risque de prédation. Ces effets indirects peuvent être plus importants que les effets directs de la prédation sur la dynamique des proies (Preisser et al., 2005). C'est ce que certains ont appelé l'« écologie de la peur », soient les effets de la peur sur la dynamique des espèces, via les coûts des réponses visant à diminuer le risque de prédation (Brown et al., 1999; Zanette

and Clinchy, 2019). L'influence du risque de prédation sur le comportement de recherche alimentaire est souvent étudiée parce qu'il induit des effets en cascade sur l'ensemble du réseau trophique (Brown and Kotler, 2004; Preisser et al., 2005; Laundré et al., 2010). Ce risque étant variable dans l'espace, du fait de l'utilisation préférentielle de certains habitats par les prédateurs, le risque perçu par les proies pourrait prendre la forme d'une carte mentale appelée « paysage de la peur » avec, en relief, le risque de prédation perçu (Laundré et al., 2001, 2010; Gaynor et al., 2019). Ce paysage de la peur est dynamique et varie selon le patron d'activité journalier des prédateurs mais varie également au cours de la saison (Kohl et al., 2018). Dans l'Arctique, l'intensité du risque de prédation devrait aussi varier fortement entre les années, selon la phase du cycle des rongeurs (mais voir Chapitre 4 partie 5.1 sur l'atténuation de ces cycles dans l'Arctique). Le comportement de recherche alimentaire des proies alternatives ou occasionnelles, telles que les œufs de bécasseaux, devrait alors varier entre années, en fonction de l'abondance des proies focales (TMII: trait-mediated indirect interactions dans Bolker et al., 2003) ou des prédateurs (Preisser et al., 2005). Mais, là encore, le concept de paysage de la peur doit être amendé pour être appliqué à l'étude du comportement d'incubation et d'alimentation des bécasseaux puisque, dans la plupart des cas, ce sont les œufs, sessiles, qui sont la proie et non les adultes mobiles. Dans cette situation, le premier facteur de risque reste donc la localisation du nid par rapport à la fréquentation du renard polaire. Cependant, le comportement d'incubation influence également le risque de prédation du nid, comme en témoignent les résultats présentés dans le Chapitre 3. Ainsi, les bécasseaux auraient un avantage à répondre de manière adaptative au risque perçu, en modifiant leur comportement d'incubation et/ou leur comportement d'alimentation, si la contrainte énergétique le permet.

La représentation du paysage de la peur peut être approximée en équipant les renards polaires de balise GPS afin de suivre leurs déplacements, d'estimer leurs domaines vitaux ainsi que la densité d'utilisation des différentes parties de ces domaines (e.g. Benhamou and Riotte-Lambert, 2012). Ces données nous permettraient également de décrire la dynamique de ce paysage de la peur au cours de la journée (rythme journalier d'activité du renard) et de la saison. Cependant, le paysage de la peur correspond non pas à l'activité d'un renard ou à la distribution de ces zones de chasses, mais bien à ce que les proies en perçoivent (Gaynor et al., 2019). Étudier les comportements de vigilance des proies (distance de fuite, temps passé



à scanner les alentours du nid) est alors aussi un moyen direct d'estimer les effets de la peur. Et la position des nids nous permettrait alors, par superposition avec la carte de l'intensité d'activité des prédateurs, de déterminer (1) si les proies choisissent leurs sites de reproduction en tenant compte de ce risque et (2) si le risque se traduit effectivement par des taux de prédation des nids plus élevés.

Ainsi, l'étude de la flexibilité du comportement de recherche alimentaire et de la réponse comportementale des espèces à la variabilité temporelle et spatiale du risque réel ou perçu de prédation des nids est nécessaire pour estimer l'aptitude des différentes stratégies à persister, face au effets directs (abiotiques) et indirects (biotiques) du changement climatique.

Ces études devront répondre à plusieurs questions :

- Quand partir du nid pour aller se nourrir ?
- Où aller pour se nourrir ?
- Pendant combien de temps chercher à se nourrir ?

Enfin, les interactions entre ces réponses devront également être considérées puisqu'elles peuvent être corrélées (e.g., distance et durée) et/ou agissent en synergie.

### 2.1. Quand partir du nid pour aller se nourrir ?

Les espèces uniparentales doivent optimiser leur recherche alimentaire en maximisant leur efficacité de prédation (i.e., choisir les périodes pendant lesquelles les proies sont les plus disponibles) et en diminuant les coûts pour les œufs, alors exposés aux conditions locales, tamponnées par la structure du nid (Reid et al., 2002; Tulp et al., 2012). Ces conditions optimales se situent généralement aux heures les plus chaudes de la journée, quelles que soient les conditions moyennes journalières. Les espèces uniparentales montrent donc un rythme d'activité journalier très marqué (Figure 10 ; Norton, 1972; Cartar and Montgomerie, 1985; Cartar and Montgomerie, 1987; Cresswell et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2006; Smith et al., 2012a), contrairement aux espèces biparentales dont le rythme est avant tout variable entre couples et dépend principalement du synchronisme entre les adultes (Bulla et al., 2014, 2016).

La chronologie des départs du nid pour les espèces uniparentales, et celle des échanges au nid pour les espèces biparentales, ont également leur importance. En effet, en admettant que le mouvement au nid attire l'attention des prédateurs (Skutch, 1949; Martin, 2000; Martin et al., 2000; Muchai and Plessis, 2005), les adultes auraient un avantage à cantonner leurs mouvements aux périodes durant lesquelles l'activité des prédateurs est faible ou lorsque les conditions limitent les risques (e.g. chez les femelles de tétra des armoises, seules à incuber, se nourrissent préférentiellement lorsque la luminosité est faible, Coates and Delehanty, 2008). Or, le renard polaire est un prédateur crépusculaire voire nocturne, même sous des conditions de jour permanent (Eberhardt et al., 1982; Anthony, 1997; Audet et al., 2020). *A priori*, il ne semble donc pas y avoir de conflit entre la période optimale d'alimentation (milieu de journée) et le risque de prédation (« nuit »), chez les espèces uniparentales. En revanche, nous avons vu que le comportement d'incubation était très variable chez ces espèces et que des conditions rudes, altérant l'efficacité de prédation des adultes et leur condition corporelle, pouvaient également amener ces derniers à faire des « pauses longues » (Chapitre 2 ; Tulp and Schekkerman, 2006; Smith et al., 2012a), y compris la nuit (cf. observations personnelles au Groenland). De même, chez les espèces biparentales, les adultes peuvent se relayer à n'importe quel moment de la journée, selon des rythmes spécifiques ou régionaux (Bulla et al., 2014, 2016). Cette activité des bécasseaux pendant la période d'activité du renard constitue une prise de risque sérieuse pour le nid.

Bien que nous possédions désormais des données d'incubation très précises (1 enregistrement par minute) sur plusieurs centaines de nids, nous manquons encore de données qui nous permettraient de décrire le rythme d'activité journalier des renards polaires. L'enregistrement continu de la température dans les nids de bécasseaux nous permettant de documenter l'heure exacte de prédation des nids, être en mesure de comparer ces deux types d'informations (de façon synchronisée), nous permettraient de tester les effets relatifs du comportement des bécasseaux ou du comportement du renard sur le taux de prédation horaire. De même, nous pourrions alors décrire la dynamique journalière du risque de prédation des nids.

## 2.2. Où aller pour se nourrir ?

J'ai déjà eu l'occasion d'expliquer que la toundra était un environnement hétérogène et que la composition de la communauté d'arthropodes pouvait y varier selon les conditions locales (e.g., végétation, microclimat, substrat; Schekkerman et al., 2004; Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013; Sweet et al., 2015). Ainsi, les bécasseaux ont le choix entre plusieurs zones de nourrissage et ont un avantage à sélectionner les zones qui leur permettent de maximiser leur gain net : e.g. les zones les plus proches du nid (diminution des coûts de locomotion) et qui offrent les meilleures conditions de nourrissage (MacArthur and Pianka, 1966). Ces conditions dépendent de l'abondance et de la qualité des ressources mais elles dépendent aussi du risque de prédation du nid. En effet, si les alentours du nid offrent des ressources, alors l'adulte pourrait avoir un intérêt à rester près du nid, faire des pauses plus courtes et éviter les coûts de locomotion et de réchauffement des œufs. Cependant, ce comportement créerait du mouvement à proximité du nid, attirant potentiellement l'attention des prédateurs et facilitant la prédation du nid (s'ils associent la présence d'un adulte à la proximité d'un nid). À l'inverse, s'éloigner du nid augmente les coûts de locomotion, affecte l'incubation, limite l'aptitude des adultes à détecter un prédateur et réduit les possibilités de défense via des comportements de distraction. Ainsi, un compromis devrait exister entre rester à proximité du nid et s'en éloigner, à la fois pour se nourrir mais également pour éviter la prédation du nid (Martindale, 1982). Ce compromis rappelle également celui qui pèse sur la distance de fuite face à l'approche d'un prédateur : fuir au dernier moment peut révéler la localisation du nid mais avoir une grande distance de fuite oblige l'oiseau à quitter le nid fréquemment, affectant considérablement son comportement d'incubation (Smith and Edwards, 2018).

Cette question (i.e., « Où aller pour se nourrir ? ») permettrait aussi d'apporter un éclairage nouveau à l'étude des facteurs qui influencent le choix des sites de nidification des bécasseaux (e.g. importance des ressources disponibles à proximité, fréquentation par le renard polaire, microclimat, visibilité), les comportements territoriaux et la relation entre comportement d'incubation et choix du site de nidification. En effet, la territorialité, habituellement interprétée comme le moyen de défendre des ressources proches du nid ou des partenaires (Emlen and Oring, 1977), peut également être un moyen d'avoir un nid à une

distance optimale des ressources et/ou éloigné des zones fréquentées par les prédateurs (Fontaine and Martin, 2006) ou protégé par d'autres oiseaux (i.e. "nesting association", Nguyen et al., 2003; Smith et al., 2007b). Smith *et al.* (2007a) n'ont pas trouvé de relation entre le choix du site de nidification d'une diversité d'espèces et l'abondance de nourriture, ni entre ce choix et le succès reproducteur ; mais cette étude menée sur un unique site (East Bay, Canada), mériterait d'être confirmée à plus grande échelle. La territorialité et la fidélité au site de nidification de certaines espèces biparentales pourraient alors effectivement permettre une meilleure connaissance de l'environnement (Greenwood, 1980).

La composition de la communauté d'arthropodes varie elle aussi au cours de la saison, selon la phénologie des différents groupes et leur niche écologique (McKinnon et al., 2012; Wirta et al., 2016; Saalfeld et al., 2019). Les bécasseaux optimisent probablement leur comportement de recherche alimentaire en changeant de zone d'alimentation au cours de la saison (e.g., bordures de névés, pentes exposées, bords de retenues d'eau, zones humides). Sachant que les uniparentaux doivent faire face à des contraintes plus fortes lors de leurs recherches alimentaires (durée, fréquence et distance des absences au nid) que les biparentaux, il serait également intéressant d'étudier la superposition des zones de nourrissage des représentants des deux stratégies, sur les sites où ils nichent côte à côte.

Enfin, le changement climatique pourrait limiter la qualité de certaines zones de nourrissage, comme les zones actuellement les plus sèches et qui, demain, seront des zones appauvries par le stress de dessiccation qu'elles imposeront aux arthropodes (Hodkinson et al., 1996; Mortensen et al., 2016; Bowden et al., 2018; Loboda et al., 2018; Gillespie et al., 2020). Cela pourrait fortement contraindre le comportement de recherche alimentaire des bécasseaux.

Pour répondre à ces questions, une piste intéressante (testée durant l'été 2020 sur le site de Hochstetter) serait d'équiper des adultes bécasseaux avec des balises GPS miniaturisées (e.g. « nanotags » ; moins de 1g). Les données ainsi récoltées, et associées aux données sur le comportement d'incubation, permettraient d'avoir une vision d'ensemble (i.e. spatiale et temporelle) du comportement des bécasseaux nicheurs hors de leurs nids (voir l'exemple de l'étude du comportement d'incubation de tétras des armoises *Centrocercus urophasianus* Dudko et al., 2019).

### 2.3. Pendant combien de temps chercher à se nourrir ?

Dans le Chapitre 2, j'ai montré que la longueur des interruptions de l'incubation dépendait fortement des conditions environnementales chez les espèces uniparentales (voir aussi Cantar and Montgomerie, 1985; Tulp and Schekkerman, 2006). Ces dernières font des interruptions plus longues lorsque leur demande énergétique augmente ou que les ressources sont moins disponibles, mais semblent également allonger leurs interruptions lorsque leur condition corporelle est dégradée (e.g., après une journée froide). C'est donc bien les besoins de l'adulte (Cresswell et al., 2004) et la disponibilité en ressources qui déterminent la durée des interruptions. La durée optimale d'une pause est alors celle qui permet de maximiser la prise alimentaire en diminuant les coûts inhérents à l'interruption de l'incubation (e.g., réchauffement des œufs). Mais la durée des interruptions est aussi partiellement déterminée par la distance que l'oiseau doit parcourir pour atteindre la zone d'alimentation (Orians and Pearson, 1979; Schoener, 1979; Martindale, 1982).

Pour la stratégie uniparentale, il est parfois avantageux d'éviter que les œufs ne se refroidissent trop (i.e., éviter les absences trop longues) plutôt que de limiter le nombre de trajets entre le nid et la zone d'alimentation. Selon l'influence du mouvement sur le risque de prédation, les coûts de locomotion et les conditions environnementales, un adulte peut donc avoir un avantage à faire plus d'interruptions courtes, qui ne laissent pas aux œufs le temps d'atteindre une température faible, plutôt que de faire quelques longues interruptions. Chez les bécasseaux biparentaux, l'adulte en charge des soins peut probablement aussi effectuer des courtes pauses pour se nourrir pendant son tour d'incubation, et les autres interruptions enregistrées pourraient correspondre aux échanges au nid. Chez ces espèces, l'utilisation de Tiny Tags ne permet malheureusement pas de déterminer à tout moment l'identité de l'adulte qui incube. L'ajout d'un système de reconnaissance individuelle (e.g. RFID : "Radio Frequency Identification Device", Bulla et al., 2014) peut néanmoins être envisagé à cette fin, et permettrait de répondre à une toute autre famille de questions, toutes aussi intéressantes, liées au partage des coûts de soins parentaux entre partenaires (cf. Chapitre 1).

## 2.4. Conclusions

Au cours de ma thèse, d'autres perspectives ont souvent été évoquées pour poursuivre les travaux entrepris (e.g. suivi précis de la condition corporelle des adultes) mais ces dernières demandent parfois des moyens très conséquents ou l'élaboration de techniques nouvelles. C'est pour cela que, si j'ai présenté la nécessité de tels travaux tout au long de ce manuscrit, je souhaite conclure sur un point crucial : récolter des données de comportement (i.e. à haute fréquence), dans des régions si reculées et inaccessibles de la planète, constitue un défi majeur. En effet, la construction de séries temporelles longues, outils par excellence du suivi de l'évolution des écosystèmes face au changement climatique, demande un effort considérable d'échantillonnage (e.g. recherche des nids en faible densité dans la Toundra) et de documentation des conditions sur chaque site, chaque année (e.g. suivi des dynamiques de prédateurs, rongeurs et grands herbivores). Au cours de cette thèse, j'ai pris conscience du travail considérable (réalisé par l'équipe qui m'a accueilli), que représente la recherche de financements de long terme, l'organisation des périodes de terrain mais aussi l'entretien des relations humaines, permettant la cohésion entre des équipes qui travaillent sur plusieurs continents. La crise sanitaire nous a par ailleurs malheureusement rappelé que la réalisation de tels travaux peut être mise à mal par des événements imprévisibles.

# Annexe 1 : Supplementary material

**Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-  
surface temperature and primary productivity**

Table S1: Number of nests monitored (and mean length of monitoring) during the four consecutive summer seasons (2016-2019) at the 15 study sites. The initial dataset includes the nests monitored in the field while the filtered dataset only includes the nests used in the analyses (see methods for full filtering procedures).

Species	Study site	Initial dataset		Filtered dataset for analysis	
		Number of nests monitored	days monitored (mean $\pm$ SD)	Number of nests monitored	days monitored (mean $\pm$ SD)
Sanderling_BI (33-110 g) <sup>a</sup>	Hochstetter	5	8.6 $\pm$ 6.1	5	7.6 $\pm$ 5
	Karupelv	4	6.5 $\pm$ 6.1	1	7 $\pm$ 0
	Zackenber	6	4.7 $\pm$ 1.9	2	1 $\pm$ 0
Sanderling_UNI (33-110 g) <sup>a</sup>	Hochstetter	32	7.7 $\pm$ 5.5	30	3.9 $\pm$ 3.2
	Karupelv	14	10.1 $\pm$ 4.8	12	3.4 $\pm$ 1.4
	Zackenber	34	7 $\pm$ 4.2	21	1.8 $\pm$ 0.7
Dunlin (33-85 g) <sup>a</sup>	Hochstetter	21	5.5 $\pm$ 4.8	9	4.7 $\pm$ 3.1
	Amarnäs	28	10.4 $\pm$ 6.7	19	3.9 $\pm$ 3.7
	Burnpoint Creek	11	5.7 $\pm$ 5	5	2.4 $\pm$ 1.3
	Canning River	7	8.9 $\pm$ 6.6	3	4.7 $\pm$ 6.4
	Churchill	29	8.2 $\pm$ 4.1	2	1 $\pm$ 0
	East Bay	1	1 $\pm$ NA	NA	NA
	Sabetta	54	7 $\pm$ 6.6	33	6.2 $\pm$ 4.5
	Utqiagvik	72	10.4 $\pm$ 6.1	49	6.9 $\pm$ 4.7
Zackenber	7	9.7 $\pm$ 6.6	2	1.5 $\pm$ 0.7	
Baird's sandpiper (32-63 g) <sup>a</sup>	Bylot	62	7.4 $\pm$ 6.1	43	5.2 $\pm$ 4.1
White-rumped sandpiper (30-60 g) <sup>a</sup>	Bylot	20	6.4 $\pm$ 6	10	6.5 $\pm$ 4.4
	East Bay	77	4.7 $\pm$ 4.6	12	2.2 $\pm$ 1.3
	Igloodik	83	7.5 $\pm$ 5.6	57	6.3 $\pm$ 3.7
Purple sandpiper (52-94 g) <sup>a</sup>	Longyearbyen	12	9.7 $\pm$ 6.1	9	4.2 $\pm$ 2.4
Pectoral sandpiper (31-97 g) <sup>a, b</sup>	Canning River	110	6 $\pm$ 4.5	78	3.3 $\pm$ 2.4
Little stint (17-44 g) <sup>a</sup>	Belyi Island	25	4.5 $\pm$ 3.1	17	3 $\pm$ 1.6
	Erkuta	2	3 $\pm$ 2.8	NA	NA
	Sabetta	76	6.7 $\pm$ 4.9	50	5.4 $\pm$ 2.8
Semipalmated sandpiper (20-41 g) <sup>a</sup>	Canning River	58	6 $\pm$ 4.8	45	5.2 $\pm$ 3.6
	Utqiagvik	77	9.5 $\pm$ 5.9	54	5.3 $\pm$ 2.7
Temminck's stint (15-36 g) <sup>a</sup>	Belyi Island	1	8 $\pm$ NA	NA	NA
	Erkuta	74	10.4 $\pm$ 6.2	49	3.2 $\pm$ 1.9
	Sabetta	68	7.6 $\pm$ 5.3	49	4.6 $\pm$ 2.6
TOTAL		1070		666	

<sup>a</sup> Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., 1996. Hoatzin to Auks, *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona.

<sup>b</sup> Only female weight range are given here (significant sexual dimorphism in this species).



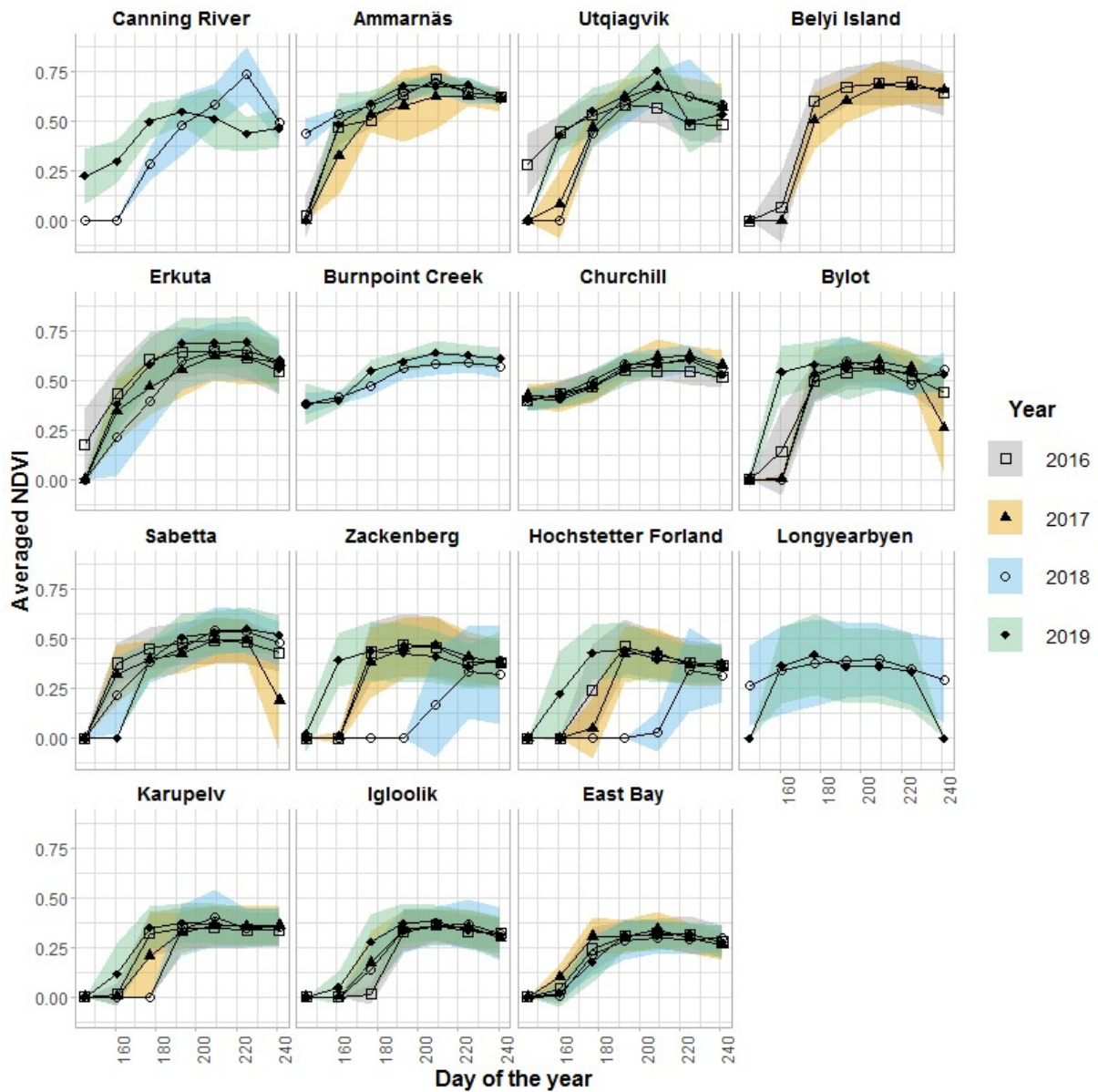


Figure S1: Normalized Difference Vegetation Indexes (NDVI) as estimated from satellite pictures (MOD13Q1-VI products; see Methods) for each year and study site. Sites are ordered according to increasing maximal NDVI value. Points correspond to the averaged NDVI (one point per 16-day period) and lines illustrate linear interpolations between points. The buffer zone corresponds to standard deviation from the averaged NDVI.

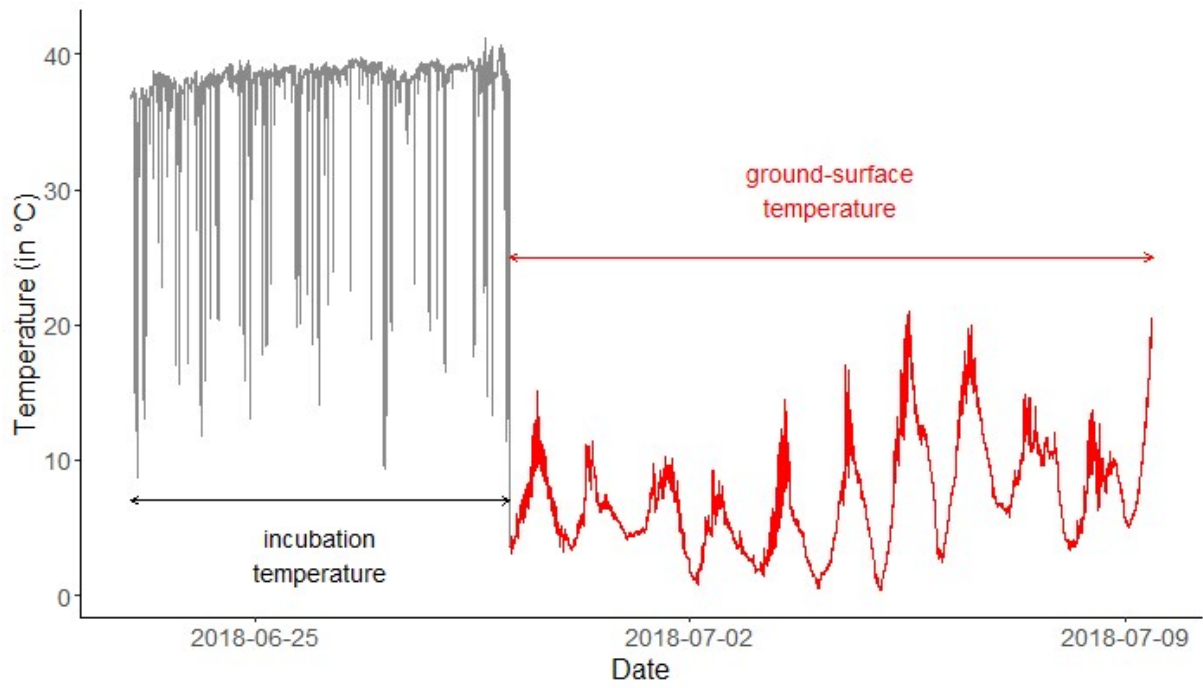


Figure S2: Example of a nest temperature record from a dunlin nest monitored at the Sabetta site in 2018, showing the segment used to monitor the incubation behaviour (grey) and the one used to assess ground temperature for this species after a predation event (red).

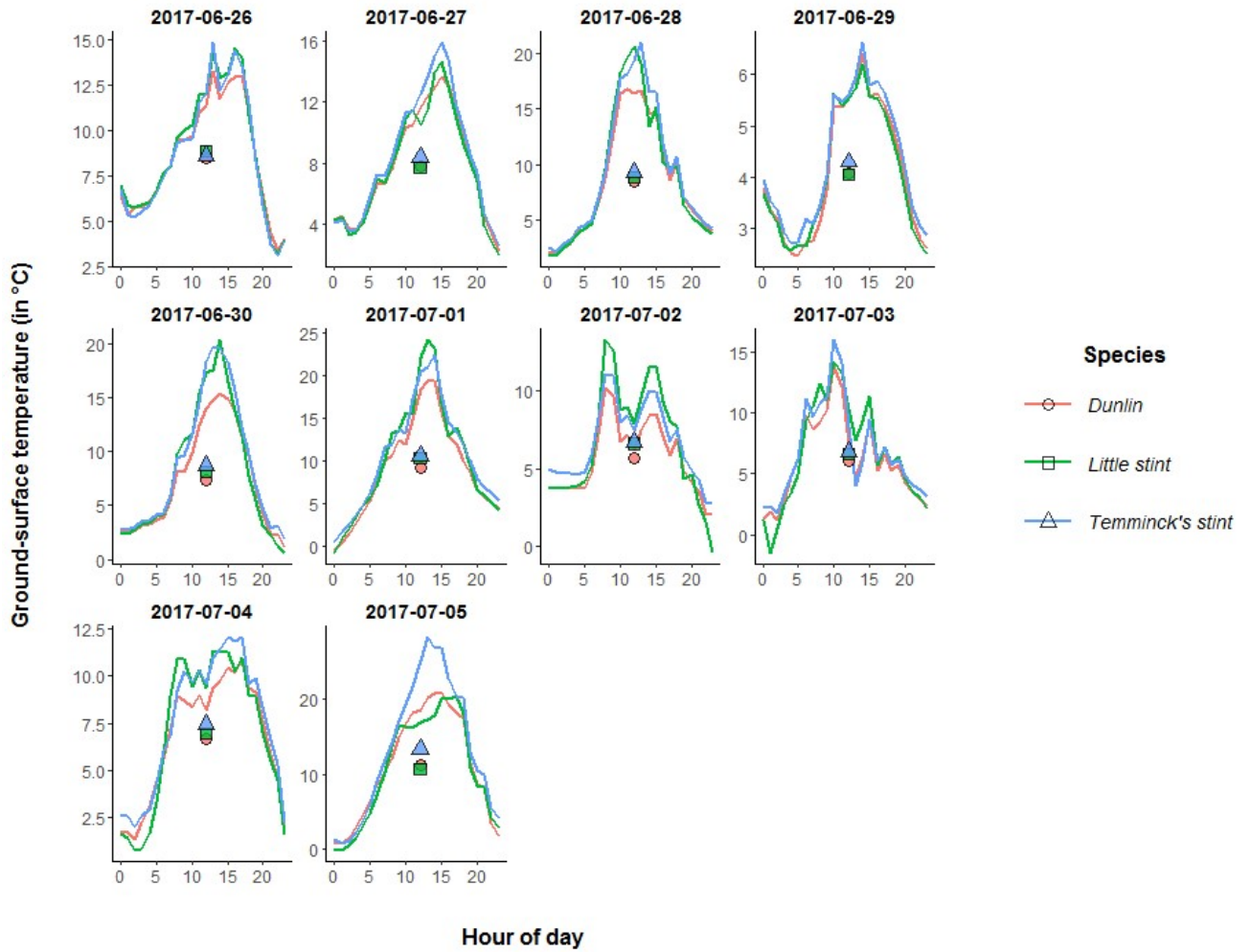


Figure S3: Illustration of the variability of the ground-surface temperature across nesting habitat for the three sympatric sandpiper species breeding in Sabetta (Yamal peninsula, Russia) in 2017. Curves present the hourly ground-surface temperature, while points present the daily average temperature.

# Annexe 2 : Supplementary material

## **Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers**

Table A1: Number of nests monitored in the field and included in our analyses for different species, sites and years (same abbreviations as in Figure 1). Nests are classified according to their fate with H: hatched, P: depredated, C : censored, and TOT: total.

species	site	year	Number of nests monitored in the field		Number of nests used in GLMMs analyses				Number of nests used in Cox analyses					
			TOT	days monitored (mean ± SD)	TOT	H	P	C	days monitored (mean ± SD)	TOT	H	P	C	days monitored (mean ± SD)
<i>Calidris bairdii</i>	BYLO	2016	19	10.1 ± 6.2	18	13	4	1	10.3 ± 5.8	18	13	4	1	10.6 ± 5.9
		2017	29	7.1 ± 6.2	22	10	12	-	7.5 ± 5.9	22	10	12	-	7.7 ± 5.9
		2018	12	3.7 ± 3.3	8	2	6	-	3.8 ± 3.2	8	2	6	-	4.6 ± 3.6
<i>Calidris alpina</i>	AMMA	2016	10	11.8 ± 5.8	9	4	1	4	12.7 ± 5	5	4	1	-	9.8 ± 2.2
		2017	8	13.4 ± 6.1	8	4	4	-	11.4 ± 6.5	8	4	4	-	13.4 ± 6.1
		2018	5	7 ± 5.6	4	3	1	-	5.8 ± 5.2	4	3	1	-	7.5 ± 6.4
	UTQI	2016	20	14.4 ± 5.9	3	2	1	-	6.7 ± 3.5	3	2	1	-	12.7 ± 3.5
		2017	20	8.1 ± 5.1	19	3	16	-	8.4 ± 4.9	19	3	16	-	8.4 ± 4.9
		2018	18	10.3 ± 5.9	17	6	8	3	10.8 ± 5.7	17	6	8	3	10.8 ± 5.6
	CHUR	2016	13	6.5 ± 2.9	6	5	-	1	4.3 ± 2.5	6	5	-	1	6 ± 2.2
		2017	8	12.5 ± 2.8	8	7	1	-	22.8 ± 9.4	8	7	1	-	22.9 ± 9.2
		2018	8	7 ± 4.1	6	1	4	1	8.2 ± 7.8	6	1	4	1	8.2 ± 7.8
	HOCH	2016	1	1 ± 0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		2017	8	5.1 ± 4.2	6	2	4	-	6.5 ± 3.9	6	2	4	-	6.5 ± 3.9
		2018	2	11.5 ± 6.4	2	1	-	1	10.5 ± 4.9	2	1	-	1	11.5 ± 6.4
	SABE	2016	10	11.9 ± 6.6	9	4	3	2	12.7 ± 6.2	9	4	3	2	13.1 ± 5.7
		2017	16	8.9 ± 7.1	12	4	6	2	10.5 ± 5.9	12	4	6	2	11.5 ± 6.2
		2018	15	4.1 ± 4.9	8	-	3	5	6.9 ± 5.5	7	-	2	5	7.7 ± 5.4
ZACK	2016	5	7 ± 7.2	3	3	-	-	5 ± 2.6	3	3	-	-	5 ± 2.6	
<i>Calidris minuta</i>	BELY	2016	6	7.5 ± 1.4	6	2	1	3	7.5 ± 1.4	6	2	1	3	7.5 ± 1.4
		2017	19	3.5 ± 2.7	13	-	6	7	4.6 ± 2.5	13	-	6	7	4.6 ± 2.5
	SABE	2016	15	8.3 ± 3.8	14	10	4	-	8.4 ± 3.3	14	10	4	-	8.9 ± 3.3
		2017	13	6.5 ± 7.1	6	-	4	2	11.2 ± 6.2	6	-	4	2	12.5 ± 6.5
2018	23	6.7 ± 4.8	16	-	8	8	6.4 ± 3.8	14	-	7	7	7.6 ± 4.4		
<i>Calidris alba</i>	HOCH	2016	20	6.3 ± 4.3	15	14	1	-	7.4 ± 3.8	15	14	1	-	7.5 ± 3.8
		2017	9	3.3 ± 2.5	7	3	4	-	4 ± 2.4	7	3	4	-	4 ± 2.4
		2018	2	3 ± 2.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	KVPE	2016	12	8.8 ± 4.5	11	6	5	-	8.3 ± 4.5	11	6	5	-	8.9 ± 4.8
		2017	5	7.4 ± 6.7	2	1	1	-	11 ± 1.4	2	1	1	-	14 ± 2.8
		2018	5	9.4 ± 7.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ZACK	2016	44	6.4 ± 3.8	41	17	14	10	7.4 ± 5.8	16	16	-	-	8.4 ± 6.3	
	2017	5	2.4 ± 2.1	3	-	3	-	2.7 ± 2.1	3	-	3	-	3 ± 2.6	
<i>Calidris pusilla</i>	UTQI	2016	20	9.6 ± 4.5	15	15	-	-	9.9 ± 3.9	15	15	-	-	10.9 ± 3.8
		2017	23	7 ± 5.8	19	2	17	-	7.9 ± 5.7	19	2	17	-	8.2 ± 5.7
		2018	15	13.3 ± 6.3	11	7	3	1	15.5 ± 3.2	11	7	3	1	15.7 ± 3.4
<i>Calidris temminckii</i>	BELY	2016	1	8 ± 0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		2016	22	10.4 ± 5.5	17	14	3	-	11.2 ± 4.2	17	14	3	-	11.8 ± 4.5
		2017	9	12.9 ± 5.9	9	5	4	-	12 ± 5.6	8	5	3	-	12.2 ± 5.9
	SABE	2016	18	11.6 ± 6.3	16	7	7	2	10.9 ± 6.3	14	7	5	2	12.3 ± 6.1
		2017	10	6.1 ± 6.9	7	-	4	3	7.4 ± 6.4	7	-	4	3	8.3 ± 7.3
		2018	20	5.4 ± 3	12	-	3	9	5.5 ± 1.5	12	-	3	9	6.9 ± 2.7
<i>Calidris fuscicollis</i>	BYLO	2017	4	8 ± 8.7	2	1	1	-	13.5 ± 7.8	2	1	1	-	15 ± 5.7
		2018	14	5.1 ± 5.1	8	2	6	-	7.6 ± 4.9	8	2	6	-	8.2 ± 4.7
	EABA	2016	19	2 ± 1.5	6	-	6	-	2.7 ± 0.8	6	-	6	-	2.7 ± 0.8
		2017	29	4.6 ± 4.1	6	-	5	1	4.3 ± 2.3	6	-	5	1	5.5 ± 3.4
		2018	15	5.9 ± 6.1	2	-	2	-	1.5 ± 0.7	2	-	2	-	3.5 ± 3.5
	IGLO	2016	27	11.1 ± 5	24	18	6	-	11.8 ± 4.3	24	18	6	-	11.8 ± 4.3
2017		17	8.9 ± 4.3	15	2	11	2	8.1 ± 4	15	2	11	2	9.2 ± 4	
2018	27	4.7 ± 5.1	16	3	13	-	6.6 ± 5.6	15	3	12	-	7.3 ± 5.5		
total			714		505	208	229	68		469	207	209	53	

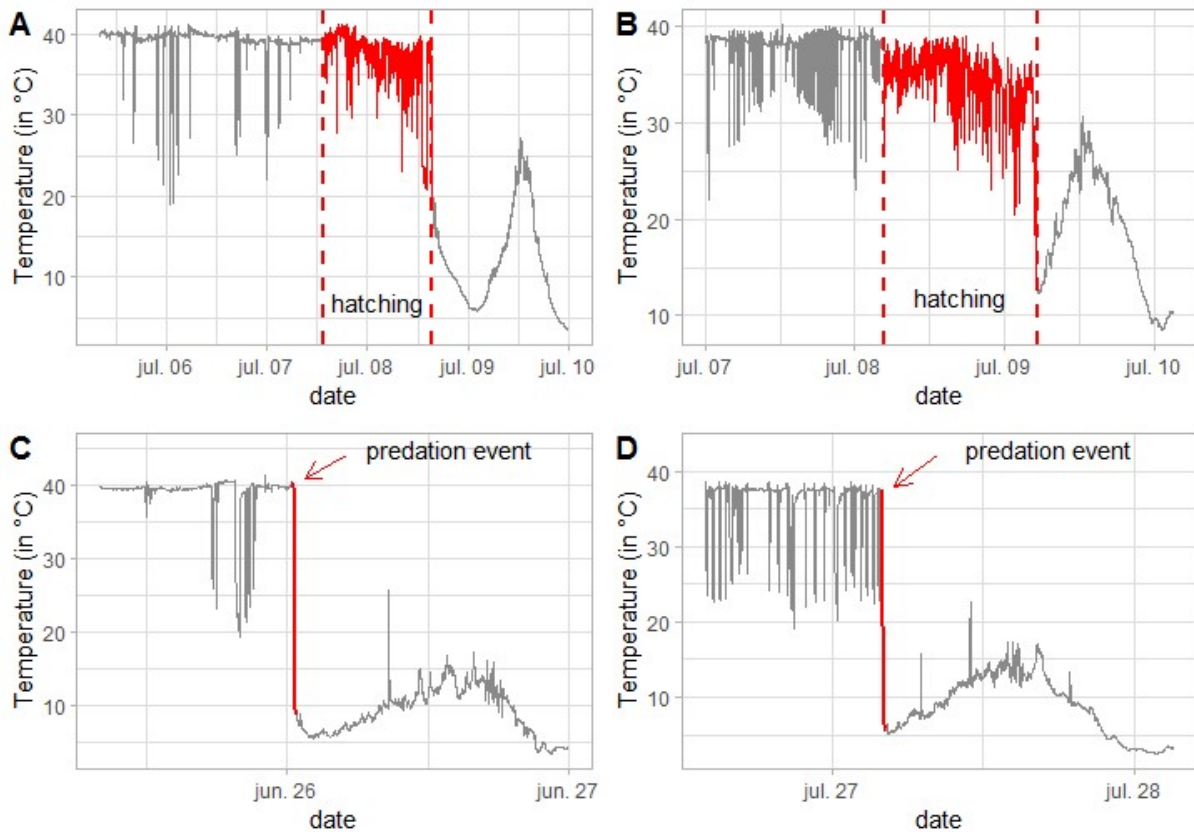


Figure A1: Examples of nest temperature profiles recorded for biparental (A and C) and uniparental (B and D) species. The continuous red line represents the part of the curve that is used to determine the fate of the nest. Red lines in panels A and B show the temperature profile of two nests during hatching with a declining trend and a high variability of recorded temperatures during several hours before recording environmental temperature (i.e., in the empty nest cup). Red lines in panels C and D show temperature profiles of two nests that experienced a predation event. Here, an abrupt drop of the incubation temperature before recording environmental temperatures is present.

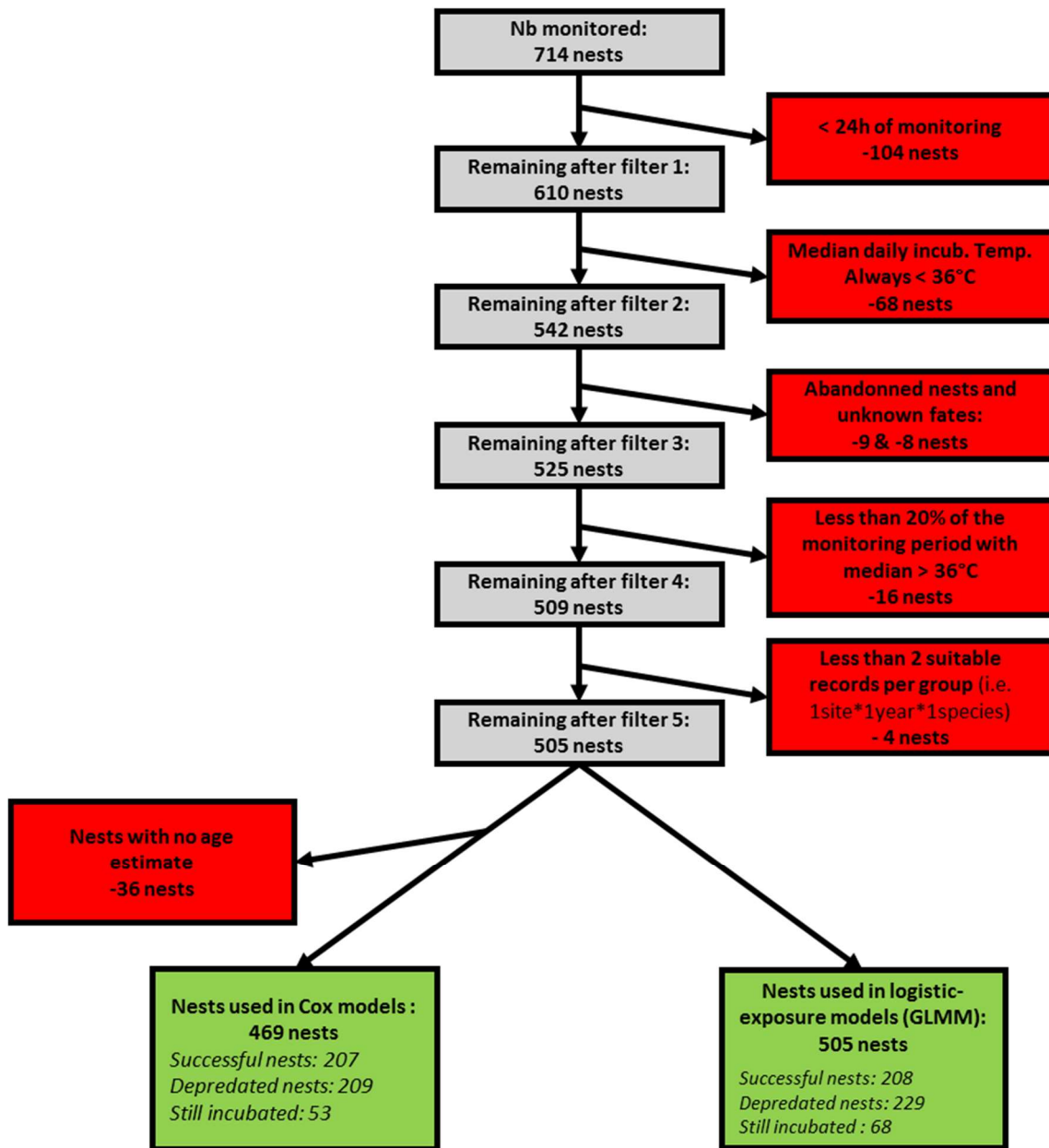


Figure A2: Nest data filtering procedure followed to perform logistic-exposure and Cox models.

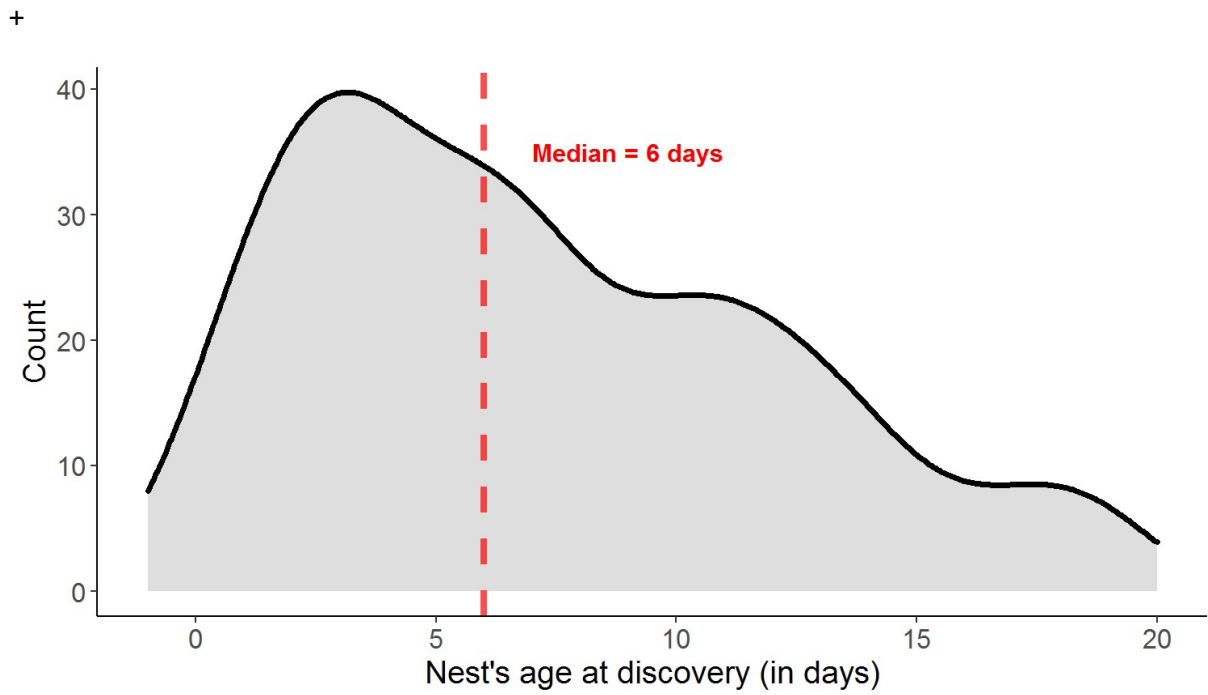


Figure A3: Distribution of nest age (i.e., stage of incubation) at discovery for the 469 nests used in the Cox models.



Annexe 3 : Comment on "Global pattern  
of nest predation is disrupted by  
climate change in shorebirds"

Cite as: M. Bulla *et al.*, *Science*  
10.1126/science.aaw8529 (2019).

# Comment on “Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds”

**Martin Bulla<sup>1,2,3\*†</sup>, Jeroen Reneerkens<sup>2,4†</sup>, Emily L. Weiser<sup>5†</sup>, Aleksandr Sokolov<sup>6</sup>, Audrey R. Taylor<sup>7</sup>, Benoît Sittler<sup>8,9</sup>, Brian J. McCaffery<sup>10</sup>, Dan R. Ruthrauff<sup>11</sup>, Daniel H. Catlin<sup>12</sup>, David C. Payer<sup>13</sup>, David H. Ward<sup>11</sup>, Diana V. Solovyeva<sup>14</sup>, Eduardo S. A. Santos<sup>15</sup>, Eldar Rakhimberdiev<sup>4,16</sup>, Erica Nol<sup>17</sup>, Eunbi Kwon<sup>12</sup>, Glen S. Brown<sup>18</sup>, Glenda D. Hevia<sup>19</sup>, H. River Gates<sup>20</sup>, James A. Johnson<sup>21</sup>, Jan A. van Gils<sup>2</sup>, Jannik Hansen<sup>22</sup>, Jean-François Lamarre<sup>23</sup>, Jennie Rausch<sup>24</sup>, Jesse R. Conklin<sup>4</sup>, Joe Liebezeit<sup>25</sup>, Joël Bêty<sup>26</sup>, Johannes Lang<sup>9,27</sup>, José A. Alves<sup>28,29</sup>, Juan Fernández-Elipe<sup>30</sup>, Klaus-Michael Exo<sup>31</sup>, Loïc Bollache<sup>32</sup>, Marcelo Bertellotti<sup>19</sup>, Marie-Andrée Giroux<sup>33</sup>, Martijn van de Pol<sup>34</sup>, Matthew Johnson<sup>35</sup>, Megan L. Boldenow<sup>36</sup>, Mihai Valcu<sup>1</sup>, Mikhail Soloviev<sup>16</sup>, Natalya Sokolova<sup>6</sup>, Nathan R. Senner<sup>37</sup>, Nicolas Lecomte<sup>38</sup>, Nicolas Meyer<sup>9,32</sup>, Niels Martin Schmidt<sup>22,39</sup>, Olivier Gilg<sup>9,32</sup>, Paul A. Smith<sup>40</sup>, Paula Machin<sup>30</sup>, Rebecca L. McGuire<sup>41</sup>, Ricardo A. S. Cerboncini<sup>42</sup>, Richard Ottvall<sup>43</sup>, Rob S. A. van Bemmelen<sup>44</sup>, Rose J. Swift<sup>45</sup>, Sarah T. Saalfeld<sup>21</sup>, Sarah E. Jamieson<sup>46</sup>, Stephen Brown<sup>47</sup>, Theunis Piersma<sup>2,4</sup>, Tomas Albrecht<sup>48,49</sup>, Verónica D’Amico<sup>19</sup>, Richard B. Lanctot<sup>21†</sup>, Bart Kempenaers<sup>1\*†</sup>**

<sup>1</sup>Department of Behavioural Ecology and Evolutionary Genetics, Max Planck Institute for Ornithology, 82319 Seewiesen, Germany. <sup>2</sup>NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Department of Coastal Systems and Utrecht University, 1790 AB Den Burg, Texel, Netherlands. <sup>3</sup>Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, 16521 Prague, Czech Republic. <sup>4</sup>Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), University of Groningen, 9700 CC Groningen, Netherlands. <sup>5</sup>Upper Midwest Environmental Sciences Center, U.S. Geological Survey, La Crosse, WI 54603, USA. <sup>6</sup>Arctic Research Station, Institute of Plant and Animal Ecology, 629400 Labytnangi, Russia. <sup>7</sup>Department of Geography and Environmental Studies, University of Alaska, Anchorage, AK 99508, USA. <sup>8</sup>Nature Conservation and Landscape Ecology, University of Freiburg, 79106 Freiburg, Germany. <sup>9</sup>Arctic Ecology Research Group (GREA), F-21440 Francheville, France. <sup>10</sup>Yukon Delta National Wildlife Refuge, U.S. Fish and Wildlife Service, Grand View, WI 54839, USA. <sup>11</sup>Alaska Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK 99508, USA. <sup>12</sup>Department of Fish and Wildlife Conservation, Virginia Tech, Blacksburg, VA 24061, USA. <sup>13</sup>Natural Resource Sciences, National Park Service, Anchorage, AK 99501, USA. <sup>14</sup>Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan 685000, Russia. <sup>15</sup>BECO do Departamento de Zoologia, Rua do Matão, Universidade de São Paulo, 05508-090 São Paulo, Brazil. <sup>16</sup>Department of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, 119234 Moscow, Russia. <sup>17</sup>Biology Department, Trent University, Peterborough, ON K9J 7B8, Canada. <sup>18</sup>Wildlife Research and Monitoring, Ministry of Natural Resources and Forestry, Peterborough, ON K9L 1Z8, Canada. <sup>19</sup>Grupo de Ecofisiología Aplicada al Manejo y Conservación de Fauna Silvestre, Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR)-CCT CONICET-CENPAT, 9120 Puerto Madryn, Argentina. <sup>20</sup>Pacific Flyway Program, National Audubon Society, Anchorage, AK 99501, USA. <sup>21</sup>Migratory Bird Management, U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, AK 99503, USA. <sup>22</sup>Department of Bioscience, Aarhus University, 4000 Roskilde, Denmark. <sup>23</sup>Science & Technology Program, Polar Knowledge Canada, Cambridge Bay, NU X0B 0C0, Canada. <sup>24</sup>Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, P.O. Box 2310, Yellowknife, NT X1A 2P7, Canada. <sup>25</sup>Audubon Society of Portland, Portland, OR 97210, USA. <sup>26</sup>Department of Biology and Center for Northern Studies, University of Quebec, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada. <sup>27</sup>Clinic for Birds, Reptiles, Amphibians and Fish/Working Group for Wildlife Biology, Giessen University, 35392 Giessen, Germany. <sup>28</sup>DBIO & CESAM-Centre for Environmental and Marine Studies, Department of Biology, University of Aveiro, 3810-193 Aveiro, Portugal. <sup>29</sup>South Iceland Research Centre, University of Iceland, Fjólheimar IS-800 Selfoss & IS-861 Gunnarsholt, Iceland. <sup>30</sup>Aptdo. Correos 32, 5480 Candeleda, Spain. <sup>31</sup>Institute of Avian Research “Vogelwarte Helgoland,” 26386 Wilhelmshaven, Germany. <sup>32</sup>Laboratoire Chrono-environnement, Université de Franche-Comté, UMR 6249 CNRS-UFC, F-25000 Besançon, France. <sup>33</sup>Faculty of Sciences, Université de Moncton, Moncton, NB E1A 3E9, Canada. <sup>34</sup>Department of Animal Ecology, Netherlands Institute of Ecology (NIOO-KNAW), 6708PB Wageningen, Netherlands. <sup>35</sup>Plumas National Forest, USDA Forest Service, Quincy, CA 95971, USA. <sup>36</sup>Biology and Wildlife Department, University of Alaska, Fairbanks, AK 99775, USA. <sup>37</sup>Department of Biological Sciences, University of South Carolina, Columbia, SC 29208, USA. <sup>38</sup>Department of Biology, Université de Moncton, Moncton, NB E1A 3E9, Canada. <sup>39</sup>Arctic Research Centre, Aarhus University, 8000 Aarhus C, Denmark. <sup>40</sup>National Wildlife Research Centre, Environment and Climate Change Canada, Ottawa, ON K1S 5B6, Canada. <sup>41</sup>Arctic Beringia Program, Wildlife Conservation Society, Fairbanks, AK 99709, USA. <sup>42</sup>Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, 81531-980 Curitiba, Brazil. <sup>43</sup>Frostavallsvägen 325, S-24393 Håör, Sweden. <sup>44</sup>Wageningen Marine Research, 1976CP IJmuiden, Netherlands. <sup>45</sup>Cornell Lab of Ornithology and Department of Natural Resources, Cornell University, Ithaca, NY 14850, USA. <sup>46</sup>Centre for Wildlife Ecology, Simon Fraser University, Burnaby, BC V5A 1S6, Canada. <sup>47</sup>Shorebird Recovery Program, Manomet Inc., P.O. Box 545, Saxtons River, VT 05154, USA. <sup>48</sup>Institute of Vertebrate Biology, Czech Academy of Sciences, 60300 Brno, Czech Republic. <sup>49</sup>Faculty of Science, Charles University, 128 44 Prague, Czech Republic.

\*Corresponding author. bulla.mar@gmail.com (M.B.); b.kempenaers@orn.mpg.de (B.K.)

†These authors formed the core team behind this work. The remaining authors are listed alphabetically according to their first name.

Kubelka *et al.* (Reports, 9 November 2018, p. 680) claim that climate change has disrupted patterns of nest predation in shorebirds. They report that predation rates have increased since the 1950s, especially in the Arctic. We describe methodological problems with their analyses and argue that there is no solid statistical support for their claims.

Climate change affects organisms in a variety of ways (1–4), including through changes in interactions between species. Kubelka *et al.* (5) reported that a specific type of trophic interaction, namely depredation of shorebird nests, has increased globally over the past 70 years. The authors state that their results are “consistent with climate-induced shifts in predator-prey relationships.” They also claim that the historical perception of a latitudinal gradient in nest predation, with the highest rates in the tropics, “has been recently reversed in the Northern Hemisphere, most notably in the Arctic.” They conclude that “the Arctic now represents an extensive ecological trap for migrating birds, with a predicted negative impact on their global population dynamics.” These conclusions have far-reaching implications for evolutionary and population ecology, as well as for shorebird conservation and related policy decisions (6). Therefore, such claims require robust evidence, strongly supported by the data. Here, we dispute this evidence.

First, Kubelka *et al.* graphically show nonlinear, spatio-temporal variation in predation rates (their figure 2, A and B, and figure 3) and suggest that in recent years, predation has strongly increased in North temperate and especially Arctic regions, but less so in other areas. However, they only statistically test for linear changes in predation rates over time for all regions combined, and for each geographical region (their table S2) or period (before and after 2000; their table S6) separately. To substantiate their conclusions, they should have presented statistical evidence for an interaction between region/latitude and year/period on predation rate. Moreover, their analyses control for spatial autocorrelation but fail to model non-independence of data from the same site (pseudo-replication).

Using the data of Kubelka *et al.*, we ran a set of mixed-effect models, structurally reflecting their results depicted in their figure 2, A and B, and figure 3, but including location as a random factor (Table 1) (7). These analyses show (i) that much of the variation in nest predation rate is explained by study site (>60%, compared to species: <5%), implying a reduced effective sample size; (ii) that all regions—except the South temperate—show similar predation rates; and (iii) that nest predation rates increase over time similarly across all geographical areas (Fig. 1, A to F). Linear models without interaction terms are much better supported than nonlinear models with interactions (Table 1), indicating that predation rates in the Arctic are not increasing any faster than elsewhere (Fig. 1, B, C, E, and F). Thus, these results provide no evidence that the rate at which nest predation increased over time varies geographically.

Second, for the period under study, not only the climate has changed, but also the research methods. Hence, it remains unclear whether nest predation rates have indeed increased over time and if so, why. Kubelka *et al.* used the

Mayfield method (8, 9) to calculate daily nest predation rates as the number of depredated nests divided by “exposure” [the total time (in days) all nests were observed]. However, 59% of the 237 populations they used lacked information on exposure. They circumvented this problem by estimating exposure based on the description of nest search intensity in the respective studies (10). The key question is when nests were found. Kubelka *et al.* decided that in 114 populations, nests were found such that 60% of the nesting period (egg laying and incubation combined) was “observed” ( $B = 0.6$ ; nests searched once or twice a week). For 14 populations they used  $B = 0.9$  (nests searched daily or found just after laying), and for 11 populations they used  $B = 0.5$  (assuming nests found midway during the nesting period). However, the choice of  $B$  value remains subjective (7), and for 38% of the 128 populations where Kubelka *et al.* used  $B > 0.5$ , we found no information in the reference to suggest that this was appropriate. This issue is not trivial, because using higher  $B$  values (i.e., assuming that nests were found earlier than they actually were) overestimates exposure and hence underestimates nest predation rates.

The proportion of populations with estimated exposure declines over time (7), particularly after 2000 and especially in the Arctic (Fig. 1G). The timing of the decline coincides with Kubelka *et al.*'s definition of historic and recent data and with the suggested exponential rise of predation in the Arctic (their figure 2, A and B, and figure 3, A and B). Indeed, the results are sensitive to variation in estimated exposure during the “historic period” (Fig. 1H). Although Kubelka *et al.* correctly state that the estimated and true predation rates are highly correlated [using studies with quantitative information on exposure; see supplementary materials of (5)], the true rate is typically underestimated for the higher  $B$  values they used (Fig. 1I). Given these issues, the main result—the apparent increase in daily nest predation rate over time, especially in the Arctic—may simply be an artifact. To further assess the robustness of the change in predation rate over time, we used only populations where nest predation rates were calculated on the basis of known exposure ( $N = 98$ ). These analyses reduced the effect of year by ~50% (7) and resulted in weak, nonsignificant linear trends (Fig. 1, C and F), which suggests that there is little evidence for changing predation rates.

Finally, we note that nest searching effort and frequency of nest visits likely increased in recent years as researchers learned how best to obtain accurate estimates of nest survival (11–13). Researchers also intensified their activities (e.g., capturing adults to band, tag, and collect samples and placing monitoring equipment near nests, which may increase the predation rate) (14, 15). Thus, an increase in the quality of data reporting as well as increased research activity around nests may have further induced a time-

dependent bias in estimates with an underestimation of true predation rates in the historic data (see above), and perhaps an overestimation in the contemporary data.

In summary, reanalysis of the data of Kubelka *et al.*, evaluation of the quality and interpretation of the published data used, and considerations about changes in research methods over the past 70 years lead us to conclude that there is no robust evidence for a global disruption of nest predation rates due to climate change. We argue that their claim that the Arctic has become an ecological trap for breeding shorebirds is untenable.

## REFERENCES

1. G.-R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein, Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–395 (2002). [doi:10.1038/416389a](https://doi.org/10.1038/416389a) [Medline](#)
2. N. Jonzén, A. Lindén, T. Ergon, E. Knudsen, J. O. Vik, D. Rubolini, D. Piacentini, C. Brinch, F. Spina, L. Karlsson, M. Stervander, A. Andersson, J. Waldenström, A. Lehikoinen, E. Edvardsen, R. Solvang, N. C. Stenseth, Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science* **312**, 1959–1961 (2006). [doi:10.1126/science.1126119](https://doi.org/10.1126/science.1126119) [Medline](#)
3. S. J. Thackeray, P. A. Henrys, D. Hemming, J. R. Bell, M. S. Botham, S. Burthe, P. Helaouet, D. G. Johns, I. D. Jones, D. I. Leech, E. B. Mackay, D. Massimino, S. Atkinson, P. J. Bacon, T. M. Brereton, L. Carvalho, T. H. Clutton-Brock, C. Duck, M. Edwards, J. M. Elliott, S. J. G. Hall, R. Harrington, J. W. Pearce-Higgins, T. T. Høye, L. E. B. Kruuk, J. M. Pemberton, T. H. Sparks, P. M. Thompson, I. White, I. J. Winfield, S. Wanless, Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* **535**, 241–245 (2016). [doi:10.1038/nature18608](https://doi.org/10.1038/nature18608) [Medline](#)
4. D. Zurell, C. H. Graham, L. Gallien, W. Thuiller, N. E. Zimmermann, Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change. *Nat. Clim. Chang.* **8**, 992–996 (2018). [doi:10.1038/s41558-018-0312-9](https://doi.org/10.1038/s41558-018-0312-9) [Medline](#)
5. V. Kubelka, M. Šálek, P. Tomkovich, Z. Végvári, R. P. Freckleton, T. Székely, Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds. *Science* **362**, 680–683 (2018). [doi:10.1126/science.aat8695](https://doi.org/10.1126/science.aat8695) [Medline](#)
6. C. E. Studds, B. E. Kendall, N. J. Murray, H. B. Wilson, D. I. Rogers, R. S. Clemens, K. Gosbell, C. J. Hassell, R. Jessop, D. S. Melville, D. A. Milton, C. D. T. Minton, H. P. Possingham, A. C. Riegen, P. Straw, E. J. Woehler, R. A. Fuller, Rapid population decline in migratory shorebirds relying on Yellow Sea tidal mudflats as stopover sites. *Nat. Commun.* **8**, 14895 (2017). [doi:10.1038/ncomms14895](https://doi.org/10.1038/ncomms14895) [Medline](#)
7. M. Bulla, J. Reneerkens, E. L. Weiser, R. B. Lanctot, B. Kempenaers, Supporting information for Comment on “Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds.” Open Science Framework, <https://osf.io/x8fs6/>.
8. H. Mayfield, Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* **73**, 255–261 (1961).
9. H. Mayfield, Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* **87**, 456–466 (1975).
10. A. J. Beintema, Inferring nest success from old records. *Ibis* **138**, 568–570 (1996). [doi:10.1111/j.1474-919X.1996.tb08084.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1996.tb08084.x)
11. S. J. Dinsmore, G. C. White, F. L. Knopf, Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* **83**, 3476–3488 (2002). [doi:10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3476:ATEMAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3476:ATEMAN]2.0.CO;2)
12. T. L. Shafer, F. R. Thompson III, Making meaningful estimates of nest survival with model-based methods. *Stud. Avian Biol.* **34**, 84–95 (2007).
13. J. J. Rotella, Modeling nest-survival data: Recent improvements and future directions. *Stud. Avian Biol.* **34**, 145–148 (2007).
14. N. Verboven, B. J. Ens, S. Dechesne, Effect of investigator disturbance on nest attendance and egg predation in Eurasian oystercatchers. *Auk* **118**, 503–508 (2001). [doi:10.1642/0004-8038\(2001\)118\[0503:FOIDON\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118[0503:FOIDON]2.0.CO;2)
15. B. W. Meixell, P. L. Flint, Effects of industrial and investigator disturbance on Arctic-nesting geese. *J. Wildl. Manage.* **81**, 1372–1385 (2017). [doi:10.1002/jwmg.21312](https://doi.org/10.1002/jwmg.21312)

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank all who contributed to the original studies on predation, shared data, helped to find the original data, or helped in preparing this comment [see (7) for details]. **Funding:** Supported by the Max Planck Society (B.K.), an EU Horizon 2020 Marie Curie individual fellowship (4231.1 SocialJetLag; M.B.), the Czech University of Life Sciences (CIGA: 2018421; M.B.), a Netherlands Polar Programme grant (NWO 866.15.207; J.R. and T.P.), and the U.S. Fish and Wildlife Service (R.B.L.). **Author contributions:** M.B., J.R., R.B.L., and B.K. initiated this work; M.B., J.R., E.L.W., D.V.S., R.B.L., and B.K. extracted and evaluated the data; most authors collected data contained in the primary sources; E.L.W. investigated the differences between newly extracted and original data; M.B. conducted the statistical analyses and drew the figure with help from M.V. and E.L.W. and input from J.R., R.B.L., and B.K.; B.K. and M.B. wrote the manuscript with input from J.R., E.L.W., and R.B.L. and finalized it with input from all authors. **Competing interests:** Authors declare no competing interests. **Data and materials availability:** All data, code, methods, results, figures, and tables associated with this comment are freely available from Open Science Framework (7).

6 February 2019; accepted 29 May 2019

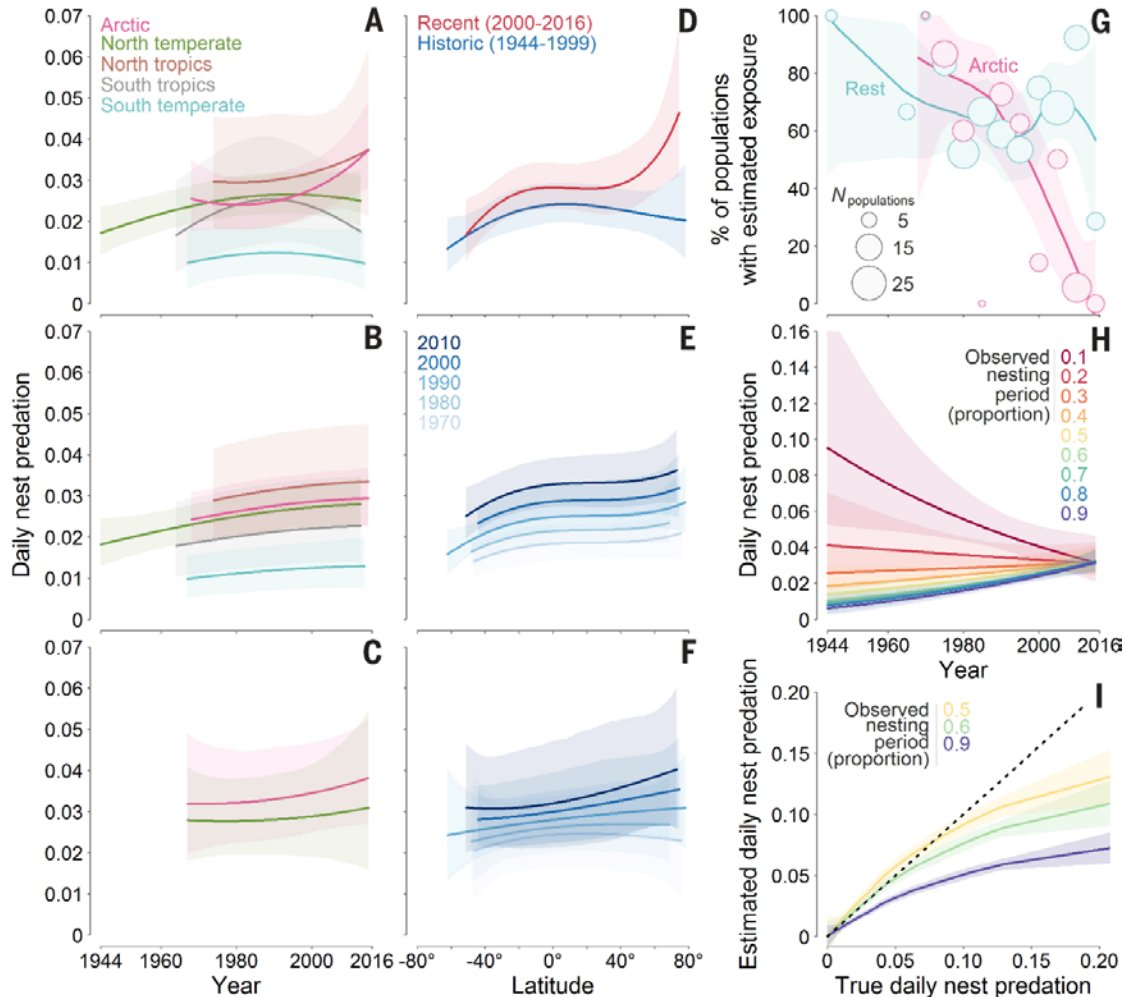
Published online 14 June 2019

10.1126/science.aaw8529

**Table 1. Comparison of models explaining spatiotemporal variation in daily nest predation rate using the original Kubelka *et al.* data.** Letters and results in bold refer to panels in Fig. 1; A and D are the models reflecting figures 2A and 3A in (5). Each model is fitted with maximum likelihood and controlled for number of nests in a given population (ln-transformed) and for multiple populations at a given site or for a given species, using site and species as random intercepts. Daily predation rate (dependent variable) was ln-transformed after adding 0.01 [following (5)]. Predictors are Year (mean year of the study), Hemisphere (Northern versus Southern), Latitude (degrees), Geographical Area (Arctic, North temperate, North tropics, South tropics, South temperate), and Period [historic (1944–1999) versus recent (2000–2016)]. Models that include Period (instead of Year) are not supported by the data [less likely than the best model by factors of 69 to 320, as indicated by the evidence ratio (model weight of the first-ranked model relative to that of the given model, i.e., how many times the first-ranked model is more likely than the given model)]. Models including the interaction between time and geographical region/latitude do not improve the model fit or are much less supported by the data than are models without the interaction. See (7) for model output and analyses of total predation rates. Note that we used quadratic or third-order polynomial terms to mimic the relationships depicted in Kubelka *et al.*'s figures (5). Number of parameters denotes number of model parameters without the random effects.  $\Delta$ AIC is the difference in Akaike information criterion between the first-ranked model (AIC = 349.8) and the given model. Model probability refers to Akaike weight ( $w_i$ ), the weight of evidence (probability) that a given model is the best-approximating model.

Model	Predictors	Number of parameters	$\Delta$ AIC	Model probability	Evidence ratio
E	Year + Hemisphere + Latitude (absolute)	5	0.00	0.26	1
	<b>Year + Latitude (3rd polynomial)</b>	<b>6</b>	<b>0.05</b>	<b>0.25</b>	<b>1.02</b>
	Year + Geographical Area	7	0.51	0.2	1.29
B	<b>Year (quadratic) + Geographical Area</b>	<b>8</b>	<b>1.43</b>	<b>0.13</b>	<b>2.04</b>
	Year $\times$ Hemisphere $\times$ Latitude (absolute)	9	2.74	0.07	3.92
	Year $\times$ Latitude (3rd polynomial)	9	2.78	0.06	4.08
A	Year $\times$ Geographical Area	11	6.31	0.01	23.36
	<b>Year (quadratic) <math>\times</math> Geographical Area</b>	<b>16</b>	<b>6.43</b>	<b>0.01</b>	<b>24.89</b>
	<b>D</b>	<b>Period <math>\times</math> Latitude (3rd polynomial)</b>	<b>9</b>	<b>8.48</b>	<b>0</b>
	Period $\times$ Hemisphere $\times$ Latitude (absolute)	9	9.66	0	124.9
	Period + Hemisphere + Latitude (absolute)	5	10.30	0	175.3
	Period + Latitude (3rd polynomial)	6	11.50	0	319.7





**Fig. 1. Spatiotemporal variation in daily nest predation rates of shorebirds.** (A to C) Predation rate in relation to year for different geographical regions: with interaction and using all populations (A), without interaction and using all populations (B), with interaction and using only the 88 populations with known exposure from the Arctic and North temperate region (C). The model behind (A) is less supported by the data than the model behind (B) by a factor of ~18 (Table 1). (D to F) Predation rate in relation to latitude for different periods: with interaction (period as two-level factor) and using all populations (D), without interaction (year as continuous variable) and using all populations (E), with interaction and using only the 98 populations with known exposure (F). The model behind (D) is less supported than the model behind (E) by a factor of ~70 (Table 1). In (A) to (F), lines and shaded areas represent model predictions with 95% confidence interval (CI) based on posterior distribution of 5000 simulated values. Note the weak ( $P > 0.64$ ) temporal increase in (C) [estimate = 0.08 (95% CI, -0.07 to 0.2) from a linear model without interaction] and (F) [estimate = 0.06 (95% CI, -0.09 to 0.17)]. See Table 1 for model description and comparison and (7) for details. (G) Temporal change in the percentage of populations in which exposure was estimated [following (10)] to calculate predation rate. Note the sharp decline in the Arctic relative to the other regions [see (7) for overall and region-specific changes]. Circles represent data for 5-year intervals. (H) Modeled changes in predation rate over time assuming different values of  $B$  (proportion of nesting period observed; higher values indicate nests found sooner after egg laying) for populations with unknown exposure and year <2000 (leaving the original estimates for all remaining populations). This exercise explores the sensitivity of the results to using older studies where the stage at which nests were found is less certain. (I) Relation between true and estimated predation rate for different values of  $B$  [ $N = 65$  populations, as in (5)]. The dashed line indicates a slope of 1 (i.e., estimated values equaling true values). In (G) and (I), lines and shaded areas represent locally estimated scatterplot smoothing with 95% CI; in (H), lines and shaded areas represent model predictions with 95% CI based on posterior distribution of 5000 simulated values.

# Références

- Abraham, K. F., Jefferies, R. L., and Rockwell, R. F. (2005). Goose-induced changes in vegetation and land cover between 1976 and 1997 in an arctic coastal marsh. *Arct. Antarct. Alp.* 37, 269–275. doi:10.1657/1523-0430(2005)037[0269:GCIVAL]2.0.CO;2.
- Abrams, P. A., Holt, R. D., and Roth, J. D. (1998). Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. *Ecology* 79, 201–212. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[0201:ACOAMS]2.0.CO;2.
- Aharon-Rotman, Y., Soloviev, M., Minton, C., Tomkovich, P., Hassell, C., and Klaassen, M. (2015). Loss of periodicity in breeding success of waders links to changes in lemming cycles in Arctic ecosystems. *Oikos* 124, 861–870. doi:10.1111/oik.01730.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., and Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol. Appl.* 1, 95–111. doi:https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x.
- Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerová, A., Bryja, J., and Munclinger, P. (2007). Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behav. Ecol.* 18, 477–486. doi:10.1093/beheco/arm001.
- Alerstam, T., Bäckman, J., and Evans, T. J. (2019). Optimal central place foraging flights in relation to wind. *J. Ornithol.* 160, 1065–1076. doi:10.1007/s10336-019-01677-4.
- Alerstam, T., Hedenström, A., and Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247–260. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x.
- Alonso-Alvarez, C., and Velando, A. (2012). “Benefits and costs of parental care,” in *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Kölliker (Oxford, UK: Oxford University Press), 62–75.
- Alonzo, S. H. (2010). Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. *Trends Ecol. Evol.* 25, 99–108. doi:10.1016/j.tree.2009.07.012.
- Alonzo, S. H. (2012). Sexual selection favours male parental care, when females can choose. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 279, 1784–1790. doi:10.1098/rspb.2011.2237.
- Alonzo, S. H., and Klug, H. (2012). “Paternity, maternity, and parental care,” in *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Kölliker (Oxford, UK: Oxford University Press), 189–205.
- AlRashidi, M., Kosztolányi, A., Küpper, C., Cuthill, I. C., Javed, S., and Székely, T. (2010). The influence of a hot environment on parental cooperation of a ground-nesting shorebird, the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Front. Zool.* 7, 1. doi:10.1186/1742-9994-7-1.

## Références

- AlRashidi, M., Kosztolányi, A., Shobrak, M., Küpper, C., and Székely, T. (2011). Parental cooperation in an extreme hot environment: natural behaviour and experimental evidence. *Anim. Behav.* 82, 235–243. doi:10.1016/j.anbehav.2011.04.019.
- Amat, J. A., and Masero, J. A. (2004). How Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56, 26–33. doi:10.1007/s00265-004-0758-9.
- Andersson, M. (2004). Social polyandry, parental investment, sexual selection, and evolution of reduced female gamete size. *Evolution* 58, 24–34. doi:10.1111/j.0014-3820.2004.tb01570.x.
- Andersson, M., and Erlinge, S. (1977). Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29, 591–597. doi:10.2307/3543597.
- Andersson, M., Wiklund, C. G., and Rundgren, H. (1980). Parental defence of offspring: A model and an example. *Anim. Behav.* 28, 536–542. doi:10.1016/S0003-3472(80)80062-5.
- Andres, B. A., Gratto-Trevor, C., Hicklin, P., Mizrahi, D., Morrison, R. I. G., and Smith, P. A. (2012a). Status of the Semipalmated Sandpiper. *cowa* 35, 146–148. doi:10.1675/063.035.0114.
- Andres, B. A., Johnson, J. A., Brown, S. C., and Lanctot, R. B. (2012b). Shorebirds breed in unusually high densities in the Teshekpuk Lake special area, Alaska. *Arctic* 65, 411–420. doi:10.14430/arctic4239.
- Andres, B., Smith, P., Morrison, R., Gratto-Trevor, C., Brown, S., and Friis, C. (2012c). Population estimates of North American shorebirds, 2012. *Wader Study Group. Bull.* 119, 178–194.
- Angebjörn, A., Hersteinsson, P., Lidén, K., and Nelson, E. (1994). Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*) - an analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia* 99, 226–232.
- Angelier, F., and Chastel, O. (2009). Stress, prolactin and parental investment in birds: A review. *Gen. Comp. Endocrinol.* 163, 142–148. doi:10.1016/j.ygcen.2009.03.028.
- Angelstam, P., Lindström, E., and Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* 62, 199–208. doi:10.1007/BF00379014.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjärvall, A., Ericson, M., From, J., and Norén, E. (1995). Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Ann. Zool. Fenn.* 32, 55–68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., and Erlinge, S. (1999). Predator–prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J. Anim. Ecol.* 68, 34–49. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00258.x.



## Références

- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., and Lundberg, H. (2001). Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* 24, 298–308. doi:10.1034/j.1600-0587.2001.240307.x.
- Ankney, C. D., and MacInnes, C. D. (1978). Nutrient reserves and reproductive performance of female lesser snow geese. *Auk* 95, 459–471.
- Anthony, R. M. (1997). Home ranges and movements of arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic* 50, 147–157.
- Anufriev, V. V. (2019). Terrestrial mammals on islands located in the Pechora Sea. *Biol. Bull.* 46, 1192–1197. doi:10.1134/S1062359019090024.
- Ar, A., and Yom-Tov, Y. (1978). The evolution of parental care in birds. *Evolution* 32, 655–669. doi:10.1111/j.1558-5646.1978.tb04610.x.
- Arnqvist, G., and Rowe, L. eds. (2005). “Parental care and sexual conflict,” in *Sexual Conflict* (Princeton and Oxford, UK: Princeton University Press).
- Ashkenazie, S., and Safriel, U. N. (1979a). Breeding cycle and behavior of the semipalmated sandpiper at Barrow, Alaska. *Auk* 96, 56–67.
- Ashkenazie, S., and Safriel, U. N. (1979b). Time-energy budget of the semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* at Barrow, Alaska. *Ecology* 60, 783–799. doi:10.2307/1936615.
- Audet, A. M., Robbins, C. B., and Larivière, S. (2020). *Alopex lagopus*. *Mamm. Species* 713, 1–10. doi:10.1644/1545-1410(2002)713<0001:AL>2.0.CO;2.
- Auer, S., and King, D. (2014). Ecological and life-history traits explain recent boundary shifts in elevation and latitude of western North American songbirds. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23. doi:10.1111/geb.12174.
- Baker, A. J. (1992). Molecular genetics of *Calidris*, with special reference to Knots. *Wader Study Group. Bull.* 64, 29–35.
- Baker, A. J., González, P. M., Piersma, T., Niles, L. J., de Lima Serrano do Nascimento, I., Atkinson, P. W., et al. (2004). Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 271, 875–882. doi:10.1098/rspb.2003.2663.
- Baker, A. J., Pereira, S. L., and Paton, T. A. (2007). Phylogenetic relationships and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds. *Biol. Lett.* 3, 205–210. doi:10.1098/rsbl.2006.0606.
- Baker, A. J., Piersma, T., and Greenslade, A. D. (1999). Molecular vs. phenotypic sexing in red knots. *Condor* 101, 887–893. doi:10.2307/1370083.
- Bale, J. S., and Hayward, S. a. L. (2010). Insect overwintering in a changing climate. *J. Exp. Biol.* 213, 980–994. doi:10.1242/jeb.037911.

## Références

- Bantle, J. L., and Alisauskas, R. T. (1998). Spatial and temporal patterns in arctic fox diets at a large goose colony. *Arctic* 51, 231–236.
- Barash, D. P. (1975). Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the alpine accentor. *Wilson bull.* 87, 367–373.
- Barraquand, F., New, L. F., Redpath, S., and Matthiopoulos, J. (2015). Indirect effects of primary prey population dynamics on alternative prey. *Theor. Popul. Biol.* 103, 44–59. doi:10.1016/j.tpb.2015.04.002.
- Barrio, I. C., Lindén, E., Te Beest, M., Olofsson, J., Rocha, A., Soininen, E. M., et al. (2017). Background invertebrate herbivory on dwarf birch (*Betula glandulosa-nana* complex) increases with temperature and precipitation across the tundra biome. *Polar Biol.* 40, 2265–2278. doi:10.1007/s00300-017-2139-7.
- Barta, Z., Houston, A. I., McNamara, J. M., and Székely, T. (2002). Sexual conflict about parental care: the role of reserves. *Am. Nat.* 159, 687–705. doi:10.1086/339995.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349–368. doi:10.1038/hdy.1948.21.
- Battley, P. F. (2006). Consistent annual schedules in a migratory shorebird. *Biol. Lett.* 2, 517–520. doi:10.1098/rsbl.2006.0535.
- Battley, P. F., Piersma, T., Rogers, D. I., Dekinga, A., Spaans, B., and van Gils, J. A. (2004). Do body condition and plumage during fuelling predict northwards departure dates of Great Knots *Calidris tenuirostris* from north-west Australia? *Ibis* 146, 46–60. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00210.x.
- Behrens, C., Ruff, Z. J., Harms, T. M., and Dinsmore, S. J. (2019). Predator density influences nest attendance of Yellow-headed Blackbirds *Xanthocephalus xanthocephalus*. *Ibis* 161, 679–685. doi:10.1111/ibi.12705.
- Bengtson, S.-A. (1970). Breeding behaviour of the purple sandpiper *Calidris maritima* in west Spitsbergen. *Ornis Scand.* 1, 17–25. doi:10.2307/3676331.
- Benhamou, S., and Riotte-Lambert, L. (2012). Beyond the Utilization Distribution: Identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecol. Model.* 227, 112–116. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.12.015.
- Berger-Tal, O., Polak, T., Oron, A., Lubin, Y., Kotler, B. P., and Saltz, D. (2011). Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behav. Ecol.* 22, 236–239. doi:10.1093/beheco/arq224.
- Berger-Tal, O., and Saltz, D. eds. (2016). *Conservation Behavior: Applying Behavioral Ecology to Wildlife Conservation and Management*. Cambridge: Cambridge University Press doi:10.1017/CBO9781139627078.
- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjorn, A., Buchel, E., Doronina, L., et al. (2017). Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities,

- challenges and recommendations. *Polar Res.* 36, 2. doi:10.1080/17518369.2017.1319602.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., and Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* 93, 388–400. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.930304.x.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E., and Giroux, J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *J. Anim. Ecol.* 71, 88–98. doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00581.x.
- Biebach, H. (1986). Energetics of Rewarming a Clutch in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* 59, 69–75. doi:10.1086/physzool.59.1.30156092.
- Bilodeau, F., Gauthier, G., and Berteaux, D. (2013). The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Popul. Ecol.* 172, 1007–1016.
- Blackburn, D. G., and Evans, H. E. (1986). Why are there no viviparous birds? *Am. Nat.* 128, 165–190. doi:10.1086/284552.
- Blanken, M. S., and Nol, E. (1998). Factors affecting parental behavior in semipalmated plovers. *Auk* 115, 166–174. doi:10.2307/4089121.
- Blomqvist, D., Andersson, M., Küpper, C., Cuthill, I. C., Kis, J., Lanctot, R. B., et al. (2002a). Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* 419, 613–615. doi:10.1038/nature01104.
- Blomqvist, D., Kempenaers, B., Lanctot, R. B., and Sandercock, B. K. (2002b). Genetic parentage and mate guarding in the arctic-breeding western sandpiper. *Auk* 119, 228–233. doi:10.1093/auk/119.1.228.
- Blomqvist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A., and Pettersson, J. (2002c). Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133, 146–158. doi:10.1007/s00442-002-1017-2.
- Bolduc, E., Casajus, N., Legagneux, P., McKinnon, L., Gilchrist, H. G., Leung, M., et al. (2013). Terrestrial arthropod abundance and phenology in the Canadian Arctic: modelling resource availability for Arctic-nesting insectivorous birds. *Can. Entomol.* 145, 155–170. doi:10.4039/tce.2013.4.
- Bolker, B., Holyoak, M., Křivan, V., Rowe, L., and Schmitz, O. (2003). Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. *Ecology* 84, 1101–1114. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[1101:CTAESO]2.0.CO;2.
- Borowik, O. A., and McLennan, D. A. (1999). Phylogenetic patterns of parental care in calidridine sandpipers. *Auk* 116, 1107–1117. doi:10.2307/4089689.
- Bosque, C., and Bosque, M. T. (1995). Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *Am. Nat.* 145, 234–260. doi:10.1086/285738.

## Références

- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., et al. (2004). Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 271, 1657–1662. doi:10.1098/rspb.2004.2770.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., and Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81–83. doi:10.1038/nature04539.
- Bowden, J. J., Eskildsen, A., Hansen, R. R., Olsen, K., Kurle, C. M., and Høye, T. T. (2015a). High-Arctic butterflies become smaller with rising temperatures. *Biol. Lett.* 11, 20150574. doi:10.1098/rsbl.2015.0574.
- Bowden, J. J., Hansen, O. L. P., Olsen, K., Schmidt, N. M., and Høye, T. T. (2018). Drivers of inter-annual variation and long-term change in High-Arctic spider species abundances. *Polar Biol.* 41, 1635–1649. doi:10.1007/s00300-018-2351-0.
- Bowden, J. J., Hansen, R. R., Olsen, K., and Høye, T. T. (2015b). Habitat-specific effects of climate change on a low-mobility Arctic spider species. *Polar Biol.* 38, 559–568. doi:10.1007/s00300-014-1622-7.
- Box, J. E., Colgan, W. T., Christensen, T. R., Schmidt, N. M., Lund, M., Parmentier, F.-J. W., et al. (2019). Key indicators of Arctic climate change: 1971-2017. *Environ. Res. Lett.* 14, 045010. doi:10.1088/1748-9326/aafc1b.
- Bradshaw, C. J. A., Brook, B. W., Delean, S., Fordham, D. A., Herrando-Pérez, S., Cassey, P., et al. (2014). Predictors of contraction and expansion of area of occupancy for British birds. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 281. doi:10.1098/rspb.2014.0744.
- Breihagen, T. (1989). Nesting biology and mating system in an alpine population of Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Ibis* 131, 389–402. doi:10.1111/j.1474-919X.1989.tb02787.x.
- Brouwer, L., and Griffith, S. C. (2019). Extra-pair paternity in birds. *Mol. Ecol.* 28, 4864–4882. doi:10.1111/mec.15259.
- Brown, J. S., and Kotler, B. P. (2004). Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol. Lett.* 7, 999–1014. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x.
- Brown, J. S., Laundré, J. W., and Gurung, M. (1999). The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J. Mammal.* 80, 385–399. doi:10.2307/1383287.
- Brown, M., and Downs, C. T. (2003). The role of shading behaviour in the thermoregulation of breeding crowned plovers (*Vanellus coronatus*). *J. Therm. Biol.* 28, 51–58. doi:10.1016/S0306-4565(02)00036-0.
- Buchholz, R. (2007). Behavioural biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends Ecol. Evol.* 22, 401–407. doi:10.1016/j.tree.2007.06.002.

## Références

- Buchholz, R., Banusiewicz, J. D., Burgess, S., Crocker-Buta, S., Eveland, L., and Fuller, L. (2019). Behavioural research priorities for the study of animal response to climate change. *Anim. Behav.* 150, 127–137. doi:10.1016/j.anbehav.2019.02.005.
- Buck, C. L. (2016). Biological rhythms: Wild times. *Nature* 540, 49–50. doi:10.1038/nature20481.
- Bulla, M., Cresswell, W., Rutten, A. L., Valcu, M., and Kempenaers, B. (2015a). Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. *Behav. Ecol.* 26, 30–37. doi:10.1093/beheco/aru156.
- Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J., et al. (2017). Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Sci. Rep.* 7. doi:10.1038/s41598-017-13005-y.
- Bulla, M., Reneerkens, J., Weiser, E. L., Sokolov, A., Taylor, A. R., Sittler, B., et al. (2019a). Comment on “Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds.” *Science* 364, eaaw8529. doi:10.1126/science.aaw8529.
- Bulla, M., Stich, E., Valcu, M., and Kempenaers, B. (2015b). Off-nest behaviour in a biparentally incubating shorebird varies with sex, time of day and weather. *Ibis* 157, 575–589. doi:10.1111/ibi.12276.
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., et al. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature* 540, 109–113. doi:10.1038/nature20563.
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A., and Kempenaers, B. (2014). Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behav. Ecol.* 25, 152–164. doi:10.1093/beheco/art098.
- Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A. L., and Kempenaers, B. (2019b). Temporary mate removal during incubation leads to variable compensation in a biparental shorebird. *Front. Ecol. Evol.* 7. doi:10.3389/fevo.2019.00093.
- Bürger, R., and Lynch, M. (1995). Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. *Evolution* 49, 151–163. doi:https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb05967.x.
- Burns, F., McCulloch, N., Remedios, N. D., Bolton, M., and Szekely, T. (2013). Sex differences in incubation behaviour but not mortality risk in a threatened shorebird. *Ibis* 155, 877–880. doi:10.1111/ibi.12071.
- Byrkjedal, I. (1980). Nest predation in relation to snow-cover: a possible factor influencing the start of breeding in shorebirds. *Ornis Scand.* 11, 249–252.
- Byrkjedal, I. (1985). Time-activity budget for breeding greater golden-plovers in norwegian mountains. *Wilson bull.* 97, 486–501.

## Références

- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Yeong Ryu, H., et al. (2013). How does climate change cause extinction? *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 280, 20121890. doi:10.1098/rspb.2012.1890.
- Callaghan, T. V., Johansson, M., Heal, O. W., Sælthun, N. R., Barkved, L. J., Bayfield, N., et al. (2004). Environmental changes in the North Atlantic region: SCANNET as a collaborative approach for documenting, understanding and predicting changes. *Ambio* 33, 39–50. doi:10.1007/0044-7447-33.sp13.39.
- Cantar, R. V., and Montgomerie, R. D. (1985). The influence of weather on incubation scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris Fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* 95, 261–289. doi:10.1163/156853985X00154.
- Carbonell Ellgutter, J. A., Ehrich, D., Killengreen, S. T., Ims, R. A., and Unnsteinsdottir, E. R. (2020). Dietary variation in Icelandic arctic fox (*Vulpes lagopus*) over a period of 30 years assessed through stable isotopes. *Oecologia* 192, 403–414. doi:10.1007/s00442-019-04580-0.
- Carey, C. (2002). “Incubation in extreme environments,” in *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*, ed. D. C. Deeming (Oxford: D.C. Deeming), 238–252.
- Cartar, R. V., and Montgomerie, R. D. (1987). Day-to-day variation in nest attentiveness of white-rumped sandpipers. *Condor* 89, 252–260. doi:10.2307/1368478.
- Casas, F., Mougeot, F., and Viñuela, J. (2009). Double-nesting behaviour and sexual differences in breeding success in wild Red-legged Partridges *Alectoris rufa*. *Ibis* 151, 743–751. doi:10.1111/j.1474-919X.2009.00958.x.
- Casey, A. E., Sandercock, B. K., and Wisely, S. M. (2011). Genetic parentage and local population structure in the socially monogamous upland sandpiper. *Condor* 113, 119–128. doi:10.1525/cond.2011.100100.
- Cervencl, A., Esser, W., Maier, M., Oberdiek, N., Thyen, S., Wellbrock, A., et al. (2011). Can differences in incubation patterns of Common Redshanks *Tringa totanus* be explained by variations in predation risk? *J. Ornithol.* 152, 1033–1043. doi:10.1007/s10336-011-0696-z.
- Chagnon-Lafortune, A., Legagneux, P., McKinnon, L., Reneerkens, J., Casajus, N., Abraham, K. F., et al. (submitted). Warming can advance phenology and increase availability of arthropods for High Arctic birds.
- Chalfoun, A. D., and Martin, T. E. (2007). Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Anim. Behav.* 73, 579–585. doi:10.1016/j.anbehav.2006.09.010.
- Chaneton, E. J., and Bonsall, M. B. (2000). Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88, 380–394. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.880217.x.

## Références

- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., and Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.* 18, 41–47. doi:10.1016/S0169-5347(02)00004-6.
- Chase, I. D. (1980). Cooperative and non cooperative behavior in animals. *Am. Nat.* 115, 827–857. doi:10.1086/283603.
- Chesemore, D. L. (1968). Notes on the habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Can. J. Zool.* 46, 1127–1131.
- Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S., and Berteaux, D. (2020). Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia* 193, 557–569. doi:10.1007/s00442-020-04696-8.
- Christian, P. D., Christidis, L., and Schodde, R. (1992). Biochemical systematics of the Charadriiformes (shorebirds) - Relationships between the Charadrii, Scolopaci and Lari. *Aust. J. Zool.* 40, 291–302. doi:10.1071/zo9920291.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Billerman, S. M., Fredericks, T. A., Sullivan, B. L., et al. (2019). The eBird/Clements Checklist of Birds of the World: v2019. Available at: <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.
- Clutton-Brock, T. H. ed. (1991). *The Evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H., and Parker, G. A. (1992). Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q. Rev. Biol.* 67, 437–456. doi:10.1086/417793.
- Coates, P. S., and Delehanty, D. J. (2008). Effects of environmental factors on incubation patterns of greater sage-grouse. *Condor* 110, 627–638. doi:10.1525/cond.2008.8579.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 273, 1375–1383. doi:10.1098/rspb.2005.3458.
- Cohen, J. M., Lajeunesse, M. J., and Rohr, J. R. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nat. Clim. Chang.* 8, 224–228. doi:10.1038/s41558-018-0067-3.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., et al. (2013). Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. IPCC Available at: <https://research.monash.edu/en/publications/long-term-climate-change-projections-commitments-and-irreversibil> [Accessed October 28, 2020].
- Colwell, M. A. (2006). Egg-laying intervals in shorebirds. *Wader Study Group. Bull.* 111, 50–59.
- Colwell, M. A. ed. (2010a). “Breeding Biology,” in *Shorebird Ecology, Conservation, and Management* (Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press), 67–101.

## Références

- Colwell, M. A. ed. (2010b). "Mating Systems," in *Shorebird Ecology, Conservation, and Management* (Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press), 45–66.
- Colwell, M. A. ed. (2010c). "Systematics, phylogeny and phylogeography," in *Shorebird Ecology, Conservation, and Management* (Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press), 11–26.
- Colwell, M. A., Meyer, J. J., Hardy, M. A., Mcallister, S. E., Transou, A. N., Levalley, R. R., et al. (2011). Western snowy plovers *Charadrius alexandrinus nivosus* select nesting substrates that enhance egg crypsis and improve nest survival. *Ibis* 153, 303–311. doi:10.1111/j.1474-919X.2011.01100.x.
- Colwell, M. A., Reynolds, J. D., Gratto-Trevor, C., Schamel, D., and Tracy, D. M. (1988). Phalarope philopatry. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 19.
- Conklin, J. R., Senner, N. R., Battley, P. F., and Piersma, T. (2017). Extreme migration and the individual quality spectrum. *J. Avian Biol.* 48, 19–36. doi:10.1111/jav.01316.
- Conway, C. J., and Martin, T. E. (2000a). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11, 178–188. doi:10.1093/beheco/11.2.178.
- Conway, C. J., and Martin, T. E. (2000b). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54, 670–685. doi:10.1111/j.0014-3820.2000.tb00068.x.
- Cooper, A., and Penny, D. (1997). Mass survival of birds across the Cretaceous- Tertiary boundary: molecular evidence. *Science* 275, 1109–1113. doi:10.1126/science.275.5303.1109.
- Corkery, C. A., Nol, E., and Mckinnon, L. (2019). No effects of asynchrony between hatching and peak food availability on chick growth in Semipalmated Plovers (*Charadrius semipalmatus*) near Churchill, Manitoba. *Polar Biol.* 42, 593–601. doi:10.1007/s00300-019-02456-w.
- Cornulier, T., Yoccoz, N. G., Bretagnolle, V., Brommer, J. E., Butet, A., Ecke, F., et al. (2013). Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores. *Science* 340, 63. doi:10.1126/science.1228992.
- Cotter, P., and Andres, B. (2000). Nest density of shorebirds inland from the Beaufort Sea Coast, Alaska. *Can. Field-Nat.* 114, 287–291.
- Cramp, S., and Simmons, K. eds. (1983). *Waders to Gulls*. Oxford: Oxford University Press.
- Cresswell, W. (1997). Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Anim. Behav.* 53, 93–103. doi:10.1006/anbe.1996.0281.
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J. M., Whitfield, D. P., and Mellanby, R. J. (2003). Do energetic demands constrain incubation scheduling in a biparental species? *Behav. Ecol.* 14, 97–102. doi:10.1093/beheco/14.1.97.



## Références

- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J. M., Whitfield, D. P., Mellanby, R. J., Norton, D., et al. (2004). The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. *Behav. Ecol.* 15, 498–507. doi:10.1093/beheco/arh042.
- Currie, D., Valkama, J., Berg, Å., Boschert, M., Norrdahl, K., Hänninen, M., et al. (2001). Sex roles, parental effort and offspring desertion in the monogamous Eurasian Curlew *Numenius arquata*. *Ibis* 143, 642–650. doi:10.1111/j.1474-919X.2001.tb04892.x.
- Dale, J., Montgomerie, R., Michaud, D., and Boag, P. (1999). Frequency and timing of extrapair fertilisation in the polyandrous red phalarope (*Phalaropus fulicarius*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46, 50–56. doi:10.1007/s002650050591.
- Dalerum, F., and Angerbjörn, A. (2000). Arctic fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv valley, East Greenland, during a summer with low lemming density. *Arctic* 53, 1–8.
- Danchin, É., Giraldeau, L.-A., and Cézilly, F. eds. (2005). *Écologie comportementale : Cours et questions de réflexion*. Paris: Dunod.
- Danks, H. V. (1999). Life cycles in polar arthropods - flexible or programmed? *EJE* 96, 83–102.
- Danks, H. V. (2004). Seasonal adaptations in arctic insects. *Integr. Comp. Biol.* 44, 85–94. doi:10.1093/icb/44.2.85.
- Davies, N. B. (1985). “The evolution of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*,” in *Behavioural ecology: the ecological consequences of adaptive behaviour*, ed. A. I. Houston, 471–487.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., and West, S. A. eds. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. 4th edition. West Sussex, UK: Wiley-Blackwell.
- Dawkins, R., and Carlisle, T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262, 131–133.
- Dawson, A. (2008). Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 363, 1621–1633. doi:10.1098/rstb.2007.0004.
- Deeming, D. C. ed. (2002a). “Behaviour patterns during incubation,” in *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution* (Oxford: D.C. Deeming), 63–87.
- Deeming, D. C. ed. (2002b). “Functional characteristics of eggs,” in *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution* (Oxford: D.C. Deeming), 28–42.
- Deeming, D. C. ed. (2002c). “Importance and evolution of incubation in avian reproduction,” in *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution* (Oxford: D.C. Deeming), 314–321.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., and Sargatal, J. (1996). *Hoatzin to Auks*. Barcelona: Lynx Edicions.

- Delehanty, D. J., Fleischer, R. C., Colwell, M. A., and Oring, L. W. (1998). Sex-role reversal and the absence of extra-pair fertilization in Wilson's phalaropes. *Anim. Behav.* 55, 995–1002. doi:10.1006/anbe.1997.0670.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., and Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 25, 81–89. doi:10.1016/j.tree.2009.07.013.
- Dobricic, S., Russo, S., Pozzoli, L., Wilson, J., and Vignati, E. (2020). Increasing occurrence of heat waves in the terrestrial Arctic. *Environ. Res. Lett.* 15, 024022. doi:10.1088/1748-9326/ab6398.
- Domine, F., Gauthier, G., Vionnet, V., Fauteux, D., Dumont, M., and Barrere, M. (2018). Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arct. Sci.* 4, 813–826. doi:10.1139/as-2018-0008.
- Downs, C. T., and Ward, D. (1997). Does shading behavior of incubating shorebirds in hot environments cool the eggs or the adults? *Auk* 114, 717–724. doi:10.2307/4089291.
- Drent, R. H. (2006). The timing of birds' breeding seasons: The Perrins hypothesis revisited especially for migrants. *Ardea* 94, 305–322.
- Drent, R. H., and Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 38–90, 225–252. doi:10.5253/arde.v68.p225.
- Dudko, J. E., Coates, P. S., and Delehanty, D. J. (2019). Movements of female sage grouse *Centrocercus urophasianus* during incubation recess. *Ibis* 161, 222–229. doi:10.1111/ibi.12670.
- Durant, J. M., Hjermmann, D. Ø., Ottersen, G., and Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33, 271–283. doi:10.3354/cr033271.
- DuRant, S. E., Hepp, G. R., Moore, I. T., Hopkins, B. C., and Hopkins, W. A. (2010). Slight differences in incubation temperature affect early growth and stress endocrinology of wood duck (*Aix sponsa*) ducklings. *J. Exp. Biol.* 213, 45–51. doi:10.1242/jeb.034488.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hawley, D. M., and Hepp, G. R. (2012). Incubation temperature affects multiple measures of immunocompetence in young wood ducks (*Aix Sponsa*). *Biol. Lett.* 8, 108–111. doi:10.1098/rsbl.2011.0735.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., and Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biol. Rev.* 88, 499–509. doi:10.1111/brv.12015.
- Eberhardt, L. E., Hanson, W. C., Bengtson, J. L., Garrott, R. A., and Hanson, E. E. (1982). Arctic fox home range characteristics in an oil-development area. *J. Wildl. Manag.* 46, 183–190. doi:10.2307/3808421.

- Eberhart-Phillips, L. J., Küpper, C., Carmona-Isunza, M. C., Vincze, O., Zefania, S., Cruz-López, M., et al. (2018). Demographic causes of adult sex ratio variation and their consequences for parental cooperation. *Nat. Commun.* 9, 1–8. doi:10.1038/s41467-018-03833-5.
- Eberhart-Phillips, L. J., Küpper, C., Miller, T. E. X., Cruz-López, M., Maher, K. H., Remedios, N. dos, et al. (2017). Sex-specific early survival drives adult sex ratio bias in snowy plovers and impacts mating system and population growth. *PNAS* 114, E5474–E5481. doi:10.1073/pnas.1620043114.
- Eggers, S., Griesser, M., and Ekman, J. (2005). Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* 16, 309–315. doi:10.1093/beheco/arh163.
- Ehrich, D., Cerezo, M., Rodnikova, A. Y., Sokolova, N. A., Fuglei, E., Shtro, V. G., et al. (2017). Vole abundance and reindeer carcasses determine breeding activity of Arctic foxes in low Arctic Yamal, Russia. *BMC Ecology* 17, 32. doi:10.1186/s12898-017-0142-z.
- Ehrich, D., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Lecomte, N., Killengreen, S. T., Fuglei, E., et al. (2015). What can stable isotope analysis of top predator tissues contribute to monitoring of tundra ecosystems? *Ecosystems* 18, 404–416. doi:10.1007/s10021-014-9834-9.
- Ehrich, D., Schmidt, N. M., Gauthier, G., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Clark, K., et al. (2020). Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio* 49, 786–800. doi:10.1007/s13280-019-01198-7.
- Eide, R. M., Krause, A. L., Fadai, N. T., and Van Gorder, R. A. (2018). Predator-prey-subsidy population dynamics on stepping-stone domains with dispersal delays. *J. Theor. Biol.* 451, 19–34. doi:10.1016/j.jtbi.2018.04.038.
- Ekanayake, K. B., Weston, M. A., Nimmo, D. G., Maguire, G. S., Endler, J. A., and Küpper, C. (2015). The bright incubate at night: sexual dichromatism and adaptive incubation division in an open-nesting shorebird. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20143026. doi:10.1098/rspb.2014.3026.
- Elmhagen, B., Berteaux, D., Burgess, R. M., Ehrich, D., Gallant, D., Henttonen, H., et al. (2017). Homage to Hersteinsson and Macdonald: climate warming and resource subsidies cause red fox range expansion and arctic fox decline. *Polar Res.* 36, 3. doi:10.1080/17518369.2017.1319109.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P., and Angerbjörn, A. (2000). The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *J. Zool.* 251, 139–149. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00599.x.
- Ely, C. R., McCaffery, B., and Jr, R. E. G. (2018). “Shorebirds adjust spring arrival schedules with variable environmental conditions: Four decades of assessment on the Yukon–Kuskokwim Delta, Alaska,” in *Trends and Traditions: Avifaunal Change in Western North America. Studies in Western Birds* 3, eds. W. D. Shuford, R. E. Gill Jr., and C. M.

## Références

- Handel (Camarillo, CA: Western Field Ornithologists), 296–311. Available at: <https://pubs.er.usgs.gov/publication/70200378> [Accessed August 17, 2020].
- Emlen, S. T., and Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215–224.
- Emlen, S. T., Wrege, P. H., and Webster, M. S. (1998). Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex–role–reversed wattled jacana, *Jacana jacana*. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 265, 2359–2364. doi:10.1098/rspb.1998.0584.
- Engel, N., Végvári, Z., Rice, R., Kubelka, V., and Székely, T. (2020). Incubating parents serve as visual cues to predators in Kentish plover (*Charadrius alexandrinus*). *PLoS One* 15, e0236489. doi:10.1371/journal.pone.0236489.
- English, W. B., Schamel, D., Tracy, D. M., Westneat, D. F., and Lank, D. B. (2014). Sex ratio varies with egg investment in the red-necked phalarope (*Phalaropus lobatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 1939–1949. doi:10.1007/s00265-014-1800-1.
- Erickmann, (1983). “The evolution of polyandry in shorebirds : an evaluation of hypotheses,” in *Social Behavior of Female vertebrates*, ed. S. Wasser (New-York: S. K. Wasser), 113–168.
- Ericson, P. G., Envall, I., Irestedt, M., and Norman, J. A. (2003). Inter-familial relationships of the shorebirds (Aves: Charadriiformes) based on nuclear DNA sequence data. *BMC Evolutionary Biology* 3, 16. doi:10.1186/1471-2148-3-16.
- Evans, P. R., and Pienkowski, M. W. (1984). “Population dynamics of shorebirds,” in *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations Behaviour in marine animals.*, eds. J. Burger and B. L. Olla (New York, USA: Plenum Press), 83–123. doi:10.1007/978-1-4684-4691-3\_3.
- Fay, F. H., and Stephenson, R. O. (1989). Annual, seasonal, and habitat-related variation in feeding habits of the arctic fox (*Alopex lagopus*) on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Can. J. Zool.* 67, 1986–1994. doi:10.1139/z89-283.
- Ferretti, V., Llambías, P. E., and Martin, T. E. (2005). Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 272, 769–773. doi:10.1098/rspb.2004.3039.
- Flemming, S. A., Calvert, A., Nol, E., and Smith, P. A. (2016). Do hyperabundant Arctic-nesting geese pose a problem for sympatric species? *Environ. Rev.* 24, 393–402. doi:10.1139/er-2016-0007.
- Flemming, S. A., Nol, E., Kennedy, L., Bedard, A., Giroux, M.-A., and Smith, P. A. (2019). Spatio-temporal responses of predators to hyperabundant geese affect risk of predation for sympatric-nesting species. *PLoS One* 14, e0221727. doi:10.1371/journal.pone.0221727.

## Références

- Fontaine, J. J., and Martin, T. E. (2006). Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *Am. Nat.* 168, 811–818. doi:10.1086/508297.
- Frafjord, K. (1993). Food habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic* 46, 49–54.
- Fraser, J. D., Karpanty, S. M., Cohen, J. B., and Truitt, B. R. (2013). The Red Knot (*Calidris canutus rufa*) decline in the western hemisphere: is there a lemming connection? *Can. J. Zool.* 91, 13–16. doi:10.1139/cjz-2012-0233.
- Frazier, M. R., Huey, R. B., and Berrigan, D. (2006). Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: “warmer is better.” *Am. Nat.* 168, 512–520. doi:10.1086/506977.
- Fromhage, L., and Jennions, M. D. (2016). Coevolution of parental investment and sexually selected traits drives sex-role divergence. *Nat. Commun.* 7, 12517. doi:10.1038/ncomms12517.
- Fromhage, L., McNamara, J. M., and Houston, A. I. (2007). Stability and value of male care for offspring: is it worth only half the trouble? *Biol. Lett.* 3, 234–236. doi:10.1098/rsbl.2006.0616.
- García-Peña, G. E., Thomas, G. H., Reynolds, J. D., and Székely, T. (2009). Breeding systems, climate, and the evolution of migration in shorebirds. *Behav. Ecol.* 20, 1026–1033. doi:10.1093/beheco/arp093.
- Garrott, R. A., Eberhardt, L. E., and Hanson, W. C. (1983). Summer food habits of juvenile arctic foxes in northern Alaska. *J. Wildl. Manag.* 47, 540–545. doi:10.2307/3808533.
- Gates, H. R., Lanctot, R. B., and Powell, A. N. (2013). High renesting rates in arctic-breeding dunlin (*Calidris alpina*): a clutch-removal experiment. *Auk* 130, 372–380. doi:10.1525/auk.2013.12052.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F., and Rochefort, L. (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integr. Comp. Biol.* 44, 119–129. doi:10.1093/icb/44.2.119.
- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., and Brashares, J. S. (2019). Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. *Trends Ecol. Evol.* 34, 355–368. doi:10.1016/j.tree.2019.01.004.
- Ghalambor, C. K., and Martin, T. E. (2002). Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13, 101–108. doi:10.1093/beheco/13.1.101.
- Gibson, R., and Baker, A. (2012). Multiple gene sequences resolve phylogenetic relationships in the shorebird suborder Scolopaci (Aves: Charadriiformes). *Mol. Phylogenetics Evol.* 64, 66–72. doi:10.1016/j.ympev.2012.03.008.

## Références

- Gienapp, P., Leimu, R., and Merilä, J. (2007). Responses to climate change in avian migration time—microevolution versus phenotypic plasticity. *Clim. Res.* 35, 25–35. doi:10.3354/cr00712.
- Gilg, O., Hanski, I., and Sittler, B. (2003). Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302, 866–868. doi:10.1126/science.1087509.
- Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., et al. (2012). Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1249, 166–190. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x.
- Gilg, O., Sittler, B., and Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Glob. Change Biol.* 15, 1634–2652. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01927.x.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., et al. (2006). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113, 193–216. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x.
- Gilg, O., and Yoccoz, N. G. (2010). Explaining bird migration. *Science* 327, 276–277. doi:10.1126/science.1184964.
- Gill, J. A., Alves, J. A., Sutherland, W. J., Appleton, G. F., Potts, P. M., and Gunnarsson, T. G. (2014). Why is timing of bird migration advancing when individuals are not? *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 281, 20132161. doi:10.1098/rspb.2013.2161.
- Gill Jr., R. E., and Tomkovich, P. S. (2004). Subarctic, alpine nesting by Baird’s Sandpipers *Calidris bairdii*. *Wader Study Group. Bull.* 104, 3950.
- Gillespie, M. A. K., Alfredsson, M., Barrio, I. C., Bowden, J. J., Convey, P., Culler, L. E., et al. (2020). Status and trends of terrestrial arthropod abundance and diversity in the North Atlantic region of the Arctic. *Ambio* 49, 718–731. doi:10.1007/s13280-019-01162-5.
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., and Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends Ecol. Evol.* 25, 325–331. doi:10.1016/j.tree.2010.03.002.
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G., and Bêty, J. (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *J. Anim. Ecol.* 81, 533–542. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01944.x.
- Gochfeld, M. (1984). “Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds,” in *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations* Behaviour in marine animals., eds. J. Burger and B. L. Olla (New York, USA: Plenum Press), 289–377. doi:10.1007/978-1-4684-4691-3\_8.

## Références

- Godfray, H. C. J. (1995). Evolutionary theory of parent–offspring conflict. *Nature* 376, 133–138. doi:10.1038/376133a0.
- Godfray, H. C. J., Parker, G. A., Haig, D., Harvey, P. H., Partridge, L., and Southwood, S. R. (1991). Clutch size, fecundity and parent-offspring conflict. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 332, 67–79. doi:10.1098/rstb.1991.0034.
- Gómez, J., Ramo, C., Troscianko, J., Stevens, M., Castro, M., Pérez-Hurtado, A., et al. (2018). Individual egg camouflage is influenced by microhabitat selection and use of nest materials in ground-nesting birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72, 142. doi:10.1007/s00265-018-2558-7.
- Gómez-Serrano, M. Á., and López-López, P. (2014). Nest site selection by kentish plover suggests a trade-off between nest-crypsis and predator detection strategies. *PLoS One* 9, e107121. doi:10.1371/journal.pone.0107121.
- Gomulkiewicz, R., and Holt, R. D. (1995). When does evolution by natural selection prevent extinction? *Evolution* 49, 201–207. doi:https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb05971.x.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C., and Bergkvist, J. (1995). Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* 26, 305–312. doi:10.2307/3677045.
- Grabowski, M. M., Doyle, F. I., Reid, D. G., Mossop, D., and Talarico, D. (2013). Do Arctic-nesting birds respond to earlier snowmelt? A multi-species study in north Yukon, Canada. *Polar Biol.* 36, 1097–1105. doi:10.1007/s00300-013-1332-6.
- Grafen, A. (1980). Opportunity cost, benefit and degree of relatedness. *Anim. Behav.* 28, 967–968. doi:10.1016/S0003-3472(80)80160-6.
- Grafen, A., and Sibly, R. (1978). A model of mate desertion. *Anim. Behav.* 26, 645–652. doi:10.1016/0003-3472(78)90131-8.
- Grant, G. S. (1982). Avian incubation: Egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithol. Monogr.*, iii–75. doi:10.2307/40166669.
- Gratto, C. L., Morrison, R. I. G., and Cooke, F. (1985). Philopatry, site tenacity, and mate fidelity in the semipalmated sandpiper. *Auk* 102, 16–24. doi:10.2307/4086818.
- Gratto-Trevor, C. L. (1988). Natal philopatry, site tenacity, and age of first breeding of the semipalmated sandpiper. *Wilson bull.* 100, 660–663.
- Gratto-Trevor, C. L. (1991). Parental care in Semipalmated Sandpipers *Calidris pusilla*: brood desertion by females. *Ibis* 133, 394–399. doi:10.1111/j.1474-919X.1991.tb04587.x.
- Graul, W. D., Derrickson, S. R., and Mock, D. W. (1977). The evolution of avian polyandry. *Am. Nat.* 111, 812–816. doi:10.1086/283215.

## Références

- Green, G. H., Greenwood, J. J. D., and Lloyd, P. (1977). The influence of snow conditions on the date of breeding of wading birds in north-east Greenland. *J. Zool.* 183, 311–328. doi:10.1111/j.1469-7998.1977.tb04190.x.
- Green, R. E. (1984). Double nesting of the Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. *Ibis* 126, 332–346. doi:10.1111/j.1474-919X.1984.tb00254.x.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28, 1140–1162. doi:10.1016/S0003-3472(80)80103-5.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F., and Thuman, K. A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Mol. Ecol.* 11, 2195–2212. doi:10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x.
- Gwinner, E. (1996). Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138, 47–63. doi:10.1111/j.1474-919X.1996.tb04312.x.
- Haftorn, S. (1988). Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the “physiological zero temperature” during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19, 97–110. doi:10.2307/3676458.
- Haig, S. M., Mace, T. R., and Mullins, T. D. (2003). Parentage and relatedness in polyandrous Comb-Crested Jacanas using ISSRs. *J. Hered.* 94, 302–309. doi:10.1093/jhered/esg072.
- Hainsworth, F. R., Moonan, T., Voss, M. A., Sullivan, K. A., and Weathers, W. W. (1998). Time and heat allocations to balance conflicting demands during intermittent incubation by Yellow-Eyed Juncos. *J. Avian Biol.* 29, 113–120. doi:10.2307/3677188.
- Hall, J. R., Cuthill, I. C., Baddeley, R., Shohet, A. J., and Scott-Samuel, N. E. (2013). Camouflage, detection and identification of moving targets. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 280, 20130064. doi:10.1098/rspb.2013.0064.
- Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *Am. Nat.* 97, 354–356. doi:10.1086/497114.
- Handel, C. M., and Gill, R. E. (2000). Mate fidelity and breeding site tenacity in a monogamous sandpiper, the black turnstone. *Anim. Behav.* 60, 471–481. doi:10.1006/anbe.2000.1505.
- Hansen, R. R., Hansen, O. L. P., Bowden, J. J., Normand, S., Bay, C., Sørensen, J. G., et al. (2016). High spatial variation in terrestrial arthropod species diversity and composition near the Greenland ice cap. *Polar Biol.* 39, 2263–2272. doi:10.1007/s00300-016-1893-2.
- Harmon, J. P., and Barton, B. T. (2013). On their best behavior: how animal behavior can help determine the combined effects of species interactions and climate change. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1297, 139–147. doi:https://doi.org/10.1111/nyas.12192.



## Références

- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I., and Székely, T. (2009). How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *J. Evol. Biol.* 22, 1800–1812. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01792.x.
- Heg, D., Ens, B. J., Burke, T., Jenkins, L., and Kruijt, J. P. (1993). Why does the typically monogamous oystercatcher (*haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* 126, 247–289.
- Henningsson, S. S., and Alerstam, T. (2005). Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 272, 2251–2258. doi:10.1098/rspb.2005.3221.
- Hepp, G. R., Kenamer, R. A., and Johnson, M. H. (2006). Maternal effects in Wood Ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. *Funct. Ecol.* 20, 308–314. doi:10.1111/j.1365-2435.2006.01108.x.
- Hersteinsson, P., and Macdonald, D. W. (1996). Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *J. Zool.* 240, 457–474. doi:10.1111/j.1469-7998.1996.tb05298.x.
- Hildén, O. (1975). Breeding system of Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Ornis* 52, 117–146.
- Hildén, O. (1979). Territoriality and site tenacity of Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Ornis Fenn.* 56, 56–74.
- Hildén, O. (1983). Mating system and breeding biology of the Little Stint *Calidris minuta*. *Wader Study Group. Bull.* 39, 47.
- Hill, B. L. (2012). Factors affecting survival of Arctic-breeding dunlin (*Calidris alpina arctica*) adults and chicks. Available at: <https://scholarworks.alaska.edu/handle/11122/8452> [Accessed February 12, 2020].
- Hinde, C. A. (2006). Negotiation over offspring care?—a positive response to partner-provisioning rate in great tits. *Behav. Ecol.* 17, 6–12. doi:10.1093/beheco/ari092.
- Hodkinson, I. D., and Coulson, S. J. (2004). Are high Arctic terrestrial food chains really that simple? – The Bear Island food web revisited. *Oikos* 106, 427–431. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13091.x.
- Hodkinson, I. D., Coulson, S. J., Webb, N. R., Block, W., Strathdee, A. T., Bale, J. S., et al. (1996). Temperature and the biomass of flying midges (Diptera: *Chironomidae*) in the high Arctic. *Oikos* 75, 241–248. doi:10.2307/3546247.
- Hoffmann, A. A., Chown, S. L., and Clusella-Trullas, S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Funct. Ecol.* 27, 934–949. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x.
- Hoffmann, A. A., and Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485. doi:10.1038/nature09670.

## Références

- Holling, C. S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91, 293–320. doi:10.4039/Ent91293-5.
- Holmes, R. T. (1966). Breeding ecology and annual cycle adaptations of the Red-Backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in Northern Alaska. *Condor* 68, 3–46. doi:10.2307/1365173.
- Holmes, R. T. (1971). Density, habitat, and the mating system of the Western Sandpiper (*Calidris mauri*). *Oecologia* 7, 191–208. doi:10.1007/BF00346361.
- Holmes, R. T. (1972). Ecological factors influencing the breeding season schedule of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) in subarctic Alaska. *Am. Midl. Nat.* 87, 472–491. doi:10.2307/2423577.
- Holmes, R. T. (1973). Social behaviour of breeding Western Sandpipers *Calidris mauri*. *Ibis* 115, 107–123. doi:10.1111/j.1474-919X.1973.tb02627.x.
- Holmes, R. T., and Pitelka, F. A. (1964). Breeding behavior and taxonomic relationships of the Curlew Sandpiper. *Auk* 81, 362–379. doi:10.2307/4082691.
- Holmes, R. T., and Pitelka, F. A. (1968). Food overlap among coexisting sandpipers on Northern Alaskan Tundra. *Syst. Zool.* 17, 305–318. doi:10.2307/2412009.
- Holt, R. D. (1977). Predation, Apparent competition, and the Structure of Prey Communities. *Theor. Popul. Biol.* 12, 197–229.
- Holt, R. D. (1984). Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.* 124, 377–406. doi:10.1086/284280.
- Holt, R. D., and Bonsall, M. B. (2017). Apparent competition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, 447–471. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628.
- Holt, R. D., and Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 25, 495–520.
- Hopkins, B. C., DuRant, S. E., Hepp, G. R., and Hopkins, W. A. (2011). Incubation temperature influences locomotor performance in young wood ducks (*Aix sponsa*). *J. Exp. Zool. A Ecol. Genet. Physiol.* 315A, 274–279. doi:10.1002/jez.673.
- Hötker, H. (2000). Conspecific nest parasitism in the Pied Avocet *Recurvirostra avosetta*. *Ibis* 142, 280–288. doi:10.1111/j.1474-919X.2000.tb04867.x.
- Houston, A. I., and McNamara, J. M. (1985). A general theory of central place foraging for single-prey loaders. *Theor. Popul. Biol.* 28, 233–262. doi:10.1016/0040-5809(85)90029-2.
- Houston, A. I., and McNamara, J. M. (1999). *Models of Adaptive Behaviour. An approach based on state*. Cambridge University Press. Cambridge: Cambridge University Press.

## Références

- Houston, A. I., and McNamara, J. M. (2002). A self-consistent approach to paternity and parental effort. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 351–362. doi:10.1098/rstb.2001.0925.
- Houston, A. I., and McNamara, J. M. (2005). John Maynard Smith and the importance of consistency in evolutionary game theory. *Biol. Philos.* 20, 933–950. doi:10.1007/s10539-005-9016-4.
- Houston, A. I., Székely, T., and McNamara, J. M. (2005). Conflict between parents over care. *Trends Ecol. Evol.* 20, 33–38. doi:10.1016/j.tree.2004.10.008.
- Houston, A. I., Székely, T., and McNamara, J. M. (2013). The parental investment models of Maynard Smith: a retrospective and prospective view. *Anim. Behav.* 86, 667–674. doi:10.1016/j.anbehav.2013.08.001.
- Høye, T. T., and Forchhammer, M. C. (2008a). Phenology of high-arctic arthropods: Effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Adv. Ecol. Res.* 40, 299–324. doi:10.1016/S0065-2504(07)00013-X.
- Høye, T. T., and Forchhammer, M. C. (2008b). The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecology* 8, 8. doi:10.1186/1472-6785-8-8.
- Høye, T. T., Kresse, J.-C., Koltz, A. M., and Bowden, J. J. (2020). Earlier springs enable high-Arctic wolf spiders to produce a second clutch. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 287, 20200982. doi:10.1098/rspb.2020.0982.
- Høye, T. T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N. M., and Forchhammer, M. C. (2007). Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Curr. Biol.* 17, R449–R451. doi:10.1016/j.cub.2007.04.047.
- Høye, T. T., Post, E., Schmidt, N. M., Trøjelsgaard, K., and Forchhammer, M. C. (2013). Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nat. Clim. Chang.* 3, 759–763. doi:10.1038/nclimate1909.
- Høye, T. T., and Sikes, D. S. (2013). Arctic entomology in the 21st century. *Can. Entomol.* 145, 125–130. doi:10.4039/tce.2013.14.
- Hua, N., Tan, K., Chen, Y., and Ma, Z. (2015). Key research issues concerning the conservation of migratory shorebirds in the Yellow Sea region. *Bird Conserv. Int.* 25, 38–52. doi:10.1017/S0959270914000380.
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., and Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 367, 1665–1679. doi:10.1098/rstb.2012.0005.
- Humphreys, R. K., and Ruxton, G. D. (2020). Avian distraction displays: a review. *Ibis.* doi:10.1111/ibi.12814.

## Références

- Hunter, M. D., and Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724–732.
- Ims, R. A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends Ecol. Evol.* 5, 135–140. doi:10.1016/0169-5347(90)90218-3.
- Ims, R. A., and Fuglei, E. (2005). Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience* 55, 311–322. doi:10.1641/0006-3568(2005)055[0311:TICITE]2.0.CO;2.
- Ims, R. A., Henden, J.-A., and Killengreen, S. T. (2008). Collapsing population cycles. *Trends Ecol. Evol.* 23, 79–86. doi:10.1016/j.tree.2007.10.010.
- Ims, R. A., Henden, J.-A., Strømeng, M. A., Thingnes, A. V., Garmo, M. J., and Jepsen, J. U. (2019). Arctic greening and bird nest predation risk across tundra ecotones. *Nat. Clim. Change* 9, 607–610. doi:10.1038/s41558-019-0514-9.
- Ims, R. A., Yoccoz, N. G., and Killengreen, S. T. (2011). Determinants of lemming outbreaks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 1970–1974. doi:10.1073/pnas.1012714108.
- International Wader Study Group (2003). Waders are declining worldwide. *Wader Study Group. Bull.* 101–102, 8–12.
- IPCC (2014). *Climate Change 2014 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Part B: Regional Aspects: Working Group II Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report*. Cambridge: Cambridge University Press doi:10.1017/CBO9781107415386.
- Jaatinen, K., Lehikoinen, A., and Lank, D. (2010). Female-biased sex ratios and the proportion of cryptic male morphs of migrant juvenile Ruffs (*Philomachus pugnax*) in Finland. *Ornis Fenn.* 87, 125–134.
- Jamieson, S. E. (2011). Pacific Dunlin *Calidris alpina pacifica* show a high propensity for second clutch production. *J. Ornithol.* doi:10.1007/s10336-011-0691-4.
- Jamieson, S. E. (2012). Body mass dynamics during incubation and duration of parental care in Pacific Dunlins *Calidris alpina pacifica*: a test of the differential parental capacity hypothesis. *Ibis* 154, 838–845. doi:10.1111/j.1474-919X.2012.01255.x.
- Jamieson, S. E., Ydenberg, R. C., and Lank, D. B. (2014). Does predation danger on southward migration curtail parental investment by female western sandpipers? *Anim. Migr.* 2, 34–43. doi:10.2478/ami-2014-0004.
- Jehl, J. R. (1968a). Relationships in the Charadrii (shorebirds): A Taxonomic Study Based on Color Patterns of the Downy Young.
- Jehl, J. R. (1968b). The systematic position of the Surf-bird, *Aphriza virgata*. *Condor* 70, 206–210. doi:10.2307/1366692.

## Références

- Jehl, J. R. (2006). Coloniality, mate retention, and nest-site characteristics in the Semipalmated Sandpiper. *Wilson j. ornithol.* 118, 478–484. doi:10.1676/05-120.1.
- Jehl, J. R. (2007). Disappearance of breeding Semipalmated Sandpipers from Churchill, Manitoba: more than a local phenomenon. *Condor* 109, 351–360. doi:10.1093/condor/109.2.351.
- Jehl, J. R., Jr. (1973). Breeding biology and systematic relationships of the Stilt Sandpiper. *Wilson Bull.* 85, 115–147.
- Jenni, D. A. (1974). Evolution of polyandry in birds. *Integr. Comp. Biol.* 14, 129–144. doi:10.1093/icb/14.1.129.
- Jennions, M. D., and Fromhage, L. (2017). Not all sex ratios are equal: the Fisher condition, parental care and sexual selection. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 372, 20160312. doi:10.1098/rstb.2016.0312.
- Jessopp, M., Arneill, G. E., Nykänen, M., Bennison, A., and Rogan, E. (2020). Central place foraging drives niche partitioning in seabirds. *Oikos* 129, 1704–1713. doi:https://doi.org/10.1111/oik.07509.
- Johnson, J. A., Lanctot, R. B., Andres, B. A., Bart, J. R., Brown, S. C., Kendall, S. J., et al. (2007). Distribution of breeding shorebirds on the Arctic coastal plain of Alaska. *Arctic* 60, 277–293.
- Johnson, M., Conklin, J. R., Johnson, B. L., McCaffery, B. J., Haig, S. M., and Walters, J. R. (2009). Behavior and reproductive success of Rock Sandpipers breeding on the Yukon-Kuskokwim River Delta, Alaska. *Wilson j. ornithol.* 121, 328–337. doi:10.1676/08-010.1.
- Johnson, M., and Walters, J. R. (2008). Effects of mate and site fidelity on nest survival of Western Sandpipers (*Calidris mauri*). *Auk* 125, 76–86. doi:10.1525/auk.2008.125.1.76.
- Johnstone, R. A., and Hinde, C. A. (2006). Negotiation over offspring care—how should parents respond to each other’s efforts? *Behav. Ecol.* 17, 818–827. doi:10.1093/beheco/arl009.
- Jones, K. M., Ruxton, G. D., and Monaghan, P. (2002). Model parents: is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behav. Ecol.* 13, 838–843. doi:10.1093/beheco/13.6.838.
- Juhasz, C.-C., Lycke, A., Careau, V., Gauthier, G., Giroux, J.-F., and Lecomte, N. (2018). Picking the right cache: caching site selection for egg predators in the arctic. *Polar Biol.* 41, 2233–2238. doi:10.1007/s00300-018-2358-6.
- Kacelnik, A. (1984). Central Place Foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch Residence Time. *J. Anim. Ecol.* 53, 283–299. doi:10.2307/4357.

## Références

- Kaikusalo, A., and Angerbjörn, A. (1995). The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964–93. *Ann. Zool. Fenn.* 32, 69–77.
- Kapel, C. M. O. (1999). Diet of Arctic Foxes (*Alopex lagopus*) in Greenland. *Arctic* 52, 289–293.
- Karagicheva, J., Rakhimberdiev, E., Dekinga, A., Brugge, M., Koolhaas, A., ten Horn, J., et al. (2016). Seasonal time keeping in a long-distance migrating shorebird. *J. Biol. Rhythms* 31, 509–521. doi:10.1177/0748730416655929.
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., et al. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456, 93–97. doi:10.1038/nature07442.
- Kempnaers, B., and Sheldon, B. C. (1997). Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. *Anim. Behav.* 53, 423–427. doi:10.1006/anbe.1996.0377.
- Kempnaers, B., and Valcu, M. (2017). Breeding site sampling across the Arctic by individual males of a polygynous shorebird. *Nature* 541, 528–531.
- Kennedy, A. J. (1980). Site variation in summer foods of Arctic Fox, Prince of Wales Island, Northwest Territories. *Arctic* 33, 366–368.
- Kerbes, R. H., Meeres, K. M., and Alisauskas, R. T. (2014). Surveys of nesting lesser snow geese and Ross's geese in Arctic Canada, 2002 - 2009. *A Special Publication of the Arctic Goose Joint Venture of the North American Waterfowl Management Plan.*
- Kerby, J. T., and Post, E. (2013). Advancing plant phenology and reduced herbivore production in a terrestrial system associated with sea ice decline. *Nat. Commun.* 4, 2514. doi:10.1038/ncomms3514.
- Kersten, M., and Piersma, T. (1987). High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 38–90, 175–187. doi:10.5253/arde.v75.p175.
- Kharouba, H., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J., Travers, S., et al. (2018). Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *PNAS* 115, 201714511. doi:10.1073/pnas.1714511115.
- Killengreen, S. T., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Henden, J.-A., and Schott, T. (2007). Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox. *Biol. Conserv.* 135, 459–472. doi:10.1016/j.biocon.2006.10.039.
- Klaassen, M. (2003). Relationships between migration and breeding strategies in arctic breeding birds. in *Avian Migration*, eds. P. Berthold, E. Gwinner, and E. Sonnenschein (Springer Berlin Heidelberg), 237–249.
- Klaassen, M., Lindström, Å., Meltofte, H., and Piersma, T. (2001). Ornithology: Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413, 794. doi:10.1038/35101654.

## Références

- Klein, D. R., Bruun, H. H., Lundgren, R., and Philipp, M. (2008). Climate change influences on species interrelationships and distributions in high-arctic Greenland. *Adv. Ecol. Res.* 40, 81–100. doi:10.1016/S0065-2504(07)00004-9.
- Klug, H., Alonzo, S. H., and Bonsall, M. B. (2012). “Theoretical foundations of parental care,” in *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Kölliker (Oxford, UK: Oxford University Press), 21–36.
- Klug, H., Bonsall, M. B., and Alonzo, S. H. (2013). The origin of parental care in relation to male and female life history. *Ecol. Evol.* 3, 779–791. doi:10.1002/ece3.493.
- Kohl, M. T., Stahler, D. R., Metz, M. C., Forester, J. D., Kauffman, M. J., Varley, N., et al. (2018). Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecol. Monogr.* 88, 638–652. doi:10.1002/ecm.1313.
- Koivula, K., and Rönkä, A. (1998). Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader, Temminck’s stint (*Calidris temminckii*). *Oecologia* 116, 348–355. doi:10.1007/s004420050597.
- Kokko, H. (1999a). Competition for early arrival in migratory birds. *J. Anim. Ecol.* 68, 940–950. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x.
- Kokko, H. (1999b). Cuckoldry and the stability of biparental care. *Ecol. Lett.* 2, 247–255. doi:10.1046/j.1461-0248.1999.00075.x.
- Kokko, H., Gunnarsson, T. G., Morrell, L. J., and Gill, J. A. (2006). Why do female migratory birds arrive later than males? *J. Anim. Ecol.* 75, 1293–1303. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01151.x.
- Kokko, H., and Jennions, M. D. (2008). Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J. Evol. Biol.* 21, 919–948. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01540.x.
- Kokko, H., and Jennions, M. D. (2012). “Sex differences in parental care,” in *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Kölliker (Oxford, UK: Oxford University Press), 62–75.
- Kokorev, Y. I., and Kuksov, V. A. (2002). Population dynamics of lemmings, *Lemmus sibirica* and *Dicrostonyx torquatus*, and Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Taimyr peninsula, Siberia, 1960-2001. *Ornis Svec.* 12, 139–145.
- Koltz, A. M., Schmidt, N. M., and Høye, T. T. (2018). Differential arthropod responses to warming are altering the structure of Arctic communities. *R. Soc. Open Sci.* 5, 171503. doi:10.1098/rsos.171503.
- Komers, P. E. (2011). Behavioural plasticity in variable environments. *Can. J. Zool.* doi:10.1139/z97-023.
- Kosztolányi, A., Cuthill, I. C., and Székely, T. (2009). Negotiation between parents over care: reversible compensation during incubation. *Behav. Ecol.* 20, 446–452. doi:10.1093/beheco/arn140.

## Références

- Kosztolányi, A., and Székely, T. (2002). Using a transponder system to monitor incubation routines of Snowy Plovers. *J. Field Ornithol.* 73, 199–205.
- Kosztolányi, A., Székely, T., and Cuthill, I. C. (2003). Why do both parents incubate in the Kentish Plover? *Ethology* 109, 645–658. doi:10.1046/j.1439-0310.2003.00906.x.
- Krebs, C. J. (2011). Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 278, 481–489. doi:10.1098/rspb.2010.1992.
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K. A., et al. (2003). Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Can. J. Zool.* 81, 827–843. doi:10.1139/z03-061.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., and Charnov, E. L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 25, 30–38. doi:10.1016/0003-3472(77)90064-1.
- Krietsch, J., Valcu, M., and Kempenaers, B. (2020). Wind conditions influence breeding season movements in a nomadic polygynous shorebird. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 287, 20192789. doi:10.1098/rspb.2019.2789.
- Křivan, V., and Schmitz, O. J. (2004). Trait and density mediated indirect interactions in simple food webs. *Oikos* 107, 239–250. doi:https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12695.x.
- Kubelka, V., Šálek, M., Tomkovich, P., Végvári, Z., Freckleton, R. P., and Székely, T. (2018). Global pattern of nest predation is disrupted by climate change in shorebirds. *Science* 362, 680–683. doi:10.1126/science.aat8695.
- Küpper, C., Kis, J., Kosztolanyi, A., Szekely, T., Cuthill, I. C., and Blomqvist, D. (2004). Genetic mating system and timing of extra-pair fertilizations in the Kentish plover. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57, 32–39. doi:10.1007/s00265-004-0832-3.
- Kvist, A., and Lindström, Å. (2001). Basal metabolic rate in migratory waders: intra-individual, intraspecific, interspecific and seasonal variation. *Funct. Ecol.* 15, 465–473. doi:10.1046/j.0269-8463.2001.00549.x.
- Kwon, E., English, W. B., Weiser, E. L., Franks, S. E., Hodkinson, D. J., Lank, D. B., et al. (2017). Delayed egg-laying and shortened incubation duration of Arctic-breeding shorebirds coincide with climate cooling. *Ecol. Evol.* 8, 1339–1351. doi:10.1002/ece3.3733.
- Kwon, E., Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Gilchrist, G., et al. (2019). Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecol. Monogr.* 89, e01383. doi:10.1002/ecm.1383.
- Lack, D. (1954). "Cycles," in *The natural regulation of animal numbers* (London: Geoffrey Cumberlege), 204–226.



## Références

- Lamarre, J.-F., Legagneux, P., Gauthier, G., Reed, E. T., and Bêty, J. (2017). Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere* 8, e01788. doi:10.1002/ecs2.1788.
- Lanctot, R. B., Sandercock, B. K., and Kempnaers, B. (2000). Do male breeding displays function to attract mates or defend territories? The explanatory role of mate and site fidelity. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 23, 155–164.
- Lanctot, R. B., Scribner, K. T., Lanctot, R. B., Weatherhead, P. J., and Kempnaers, B. (1997). Lekking without a paradox in the Buff-Breasted Sandpiper. *Am. Nat.* 149, 1051–1070. doi:10.1086/286038.
- Lank, D. B., Butler, R. W., Ireland, J., and Ydenberg, R. C. (2003). Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. *Oikos* 103, 303–319. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12314.x.
- Lank, D. B., Smith, C. M., Hanotte, O., Ohtonen, A., Bailey, S., and Burke, T. (2002). High frequency of polyandry in a lek mating system. *Behav. Ecol.* 13, 209–215. doi:10.1093/beheco/13.2.209.
- Larsen, T. (1991). Anti-predator behaviour and mating systems in waders: aggressive nest defence selects for monogamy. *Anim. Behav.* 41, 1057–1062. doi:10.1016/S0003-3472(05)80643-8.
- Larsen, T., Sordahl, T. A., and Byrkjedal, I. (1996). Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. *Biol. J. Linn. Soc.* 58, 409–439. doi:10.1111/j.1095-8312.1996.tb01444.x.
- Larson, S. (1960). On the influence of the arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of arctic birds. *Oikos* 11, 276–305. doi:10.2307/3564688.
- Laundré, J. W., Hernández, L., and Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Can. J. Zool.* doi:10.1139/z01-094.
- Laundré, J., W., Hernández, L., and Ripple, W., J. (2010). The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecol. J.* 3, 1–7.
- Lazarus, J. (1990). The logic of mate desertion. *Anim. Behav.* 39, 672–684. doi:10.1016/S0003-3472(05)80378-1.
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., and Giroux, J.-F. (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *J. Anim. Ecol.* 77, 439–447. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01354.x.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Bilodeau, F., et al. (2012). Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93, 1707–1716. doi:10.1890/11-1973.1.

## Références

- Lenington, S. (1980). Bi-parental care in killdeer : an adaptive hypothesis. *Wilson Bull.* 92, 8–20.
- Lenington, S. (1984). “The evolution of polyandry in shorebirds,” in *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations Behaviour in marine animals.*, eds. J. Burger and B. L. Olla (New York, USA: Plenum Press), 149–167. doi:10.1007/978-1-4684-4691-3\_5.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., Ruffray, P. de, and Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771. doi:10.1126/science.1156831.
- Lesku, J. A., Rattenborg, N. C., Valcu, M., Vyssotski, A. L., Kuhn, S., Kuemmeth, F., et al. (2012). Adaptive sleep loss in polygynous Pectoral Sandpipers. *Science* 337, 1654–1658. doi:10.1126/science.1220939.
- Lessells, C. M. (1984). The mating system of kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 126, 474–483. doi:10.1111/j.1474-919X.1984.tb02074.x.
- Lessells, C. M. (2006). The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 361, 301–317. doi:10.1098/rstb.2005.1795.
- Lessells, C. M. (2012). “Sexual conflict,” in *The evolution of parental care*, eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Köliker (Oxford, UK: Oxford University Press), 62–75.
- Leung, M. C.-Y., Bolduc, E., Doyle, F. I., Reid, D. G., Gilbert, B. S., Kenney, A. J., et al. (2018). Phenology of hatching and food in low Arctic passerines and shorebirds: is there a mismatch? *Arct. Sci.* 4, 538–556. doi:10.1139/as-2017-0054.
- Liebezeit, J. R., Gurney, K. E. B., Budde, M., Zack, S., and Ward, D. (2014). Phenological advancement in arctic bird species: relative importance of snow melt and ecological factors. *Polar Biol.* 37, 1309–1320. doi:10.1007/s00300-014-1522-x.
- Liebezeit, J. R., and Zack, S. (2008). Point counts underestimate the importance of arctic foxes as avian nest predators: evidence from remote video cameras in arctic alaskan oil fields. *Arctic* 61, 153–161.
- Liker, A., Freckleton, R. P., Remeš, V., and Székely, T. (2015). Sex differences in parental care: gametic investment, sexual selection, and social environment. *Evolution* 69, 2862–2875. doi:10.1111/evo.12786.
- Liker, A., Freckleton, R. P., and Székely, T. (2013). The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nat. Commun.* 4, 1587. doi:10.1038/ncomms2600.
- Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev.* 84, 485–513. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x.
- Lima, S. L., and Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619–640. doi:10.1139/z90-092.

## Références

- Lind, H. (1965). Parental feeding in the Oystercatcher. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 59, 1–31.
- Lindström, Å. (1997). Basal metabolic rates of migrating waders in the eurasian Arctic. *J. Avian Biol.* 28, 87–92. doi:10.2307/3677098.
- Lindström, Å., and Klaassen, M. (2003). High basal metabolic rates of shorebirds while in the arctic: a circumpolar view. *Condor* 105, 420–427. doi:10.1650/7222.
- Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* 14, 343–348. doi:10.1016/S0169-5347(99)01639-0.
- Lindström, J., and Kokko, H. (2002). Cohort effects and population dynamics. *Ecol. Lett.* 5, 338–344. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00317.x.
- Loboda, S., Savage, J., Buddle, C. M., Schmidt, N. M., and Høye, T. T. (2018). Declining diversity and abundance of High Arctic fly assemblages over two decades of rapid climate warming. *Ecography* 41, 265–277. doi:10.1111/ecog.02747.
- Loonstra, A. H. J., Verhoeven, M. A., and Piersma, T. (2018). Sex-specific growth in chicks of the sexually dimorphic Black-tailed Godwit. *Ibis* 160, 89–100. doi:10.1111/ibi.12541.
- Lunny, E., Eng, M. L., Gurney, K. E. B., and Morrissey, C. A. (2020). Incubation temperature and PCB-126 exposure interactively impair shorebird embryo and post-hatch development. *Environ. Res.* 188, 109779. doi:10.1016/j.envres.2020.109779.
- Lyon, B. E., and Montgomerie, R. D. (1985). Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 279–284. doi:10.1007/BF00300147.
- MacArthur, R. H., and Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603–609. doi:10.1086/282454.
- Machin, P., Fernandez-Elipse, J., and Klaassen, R. H. G. (2018). The relative importance of food abundance and weather on the growth of a sub-arctic shorebird chick. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72, 42. doi:10.1007/s00265-018-2457-y.
- MacLean, G. L. (1972). Clutch size and evolution in the Charadrii. *Auk* 89, 299–324. doi:10.2307/4084208.
- MacLean, S. F., and Pitelka, F. A. (1971). Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow. *Arctic* 24, 19–40. doi:10.14430/arctic3110.
- Mangel, M., and Clark, C. W. (1988). *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University Press.
- Martin, J.-L., Smith, P. A., Bechet, A., and Daufresne, T. (2018). Late snowmelt can result in smaller eggs in Arctic shorebirds. *Polar Biol.* 41, 2289–2295. doi:10.1007/s00300-018-2365-7.

## Références

- Martin, K., and Cooke, F. (1987). Bi-parental care in willow ptarmigan: a luxury? *Anim. Behav.* 35, 369–379. doi:10.1016/S0003-3472(87)80260-9.
- Martin, K., and Wiebe, K. L. (2004). Coping mechanisms of alpine and Arctic breeding birds: extreme Weather and limitations to reproductive resilience. *Integr. Comp. Biol.* 44, 177–185. doi:10.1093/icb/44.2.177.
- Martin, T. E. (1993). Nest predation and nest site. *BioScience* 43, 523–532.
- Martin, T. E. (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287, 1482–1485.
- Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M., and Lloyd, P. (2007). Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61, 2558–2569. doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x.
- Martin, T. E., and Briskie, J. V. (2009). Predation on dependent offspring: a review of the consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1168, 201–217. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.04577.x.
- Martin, T. E., and Ghalambor, C. K. (1999). Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation? *Am. Nat.* 153, 131–139.
- Martin, T. E., Scott, J., and Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 267, 2287. doi:10.1098/rspb.2000.1281.
- Martindale, S. (1982). Nest defense and central place foraging: A model and experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10, 85–89. doi:10.1007/BF00300167.
- Massaro, M., Starling-Windhof, A., Briskie, J. V., and Martin, T. E. (2008). Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand bird. *PLoS One* 3, e2331. doi:10.1371/journal.pone.0002331.
- Matysioková, B., and Remeš, V. (2018). Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72, 2214–2224. doi:10.1111/evo.13580.
- Mayfield, H. F. (1978). Undependable breeding conditions in the red phalarope. *Auk* 95, 590–592.
- Maynard Smith, J. (1977). Parental investment: A prospective analysis. *Anim. Behav.* 25, 1–9. doi:10.1016/0003-3472(77)90062-8.
- McDonald, R. S., Roth, J. D., and Baldwin, F. B. (2017). Goose persistence in fall strongly influences Arctic fox diet, but not reproductive success, in the southern Arctic. *Polar Res.* 36, 5. doi:10.1080/17518369.2017.1324652.

## Références

- McGuire, R. L., Lanctot, R. B., Saalfeld, S. T., Ruthrauff, D. R., and Liebezeit, J. (2020). Shorebird reproductive response to exceptionally early and late springs varies across sites in Arctic Alaska. *Front. Ecol. Evol.* 8. doi:10.3389/fevo.2020.577652.
- McKinnon, L., Berteaux, D., and Bêty, J. (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *Auk* 131, 619–628. doi:10.1642/AUK-13-154.1.
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., and Bêty, J. (2013a). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic Tundra. *Oikos* 122, 1042–1048. doi:10.2307/41937757.
- McKinnon, L., and Bêty, J. (2009). Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *J. Field Ornithol.* 80, 280–288. doi:10.1111/j.1557-9263.2009.00231.x.
- McKinnon, L., Nol, E., and Juillet, C. (2013b). Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Sci. Rep.* 3, 1816. doi:10.1038/srep01816.
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., and Bêty, J. (2012). Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Can. J. Zool.* 90, 961–971. doi:10.1139/z2012-064.
- McKinnon, L., Smith, P. A., Nol, E., Martin, J. L., Doyle, F. I., Abraham, K. F., et al. (2010). Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* 327, 326–327. doi:10.1126/science.1183010.
- McKittrick, M. C. (1993). Phylogenetic constraint in evolutionary theory: has it any explanatory power? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 24, 307–330. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.001515.
- McNamara, J. M., Gasson, C. E., and Houston, A. I. (1999). Incorporating rules for responding into evolutionary games. *Nature* 401, 368–371. doi:10.1038/43869.
- McNamara, J. M., and Houston, A. I. (1996). State-dependent life histories. *Nature* 380, 215. doi:10.1038/380215a0.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., and Osorno, J.-L. (2003). Should young ever be better off with one parent than with two? *Behav. Ecol.* 14, 301–310. doi:10.1093/beheco/14.3.301.
- McNamara, J. M., Székely, T., Webb, J. N., and Houston, A. I. (2000). A dynamic game-theoretic model of parental care. *J. Theor. Biol.* 205, 605–623. doi:10.1006/jtbi.2000.2093.
- McNamara, J. M., and Wolf, M. (2015). Sexual conflict over parental care promotes the evolution of sex differences in care and the ability to care. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 282, 20142752. doi:10.1098/rspb.2014.2752.

## Références

- Mee, A., Whitfield, D. P., Thompson, D. B. A., and Burke, T. (2004). Extrapair paternity in the common sandpiper, *Actitis hypoleucos*, revealed by DNA fingerprinting. *Anim. Behav.* 67, 333–342. doi:10.1016/j.anbehav.2003.02.007.
- Meijer, T., and Drent, R. (1999). Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141, 399–414. doi:10.1111/j.1474-919X.1999.tb04409.x.
- Meltofte, H., Durinck, J., Jakobsen, B., Nordstrøm, C., and Rigét, F. F. (2019). Trends in the autumn passage numbers of arctic and boreal waders in W Denmark 1964–2017 as a contribution to East Atlantic Flyway population trends. *Ardea* 107, 197–211. doi:10.5253/arde.v107i2.a7.
- Meltofte, H., Elander, M., and Hjort, C. (1981). Ornithological observations in Northeast Greenland: between 74 30' and 76 00' N. lat. 1976. Museum Tusulanum Press.
- Meltofte, H., and Høye, T. T. (2007). Reproductive response to fluctuating lemming density and climate of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* at Zackenberg, Northeast Greenland, 1996-2006. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 101, 109–119.
- Meltofte, H., Høye, T. T., and Schmidt, N. M. (2008). “Effects of food availability, snow and predation on breeding performance of waders at Zackenberg,” in *Advances in Ecological Research* High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate. (Academic Press), 325–343. doi:10.1016/S0065-2504(07)00014-1.
- Meltofte, H., Høye, T. T., Schmidt, N. M., and Forchhammer, M. C. (2007a). Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biol.* 30, 601. doi:10.1007/s00300-006-0219-1.
- Meltofte, H., and Lahrman, D. (2006). Time allocation in Greenland high-arctic waders during summer. *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 100, 75–87.
- Meltofte, H., Piersma, T., Boyd, H., McCaffery, B., Ganter, B., Golovnyuk, V., et al. (2007b). Effects of Climate Variation on the Breeding Ecology of Arctic Shorebirds. Copenhagen: Danish Polar Center.
- Meyer, N., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., et al. (2020). Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos* 129, 1481–1492. doi:10.1111/oik.07311.
- Meyer, N., Bollache, L., Galipaud, M., Moreau, J., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Afonso, E., et al. (2021). Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary productivity. *Sci. Total Environ.* doi:10.1016/j.scitotenv.2020.142485.
- Millar, J. S. (2001). On reproduction in lemmings. *Écoscience* 8, 145–150. doi:10.1080/11956860.2001.11682639.
- Miller, E. H. (1985). Parental behaviour in the least sandpiper (*Calidris minutilla*). *Can. J. Zool.* 63, 1593–1601. doi:10.1139/z85-236.

## Références

- Montgomerie, R. D., and Weatherhead, P. J. (1988). Risks and Rewards of nest defence by parent birds. *Q. Rev. Biol.* 63, 167–187. doi:10.1086/415838.
- Moreau, J., Perroud, L., Bollache, L., Yannic, G., Teixeira, M., Schmidt, N. M., et al. (2018). Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis* 160, 13–22. doi:10.1111/ibi.12507.
- Moritz, C., Patton, J. L., Conroy, C. J., Parra, J. L., White, G. C., and Beissinger, S. R. (2008). Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322, 261–264. doi:10.1126/science.1163428.
- Morosov, V. V., and Tomkovich, P. S. (1986). Dynamics of spatial organization of population of the red-necked stint (*Calidris ruficollis*) in the reproductive period. *Ornitologiya* 21, 38–47.
- Morrison, R. I. G., Davidson, N. C., and Piersma, T. (2005). Transformations at high latitudes: why do red knots bring body stores to the breeding grounds? *Condor* 107, 449–457. doi:10.1093/condor/107.2.449.
- Morrison, R. I. G., and Hobson, K. A. (2004). Use of body stores in shorebirds after arrival on high-arctic breeding grounds. *Auk* 121, 333–344. doi:10.1642/0004-8038(2004)121[0333:UOBSIS]2.0.CO;2.
- Morrisette, M., Bêty, J., Gauthier, G., Reed, A., and Lefebvre, J. (2010). Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* 119, 1181–1191. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.18079.x.
- Mortensen, L., Schmidt, N. M., Høye, T., Damgaard, C., and Forchhammer, M. (2016). Analysis of trophic interactions reveals highly plastic response to climate change in a tri-trophic High-Arctic ecosystem. *Polar Biol.* 39. doi:10.1007/s00300-015-1872-z.
- Morton, M. L., and Pereyra, M. E. (1985). The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102, 25–37. doi:10.2307/4086819.
- Mousseau, T. A., and Fox, C. W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* 13, 403–407. doi:10.1016/S0169-5347(98)01472-4.
- Muchai, M., and Plessis, M. A. du (2005). Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J. Avian Biol.* 36, 110–116. doi:10.1111/j.0908-8857.2005.03312.x.
- Munro, M. (2017). What's killing the world's shorebirds? *Nature News* 541, 16. doi:10.1038/541016a.
- Myers, J. P. (1979). Leks, sex, and Buff-breasted Sandpipers. *American Birds* 33, 823–824.
- Myers, J. P. (1981). Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 195–202. doi:10.1007/BF00299830.

## Références

- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmsking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., et al. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* 6, 045509. doi:10.1088/1748-9326/6/4/045509.
- Myers-Smith, I. H., Kerby, J. T., Phoenix, G. K., Bjerke, J. W., Epstein, H. E., Assmann, J. J., et al. (2020). Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nat. Clim. Chang.* 10, 106–117. doi:10.1038/s41558-019-0688-1.
- Naves, L. C., Lanctot, R. B., Taylor, A. R., and Coutsoyos, N. P. (2008). How often do Arctic shorebirds lay replacement clutches? *Wader Study Group. Bull.* 115, 2–9.
- Nebel, S., Lank, D. B., O'Hara, P. D., Fernández, G., Haase, B., Delgado, F., et al. (2002). Western Sandpipers (*Calidris mauri*) during the nonbreeding season: Spatial segregation on a hemispheric scale. *Auk* 119, 922–928. doi:10.1093/auk/119.4.922.
- Nguyen, L. P., Nol, E., and Abraham, K. F. (2003). Nest success and habitat selection of the semipalmated plover on Akimiski Island, Nunavut. *Wilson j. ornithol.* 115, 285–291. doi:10.1676/03-044.
- Nice, M. M. (1962). Development of behavior in precocial birds. *Trans. Linn. Soc.* 8, 1–211.
- Nol, E., Blanken, M. S., and Flynn, L. (1997). Sources of variation in clutch size, egg size and clutch completion dates of Semipalmated Plovers in Churchill, Manitoba. *Condor* 99, 389–396. doi:10.2307/1369945.
- Nolet, B. A., Bauer, S., Feige, N., Kokorev, Y. I., Popov, I. Yu., and Ebbinge, B. S. (2013). Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species. *J. Anim. Ecol.* 82, 804–813. doi:10.1111/1365-2656.12060.
- Norton, D. W. (1972). Incubation schedules of four species of Calidridine sandpipers at Barrow, Alaska. *Condor* 74, 164–176. doi:10.2307/1366280.
- Norton-Griffiths, M. (1969). The organisation, control and development of parental feeding in the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Behaviour* 34, 55–114.
- Ockendon, N., Baker, D. J., Carr, J. A., White, E. C., Almond, R. E. A., Amano, T., et al. (2014). Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: altered species interactions are more important than direct effects. *Glob. Change Biol.* 20, 2221–2229. doi:10.1111/gcb.12559.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., and Olofsson, J. (2008). Arctic lemmings, *Lemmus spp.* and *Dicrostonyx spp.*: integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evol. Ecol. Res.* 10, 415–434.
- Olson, C. R., Vleck, C. M., and Vleck, D. (2006). Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol. Biochem. Zool.* 79, 927–936. doi:10.1086/506003.



## Références

- Olson, V. a, Liker, A., Freckleton, R. p, and Székely, T. (2008). Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 275, 301–307. doi:10.1098/rspb.2007.1395.
- Olson, V. A., Webb, T. J., Freckleton, R. P., and Székely, T. (2009). Are parental care trade-offs in shorebirds driven by parental investment or sexual selection? *J. Evol. Biol.* 22, 672–682. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01701.x.
- Orians, G. H. (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103, 589–603. doi:10.1086/282628.
- Orians, G. H., and Pearson, N. E. (1979). “On the theory of central place foraging,” in *Analysis of Ecological Systems*, eds. D. J. Horn, G. R. Stairs, and R. D. Mitchell (Ohio State University Press).
- Oring, L. W. (1986). “Avian polyandry,” in *Current Ornithology*, ed. R. F. Johnston (Boston, MA: Springer US), 309–351. doi:10.1007/978-1-4615-6784-4\_7.
- Oring, L. W., Fleischer, R. C., Reed, J. M., and Marsden, K. E. (1992). Cuckoldry through stored sperm in the sequentially polyandrous spotted sandpiper. *Nature* 359, 631–633. doi:10.1038/359631a0.
- Oring, L. W., and Lank, D. B. (1982). Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous spotted sandpiper. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10, 185–191. doi:10.1007/BF00299684.
- Oring, L. W., and Lank, D. B. (1984). “Breeding area fidelity, natal philopatry, and the social systems of sandpipers,” in *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations Behaviour in marine animals.*, eds. J. Burger and B. L. Olla (New York, USA: Plenum Press), 125–147.
- Oring, L. W., Reed, J. M., and Maxson, S. J. (1994). Copulation patterns and mate guarding in the sex-role reversed, polyandrous spotted sandpiper, *Actitis macularia*. *Anim. Behav.* 47, 1065–1072. doi:10.1006/anbe.1994.1145.
- Owens, I. P. F. (2002). Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 283–293. doi:10.1098/rstb.2001.0929.
- Owens, I. P. F., and Bennett, P. M. (1995). Ancient ecological diversification explains life-history variation among living birds. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 261, 227–232. doi:10.1098/rspb.1995.0141.
- Owens, I. P. F., and Bennett, P. M. (1997). Variation in mating system among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 264, 1103–1110. doi:10.1098/rspb.1997.0152.

## Références

- Owens, I. P. F., Dixon, A., Burke, T., and Thompson, D. B. A. (1995). Strategic paternity assurance in the sex-role reversed Eurasian dotterel (*Charadrius morinellus*): behavioral and genetic evidence. *Behav. Ecol.* 6, 14–21. doi:10.1093/beheco/6.1.14.
- Parker, G. A., Royle, N. J., and Hartley, I. R. (2002). Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 295–307. doi:10.1098/rstb.2001.0950.
- Parker, H., and Holm, H. (1990). Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the High Arctic. *Auk* 107, 660–668. doi:10.2307/4087996.
- Parmelee, D. F. (1970). Breeding behavior of the Sanderling in the Canadian High Arctic. *Living Bird* 9, 97–146.
- Parmelee, D. F., Greiner, D. W., and Graul, W. D. (1968). Summer schedule and breeding biology of the White-rumped Sandpiper in the central Canadian Arctic. *Wilson bull.* 80, 1–26.
- Parmelee, D. F., and Payne, R. B. (1973). On multiple broods and the breeding strategy of arctic Sanderlings. *Ibis* 115, 218–226. doi:10.1111/j.1474-919X.1973.tb02638.x.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob. Change Biol.* 13, 1860–1872. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., et al. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579–583. doi:10.1038/21181.
- Parmesan, C., and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286.
- Parra, J. E., Beltrán, M., Zefania, S., Dos Remedios, N., and Székely, T. (2014). Experimental assessment of mating opportunities in three shorebird species. *Anim. Behav.* 90, 83–90. doi:10.1016/j.anbehav.2013.12.030.
- Paton, T. A., Baker, A. J., Groth, J. G., and Barrowclough, G. F. (2003). RAG-1 sequences resolve phylogenetic relationships within Charadriiform birds. *Mol. Phylogenetics Evol.* 29, 268–278. doi:10.1016/S1055-7903(03)00098-8.
- Pearce-Higgins, J. W., Dennis, P., Whittingham, M. J., and Yalden, D. W. (2010). Impacts of climate on prey abundance account for fluctuations in a population of a northern wader at the southern edge of its range. *Glob. Change Biol.* 16, 12–23. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01883.x.
- Pearce-Higgins, J. W., and Yalden, D. W. (2004). Habitat selection, diet, arthropod availability and growth of a moorland wader: the ecology of European Golden Plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis* 146, 335–346. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00278.x.

- Pearce-Higgins, J. W., Yalden, D. W., and Whittingham, M. J. (2005). Warmer springs advance the breeding phenology of golden plovers *Pluvialis apricaria* and their prey (*Tipulidae*). *Oecologia* 143, 470–476. doi:10.1007/s00442-004-1820-z.
- Pearson, R. G., Phillips, S. J., Lorant, M. M., Beck, P. S. A., Damoulas, T., Knight, S. J., et al. (2013). Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nat. Clim. Chang.* 3, 673–677. doi:10.1038/nclimate1858.
- Pedersen, Å. Ø., Stien, J., Eidesen, P. B., Ims, R. A., Jepsen, J. U., Stien, A., et al. (2018). High goose abundance reduces nest predation risk in a simple rodent-free high-Arctic ecosystem. *Polar Biol.* 41, 619–627. doi:10.1007/s00300-017-2223-z.
- Peng, H.-B., Hua, N., Choi, C.-Y., Melville, D., Gao, Y., Zhou, Q., et al. (2015). Adjusting migration schedules at stopping sites: time strategy of a long-distance migratory shorebird during northward migration. *J. Ornithol.* 156, 191–199. doi:10.1007/s10336-014-1119-8.
- Perrins, C. M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112, 242–255. doi:10.1111/j.1474-919X.1970.tb00096.x.
- Pienkowski, M. W. (1984). Breeding biology and population dynamics of Ringed plovers *Charadrius hiaticula* in Britain and Greenland: nest-predation as a possible factor limiting distribution and timing of breeding. *J. Zool.* 202, 83–114. doi:10.1111/j.1469-7998.1984.tb04289.x.
- Pienkowski, M. W., and Green, G. H. (1976). Breeding biology of Sanderlings in north-east Greenland. *British Birds* 69, 165–177.
- Pierce, E. P. (1997). Sex roles in the monogamous Purple Sandpiper *Calidris maritima* in Svalbard. *Ibis* 139, 159–169. doi:10.1111/j.1474-919X.1997.tb04516.x.
- Pierce, E. P., and Lifjeld, J. T. (1998). High paternity without paternity-assurance behavior in the purple sandpiper, a species with high paternal investment. *Auk* 115, 602–612. doi:10.2307/4089409.
- Pierce, E. P., Oring, L. W., Røskoft, E., and Lifjeld, J. T. (2010). Why don't female purple sandpipers perform brood care? A removal experiment. *Behav. Ecol.* 21, 275–283. doi:10.1093/beheco/arp187.
- Piersma, T. (1997). Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80, 623–631. doi:10.2307/3546640.
- Piersma, T., Brugge, M., Spaans, B., and Battley, P. F. (2008). Endogenous circannual rhythmicity in body mass, molt, and plumage of great knots (*Calidris tenuirostris*). *Auk* 125, 140–148. doi:10.1525/auk.2008.125.1.140.

## Références

- Piersma, T., Cadée, N., and Daan, S. (1995). Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long distance migrant shorebird, the Knot (*Calidris canutus*). *J. Comp. Physiol. B* 165, 37–45.
- Piersma, T., and Drent, J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends Ecol. Evol.* 18, 228–233. doi:10.1016/S0169-5347(03)00036-3.
- Piersma, T., Gudmundsson, G. A., and Lilliendahl, K. (1999). Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 405–415. doi:10.1086/316680.
- Piersma, T., Klaassen, M., Bruggemann, H., Blomert, A.-M., Gueye, A., Ntiamoa-Baidu, Y., et al. (1990). Seasonal timing of the spring departure of waders from the Banc D'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78, 123–134.
- Piersma, T., and Lindström, Å. (1997). Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends Ecol. Evol.* 12, 134–138. doi:10.1016/S0169-5347(97)01003-3.
- Piersma, T., and Lindström, Å. (2004). Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis* 146, 61–69. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00329.x.
- Piersma, T., Lindström, Å., Drent, R. H., Tulp, I., Jukema, J., Morrison, R. I. G., et al. (2003). High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. *Funct. Ecol.* 17, 356–362. doi:10.1046/j.1365-2435.2003.00741.x.
- Piersma, T., Lok, T., Chen, Y., Hassell, C. J., Yang, H.-Y., Boyle, A., et al. (2016). Simultaneous declines in summer survival of three shorebird species signals a flyway at risk. *J. Appl. Ecol.* 53, 479–490. doi:10.1111/1365-2664.12582.
- Piersma, T., Meltofte, H., Jukema, J., Reneerkens, J., Goeij, P., and Ekster, W. (2006). A single-year comparison of two methods of censusing breeding Red Knot and Sanderling in High Arctic Greenland. *Wader Study Group. Bull.* 109, 83–87.
- Piersma, T., and Morrison, R. I. G. (1994). Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under high arctic climatic conditions. *Auk* 111, 366–376. doi:10.2307/4088600.
- Pinsky, M. L., Selden, R. L., and Kitchel, Z. J. (2020). “Climate-driven shifts in marine species ranges: scaling from organisms to communities,” in *Annual Review of Marine Science, Vol 12*, eds. C. A. Carlson and S. J. Giovannoni (Palo Alto: Annual Reviews), 153–179.
- Pitelka, F. A. (1959). Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61, 233–264. doi:10.2307/1365497.
- Pitelka, F. A., and Batzli, G. O. (2007). Population cycles of lemmings near Barrow, Alaska: a historical review. *Acta Theriol* 52, 323–336. doi:10.1007/BF03194229.

## Références

- Pitelka, F. A., Holmes, R. T., and Maclean, S. F. (1974). Ecology and evolution of social organization in Arctic Sandpipers. *Integr. Comp. Biol.* 14, 185–204. doi:10.1093/icb/14.1.185.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., et al. (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate Change. *Science* 325, 1355–1358. doi:10.1126/science.1173113.
- Post, E., Steinman, B. A., and Mann, M. E. (2018). Acceleration of phenological advance and warming with latitude over the past century. *Sci. Rep.* 8, 3927. doi:10.1038/s41598-018-22258-0.
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I., and Benard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology* 86, 501–509. doi:10.1890/04-0719.
- Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 264, 1555–1557. doi:10.1098/rspb.1997.0216.
- Reid, D. G., Bilodeau, F., Krebs, C. J., Gauthier, G., Kenney, A. J., Gilbert, B. S., et al. (2012). Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia* 168, 935–946. doi:10.1007/s00442-011-2167-x.
- Reid, J. M., Cresswell, W., Holt, S., Mellanby, R. J., Whitfield, D. P., and Ruxton, G. D. (2002). Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). *Funct. Ecol.* 16, 305–312. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00632.x.
- Reiter, M. E., and Andersen, D. E. (2011). Arctic foxes, lemmings, and canada goose nest survival at Cape Churchill, Manitoba. *Wilson j. ornithol.* 123, 266–276. doi:10.1676/10-097.1.
- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I., and Piersma, T. (2011). Do uniparental Sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLoS One* 6, e16834. doi:10.1371/journal.pone.0016834.
- Reneerkens, J., Morrison, R. I. G., Ramenofsky, M., Piersma, T., and Wingfield, J. C. (2002). Baseline and stress-induced levels of corticosterone during different life cycle substages in a shorebird on the high arctic breeding grounds. *Physiol. Biochem. Zool.* 75, 200–208. doi:10.1086/340853.
- Reneerkens, J., Piersma, T., and Damsté, J. S. S. (2005a). Switch to diester preen waxes may reduce avian nest predation by mammalian predators using olfactory cues. *J. Exp. Biol.* 208, 4199–4202. doi:10.1242/jeb.01872.
- Reneerkens, J., Piersma, T., Jukema, J., Goeij, P., Bol, A., and Meltofte, H. (2005b). Sex-ratio and body size of sandpiper chicks at Zackenberg, north-east Greenland in 2003. *Wader Study Group. Bull.* 106, 12–16.

## Références

- Reneerkens, J., Schmidt, N. M., Gilg, O., Hansen, J., Hansen, L. H., Moreau, J., et al. (2016). Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecol. Evol.* 6, 7375–7386. doi:10.1002/ece3.2361.
- Reneerkens, J., van Veelen, P., van der Velde, M., Luttikhuisen, P., and Piersma, T. (2014). Within-population variation in mating system and parental care patterns in the Sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. *Auk* 131, 235–247. doi:10.1642/AUK-13-247.1.
- Reynolds, J. D. (1987). Mating system and nesting biology of the Red-necked Phalarope *Phalaropus lobatus*: what constrains polyandry? *Ibis* 129, 225–242. doi:10.1111/j.1474-919X.1987.tb03203.x.
- Reynolds, J. D. (1996). Animal breeding systems. *Trends Ecol. Evol.* 11, 68–72. doi:10.1016/0169-5347(96)81045-7.
- Reynolds, J. D., Colwell, M. A., and Cooke, F. (1986). Sexual selection and spring arrival times of red-necked and Wilson's phalaropes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18, 303–310. doi:10.1007/BF00300008.
- Reynolds, J. D., and Székely, T. (1997a). Evolutionary pathways in shorebird breeding systems : sexual conflict, parental care, and chick development. *Evolution* 59, 2222–2230.
- Reynolds, J. D., and Székely, T. (1997b). The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behav. Ecol.* 8, 126–134. doi:10.1093/beheco/8.2.126.
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contr. Zool.* 9, 1–48. doi:10.5479/si.00810282.9.
- Riede, T., Forstmeier, W., Kempnaers, B., and Goller, F. (2015). The functional morphology of male courtship displays in the Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*). *Auk* 132, 65–77. doi:10.1642/AUK-14-25.1.
- Rönkä, A., Kvist, L., Karvonen, J., Koivula, K., Pakanen, V.-M., Schamel, D., et al. (2008). Population genetic structure in the Temminck's stint *Calidris temminckii* with an emphasis on Fennoscandian populations. *Conserv. Genet.* 9, 29–37. doi:10.1007/s10592-007-9299-x.
- Roper, J. J., and Goldstein, R. R. (1997). A test of the Skutch hypothesis : does activity at nest increase nest predation risk? *J. Avian Biol.* 28, 111–116.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., et al. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453, 353–357. doi:10.1038/nature06937.

## Références

- Roth, J. D. (2002). Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia* 133, 70–77. doi:10.1007/s00442-002-1004-7.
- Royer-Boutin, P. (2015). Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement. Available at: <http://semaphore.uqar.ca/id/eprint/1128/> [Accessed August 26, 2020].
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., and Kölliker, M. eds. (2012). *The Evolution of Parental Care*. First Edition. Oxford: Oxford University Press.
- Ruthrauff, D. R., Keller, J. N., and Rizzolo, D. J. (2009). Ecological factors regulating brood attendance patterns of the Western Sandpiper *Calidris mauri*. *Ibis* 151, 523–534. doi:10.1111/j.1474-919X.2009.00942.x.
- Ruthrauff, D. R., and McCaffery, B. J. (2005). Survival of Western Sandpiper broods on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Condor* 107, 597–604. doi:10.1093/condor/107.3.597.
- Saalfeld, S. T., and Lanctot, R. B. (2015). Conservative and opportunistic settlement strategies in Arctic-breeding shorebirds. *Auk* 132, 212–234. doi:10.1642/AUK-13-193.1.
- Saalfeld, S. T., and Lanctot, R. B. (2017). Multispecies comparisons of adaptability to climate change: A role for life-history characteristics? *Ecol. Evol.* 7, 10492–10502. doi:10.1002/ece3.3517.
- Saalfeld, S. T., McEwen, D. C., Kesler, D. C., Butler, M. G., Cunningham, J. A., Doll, A. C., et al. (2019). Phenological mismatch in Arctic-breeding shorebirds: Impact of snowmelt and unpredictable weather conditions on food availability and chick growth. *Ecol. Evol.* 9, 6693–6707. doi:10.1002/ece3.5248.
- Sæther, B.-E., and Bakke, Ø. (2000). Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642–653. doi:10.1890/0012-9658(2000)081[0642:ALHVAC]2.0.CO;2.
- Sæther, B.-E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. W., and Skåtan, J. E. (2000). Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* 287, 854–856. doi:10.1126/science.287.5454.854.
- Safari, I., and Goymann, W. (in press). The evolution of reversed sex roles and classical polyandry: Insights from coucals and other animals. *Ethology* n/a, 1–13. doi:<https://doi.org/10.1111/eth.13095>.
- Šálek, M., and Cepáková, E. (2006). Do Northern Lapwings *Vanellus vanellus* and Little Ringed Plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation. *Folia Zool.* 55, 43–51.

## Références

- Samelius, G., and Alisauskas, R. T. (2000). Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *Arctic* 53, 279–288.
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., Hobson, K. A., and Lariviere, S. (2007). Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *J. Anim. Ecol.* 76, 873–880. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01278.x.
- Sandercock, B. K. (1997). The breeding biology of Red-necked Phalaropes *Phalaropus lobatus* at Nome, Alaska. *Wader Study Group. Bull.* 83, 50–54.
- Sandercock, B. K. (1998). Chronology of nesting events in Western and Semipalmated Sandpipers near the arctic circle. *J. Field Ornithol.* 69, 235–243.
- Sandercock, B. K., Lank, D. B., and Cooke, F. (1999). Seasonal declines in the fecundity of Arctic-Breeding Sandpipers: different tactics in two species with an invariant clutch size. *J. Avian Biol.* 30, 460–468. doi:10.2307/3677018.
- Sandercock, B. K., Lank, D. B., Lanctot, R. B., Kempenaers, B., and Cooke, F. (2000). Ecological correlates of mate fidelity in two Arctic-breeding sandpipers. *Can. J. Zool.* 78, 1948–1958. doi:10.1139/z00-146.
- Sanz, J. J., Kranenbarg, S., and Tinbergen, J. M. (2000). Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 69, 74–84. doi:10.1046/j.1365-2656.2000.00373.x.
- Saracura, V., Macedo, R. H., and Blomqvist, D. (2008). Genetic parentage and variable social structure in breeding southern papwings. *Condor* 110, 554–558. doi:10.1525/cond.2008.8477.
- Sargent, R. C., and Gross, M. R. (1985). Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 43–45. doi:10.1007/BF00299427.
- Sasvari, L., and Hegyi, Z. (2000). Avian predators influence the daily time budget of lapwings *Vanellus vanellus*. *Folia Zool. Praha* 49, 211–219.
- Schamel, D., and Tracy, D. (1977). Polyandry, replacement clutches, and site tenacity in the red phalarope (*phalaropus fulicarius*) at Barrow, Alaska. *Bird-Banding* 48, 314–324.
- Schamel, D., Tracy, D. M., and Lank, D. B. (2004a). Male mate choice, male availability and egg production as limitations on polyandry in the red-necked phalarope. *Anim. Behav.* 67, 847–853. doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.014.
- Schamel, D., Tracy, D. M., Lank, D. B., and Westneat, D. F. (2004b). Mate guarding, copulation strategies and paternity in the sex-role reversed, socially polyandrous red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57, 110–118. doi:10.1007/s00265-004-0825-2.
- Schekkerman, H., Roomen, M. V., and Underhill, L. G. (1998). Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86, 153–168.



## Références

- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., and Visser, G. H. (2003). Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134, 332–342. doi:10.1007/s00442-002-1124-0.
- Schekkerman, H., Tulp, I. Y. M., Calf, K. M., and Leeuw, J. J. de (2004). Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in Summer 2002. Wageningen: Alterra Available at: <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/332872> [Accessed July 27, 2020].
- Schmidt, K. A., and Ostfeld, R. S. (2008). Numerical and behavioral effects within a pulse-driven system: consequences for shared prey. *Ecology* 89, 635–646. doi:10.1890/07-0199.1.
- Schmidt, N. M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T. T., Krogh, P. H., Møltofte, H., et al. (2017). Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change? *Ambio* 46, 12–25. doi:10.1007/s13280-016-0862-x.
- Schmidt, N. M., Ims, R. A., Høye, T. T., Gilg, O., Hansen, L. H., Hansen, J., et al. (2012). Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proc. R. Soc. B.* 279, 4417–4422. doi:10.1098/rspb.2012.1490.
- Schmidt, N. M., Reneerkens, J., Christensen, J. H., Olesen, M., and Roslin, T. (2019). An ecosystem-wide reproductive failure with more snow in the Arctic. *PLOS Biol.* 17, e3000392. doi:10.1371/journal.pbio.3000392.
- Schmidt, N., Mosbacher, J., Nielsen, P., Rasmussen, C., Høye, T., and Roslin, T. (2016). An ecological function in crisis? The temporal overlap between plant flowering and pollinator function shrinks as the Arctic warms. *Ecography* 39. doi:10.1111/ecog.02261.
- Schneider, D. C., and Harrington, B. A. (1981). Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. *Auk* 98, 801–811. doi:10.1093/auk/98.4.801.
- Schoener, T. W. (1979). Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *Am. Nat.* 114, 902–914. doi:10.1086/283537.
- Senner, N. R., Stager, M., and Sandercock, B. K. (2017). Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos* 126, 61–72. doi:10.1111/oik.03325.
- Serreze, M. C., and Barry, R. G. (2011). Processes and impacts of Arctic amplification: A research synthesis. *Glob. Planet. Change* 77, 85–96. doi:10.1016/j.gloplacha.2011.03.004.
- Shaffer, T. L. (2004). A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121, 526–540. doi:10.1093/auk/121.2.526.
- Sheldon, B. C. (2002). Relating paternity to paternal care. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357, 341–350. doi:10.1098/rstb.2001.0931.

## Références

- Sheldon, B. C., Merilä, J., Lindgren, G., and Ellegren, H. (1998). Gender and environmental sensitivity in nestling collared flycatchers. *Ecology* 79, 1939–1948. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[1939:GAESIN]2.0.CO;2.
- Sibley, C. G., and Ahlquist, J. E. eds. (1990). *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. Yale, USA: Yale University Press Available at: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US9175539> [Accessed September 15, 2020].
- Silver, R., Andrews, H., and Ball, G. F. (1985). Parental care in an ecological perspective: A quantitative analysis of avian subfamilies. *Integr. Comp. Biol.* 25, 823–840. doi:10.1093/icb/25.3.823.
- Skrade, P. D. B., and Dinsmore, S. J. (2013). Egg crypsis in a ground-nesting shorebird influences nest survival. *Ecosphere* 4, art151. doi:10.1890/ES13-00246.1.
- Skutch, A. F. (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish ? *Ibis* 91, 430–455. doi:10.1111/j.1474-919X.1949.tb02293.x.
- Skutch, A. F. (1957). The incubation patterns of birds. *Ibis* 99, 69–93. doi:10.1111/j.1474-919X.1957.tb01934.x.
- Slagsvold, T. (1982). Clutch size variation in passerine birds: The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54, 159–169. doi:10.1007/BF00378388.
- Smith, P. A. (2009). Variation in shorebird nest survival: Proximate pressures and ultimate constraints. Available at: <https://curve.carleton.ca/4011b9c5-d04c-46df-8db3-8665cd2ce6e6> [Accessed March 14, 2018].
- Smith, P. A., Dauncey, S. A., Gilchrist, H. G., and Forbes, M. R. (2012a). “The influence of weather on shorebird incubation,” in *Video surveillance of nesting birds* Studies in Avian Biology., eds. A. R. Christine, F. R. Thompson, and P. J. Pietz (Berkley, CA: University of California press), 89–104.
- Smith, P. A., and Edwards, D. B. (2018). Deceptive nest defence in ground-nesting birds and the risk of intermediate strategies. *PLoS One* 13, e0205236.
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., Forbes, M. R., Martin, J.-L., and Allard, K. (2010). Inter-annual variation in the breeding chronology of arctic shorebirds: effects of weather, snow melt and predators. *J. Avian Biol.* 41, 292–304. doi:10.1111/j.1600-048X.2009.04815.x.
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., and Smith, J. N. M. (2007a). Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *Condor* 109, 15–31. doi:10.1650/0010-5422(2007)109[15:EONHFA]2.0.CO;2.
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., Smith, J. N. M., and Nol, E. (2007b). Annual variation in the benefits of a nesting association between red phalaropes (*Phalaropus Fulicarius*) and Sabine’s Gulls (*Xema Sabini*). *Auk* 124, 276–290. doi:10.1093/auk/124.1.276.

## Références

- Smith, P. A., McKinnon, L., Mølte, H., Lanctot, R. B., Fox, A. D., Leafloor, J. O., et al. (2020). Status and trends of tundra birds across the circumpolar Arctic. *Ambio* 49, 732–748. doi:10.1007/s13280-019-01308-5.
- Smith, P. A., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H. G., and Forbes, M. R. (2012b). Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Anim. Behav.* 84, 835–842. doi:10.1016/j.anbehav.2012.07.004.
- Smith, P. A., and Wilson, S. (2010). Intraspecific patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* 163, 613–624. doi:10.1007/s00442-010-1644-y.
- Snell-Rood, E. C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Anim. Behav.* 85, 1004–1011. doi:10.1016/j.anbehav.2012.12.031.
- Soikkeli, M. (1967). Breeding cycle and population dynamics in the dunlin (*Calidris alpina*). *Ann. Zool. Fenn.* 4, 158–198.
- Sokolov, A., Sokolova, N., Ims, R., Brucker, L., and Ehrlich, D. (2016). Emergent rainy winter warm spells may promote boreal predator expansion into the Arctic. *Arctic* 69, 121. doi:10.14430/arctic4559.
- Sokolov, V., Ehrlich, D., Yoccoz, N. G., Sokolov, A., and Lecomte, N. (2012). Bird communities of the Arctic shrub Tundra of Yamal: Habitat specialists and generalists. *PLoS One* 7, e50335. doi:10.1371/journal.pone.0050335.
- Soloviev, M. Y., and Tomkovich, P. S. (1997). Body mass changes in waders (Charadrii) in a high arctic area at northern Taimyr, Siberia. *J. Ornithol.* 138, 271–281. doi:10.1007/BF01651552.
- Somero, G. N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers.” *J. Exp. Biol.* 213, 912–920. doi:10.1242/jeb.037473.
- Spottiswoode, C., and Møller, A. P. (2004). Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behav. Ecol.* 15, 41–57. doi:10.1093/beheco/arg100.
- St Clair, J. J. H., Herrmann, P., Woods, R. W., and Székely, T. (2010). Female-biased incubation and strong diel sex-roles in the Two-banded Plover *Charadrius falklandicus*. *J. Ornithol.* 151, 811–816. doi:10.1007/s10336-010-0517-9.
- Starck, M. J., and Ricklefs, R. E. (1998). “Patterns of development : The altricial-precocial spectrum,” in *Avian Growth and Development. Evolution within the altricial precocial spectrum*. (New York: Oxford University Press), 3–29.
- Steiger, S. S., Valcu, M., Spoelstra, K., Helm, B., Wikelski, M., and Kempenaers, B. (2013). When the sun never sets: diverse activity rhythms under continuous daylight in free-

## Références

- living arctic-breeding birds. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 280, 20131016.  
doi:10.1098/rspb.2013.1016.
- Stenseth, N. Chr. (1999). Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87, 427–461. doi:10.2307/3546809.
- Stickney, A. (1991). Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Can. J. Zool.* 69, 2853–2859.  
doi:10.1139/z91-402.
- Strauch, J. G. (1978). The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character compatibility analysis. *Trans. Zool. Soc. London* 34, 263–345.  
doi:10.1111/j.1096-3642.1978.tb00375.x.
- Studds, C. E., Kendall, B. E., Murray, N. J., Wilson, H. B., Rogers, D. I., Clemens, R. S., et al. (2017). Rapid population decline in migratory shorebirds relying on Yellow Sea tidal mudflats as stopover sites. *Nat. Commun.* 8, 14895. doi:10.1038/ncomms14895.
- Stutchbury, B. J., and Morton, E. S. (1995). The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour* 132, 675–690.  
doi:10.1163/156853995X00081.
- Summerhayes, V. S., and Elton, C. S. (1923). Bear Island. *J. Ethol.* 11, 216–233.  
doi:10.2307/2255864.
- Summers, R. W., and Nicoll, M. (2004). Geographical variation in the breeding biology of the Purple Sandpiper *Calidris maritima*. *Ibis* 146, 303–313. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00260.x.
- Summers, R. W., and Underhill, L. G. (1987). Factors related to breeding production of Brent Geese *Branta b. bernicla* and waders (Charadrii) on the Taimyr Peninsula. *Bird Study* 34, 161–171. doi:10.1080/00063658709476955.
- Summers, R. W., Underhill, L. G., Clinning, C. F., and Nicoll, M. (1989). Populations migrations biometrics and molt of the Turnstone *Arenaria interpres interpres* on the East Atlantic coastline with special reference to the Siberian USSR population. *Ardea* 77, 145–168.
- Summers, R. W., Underhill, L. G., and Syroechkovski, E. E. (1998). The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21, 573–580. doi:10.1111/j.1600-0587.1998.tb00549.x.
- Summers, R. W., Underhill, L. G., Waltner, M., and Whitelaw, D. A. (1987). Population, biometrics and movements of the Sanderling *Calidris Alba* in Southern Africa. *Ostrich* 58, 24–39. doi:10.1080/00306525.1987.9633670.
- Swanson, L., Sanyaolu, R. A., Gnoske, T., Whelan, C. J., Lonsdorf, E. V., and Cordeiro, N. J. (2012). Differential response of nest predators to the presence of a decoy parent in artificial nests. *Bird Study* 59, 96–101. doi:10.1080/00063657.2011.645799.

## Références

- Sweet, S. K., Asmus, A., Rich, M. E., Wingfield, J., Gough, L., and Boelman, N. T. (2015). NDVI as a predictor of canopy arthropod biomass in the Alaskan arctic tundra. *Ecol. Appl.* 25, 779–790. doi:10.1890/14-0632.1.
- Syroechkovski, E. E., Tomkovich, P. S., Kashiwagi, M., Taldenkov, I. A., Buzun, V. A., Lappo, E. G., et al. (2010). Population decline in the Spoon-Billed Sandpiper (*eurynorhynchus Pygmeus*) at Northern Chukotka Based on monitoring on breeding grounds. *Zool. Zhurnal* 89, 712–723.
- Szekely, T. (2014). Sexual conflict between parents: offspring desertion and asymmetrical parental care. *Spring Harb. Perspect. Biol.* 6, a017665. doi:10.1101/cshperspect.a017665.
- Székely, T., and Cuthill, I. C. (1999). Brood desertion in Kentish plover the value of parental care. *Behav. Ecol.* 10, 191–197. doi:10.1093/beheco/10.2.191.
- Székely, T., Cuthill, I. C., and Kis, J. (1999). Brood desertion in Kentish plover sex differences in remating opportunities. *Behav. Ecol.* 10, 185–190. doi:10.1093/beheco/10.2.185.
- Székely, T., Cuthill, I. C., Yezerinac, S., Griffiths, R., and Kis, J. (2004). Brood sex ratio in the Kentish plover. *Behav. Ecol.* 15, 58–62. doi:10.1093/beheco/arg105.
- Szekely, T., Kosztolanyi, A., Kupper, C., and Thomas, G. H. (2007). Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *J. Ornithol.* 148, S211–S217. doi:10.1007/s10336-007-0218-1.
- Székely, T., and Lessells, C. M. (1993). Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scand.* 24, 317–322. doi:10.2307/3676794.
- Székely, T., and Reynolds, J. D. (1995). Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 262, 57–64. doi:10.1098/rspb.1995.0176.
- Székely, T., Thomas, G. H., and Cuthill, I. C. (2006). Sexual conflict, ecology, and breeding systems in shorebirds. *BioScience* 56, 801–808. doi:10.1641/0006-3568(2006)56[801:SCEABS]2.0.CO;2.
- Székely, T., Webb, J. N., and Cuthill, I. C. (2000). “Mating patterns, sexual selection and parental care: an integrative approach,” in *Vertebrate Mating Systems The Science and Culture Series ? Ethology*. (WORLD SCIENTIFIC), 159–185. doi:10.1142/9789812793584\_0008.
- Székely, T., and Williams, T. D. (1995). Costs and benefits of brood desertion in female kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 155–161. doi:10.1007/BF00176712.
- Tannerfeldt, M., and Angerbjörn, A. (1998). Fluctuating Resources and the Evolution of Litter Size in the Arctic Fox. *Oikos* 83, 545–559. doi:10.2307/3546681.

## Références

- Taylor, P. D., and Day, T. (2004). Stability in negotiation games and the emergence of cooperation. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 271, 669–674. doi:10.1098/rspb.2003.2636.
- Taylor, R. J. ed. (1984). *Predation*. New York, USA: Chapman and Hall doi:10.1007/978-94-009-5554-7.
- Temrin, H., and Sillén-Tullberg, B. S. (1995). A phylogenetic analysis of the evolution of avian mating systems in relation to altricial and precocial young. *Behav. Ecol.* 6, 296–307. doi:10.1093/beheco/6.3.296.
- Thabet, I., Bourgeois, K., Le Loc'h, F., Abdennadher, A., Munaron, J.-M., Gharsalli, M., et al. (2019). Trophic ecology of Scopoli's shearwaters during breeding in the Zembra Archipelago (northern Tunisia). *Mar. Biol.* 166, 61. doi:10.1007/s00227-019-3509-1.
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., Bell, J. R., Botham, M. S., Burthe, S., et al. (2016). Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535, 241–245. doi:10.1038/nature18608.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., et al. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob. Change Biol.* 16, 3304–3313. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x.
- Thibault, M., and McNeil, R. (1995). Day- and night-time parental investment by incubating Wilson's Plovers in a tropical environment. *Can. J. Zool.* 73, 879–886. doi:10.1139/z95-103.
- Thomas, G. H., Freckleton, R. P., and Székely, T. (2006). Comparative analyses of the influence of developmental mode on phenotypic diversification rates in shorebirds. *Proc. R. Soc. Lon. B. Biol. Sci.* 273, 1619–1624. doi:10.1098/rspb.2006.3488.
- Thomas, G. H., and Székely, T. (2005). Evolutionary pathways in shorebird breeding systems: sexual conflict, parental care, and chick development. *Evolution* 59, 2222–2230. doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb00930.x.
- Thomas, G. H., Székely, T., and Reynolds, J. D. (2007). Sexual conflict and the evolution of breeding systems in shorebirds. *Adv. Study Behav.* 37, 279–342. doi:10.1016/S0065-3454(07)37006-X.
- Thomas, G. H., Wills, M. A., and Székely, T. (2004). A supertree approach to shorebird phylogeny. *BMC Evol. Biol.* 4, 28. doi:10.1186/1471-2148-4-28.
- Thomson, R. L., Pakanen, V.-M., Tracy, D. M., Kvist, L., Lank, D. B., Ronka, A., et al. (2014). Providing parental care entails variable mating opportunity costs for male Temminck's stints. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 1261–1272. doi:10.1007/s00265-014-1737-4.

## Références

- Thuman, K. A., and Griffith, S. C. (2005). Genetic similarity and the nonrandom distribution of paternity in a genetically highly polyandrous shorebird. *Anim. Behav.* 69, 765–770. doi:10.1016/j.anbehav.2004.10.003.
- Thuman, K. A., Widemo, F., and Griffith, S. C. (2003). Condition-dependent sex allocation in a lek-breeding wader, the ruff (*Philomachus pugnax*). *Mol. Ecol.* 12, 213–218. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01717.x.
- Tinbergen, J. M., and Williams, J. B. (2002). “Energetics of incubation,” in *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*, ed. D. C. Deeming (Oxford: D.C. Deeming), 299–313.
- Tjørve, K. M. C., Schekkerman, H., Tulp, I., Underhill, L. G., Leeuw, J. J. D., and Visser, G. H. (2007). Growth and energetics of a small shorebird species in a cold environment: the little stint *Calidris minuta* on the Taimyr Peninsula, Siberia. *J. Avian Biol.* 38, 552–563. doi:10.1111/j.2007.0908-8857.04014.x.
- Tombre, I. M., and Erikstad, K. E. (1996). An experimental study of incubation effort in High-Arctic Barnacle Geese. *J. Anim. Ecol.* 65, 325–331. doi:10.2307/5878.
- Tomkovich, P. (1989). Parental roles and the mating system of the Long-toed Stint *Calidris subminuta*. *Wader Study Group. Bull.* 57, 42–43.
- Tomkovich, P. S. (1997). Breeding distribution, migrations and conservation status of the great knot *Calidris tenuirostris* in Russia. *Emu* 97, 265–282. doi:10.1071/mu97040.
- Tomkovich, P. S., and Soloviev, M. Y. (1994). Site fidelity in high Arctic breeding waders. *Ostrich* 65, 174–180. doi:10.1080/00306525.1994.9639680.
- Tomkovich, P. S., and Soloviev, M. Y. (2001). Social organization of Sanderlings breeding at northern Taimyr, Siberia. *Ornitologiya* 29, 125–136.
- Trivers, R. (1972). “Parental investment and sexual selection,” in *Sexual Selection and the Descent of Man*, ed. B. Campbell (Aladine, Chicago: University of Chicago Press), 136–179.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *Integr. Comp. Biol.* 14, 249–264. doi:10.1093/icb/14.1.249.
- Troy, D. M. (1996). Population dynamics of breeding shorebirds in arctic Alaska. *Int. Wader Stud.*, 15–27.
- Tulp, I., and Schekkerman, H. (2006). Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *J. Avian Biol.* 37, 207–218. doi:10.1111/j.2006.0908-8857.03519.x.
- Tulp, I., and Schekkerman, H. (2008). Has prey availability for arctic birds advanced with climate change? hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic* 61, 48–60.

## Références

- Tulp, I., Schekkerman, H., Bruinzeel, L. W., Jukema, J., Visser, G. H., and Piersma, T. (2009a). Energetic demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental shorebird breeding in the high Arctic. *Auk* 126, 155–164. doi:10.1525/auk.2009.07181.
- Tulp, I., Schekkerman, H., Chylarecki, P., Tomkovich, P., Soloviev, M. Y., Bruinzeel, L., et al. (2002). Body mass patterns of Little Stints at different latitudes during incubation and chick-rearing. *Ibis* 144, 122–134. doi:10.1046/j.0019-1019.2001.00014.x.
- Tulp, I., Schekkerman, H., Klaassen, R. H. G., Ens, B. J., and Visser, G. H. (2009b). Body condition of shorebirds upon arrival at their Siberian breeding grounds. *Polar Biol.* 32, 481–491. doi:10.1007/s00300-008-0543-8.
- Tulp, I., Schekkerman, H., and Leeuw, J. de (2012). Eggs in the freezer: energetic consequences of nest site and nest design in Arctic breeding shorebirds. *PLoS One* 7, e38041. doi:10.1371/journal.pone.0038041.
- Tulp, I. Y. M. (2007). The arctic pulse: Timing of breeding in long-distance migrant shorebirds. Available at: [https://www.rug.nl/research/portal/publications/pub\(0d6554e8-900d-4fec-9298-794c57321edb\).html](https://www.rug.nl/research/portal/publications/pub(0d6554e8-900d-4fec-9298-794c57321edb).html) [Accessed September 21, 2020].
- Turchin, P., Oksanen, L., Ekerholm, P., Oksanen, T., and Henttonen, H. (2000). Are lemmings prey or predators? *Nature* 405, 562–565. doi:10.1038/35014595.
- Turner, J. S. (2002). “Maintenance of egg temperature,” in *Avian Incubation Behaviour, Environment, and Evolution*, ed. D. C. Deeming (New York, USA: Oxford University Press), 192–206.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., and Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351–1363. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.
- Underhill, L. G. (1987). Changes in the age structure of Curlew Sandpiper populations at Langebaan Lagoon, South Africa, in relation to lemming cycles in Siberia. *Trans. R. Soc. South Africa* 46, 209–214. doi:10.1080/00359198709520124.
- Underhill, L. G., Prÿs-Jones, R. P., Syroechkovski, E. E., Groen, N. M., Karpov, V., Lappo, H. G., et al. (1993). Breeding of waders (Charadrii) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis* 135, 277–292. doi:https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02845.x.
- Underhill, L. G., Waltner, M., and Summers, R. W. (1989). Three-year cycles in breeding productivity of Knots *Calidris canutus* wintering in southern Africa suggest Taimyr Peninsula provenance. *Bird Study* 36, 83–87. doi:10.1080/00063658909477008.
- Valle, C. A. (1994). Parental role-reversed polyandry and paternity. *Auk* 111, 476–478. doi:10.2307/4088613.



## Références

- van der Putten, W. H. V. der, Macel, M., and Visser, M. E. (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philos. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* 365, 2025–2034. doi:10.1098/rstb.2010.0037.
- van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., Martijn Bezemer, T., Harvey, J. A., Wassen, M., and Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *BAAE* 5, 487–494. doi:10.1016/j.baae.2004.09.003.
- van Gils, J. A., Lisovski, S., Lok, T., Meissner, W., Ożarowska, A., Fouw, J. de, et al. (2016). Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range. *Science* 352, 819–821. doi:10.1126/science.aad6351.
- van Gils, J. A., Spaans, B., Dekinga, A., and Piersma, T. (2006). Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology* 87, 1189–1202. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1189:FIATSE]2.0.CO;2.
- van Rhijn, J. (1985). A scenario for the evolution of social-organization in ruffs *Philomachus pugnax* and other Charadriiform species. *Ardea* 73, 25–37.
- van Rhijn, J. (1990). Unidirectionality in the phylogeny of social organization, with special reference to birds. *Behaviour* 115, 153–174.
- Van Rhijn, J. G. (1973). Behavioural dimorphism in male ruffs, *Philomachus pugnax* (L.). *Behaviour* 47, 153–227. doi:10.1163/156853973X00076.
- van Tuinen, M., Waterhouse, D., and Dyke, G. J. (2004). Avian molecular systematics on the rebound: a fresh look at modern shorebird phylogenetic relationships. *J. Avian Biol.* 35, 191–194. doi:10.1111/j.0908-8857.2004.03362.x.
- Vezina, F., Williams, T. D., Piersma, T., and Morrison, R. I. G. (2012). Phenotypic compromises in a long-distance migrant during the transition from migration to reproduction in the High Arctic. *Funct. Ecol.* 26, 500–512. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01955.x.
- Vincze, O., Kosztolányi, A., Barta, Z., Küpper, C., Alrashidi, M., Amat, J. A., et al. (2017). Parental cooperation in a changing climate: fluctuating environments predict shifts in care division. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 347–358. doi:10.1111/geb.12540.
- Vincze, O., Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J. A., Ticó, A. A., et al. (2013). Local environment but not genetic differentiation influences biparental care in ten plover populations. *PLoS One* 8, e60998. doi:10.1371/journal.pone.0060998.
- Visser, G. H., and Ricklefs, R. E. (1993a). Development of temperature regulation in shorebirds. *Physiol. Zool.* 66, 771–792. doi:10.1086/physzool.66.5.30163823.
- Visser, G. H., and Ricklefs, R. E. (1993b). Temperature regulation in neonates of shorebirds. *Auk* 110, 445–457. doi:10.2307/4088409.

## Références

- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., and Gienapp, P. (2006). Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 164–172. doi:10.1007/s00442-005-0299-6.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., and Melillo, J. M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499. doi:10.1126/science.277.5325.494.
- Vleck, C. M. (1981). Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* 83, 229–237. doi:10.2307/1367313.
- Vleck, C. M., and Vleck, D. (1987). Metabolism and energetics of avian embryos. *J. Exp. Zool. Suppl.* 1, 111–125.
- Vleck, C. M., and Vleck, D. (1996). “Embryonic energetics,” in *Avian Energetics and Nutritional Ecology*, ed. C. Carey (Boston, MA: Springer US), 417–454. doi:10.1007/978-1-4613-0425-8\_12.
- Wade, M. J., and Shuster, S. M. (2002). The evolution of parental care in the context of sexual selection: a critical reassessment of parental investment theory. *Am. Nat.* 160, 285–292. doi:10.1086/341520.
- Walker, D. A., Reynolds, M. K., Daniëls, F. J. A., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W. A., et al. (2005). The Circumpolar Arctic vegetation map. *J. Veg. Sci.* 16, 267–282. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x.
- Wallander, J. (2003). Sex roles during incubation in the Common Ringed Plover. *Condor* 105, 378–381. doi:10.1093/condor/105.2.378.
- Wallander, J., Blomqvist, D., and Lifjeld, J. T. (2001). Genetic and social monogamy – does it occur without mate guarding in the Ringed Plover? *Ethology* 107, 561–572. doi:10.1046/j.1439-0310.2001.00695.x.
- Walsberg, G. E., and King, J. R. (1978). The energetic consequences of incubation for two passerine species. *Auk* 95, 644–655. doi:10.1093/auk/95.4.644.
- Walters, J. R. (1982). Parental behavior in Lapwings (*Charadriidae*) and its relationships with clutch sizes and mating systems. *Evolution* 36, 1030–1040. doi:10.1111/j.1558-5646.1982.tb05471.x.
- Walters, J. R. (1984). “The evolution of parental behavior and clutch size in shorebirds,” in *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations Behaviour in marine animals.*, eds. J. Burger and B. L. Olla (New York, USA: Plenum Press), 289–377. doi:10.1007/978-1-4684-4691-3\_8.
- Ward, D. (1990). Incubation temperatures and behavior of Crowned, Black-Winged, and Lesser Black-Winged Plovers. *Auk* 107, 10–17. doi:10.1093/auk/107.1.10.
- Warnock, N., and Oring, L. W. (1996). Nocturnal nest attendance of Killdeers: more than meets the eye. *Auk* 113, 502–504. doi:10.2307/4088919.

## Références

- Wauchope, H. S., Shaw, J. D., Varpe, Ø., Lappo, E. G., Boertmann, D., Lanctot, R. B., et al. (2017). Rapid climate-driven loss of breeding habitat for Arctic migratory birds. *Glob. Change Biol.* 23, 1085–1094. doi:10.1111/gcb.13404.
- Weathers, W. W., and Sullivan, K. A. (1989). Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-Eyed Junco. *Condor* 91, 628–633. doi:10.2307/1368113.
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89, 874–898. doi:10.2307/1368537.
- Webb, J. N., Houston, A. I., McNamara, J. M., and Székely, T. (1999). Multiple patterns of parental care. *Anim. Behav.* 58, 983–993. doi:10.1006/anbe.1999.1215.
- Weidinger, K. (2002). Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71, 424–437. doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00611.x.
- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., et al. (2018a). Effects of environmental conditions on reproductive effort and nest success of Arctic-breeding shorebirds. *Ibis* 160, 608–623. doi:10.1111/ibi.12571.
- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., et al. (2018b). Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of Arctic-breeding shorebirds. *J. Avian Biol.* 49, jav-01531. doi:10.1111/jav.01531.
- Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Bentzen, R. L., Bêty, J., et al. (2018c). Environmental and ecological conditions at Arctic breeding sites have limited effects on true survival rates of adult shorebirds. *Auk* 135, 29–43. doi:10.1642/AUK-17-107.1.
- Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Bety, J., Boldenow, M. L., et al. (2020). Annual adult survival drives trends in Arctic-breeding shorebirds but knowledge gaps in other vital rates remain. *Condor* 122, duaa026. doi:10.1093/condor/duaa026.
- Werren, J. H., Gross, M. R., and Shine, R. (1980). Paternity and the evolution of male parental care. *J. Theor. Biol.* 82, 619–631. doi:10.1016/0022-5193(80)90182-4.
- Westneat, D. F., and Sherman, P. W. (1993). Parentage and the evolution of parental behavior. *Behav. Ecol.* 4, 66–77. doi:10.1093/beheco/4.1.66.
- White, F. N., and Kinney, J. L. (1974). Avian Incubation. *Science* 186, 107–115.
- Whitfield, D. P., and Brade, J. J. (1991). The breeding behaviour of the Knot *Calidris canutus*. *Ibis* 133, 246–255. doi:10.1111/j.1474-919X.1991.tb04566.x.
- Whitfield, D. P., and Tomkovich, P. S. (1996). Mating system and timing of breeding in Holarctic waders. *Biol. J. Linn. Soc.* 57, 277–290. doi:10.1111/j.1095-8312.1996.tb00313.x.

## Références

- Whittingham, L. A., Dunn, P. O., and Robertson, R. J. (1994). Female response to reduced male parental care in birds: an experiment in Tree Swallows. *Ethology* 96, 260–269. doi:10.1111/j.1439-0310.1994.tb01014.x.
- Whittingham, M. J., Percival, S. M., and Brown, A. F. (2002). Nest-site selection by golden plover: why do shorebirds avoid nesting on slopes? *J. Avian Biol.* 33, 184–190. doi:10.1034/j.1600-048X.2002.330210.x.
- Wiebe, K. L. (2010). Negotiation of parental care when the stakes are high: experimental handicapping of one partner during incubation leads to short-term generosity. *J. Anim. Ecol.* 79, 63–70. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01614.x.
- Wiebe, K. L., and Martin, K. (1997). Effects of predation, body condition and temperature on incubation rhythms of white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus*. *Wildl. Biol.* 3, 219–227. doi:10.2981/wlb.1997.027.
- Wiersma, P., and Piersma, T. (1994). Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Red Knots. *Condor* 96, 257–279. doi:10.2307/1369313.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100, 687–690. doi:10.1086/282461.
- Williams, J. B. (1996). "Energetics of avian incubation," in *Avian Energetics and Nutritional Ecology*, ed. C. Carey (Boston, MA: Springer US), 375–415. doi:10.1007/978-1-4613-0425-8\_11.
- Williamson, M., Williams, J. B., and Nol, E. (2006). Laboratory metabolism of incubating semipalmated plovers. *Condor* 108, 966–970. doi:10.1093/condor/108.4.966.
- Wingfield, J. C., Maney, D. L., Breuner, C. W., Jacobs, J. D., Lynn, S., Ramenofsky, M., et al. (1998). Ecological bases of hormone—behavior interactions: The "Emergency Life History Stage." *Integr. Comp. Biol.* 38, 191–206. doi:10.1093/icb/38.1.191.
- Winkler, D. W. (1987). A general model for parental care. *Am. Nat.* 130, 526–543.
- Wirta, H. K., Vesterinen, E. J., Hambäck, P. A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., et al. (2015). Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecol. Evol.* 5, 3842–3856. doi:10.1002/ece3.1647.
- Wirta, H., Várkonyi, G., Rasmussen, C., Kaartinen, R., Schmidt, N. M., Hebert, P. D. N., et al. (2016). Establishing a community-wide DNA barcode library as a new tool for arctic research. *Mol. Ecol.* 16, 809–822. doi:10.1111/1755-0998.12489.
- Witter, M. S., and Cuthill, I. C. (1993). The ecological costs of avian fat storage. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 340, 73–92. doi:10.1098/rstb.1993.0050.
- Wookey, P. A., Aerts, R., Bardgett, R. D., Baptist, F., Bråthen, K. A., Cornelissen, J. H. C., et al. (2009). Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the

- responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Glob. Change Biol.* 15, 1153–1172. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01801.x.
- Wright, J., and Cuthill, I. (1990). Biparental care: short-term manipulation of partner contribution and brood size in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol.* 1, 116–124. doi:10.1093/beheco/1.2.116.
- Yamamura, N., and Tsuji, N. (1993). Parental care as a game. *J. Evol. Biol.* 6, 103–127. doi:10.1046/j.1420-9101.1993.6010103.x.
- Yezerinac, S., Lanctot, R. B., Sage, G. K., and Talbot, S. L. (2013). Social and Genetic Mating System of the American Golden-Plover. *Condor* 115, 808–815. doi:10.1525/cond.2013.120081.
- Yom-Tov, Y., and Hilborn, R. (1981a). Energetic constraints on clutch size and time of breeding in temperate zone birds. *Oecologia* 48, 234–243. doi:10.1007/BF00347969.
- Yom-Tov, Y., and Hilborn, R. (1981b). Energetic constraints on clutch size and time of breeding in temperate zone birds. *Oecologia* 48, 234–243. doi:10.1007/BF00347969.
- Zanette, L. Y., and Clinchy, M. (2019). Ecology of fear. *Curr. Biol.* 29, R309–R313. doi:10.1016/j.cub.2019.02.042.
- Zerba, E., and Morton, M. L. (1983). The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White-Crowned Sparrows. *Ornis Scand.* 14, 188–197. doi:10.2307/3676152.
- Zhang, S.-D., Ma, Z., Choi, C.-Y., Peng, H.-B., Bai, Q., Liu, W.-L., et al. (2018). Persistent use of a shorebird staging site in the Yellow Sea despite severe declines in food resources implies a lack of alternatives. *Bird Conserv. Int.* 28, 1–15. doi:10.1017/S0959270917000430.
- Zharikov, Y., and Nol, E. (2000). Copulation behavior, mate guarding, and paternity in the Semipalmated Plover. *Condor* 102, 231–235. doi:10.1093/condor/102.1.231.