

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LES LIENS ENTRE L'EFFORT REPRODUCTEUR, LES CONDITIONS  
ENVIRONNEMENTALES ET LA VALEUR ADAPTATIVE CHEZ DES  
POPULATIONS DE MÉSANGES BLEUES EN MÉDITERRANÉE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MATHIAS GAGNON-BARBIN

SEPTEMBRE 2022

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Merci à mon directeur Denis Réale et à ma co-directrice Anne Charmantier pour leur encouragement, leur soutien et leur encadrement. Merci aux membres de mon comité Pierre-Olivier Montiglio et Andrew Simons ainsi qu'aux membres de mon jury Erik Postma et Andrew McAdam pour leurs commentaires qui ont grandement amélioré le projet. Merci à Christophe de Franceschi pour son travail sur le terrain, et pour m'avoir beaucoup appris sur les bonnes pratiques de la manipulation des oiseaux. Merci à Céline Teplitsky, Claire Doutrelant et Philippe Perret pour les échanges sur le système d'étude qui m'ont aidé à concrétiser ce projet de maîtrise. Merci à tous les étudiants et étudiantes du laboratoire Réale et du projet mésanges que j'ai eu la chance de croiser tout au long de mon parcours. Merci à tous les assistant·e·s de terrain, les étudiant·e·s, les professionnel·le·s de recherche et les professeur·e·s qui ont participé à l'immense effort de suivi qui a rendu ce projet et plusieurs autres avant et après moi, possible. Merci aux organismes de financement qui ont permis la réalisation de cette étude. Merci à mes parents, ma soeur, mes ami·e·s et Hélène pour leur appui, sans quoi l'aboutissement de ce projet n'aurait pas été envisageable.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est présenté sous la forme d'un article scientifique. Il est constitué de trois chapitres : une introduction générale rédigée en français, un article rédigé en anglais et une conclusion générale rédigée en français. L'article s'intitule « Adaptive and non-adaptive reduction of clutch size in response to climate change in small passerine populations ». Les auteurs sont Mathias Gagnon-Barbin, Denis Réale et Anne Charmantier. L'article porte sur la relation entre les stratégies reproductrices, les conditions environnementales et la valeur adaptative chez quatre populations de mésanges bleues méditerranéennes. Le journal visé pour la publication de cet article est *Global Change Biology*. Les données ont été récoltées et traitées par un grand nombre de professeurs, d'étudiants et de stagiaires ayant participé au projet au cours des quarante dernières années. J'ai effectué les analyses statistiques et rédigé l'article. Denis Réale et Anne Charmantier ont encadré le travail d'analyse et de rédaction. Tous les auteurs ont participé à la rédaction de l'article. Les laboratoires de Denis Réale et d'Anne Charmantier ont financé la réalisation du projet.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS . . . . .	iii
LISTE DES TABLEAUX . . . . .	vi
LISTE DES FIGURES . . . . .	vii
RÉSUMÉ . . . . .	ix
ABSTRACT . . . . .	x
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE . . . . .	1
1.1 Problématique . . . . .	1
1.2 Réponses des populations aux changements de leur environnement . .	3
1.2.1 Le suivi adaptatif . . . . .	3
1.2.2 Les stratégies de minimisation des risques . . . . .	4
1.2.3 La plasticité phénotypique . . . . .	6
1.3 Le rôle de l'information dans la prise de décision . . . . .	7
1.4 Reproduction et valeur adaptative . . . . .	9
1.5 Système d'étude . . . . .	11
1.6 Objectifs . . . . .	13
1.7 Hypothèses et prédictions . . . . .	14
1.8 Méthodologie . . . . .	15
1.8.1 Espèce modèle . . . . .	15
1.8.2 Variables environnementales . . . . .	15
1.8.3 Approche statistique . . . . .	16
CHAPITRE II ADAPTIVE AND NON-ADAPTIVE REDUCTION OF CLUTCH SIZE IN RESPONSE TO CLIMATE CHANGE IN A PASSERINE	18
2.1 Introduction . . . . .	20
2.2 Methods . . . . .	25
2.2.1 Study sites and observations . . . . .	25
2.2.2 Climate variables . . . . .	26

2.2.3	Statistical analysis . . . . .	27
2.3	Results . . . . .	31
2.3.1	Clutch size adjustment and pre-reproductive temperature . . .	31
2.3.2	Temporal trends of environmental conditions and reproductive effort . . . . .	33
2.3.3	Cue reliability . . . . .	36
2.3.4	Fitness consequences of choosing a breeding period and clutch size . . . . .	38
2.4	Discussion . . . . .	43
2.4.1	Clutch size plasticity . . . . .	44
2.4.2	Cue reliability . . . . .	47
2.4.3	Climate change and reproductive success . . . . .	48
2.4.4	Adaptive versus non-adaptive clutch reduction . . . . .	51
2.4.5	Adaptive Plasticity and life-history traits . . . . .	52
2.5	Conclusion . . . . .	53
2.6	Acknowledgements . . . . .	53
2.7	References . . . . .	55
	CHAPITRE III CONCLUSION . . . . .	63
3.1	Changements climatiques et dynamique reproductive . . . . .	64
3.1.1	Effort reproducteur . . . . .	64
3.1.2	Fiabilité d'un signal . . . . .	65
3.1.3	Succès reproducteur . . . . .	66
3.2	Adaptation aux changement climatiques . . . . .	66
3.3	Limitations de l'étude . . . . .	67
3.4	Directions futures . . . . .	69
	ANNEXE A SUPPLEMENTARY MATERIALS OF CHAPTER 2 . . . . .	71
A.1	Reanalysis and thermochrons time series correlations . . . . .	71
A.2	Sample size limitations in sliding window analysis . . . . .	75
	RÉFÉRENCES . . . . .	77

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Results of the sliding-window model selection on pre-reproductive temperature cue window (in days before hatching date) predicting clutch size in four mediterranean blue tit populations. . . . .	32
2.2	Temporal trends of pre-reproductive temperature cues, breeding temperature (ADMT) and clutch size in mediterranean blue tits populations. . . . .	34
2.3	Model of average daily mean temperature during the breeding period (ADMT) as a function of hatching date, temperature cue, and year in three mediterranean blue tits populations. . . . .	38
2.4	Estimates of the random structure for models on blue tits reproductive success ( <i>i.e.</i> , fledging success and average nestling mass at 15 days of age) in four mediterranean blue tits populations. . . . .	42

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page	
1.1	Figure adaptée de la Figure 2 de <i>Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change</i> (Botero <i>et al.</i> , 2015) . . . . .	5
1.2	Schéma conceptuel simplifié des principaux objectifs de l'étude. . . . .	13
2.1	Best windows (colored line) and median windows from the 95 % confidence set (black line) predicting clutch size in four mediterranean blue tits populations. . . . .	33
2.2	Phenotypic plasticity of clutch size in response to pre-reproductive temperature cue (a) and temporal trends of temperature cues (b), clutch size (c) and breeding temperature (d) in mediterranean blue tit populations. . . . .	35
2.3	Effect of year on the predicted correlation between the temperature cues affecting clutch size plasticity and the average daily mean temperature (ADMT) during the breeding period in mediterranean blue tit populations. . . . .	37
2.4	Estimates and 95 % CI for the relationships between breeding temperature, clutch size, year and reproductive success, in mediterranean blue tit populations. . . . .	39
2.5	The predicted coefficients of daily mean temperature during the breeding period (ADMT) on fledging success (FS) (Odds Ration/°C) through time in mediterranean blue tit populations. . . . .	40
2.6	Predicted fledging success in relation with clutch size and the average daily mean temperature (ADMT) during the breeding period in the Corsican blue tit population of E-Piriu. . . . .	41
A.1	Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of D-Rouvière in France. . . . .	71



A.2	Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of D-Muru in Corsica. . . . .	72
A.3	Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 2003 to 2020 for the Blue tit population of E-Muru in Corsica. . . . .	73
A.4	Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of E-Piriu in Corsica. . . . .	74
A.5	Distributions of $\Delta AIC$ (compared to the null model) of all tested temperature windows on clutch size plasticity for the populations of D-Rouvière (a), D-Muru (b), E-Muru (c) and E-Piriu (d) on the full (left) and reduced (right) datasets. . . . .	76

## RÉSUMÉ

Un des objectifs principaux de la biologie évolutive est d'expliquer comment les adaptations à des conditions environnementales apparaissent sous l'action de processus évolutifs. Dans le contexte actuel des changements climatiques, l'étude des liens entre les réponses évolutives, la fluctuation des conditions environnementales et la valeur adaptative dans des populations naturelles est d'autant plus important. Le but principal de ce projet est d'étudier les liens entre l'effort de reproduction, les conditions environnementales et le succès reproducteur dans quatre populations de mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) vivant dans des milieux contrastés en Méditerranée. Ces populations présentent des adaptations morphologiques, comportementales et de traits d'histoire de vie selon qu'elles vivent dans des forêts de chênes verts ou de chênes blancs. Une approche observationnelle sur des événements de reproduction de mésanges bleues suivies depuis 1980 permet d'examiner les liens entre la taille de ponte, la température pendant l'élevage et le succès reproducteur, et de tester la présence de changements temporels en réponse aux changements climatiques. Les résultats montrent que les réponses des populations aux changements climatiques peuvent varier même pour des populations vivant dans des environnements globalement similaires. De plus, les résultats suggèrent une adaptation aux changements climatiques dans une des populations (Piriu) : les mésanges bleues se sont adaptées à des températures plus chaudes durant l'élevage en réduisant leur taille de ponte, et cette adaptation est en partie due à la plasticité individuelle de la taille de ponte. Il s'agit de la première observation d'une réduction adaptative de taille de ponte en réponse aux changements climatiques. Ces résultats soulignent la complexité de faire des prédictions à grande échelle sur les réponses des populations naturelles aux changements climatiques.

Mots clés : mésange bleue, plasticité phénotypique, fiabilité, succès reproducteur, changements climatiques, effort reproducteur, adaptation.

## ABSTRACT

One of the main objectives of evolutionary biology is to explain how adaptations to environmental conditions arise under the action of evolutionary processes. In the current context of climate change, studying the links between evolutionary responses, fluctuating environmental conditions and fitness in natural populations is all the more important. The main goal of this project is to study the links between reproductive effort, environmental conditions and reproductive success in four blue tit (*Cyanistes caeruleus*) populations living in contrasting environments in Mediterranean. These populations show local adaptations on morphological, behavioral and life history traits depending on whether they live in downy oak or holm oak habitats. An observational approach on breeding events of blue tits tracked since 1980 allow to examine the links between clutch size, temperature during reproduction and reproductive success, and to test the presence of temporal changes in response to climate change. The results show that population responses to climate change can vary even for populations living in broadly similar environments. Moreover, the results suggest an adaptation to climate change in one of the populations (Piriu) : blue tits adapted to warmer temperatures during reproduction by reducing their clutch size, and this adaptation is partly due to the individual plasticity of clutch size. This is the first report of an adaptive reduction in clutch size in response to climate change. These results highlight the complexity of making large-scale predictions about natural populations responses to climate change.

Keywords : blue tit, phenotypic plasticity, cue reliability, reproductive success, climate change, reproductive effort, adaptation.

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### 1.1 Problématique

Un des objectifs principaux de la biologie évolutive est d'expliquer comment les adaptations à des conditions environnementales apparaissent sous l'action de processus évolutifs comme la sélection naturelle, les mutations, la dérive et le flux génétique. Les conditions environnementales de tout écosystème fluctuent dans le temps et l'espace, et ce, à différentes échelles (Halley, 1996; Bell et Collins, 2008). La magnitude de ces fluctuations affecte les compromis entre les coûts et les bénéfices associés aux différentes décisions d'un organisme. On suppose qu'un phénotype optimal pour un trait donné maximise le compromis coût-bénéfice associé à un temps et un endroit donné pour ce trait (Parker et Smith, 1990). Le phénotype optimal peut donc changer dans le temps, en fonction de l'environnement. Ainsi, ces fluctuations environnementales représentent une caractéristique importante de l'environnement à laquelle les organismes doivent s'adapter (Cohen, 1966; Lewontin et Cohen, 1969).

L'information présente dans un environnement permet à un organisme de connaître l'état présent, mais aussi parfois de prévoir l'état futur de l'environnement dans lequel il vit si cette information est de bonne qualité (Schmidt *et al.*, 2010). Par exemple, si un organisme peut prévoir des conditions environnementales plus fa-

vorables lors de sa reproduction, il pourra prendre des décisions qui maximiseront son succès reproducteur (ex. élever un plus grand nombre de jeunes). L'information permet donc à un organisme de coordonner ses décisions en fonction du contexte environnemental et devrait donc hypothétiquement exprimer un phénotype qui maximise le ratio entre les coûts et les bénéfices potentiels associés à ce contexte (Schmidt *et al.*, 2010).

Trois réponses évolutives observées permettent aux populations de s'adapter aux variations de leurs conditions environnementales : le suivi adaptatif, la plasticité phénotypique et le « bet-hedging » (Simons, 2011; Botero *et al.*, 2015). Des changements environnementaux peuvent induire de nouvelles pressions de sélection naturelle ce qui peut modifier la fréquence allélique des gènes influençant la distribution d'un trait. On parle alors de suivi adaptatif. Pour s'ajuster à ces nouvelles pressions, l'expression d'un trait peut varier sans que le génotype change. En effet, la plasticité phénotypique permet à un génotype de produire différents phénotypes dans différentes conditions environnementales. Le troisième type de réponse évolutive sont les stratégies de minimisation des risques (« bet-hedging ») qui stipule que dans un environnement imprédictible, les processus évolutifs maximisent la valeur adaptative d'un génotype aux dépens de la valeur adaptative de l'individu à court terme (Haaland *et al.*, 2019). La valeur phénotypique individuelle peut paraître mal adaptée lorsqu'étudiée à l'échelle d'une génération, mais sur le long terme peut s'avérer être la stratégie optimale (Simons, 2011). Étudier le potentiel adaptatif de ces réponses évolutives en réponse aux fluctuations de l'environnement en milieu naturel est un enjeu majeur de l'écologie évolutive (Botero *et al.*, 2015).

Les récents changements globaux annoncent une augmentation d'événements catastrophiques et une modification des conditions environnementales moyennes pour la plupart des écosystèmes sur Terre (Ceballos *et al.*, 2015; Bell et Collins,

2008). De plus, le rythme de ces changements semble s'accélérer à une vitesse sans précédent (Bell et Collins, 2008), augmentant la complexité d'adaptation pour les organismes. Ces changements risquent d'altérer les corrélations temporelles entre les différentes variables environnementales (Jackson *et al.*, 2009) et ainsi modifier la prédictibilité des environnements. De plus, la prédictibilité de l'environnement ainsi que l'échelle temporelle sur laquelle l'environnement fluctue limitent le potentiel adaptatif des réponses évolutives des organismes (Figure 1.1) (Botero et al. 2014). Le contexte des changements globaux accentue l'importance d'étudier les liens entre les réponses évolutives, la fluctuation des conditions environnementales et la valeur adaptative dans des populations naturelles.

Dans la section suivante, je présenterai brièvement les différentes réponses évolutives associées au changement de conditions environnementales. Puis, je ferai l'état des connaissances actuelles sur les facteurs qui favorisent et limitent le potentiel adaptatif de ces réponses. Je présenterai ensuite le système d'étude, les objectifs et les prédictions ainsi que l'approche statistique employée dans cette étude.

## 1.2 Réponses des populations aux changements de leur environnement

### 1.2.1 Le suivi adaptatif

Le suivi adaptatif est défini comme un changement dans la fréquence allélique d'un trait causé par la sélection naturelle en réponse aux changements de pression de sélection (Simons, 2011; Botero *et al.*, 2015). Ainsi, le potentiel évolutif de cette réponse dépend de la variabilité génétique pour ce trait dans une population, du flux génétique et du taux de mutation pour un trait donné (Bell et Collins, 2008). Cependant, pour que le suivi adaptatif maximise la valeur adaptative d'un trait, il est nécessaire que la variation interannuelle des conditions environnementales ait lieu sur une échelle de temps beaucoup plus grande que le temps de généra-

tion de l'organisme (Figure 1.1). En effet, les fluctuations environnementales plus lentes permettent l'apparition et la fixation de mutations génétiques bénéfiques (Botero *et al.*, 2015). De plus, un environnement instable peut limiter le potentiel de suivi adaptatif. Dans leur étude, Simons & Roff (1994) ont montré une réduction des estimés d'héritabilité ( $h^2$ ) pour plusieurs traits chez une population évoluant dans des conditions environnementales fluctuantes comparées à un environnement stable. La diminution de  $h^2$  était due à une augmentation de la variance environnementale ( $V_E$ ) et une diminution de la variance génétique ( $V_G$ ) (Simons et Roff, 1994). Des conditions environnementales fluctuantes pourraient donc limiter le potentiel adaptatif du suivi adaptatif en diminuant l' $h^2$  des traits des populations naturelles (Simons et Roff, 1994). Les changements climatiques modifient les conditions environnementales à un rythme sans précédent (Bell et Collins, 2008), et augmentent les incidences d'événements climatiques extrêmes (Easterling *et al.*, 2000), limitant donc le potentiel du suivi adaptatif face à ces changements.

### 1.2.2 Les stratégies de minimisation des risques

Les stratégies de minimisation des risques s'expliquent par le fait que dans un environnement imprédictible, les processus évolutifs maximisent la valeur adaptative d'un génotype plutôt que celle d'un seul individu, *i.e.*, que c'est la somme des valeurs adaptatives de tous les individus d'un même génotype qui est sélectionnée (Haaland *et al.*, 2019). La valeur adaptative d'un génotype résulte du processus multiplicatif de la reproduction et de la survie et donc la sélection naturelle devrait la maximiser sur plusieurs générations (Lewontin et Cohen, 1969; McNamara, 1998). En effet, la variance de la valeur adaptative d'un génotype affecte fortement sa valeur adaptative moyenne sur plusieurs générations. Ainsi, un génotype montrant une variance de valeur adaptative plus faible peut laisser un plus

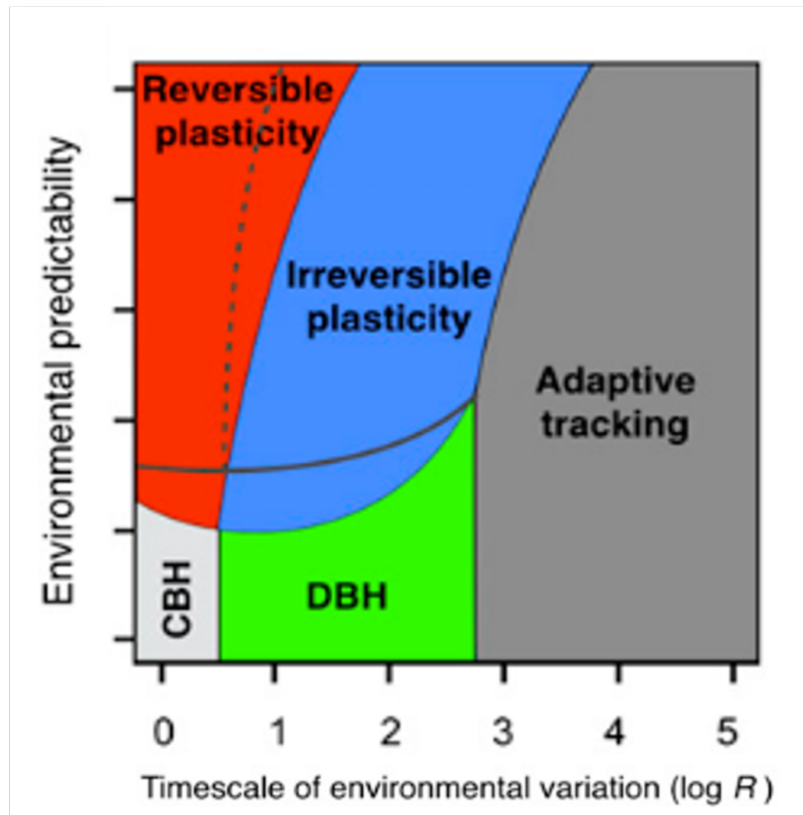


FIGURE 1.1 – Figure adaptée de la Figure 2 de *Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change* (Botero *et al.*, 2015). Résultat de simulations sur les réponses évolutives qui sont sélectionnées sur un gradient de prédictibilité environnementale (la corrélation entre un indice environnementale et l’environnement) et un gradient d’échelle temporelle relative (où  $R$  est le nombre de générations par cycle de fluctuations environnementales). Sur la figure, le rouge et le bleu représente la plasticité phénotypique (réversible et irréversible respectivement), en gris foncé le suivi adaptatif et en gris pâle et vert la théorie de minimisation des risques (conservateur et diversificateur respectivement).



grand nombre de descendants malgré une valeur adaptative moyenne annuelle plus faible. Lorsqu'il est étudié sur une échelle de temps courte d'une génération, un phénotype peut paraître mal adapté, mais sur le long terme peut s'avérer être la stratégie optimale (Sæther et Engen, 2015). Toute chose étant égale par ailleurs, l'imprédictibilité environnementale augmente la variation de la valeur adaptative d'un génotype causé par l'augmentation de la probabilité qu'un phénotype soit mal adapté dans son environnement (Botero *et al.*, 2015). Ainsi, lorsque la variance en valeur adaptative d'un génotype augmente, l'écart entre la moyenne géométrique (ce qui est avantageux sur plusieurs générations) et la moyenne arithmétique (ce qui est avantageux à un instant donné) augmente. Dans un environnement imprédictible, c'est donc un phénotype qui maximise la composante géométrique du succès reproducteur (au long terme) grâce à une diminution de la variance génotypique et à la diminution de la moyenne arithmétique du succès reproducteur (au court terme) qui sera avantagé (Philippi et Seger, 1989). Les stratégies de minimisation des risques pourraient permettre à des organismes de s'adapter sur le long terme à la perte de prédictibilité environnementale due aux changements climatiques.

### 1.2.3 La plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes dans différentes conditions environnementales (DeWitt *et al.*, 1998). Elle permet à des organismes de lier l'expression de leur phénotype aux variations environnementales afin de maximiser leur valeur adaptative, dans un environnement changeant (Schlichting et Pigliucci, 1998; Sultan, 2003). Contrairement au suivi adaptatif, les changements phénotypiques ont lieu à l'échelle d'un individu plutôt qu'à l'échelle de la population. Les individus se fient à certains indices environnementaux pour médier leur réponse phénotypique en fonction des chan-

gements rapides de l'environnement (Moran, 1992; Tufto, 2000). Deux types de plasticité phénotypique peuvent permettre à un organisme de s'adapter aux variations environnementales : la plasticité irréversible et la plasticité réversible. On parle de plasticité irréversible si un organisme peut moduler son phénotype pour un trait une fois dans sa vie, par exemple durant son développement précoce (West-Eberhard, 2003) et de plasticité réversible s'il peut changer plusieurs fois son phénotype pour ce trait (Piersma et Drent, 2003; Lande, 2014). Pour évoluer, la plasticité phénotypique doit avoir une base génétique et il doit exister une corrélation entre un indice environnemental et les conditions environnementales futures (Figure 1.1; Botero *et al.*, 2015). Des fluctuations imprédictibles de l'environnement restreignent la capacité d'un organisme à modifier son phénotype en accord avec les conditions futures, ce qui limite l'évolution du lien phénotype-environnement et donc du potentiel adaptatif de la plasticité phénotypique (Tufto, 2000). En modifiant les corrélations spatiale et temporelle des différentes variables environnementales (Jackson *et al.*, 2009), les changements climatiques pourraient limiter le potentiel adaptatif de la plasticité phénotypique.

### 1.3 Le rôle de l'information dans la prise de décision

À chaque instant de sa vie, un individu – plante, animal ou microorganisme – doit prendre des décisions. La décision réfère à toute réaction d'un organisme face à un stimulus environnemental (Schmidt *et al.*, 2010). Ces décisions peuvent concerner le temps qu'il doit passer à s'alimenter sur une parcelle avant de se déplacer, l'habitat où il doit s'établir ou encore la quantité d'énergie qu'il doit investir dans sa reproduction ou dans sa croissance (Schmidt *et al.*, 2010). Les décisions d'un organisme dépendent directement de l'information dont il dispose et peuvent affecter sa survie et sa reproduction future. L'écologie de l'information s'intéresse aux mécanismes d'acquisition et d'utilisation de l'information dans la prise de

décision d'un organisme face à son environnement (McNamara et Dall, 2010) et aux conséquences écologiques et évolutives associées à ces décisions (Plotkin, 1997; Dall *et al.*, 2005). Comprendre comment l'information influence la prise de décision est donc un élément clé de l'écologie évolutive du 21e siècle (Jablonka et Lamb, 2002).

L'information représente la réduction de l'incertitude, c'est-à-dire ce qui rend le monde plus prédictible pour un individu (Danchin *et al.*, 2004). Elle permet à un organisme de connaître l'état présent et de prévoir l'état futur de son environnement et ainsi de prendre la décision la plus appropriée à son contexte écologique (Schmidt *et al.*, 2010). L'information peut provenir de différentes sources : l'environnement abiotique (ex. : précipitations, températures), l'environnement biotique (ex. : abondance de proies, densité de population) et la perception de l'état interne d'un individu (ex. : taille corporelle, réserves d'énergie, maladies). On distingue l'information potentielle qui existe dans un milieu de l'information réalisée, *i.e.*, traitée et utilisée par un organisme (Blanchet *et al.*, 2010). D'un point de vue évolutif, l'information réalisée nous renseigne sur son utilisation concrète par un organisme. De plus, le même indice environnemental peut être traité et utilisé différemment par différents individus d'une même espèce ou d'une même population (Blanchet *et al.*, 2010). Dans cette étude, je me concentrerai sur l'utilisation adaptative de l'information réalisée dans la prise de décision.

La présence de fluctuations de conditions environnementales à différentes échelles spatiales et temporelles est inhérente à tout écosystème (Halley, 1996; Bell et Collins, 2008). Ces fluctuations apportent une incertitude quant aux conditions environnementales futures et font en sorte que les compromis entre les coûts et les bénéfices associés aux différentes décisions d'un organisme changent dans le temps. Or, les organismes prennent souvent des décisions pour ajuster leur phénotype à l'environnement à un moment ultérieur (Lande, 2014). L'autocorrélation tempo-

relle est définie comme la corrélation entre les valeurs du facteur environnemental observé à deux moments qui diminue plus l'intervalle entre les moments augmente. La présence d'une forte autocorrélation temporelle dans un milieu donné peut théoriquement favoriser la présence d'indices environnementaux disponibles à un organisme évoluant dans ce milieu lui permettant d'adapter son phénotype par plasticité. À l'inverse, l'absence d'autocorrélation temporelle des patrons de variation des conditions environnementales limite la capacité d'un individu à moduler son phénotype adéquatement. Il s'agit donc d'un facteur important à considérer pour envisager la capacité d'un organisme à s'ajuster aux variations des conditions environnementales (Lande, 2014). Ainsi je m'intéresserai aux corrélations temporelles des conditions environnementales pour comprendre comment la présence d'information dans un milieu influence la capacité d'un organisme à s'adapter à des fluctuations des conditions environnementales.

#### 1.4 Reproduction et valeur adaptative

La théorie des traits d'histoire de vie prédit que la quantité optimale d'effort de reproduction investie dans la progéniture maximisera le succès reproducteur sur la durée de la vie d'un organisme (Roff, 1993). L'effort reproducteur est défini comme la proportion du budget énergétique totale d'un organisme qui est alloué à la reproduction (Hirshfield et Tinkle, 1975) et représente un compromis entre la reproduction présente, la survie et la reproduction future (Williams, 1966). Dans un contexte de fluctuations environnementales, la valeur reproductive résiduelle, *i.e.* la somme des reproductions futures conditionnellement à la survie, et la probabilité de survie changent tout au long de la vie d'un individu. Par exemple, une année où les conditions environnementales sont favorables, une plus grande quantité d'énergie pourrait être allouée à la reproduction actuelle sans compromettre la survie et la reproduction future. À l'inverse, des conditions défavorables pour-

raient fortement limiter l'énergie allouée à la reproduction actuelle afin d'assurer la survie. Ainsi, la quantité d'énergie investie dans la reproduction actuelle pour maximiser la valeur reproductive variera selon les conditions environnementales et entre les individus (Leimar, 1996).

Typiquement, chez les espèces ovipares, la taille de ponte est utilisée comme mesure de l'effort reproducteur (Craig et Kipling, 1983; Hines, 1982; Andrews et Rand, 1974). Plus particulièrement chez les oiseaux, la taille de ponte est corrélée négativement à différentes mesures de survie (Losdat *et al.*, 2011) ou de reproduction future (Hanssen *et al.*, 2005) ce qui tend à montrer que la taille de ponte est un bon indicateur de l'effort reproducteur. Le succès reproducteur chez les oiseaux est mesuré de manière générale comme le nombre de jeunes qui survivent jusqu'à l'envol (Murray, 2000). Ceci s'explique par le fait que le suivi des jeunes une fois envolé peut s'avérer difficile d'un point de vue pratique. Cependant, la mesure de survie à l'envol demeure pertinente du point de vue de la démographie d'une population (Perrins *et al.*, 1991). De plus, la masse des oisillons est corrélée à la survie à long terme (Tinbergen et Boerlijst, 1990; Greño *et al.*, 2008) et représente donc aussi un bon indicateur du succès reproducteur.

La quantité optimale d'énergie à investir dans sa reproduction varie en fonction de la qualité des conditions environnementales durant la reproduction. La température durant la phase de développement des oisillons affecte grandement leur croissance et leur survie (Dawson *et al.*, 2005; Rodríguez et Barba, 2016; Greño *et al.*, 2008). Elle peut aussi avoir des effets sur la valeur adaptative des oisillons en augmentant l'immunosuppression et le stress oxydatif, et en modifiant des comportements de thermorégulation (voir Rodríguez & Barba [2016]). Les changements climatiques pourraient donc affecter l'effort reproducteur des organismes et la valeur adaptative des oisillons en augmentant la fréquence des températures extrêmes.

## 1.5 Système d'étude

Ce projet de maîtrise s'intègre dans un programme de recherche sur la reproduction des mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) mise en place en 1976 par Jacques Blondel du Centre d'écologie Fonctionnelle et évolutive (CEFE) en France. Ce programme de recherche consiste principalement d'un suivi de la reproduction de quatre populations de mésanges bleues vivant dans des milieux contrastés en Méditerranée. La population de Rouvière (43.7°N, 3.7°E) est située en France continentale près de Montpellier alors que les populations de Muru chêne blanc (42.5°N, 8.9°E) et Muru chêne vert (42.6°N, 9.0°E) se situent dans la vallée de Reginu, et celle de Piriu chêne vert (42.4°N, 8.7°E) dans la vallée adjacente du Fangu, en Corse. Ces quatre populations sont suivies depuis 1991, 1993, 1998 et 1976, respectivement. Les sites de Muru-CB et de Rouvière sont dominés par le chêne blanc (*Quercus humilis*), qui perd ses feuilles chaque année, contrairement au chêne vert (*Quercus ilex*), espèce dominante de Muru-CV et Piriu.

Chaque année, 700 nichoirs sur les quatre sites d'étude servent au suivi de couples de mésanges bleues et de leurs couvées. L'ensemble des nichoirs est observé au moins une fois par semaine afin de déterminer la date de ponte, le nombre d'œufs par couvée, le nombre d'oisillons à l'éclosion et à l'envol pour chaque nichée. Les adultes sont capturés lorsque les oisillons sont âgés de 9 à 14 jours à la Rouvière et dans les deux populations de Muru (CB et CV) et de 13 à 14 jours à Piriu. Au moment de la capture, des mesures morphologiques (masse corporelle, taille des tarses, des ailes et du bec) et la récolte d'échantillons de plumes sont effectuées. Une bague de métal avec un numéro d'identification unique à sept chiffres est également installée à la patte des individus non marqués (CRBPO). Finalement, à l'âge de 15 jours, les oisillons sont capturés, bagués et mesurés (longueur du tarse, masse corporelle et sexe).

Ces populations de mésanges bleues présentent des adaptations locales dues aux environnements contrastés dans lesquels elles vivent (Charmantier *et al.*, 2016). En raison d'une plus grande biomasse du nouveau feuillage printanier (Bonamour *et al.*, 2019), le pic d'abondance de la tordeuse verte du chêne (*Tortrix viridana*), nourriture principale de la mésange bleue pendant le nourrissage, est plus hâtif et abondant en chêne blanc qu'en chêne vert (Blondel *et al.*, 2006). De plus, il existe des différences dans plusieurs traits morphologiques, comportementaux et d'histoires de vie, aux niveaux phénotypique et génétique entre les populations évoluant dans ces habitats contrastés (Blondel *et al.*, 2006; Bonamour *et al.*, 2019; Charmantier *et al.*, 2016; Dubuc-Messier *et al.*, 2017). Dans les habitats dominés par le chêne blanc, les mésanges bleues pondent plus tôt, ont une plus grande taille de couvée et un train de vie plus rapide que dans les habitats de chêne vert (Blondel *et al.*, 2006; Dubuc-Messier *et al.*, 2017). Plusieurs études ont montré que ces populations de mésanges bleues utilisent des indices environnementaux pour moduler leur date de ponte et ainsi ajuster temporellement leur reproduction avec l'abondance de nourriture (Bonamour *et al.*, 2019; Porlier *et al.*, 2012; Thomas *et al.*, 2010). D'ailleurs, Thomas *et al.* (2010) ont montré que l'indice environnemental utilisé pour la date de ponte varie en fonction de l'habitat (chêne blanc ou chêne vert) et selon le moment durant la saison. Cependant, aucune étude ne s'est encore penchée sur les différences d'effort de reproduction des mésanges bleues en fonction des conditions environnementales. Le contexte écologique de la mésange bleue en Méditerranée est un exemple extrême d'hétérogénéité de l'habitat à l'échelle du paysage pour un passereau vivant dans un climat tempéré (Blondel *et al.*, 2006) ce qui en fait un contexte idéal pour tester l'effet du changement des conditions environnementales sur les stratégies de reproduction.

## 1.6 Objectifs

Le but principal de ce projet de maîtrise est d'étudier les liens entre l'effort reproducteur, la température durant la période de reproduction et la succès reproducteur dans quatre populations de mésanges bleues vivant dans des milieux contrastés en Méditerranée (Figure 1.2), et de voir comment ces liens ont changé dans le temps. La taille de ponte sera utilisée comme mesure d'effort reproducteur et le nombre de jeunes à l'envol et la masse seront utilisés pour mesurer le succès reproducteur afin de caractériser les stratégies de reproduction.

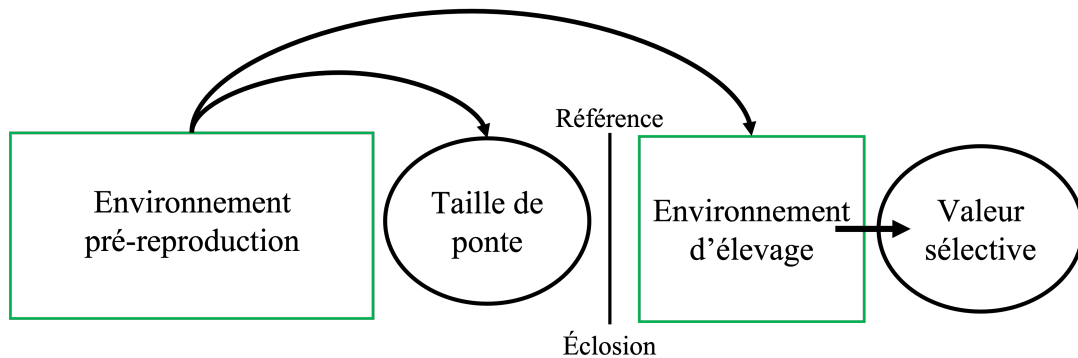


FIGURE 1.2 – Schéma conceptuel simplifié des principaux objectifs de l'étude.

Cette étude aura pour sous-objectifs de : 1) tester la présence de plasticité de taille de ponte en fonction de la température durant la période de préreproduction ; 2) tester la relation prédictive entre la température durant la période de préreproduction et celle durant la période de reproduction ; 3) examiner l'effet de la relation entre la taille de ponte et la température durant la reproduction sur le succès reproducteur.



## 1.7 Hypothèses et prédictions

Dans cette étude, nous avons utilisé la température moyenne journalière comme indicateur des conditions environnementales parce qu'elle est un facteur limitant de la reproduction et de la survie dans nos populations (Grosbois *et al.*, 2006). La température pendant la période de reproduction varie entre les années. Si pondre un plus grand nombre d'oeufs lorsque la température durant la période d'élevage est élevée a un effet négatif sur la survie et la croissance des oisillons, les mésanges devraient réduire leur taille de couvée dans ces conditions. Pour que cela se produise, les mésanges doivent avoir la capacité de prédire la température pendant la période de reproduction en fonction de signaux environnementaux présents avant la ponte. Selon ce raisonnement, je prédis trois scénarios que nous pourrions observer.

- 1) **Hypothèse adaptative** : Les mésanges ajustent leur taille de ponte de manière adaptative en fonction d'un signal avant la ponte.

**Prédiction 1.1** : Le signal environnemental avant la ponte prédit la température pendant la période d'élevage.

**Prédiction 1.2** : Une réduction de la taille de ponte mitige les effets négatifs de la température durant la période d'élevage sur la survie et la croissance des oisillons.

- 2) **Hypothèse de la contrainte** : La réduction de la taille de ponte en fonction d'un signal avant la ponte reflète une contrainte physiologique sur la reproduction.

**Prédiction 2.1** : Le signal environnemental avant la ponte ne prédit pas nécessairement la température durant la période d'élevage.

**Prédiction 2.2** : Une réduction de la taille de ponte ne mitige pas les effets négatifs de la température durant la période d'élevage sur la survie

et la croissance des oisillons.

- 3) **Hypothèse alternative** : Les mésanges n’ajustent pas leur taille de ponte en fonction d’un signal avant la ponte.

**Prédiction 3.1** : Les températures élevées durant la période d’élevage ont un fort effet négatif sur la survie et la croissances des oisillons.

## 1.8 Méthodologie

### 1.8.1 Espèce modèle

La mésange bleue servira de modèle à cette étude. Ce petit passereau bien répandu en Europe se retrouve principalement dans les milieux forestiers allant du sud de la Scandinavie jusqu’en méditerranée. Cette espèce est étudiée depuis longtemps, et ce dans plusieurs contextes différents à travers son aire de répartition, ce qui fait d’elle un modèle idéal pour étudier les processus d’adaptations locales à fine et à grande échelle spatiale (Porlier *et al.*, 2012; Blondel *et al.*, 2006). La mésange bleue à une masse allant de 9 à 13 grammes, fréquente les nichoirs artificiels et tolère bien les captures multiples sans abandonner sa nichée (Blondel *et al.*, 2006). Son régime alimentaire est constitué de petits invertébrés et elle nourrit ses jeunes principalement de chenilles foliaires (Bańbura *et al.*, 1994).

### 1.8.2 Variables environnementales

Les données environnementales de températures proviennent de la base de données « ERA5-Land hourly data from 1950 to present » du programme Copernicus. J’ai extrait la température à 2 m du sol sous la forme de séries temporelles de 1980 à 2020 en utilisant les coordonnées situées dans un rayon de 7 km de chacune des quatre populations (Muñoz-Sabater *et al.*, 2021). J’ai ensuite calculé

la température journalière moyenne pour chaque population, ainsi que la température moyenne des 21 jours suivant l'éclosion pour chaque nichée. Puisque le rayon de 7 km autour de Piriu incluait 2 coordonnées, j'ai calculé la moyenne des températures journalières sur les deux séries temporelles associées.

### 1.8.3 Approche statistique

#### *Modèle mixte linéaire généralisé*

Les systèmes d'étude à long terme tel que celui utilisé dans le cadre de cette étude comportent des données répétées dans le temps et dans l'espace. Par exemple, des données sont récoltées sur plusieurs individus au cours d'une même année dans une même population. De plus, un même individu peut être suivi sur plusieurs années. D'un point de vue biologique, les données répétées qui ont été récoltées durant une même année, dans une même population ou sur un même individu sur plusieurs années différentes sont non-indépendantes. Ces corrélations peuvent créer des biais lors des analyses statistiques en sous-estimant l'erreur autour des estimés d'un modèle (Bolker, 2015). Les modèles mixtes linéaires généralisés sont un type de modèle statistique qui a été développé spécifiquement pour résoudre les problèmes de non-indépendance des données répétées (Bolker *et al.*, 2009).

Un modèle linéaire mixte comporte deux parties, une partie fixe et une partie aléatoire tel que :

$$y_{ij} = \underbrace{a + bx_{ij}}_{\text{fixe}} + \underbrace{\epsilon + a_i}_{\text{aléatoire}} \quad (1.1)$$

où  $y_{ij}$  est la variable réponse pour le groupe  $i$  à l'instant  $j$ ,  $x_{ij}$  est la variable explicative,  $a$  est l'ordonnée à l'origine moyenne pour tous les groupes  $i$ ,  $b$  est la pente de l'effet  $x$  sur  $y$ ,  $\epsilon$  est l'erreur, et  $a_i$  est l'écart entre  $a$  et la valeur de  $a$  pour le groupe  $i$ .

Dans le cadre de mon étude, j'utiliserai des modèles mixtes linéaires généralisés pour tester l'ensemble des prédictions. Pour contrôler la non-indépendance présente dans le jeu de données, j'ai inclus des ordonnées à l'origine croisées aléatoires de l'identité de la femelle, de l'identité du nichoir et de l'année.

### *Analyse par fenêtre glissante*

Afin de tester la présence de modulations de l'effort reproducteur, j'ai effectué une analyse par fenêtre glissante («sliding window analysis») sur la taille de ponte en fonction de la température durant la période de préreproduction. Il s'agit d'une analyse progressive de comparaison de modèles qui cherche à identifier la plus forte corrélation entre une variable réponse et une variable environnementale (van de Pol *et al.*, 2016). La variable environnementale prend la forme d'une série temporelle de mesures d'une variable de l'environnement. De manière itérative,  $z$  modèles sont estimés tel que :

$$y = a + b_1^z x + \epsilon \quad (1.2)$$

où  $y$  est la variable réponse,  $a$  est l'ordonnée à l'origine,  $b_1^z$  est la pente relation entre  $x$  et  $y$  pour la fenêtre  $z$ . Le nombre de modèles estimés  $z$  dépend de la longueur de la série temporelle  $l$  tel que  $z = ((l + 1) * (l + 2))/2$ .  $z$  correspond donc au nombre total de combinaisons possibles de 1 à  $l$  taille de fenêtre et de  $l - l$  à  $l - 1$  début de fenêtre. Dans le cadre de mon projet, j'utiliserai des séries temporelles de températures journalières de 125 jours ( $l = 125$ ), donc  $z = 8001$  modèles seront estimés pour chaque population. Un critère de sélection de modèle est ensuite utilisé pour comparer l'ensemble des modèles estimés à un modèle nul où la pente de la fenêtre est égale à 0 (Bailey et van de Pol, 2016). Basé sur ce critère de sélection, il est possible de déterminer la fenêtre (début et taille) qui explique le plus de variation en  $y$  et estimer la signification de l'effet de cette fenêtre sur  $y$ .

## CHAPITRE II

### ADAPTIVE AND NON-ADAPTIVE REDUCTION OF CLUTCH SIZE IN RESPONSE TO CLIMATE CHANGE IN A PASSERINE

Mathias Gagnon-Barbin<sup>1</sup>, Denis Réale<sup>1</sup> & Anne Charmantier<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada

<sup>2</sup>Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

keywords : phenotypic plasticity, cue reliability, reproductive success, climate change, reproductive effort, adptation, *Cyanistes caeruleus*

Corresponding author : Mathias Gagnon-Barbin (141 Président-Kennedy Av., Montréal, QC H2X 1Y4, Canada, [gagnon-barbin.mathias@courrier.uqam.ca](mailto:gagnon-barbin.mathias@courrier.uqam.ca))

## Abstract

Climate alteration is already under way with warming global surface temperature and increasing extreme climatic events resulting in the modification of the selective pressures acting on organisms. We investigated how the links between reproductive effort, temperature during breeding and reproductive success changed with time in four mediterranean blue tits (*Cyanistes caeruleus*) populations (D-Rouvière, D-Muru, E-Muru and E-Piriu). We found ecologically relevant changes in temperature at the population-level that affected both clutch size and fledging success. In three populations (D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu), we detected clutch size adjustment to temperature, with differences in the magnitude of reduction and in the temperature cue reliability between populations. Fledging success decreased with warmer temperature during breeding when birds did not adjust their clutch size (E-Muru) and when the cue used for clutch size adjustment was not reliable (D-Muru). In E-Piriu, the negative effect of warmer temperatures on fledging success did not affect birds adjusting their clutch size in response to a cue reliably predicting breeding temperature. Additionally, in the longest studied population of E-Piriu, mean clutch size decreased over time, suggesting adaptation to climate change through adaptive phenotypic plasticity of clutch size. Our results show population-level variation of responses to climate change at a small spatial scale, highlighting the complexity of predictions on populations and species persistence in future environments. We discuss how integrating life-history and behavioral syndromes could refine our understanding of the mechanisms responsible for global change adaptations.

## 2.1 Introduction

Climate alteration is already under way with increasing atmospheric CO<sub>2</sub> levels since the pre-industrial era, surpassing the variation measured between the glacial and interglacial periods (Chen *et al.*, 2019). For instance, global mean surface temperature has increased by 0.72°C between 1951 and 2012 (IPCC 2013), and has consequences for all living organisms (Pecl *et al.*, 2017). The pace of current global change appears to accelerate at unprecedented rates (Bell & Collins, 2008), exacerbating the complexity of adapting to these changes for organisms. A recent study by Román-Palacios and Wiens (2020) showed that the magnitude and pace of the changes in the extremes of temperature was the main driver of local extinctions. Moreover, global change should alter temporal correlations among environmental variables (Jackson *et al.*, 2009). Extreme climatic events are getting more frequent in different environments across the globe (Easterling *et al.*, 2000), and it is important to study how wild populations can adapt to those changes.

Phenotypic plasticity is a well-researched mechanism of the possible responses to environmental variability in different taxa (Pigliucci, 2001). In the context of global change, plasticity may be the main mechanism of phenotypic changes observed in natural populations (Gienapp *et al.*, 2008). Estimating selection, genetic variance and evolutionary change in the wild is often difficult, and this difficulty may explain the preponderance of the studies conducted on plasticity relative to other evolutionary responses (discussed in Meril *et al.* [2013]). However, the adaptive potential of phenotypic plasticity in the context of rapid environmental changes is considerable (Hendry, 2016). For example, adaptive phenotypic plasticity has been predicted to increase populations' probability of persistence under various scenarios of climate change in wild birds (Vedder *et al.*, 2013). In their review on vertebrates, Canale & Henry (2010) predicted that genotypes that have

evolved in variable environments will be selectively advantaged against increasing climatic instability thanks to the wider range of their reaction norms. As climate change is increasing climate instability, plastic responses should spread across species and populations (Canale & Henry, 2010).

Some factors could mitigate the role played by plasticity in organisms adapting to climate change (Fox *et al.*, 2019). For example, the evolution of highly adaptive plasticity incur high fitness costs, may decrease the speed of life history, and could consequently decrease the evolutionary response of a population (Snell-Rood *et al.*, 2018). Moreover, pre-existing reaction norms might become maladaptive following a shift in environmental conditions (Visser, 2008). Reaction norms of ecologically relevant traits depend on cue reliability, *i.e.*, the accuracy of environmental information leading to selection on the trait. Current reaction norms could thus lead to maladaptive plasticity if cue reliability decreases (Botero *et al.*, 2015). With climate change, decreasing cue reliability will probably increase the occurrences of maladaptive plasticity and phenotype-environment mismatches (Oostra *et al.*, 2018). Although the relationship between cue reliability and adaptive plasticity is well documented (see Bonamour *et al.* [2019]), studies testing the assumption that climate change leads to a reduction in cue reliability in natural populations are lacking (but see Inouye *et al.* [2000]). In this study we examined whether climate change affects temperature cue reliability involved in reproductive decisions in four mediterranean blue tit (*Cyanistes caeruleus*) populations.

Plasticity of reproductive phenology and reproductive effort has a direct effect on reproductive performance and fitness. Therefore, phenotypically plastic reproductive traits should be under strong selective pressures in rapidly changing environments (Hendry, 2016). Phenological changes are one of the most important responses of organisms to climate change currently observed (Parmesan & Yohe, 2003; Parmesan, 2006). In their review, Charmantier & Gienapp (2014) found



that 15 populations from 10 bird species adjusted their laying dates in response to climate change. These plastic changes were often adaptive. However, changes in mean laying date at the population level cannot account for within-year variation in laying date among individuals and for among-year variation in environmental conditions. Birds may adjust their reproductive effort conjointly with laying date to address variations in environmental conditions at the individual level (Bëty *et al.*, 2003). Phenological plasticity may thus be solely insufficient for a population to adequately adapt to changing environmental conditions. Surprisingly, while individual monitoring programs have heavily contributed to studying phenological responses to climate change in wild bird populations, they have not been used to explore changes in reproductive effort (typically clutch size) in response to climate change (but see Przybylo *et al.* [2000]). Therefore, studying the plasticity of individual reproductive effort may bring insights on how populations can mitigate the effects of changing environmental conditions. In this paper we assessed whether plasticity in reproductive effort, and its effect on fitness, changed with climate change in four mediterranean blue tit populations. Although, precipitations could represent an important facet of climate change and affect breeding in birds, we have focused on temperatures for this study.

Plasticity of clutch size may allow individuals to match their reproductive effort with environmental conditions during breeding that will affect their reproductive success. For example, clutch size reduction may help parents dampen the negative effects of temperature during breeding on nestling fitness and reduce post-laying reproductive costs. The temperature during nestling developmental stage can strongly affect growth and long-term survival in birds (Dawson *et al.*, 2005; Greño *et al.*, 2008; Rodríguez & Barba, 2016). For example, using experimentally heated nestboxes, Andreasson *et al.* (2018) have found that temperature decreased blue tit nestlings body mass. Temperature could also act indirectly on

post-fledgling survival, as nestling weight is correlated with long-term survival (Tinbergen & Boerlijst, 1990; Greño *et al.*, 2008). Other consequences of high temperature on nestling fitness include immunosuppression, oxidative stress and alterations of thermoregulatory behavior (see Rodríguez & Barba [2016]). Smith *et al.* (1989) have found a trade-off between nestling quality (*i.e.*, wing length, tarsus length, mass and survival) and clutch size in great tits (*Parus major*), and similar results are reported for other species (Blondel *et al.*, 1998; Sousa & Marini, 2013; Young, 1996). Moreover, optimal clutch size and related nestling quality can vary among years in relation to environmental conditions (see Blondel *et al.* [1998], Young [1996]). Reduced clutch size in unfavorable conditions could thus help mitigate the negative effect of reproductive conditions on reproductive success.

Here, we report increasing temperature during breeding over the years in a long-term study on four mediterranean blue tit populations and a decline in clutch size in one of them. We tested whether 1) blue tits adjusted their clutch size in response to some temperature cues in the pre-reproductive period, 2) these cues were linked to temperature during the breeding period, and 3) clutch size adjustment reduced the effect of temperature during breeding on nestling survival and growth. One study system that includes these data is the long-term monitoring of four mediterranean blue tit populations, France. The populations of D-Rouvière (43.7°N, 3.7°E) and D-Muru (42.5°N, 8.9°E) are dominated by the deciduous oak (*Quercus humilis*) and have been monitored since 1991 and 1993, respectively. The populations of E-Piriu (42.4°N, 8.7°E) and E-Muru (42.6°N, 9.0°E) are dominated by the evergreen oak (*Quercus ilex*) and have been monitored since 1980 and 1998, respectively. Populations show local adaptations at the phenotypic and genetic level for morphological, phenological, behavioral and life-history traits (Blondel *et al.*, 2006; Bonamour *et al.*, 2019; Charmantier *et al.*, 2016; Dubuc-Messier *et al.*,

2017). The four populations also show plasticity of laying date, and differences in reaction norms. They use different environmental cues and show large inter-individual variation in laying dates (Porlier *et al.*, 2012; Thomas *et al.*, 2010). Moreover, their plasticity of laying date responded differently to climate change (Bonamour *et al.*, 2019). The ecological context and the monitoring effort in this study system are thus ideal to look at the role of reproductive plasticity on reproductive success through time in response to climate change.

As warmer temperatures during the breeding period are expected to be detrimental to the reproductive success in these southern blue tits populations, we asked whether plasticity in reproductive success could help mitigate the effect of increasing temperatures due to climate change. The main goal of our study was to examine the relationships between clutch size, temperature during the reproductive period and fitness, and whether these relationships changed with time. We hypothesize that temperatures during the reproductive period varied among years and with time. If rearing bigger clutch size in warmer years has a negative effect on nestling survival and growth, individuals should reduce their clutch in those conditions. For that to happen, individuals must predict the temperature during the reproductive period based on some environmental cues collected during the pre-reproductive period. We predicted three scenarios that could occur given our hypotheses. In the first scenario, individuals adaptively adjust their clutch size in response to a temperature cue during the pre-reproductive period (the adaptive hypothesis). In this case, pre-breeding temperature cue should predict the temperature during the breeding. A reduction in clutch size should mitigate the negative effect of temperature during breeding on nestling survival and growth. In the second scenario, the decrease in clutch size with pre-breeding temperature reflects a constraint on reproductive physiology (the constraint hypothesis). In this case, temperature cue may or may not predict the temperature during breeding,

but above all, clutch size should not mitigate the negative effect of temperature during breeding on nestling survival or growth. In the third scenario, individuals do not adjust their clutch size in response to a pre-breeding temperature cue, and thus high temperature during breeding should strongly affect nestling survival or growth of large clutches.

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Study sites and observations

We used data of annual reproductive events from a long-term monitoring of four blue tits populations in France. The populations of D-Muru (42.5°N, 8.9°E) and E-Muru (42.6°N, 9.0°E) are located in the Reginu valley in the north of the Corsica island. The population of E-Piriu (42.4°N, 8.7°E) is located in the Fangu valley, 25 km to the south and separated by a mountain range. The population of D-Rouvière (43.7°N, 3.7°E) is located in the French mainland, close to Montpellier. Multiple nestboxes are installed in each population, which allowed the close tracking of individual reproductive events as blue tits are known to be tolerant to artificial nestboxes and captures (Schlicht & Kempenaers, 2015).

We monitored each nestbox throughout the reproductive season, from mid-April to mid-June. For each breeding pair we documented laying date, clutch size, incubation date, hatching date, number of hatchlings, and number of fledglings. We weighed each nestling and marked it with a unique metal band (CRBPO), at approximately 15 days of age. We also captured each parent and equipped unmarked individuals with a unique metal band. After exclusion from the dataset of broods subjected to experimentations, we included data on 1505 broods in D-Rouvière, 1198 broods at E-Piriu, 1294 at D-Muru, and 602 at E-Muru. We used clutch size as a proxy for reproductive effort (Losdat *et al.*, 2011) and nestling mass and

survival at fledging as proxies for parent reproductive success (Murray, 2000).

### 2.2.2 Climate variables

We used hourly data of temperature at 2 m above the ground ( $^{\circ}\text{C}$ ) from a reanalysis dataset based on the ERA5-Land model from 1980 to 2020 (Muñoz-Sabater *et al.*, 2021). The native horizontal resolution of  $0.1^{\circ}$  allowed us to extract time series of temperatures for each population. To test for potential changes in precision of time series through time, we calculated Pearson correlation coefficient between temperatures calculated from the model at 2 m above ground and temperatures obtained from thermochrons periodically placed in nestboxes from years 1994 to 2020 for D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu and from 2003 to 2020 for E-Muru (Figure A.1, A.2, A.3 and A.4). The correlation coefficients ranged from 0.927 to 0.978 which suggests that the temperature variable from the reanalysis dataset accurately described measured temperatures for the four populations during the study.

Blue tit nestlings leave the nest at 21 days of age or a few days earlier (Bánbura *et al.*, 2001). As an index of climate during a pair breeding period, we calculated the average daily mean temperature (ADMT) during the 21 days following hatching date. Broods are highly synchronized in the four populations (Delahaie *et al.*, 2017) and thus ADMT represents the climatic conditions during breeding for the whole brood. The pre-breeding period were defined as the 125 days before hatching date for each brood. The pre-breeding period was restrained to 125 days before hatching to exclude potential long-term climate effect on body conditions and subsequent reproductive effort.

### 2.2.3 Statistical analysis

#### *Clutch size plasticity*

We first evaluated whether breeding pairs could adjust their clutch size in response to some temperature cues during the pre-reproductive period. For this, we tested for the presence of a correlation between the climate during the pre-breeding period (*i.e.*, within 125 days before hatching) and clutch size using the package *climwin* (Bailey & Pol, 2016). To test for potential changes in plasticity across years, we included the interaction of year and the temperature cues in the null model.

We used a relative sliding-window analysis to find the strongest correlation between a pre-reproductive temperature window and clutch size (Pol *et al.*, 2016).

We used the following mixed-effect model :

$$y_{ijlh} = \beta_0 + \beta_1 x_{1ijlh} + \beta_2 x_{2ijlhn} + b_{i1} + b_{i2} + b_{i3} + \epsilon_{ijlh} \quad (2.1)$$

$$b_{ik} \sim N(0, \psi_k^2), Cov(b_k, b_{k'}) = \psi_{kk'}$$

$$\epsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2 \lambda_{ijj}), Cov(\epsilon_{ij}, \epsilon_{ij'}) = \sigma^2 \lambda_{ijj'}$$

where,  $y_{ijlh}$  is clutch size for pair  $i$ , female  $j$ , nestbox  $l$ , and year  $h$ ,  $x_{1ijlh}$  is hatching date,  $x_{2ilhn}$  is the temperature cue for window  $n$  ( $n = \{n_1, n_2, \dots, n_z\}$ , where  $z$  is the total number of combinations of windows tested).  $b_{i1}$ ,  $b_{i2}$  and  $b_{i3}$  are random effects of female identity, nestbox identity and year to account for non-independence between clutches and  $\epsilon_{ijlh}$  is the error term. Some models that included female identity, nestbox identity and year as random effects did not converge. In such cases, we removed the random variable that had a predicted variance equal to zero, to allow for model selection and parametrization (Bates *et*

*al.*, 2015a). Hatching date was included in the model to control for the correlation between hatching date, clutch size, and temperature (Blondel *et al.*, 1991) and avoid misleading the sliding-window analyses (Bailey & Pol, 2016). We compared the *AICs* of models that included different windows to a null mixed model that contained hatching date as a fixed effect alone (*i.e.*, temperature cue = 1).

For each populations, we performed 1000 randomization of the climatic data and tested all the different windows ( $n_0^z$ ) on each randomized dataset. This allowed us to generate a distribution of  $\Delta AICs$  that we compared with the  $\Delta AIC$  of the model based on the non-randomized data. We then calculated a *p*-value for the non-randomized  $\Delta AIC$ , *i.e.*, the probability of finding a similar  $\Delta AIC$  given the data. These randomizations help accounting for type I errors in the sliding-window analysis (Bailey & Pol, 2016). For the model selected for a given population, we extracted the temperature cue values in the selected window for each brood in all the periods to test if cue reliability changed through time.

#### *Temporal trends of environmental conditions and reproductive effort*

We modeled the temporal changes in the temperature cues for the D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu populations because we detected clutch size plasticity in response to pre-reproductive temperatures in these three populations only (see results). The model included hatching date and the interaction between population and year as fixed effects, and a random effect of year. We tested if the slope of year was different from zero for each population.

We modeled the temporal changes in mean temperature during reproduction (ADMT). The model included hatching date and the interaction between population and year as fixed effects, and a random effect of year. We tested if the slope of year was different from zero for each population.

We checked for potential changes in clutch size over the years in the four populations. For this we ran a mixed model with clutch size as a function of hatching date, population and year and their two-way interaction as fixed effects, and female identity, nestbox and year as random effects. Given our results, we included a quadratic effect of year to see if the rate of change in mean clutch size changed during the study period. We tested if the slope of year was different from zero for each population.

### *Cue reliability*

To test for the hypothesis that blue tits used a pre-reproductive temperature cue that affects their clutch size because this helps them predict climatic conditions during the reproductive period, we looked at the relationship between the temperature cue selected from the sliding-window analysis (see previous analyses) and the average daily mean temperature during the reproductive period (ADMT). We ran the following mixed models :

$$y_{ijlh} = \beta_0 + \beta_1 x_{1ijlh} + \beta_2 x_{2ijlh} + \beta_3 x_{3ijl} + \beta_4 x_{3ijl}^2 + \beta_5 x_{2ijlh} x_{3ijl} + \beta_6 x_{2ijlh} x_{3ijl}^2 + \epsilon_{ijlh} \quad (2.2)$$

where,  $y_{ijlh}$  is ADMT for pair  $i$ , female  $j$ , nestbox  $l$ , and year  $h$ ,  $x_{1ijlh}$  is hatching date,  $x_{2ijlh}$  is temperature cue and  $x_{3ijl}$  is year. The random structure is as presented in equation (2.1). For all three populations, female and nestbox identity were removed due to predicted variance of zero. The quadratic effect of year was included to consider potential nonlinear changes in ADMT with time, and an interaction between temperature cue and year on ADMT to evaluate whether cue reliability changed through time.



*Fitness consequences of choosing a breeding period and clutch size*

Finding an association between temperature cue, clutch size and ADMT, is not enough to infer adaptive plasticity of clutch size. A decrease in clutch size with temperature cue and ADMT, and a link between temperature cue and ADMT may also reflect some environmental constraints on clutch size. However, if 1) ADMT affects fledging success, and if 2) birds can choose a breeding period and change their clutch size as a function of predictable temperature during breeding, we predict that clutch size adjustment should mitigate the negative effect of ADMT on reproductive success. We thus estimated the link between reproductive success and hatching date, clutch size, and ADMT. As clutch size and clutch success (*i.e.*, number of fledglings) are correlated and are highly variable between females (see results), we focused on offspring quality to assess the effect of temperature on reproductive success. We used the average mass of 15-day-old nestlings and fledging success (*i.e.*, proportion of eggs that fledged) as proxies of parent reproductive success.

For each population, we tested whether variables (hatching date, clutch size and ADMT) affecting reproductive success changed in relation to changes in reproductive strategies during the study. We used binomial mixed models where the response variable was a proportion of nestlings that survived to fledging (fledging success), and Gaussian mixed models for average nestling mass. Because of nestling mortality before 15 days of age, sample sizes were smaller for average nestling mass than for fledging success (D-Rouvière : 1991–2020 [n = 1365]; E-Piri : 1987–2020 [n = 979]; D-Muru : 1993–2020 [n = 1106]; E-Muru : 1998–2020 [n = 513]). All models included hatching date as a fixed effect, two-way interactions between clutch size, ADMT and year, and their triple interaction. The triple interaction allowed us to test whether the effect of ADMT on reproductive suc-

cess changed with clutch size and through time. Models included female identity, nestbox identity and year as random effects.

Given the complexity of the models, all the analyses were done at the level of each population to allow model convergence, except for temporal trends of ADMT, clutch size and temporal cues, for which we specifically tested among population differences. All the analyses were done at the level of each population, except for temporal trends of ADMT, clutch size and temporal cues, for which we tested among population differences. Mixed models and 95 % confidence intervals for model estimates were computed using the *lmer* and the *confint.merMod* function (profile method) from the *lme4* package (Bates *et al.*, 2015b). All the predictors in every model were scaled to a mean of 0 and a standard deviation of 1 to facilitate models convergence, except when otherwise stated. To compared trends between populations, we used the *emtrends* function from the *emmeans* package (Lenth *et al.*, 2018). Figures predicted values and 95 % confidence intervals were computed from stated models using the *predictSE* function from the *AICcmodavg* package (Mazerolle, 2020). To assess the goodness-of-fit of models, we calculated the  $R^2m$  and  $R^2c$  which estimates the proportion of variance explained by the fixed part and the fixed and random part of the model, respectively (Nakagawa & Schielzeth, 2013), using the *r.squaredGLMM* function from the *MuMIn* package (Barton, 2015). All the analyses, figures and tables were done using R 4.0.2 (R Core Team, 2020).

## 2.3 Results

### 2.3.1 Clutch size adjustment and pre-reproductive temperature

We detected a significant correlation between pre-reproductive temperature and clutch size for the population of D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu, but not for E-

Muru (Table 2.1, Figure 2.1). Clutch size decreased significantly with mean daily temperature between 86 and 23 days before hatching in D-Rouvière, , between 72 and 14 days before hatching In D-Muru, between 55 and 36 days before hatching in E-Piriu (Table 2.1, Figure 2.1). However, we can not exclude that the absence of a significant window in E-Muru isn't due to lower sample sizes both within and among years (see Annexe A.2).

TABLE 2.1 – Results of the sliding-window model selection on pre-reproductive temperature cue window (in days before hatching date) predicting clutch size in four mediterranean blue tit populations.

Population	Best Window	Temperature cue [95% CI]	Temperature cue : Year [95% CI]	$\Delta AIC$	$p\Delta AIC$
D-Rouvière	86 – 23 $V_{female\ id.} = 1.27 ; V_{nestbox\ id.} = 0.03 ; V_{year} = 0.21 ; \sigma^2 = 1.08$ $R^2m = 0.05 ; R^2c = 0.60$	-0.35 [-0.48 : -0.21]	0.00 [-0.12 : 0.11]	-15.3	<b>0.012</b>
D-Muru	72 – 14 $V_{female\ id.} = 1.00 ; V_{year} = 0.13 ; \sigma^2 = 0.81$ $R^2m = 0.22 ; R^2c = 0.67$	-0.45 [-0.57 : -0.33]	-0.03 [-0.13 : 0.07]	-36.4	<b>&lt;0.001</b>
E-Muru	27 – 27 $V_{female\ id.} = 0.56 ; V_{year} = 0.09 ; \sigma^2 = 0.82$ $R^2m = 0.16 ; R^2c = 0.53$	-0.17 [-0.28 : -0.07]	-0.08 [-0.18 : 0.01]	-9.4	0.125
E-Piriu	55 – 36 $V_{female\ id.} = 0.58 ; V_{year} = 0.03 ; \sigma^2 = 0.71$ $R^2m = 0.07 ; R^2c = 0.50$	-0.18 [-0.26 : -0.09]	-0.08 [-0.15 : -0.01]	-15.6	<b>0.006</b>

Best window indicates the beginning and the end (in number of days before hatching date) of the best window selected for each populations separately (D-Rouvière (1991–2020) : n = 1505 broods; D-Muru (1993–2020) : n = 1294 broods; E-Muru (1998–2020) : n = 602 broods; E-Piriu (1980–2020) : n = 1198 broods).  $\Delta AIC$  represents the differences between the  $AIC$  of the best model selected and the  $AIC$  of the null model  $Clutch\ size \sim Hatching\ date + 1 * Year + (1|Female\ id.) + (Nestbox\ id.) + (1|Year)$ .  $Nestbox\ id.$  was removed from the model when its variance equaled 0.  $p\Delta AIC$  represents the probability of finding a  $\Delta AIC$  equal or lower than the non-randomized  $\Delta AIC$  by chance.  $p\Delta AIC$  was calculated from a distribution of  $\Delta AIC$ s based on 1000 randomizations of sliding-window model selection.

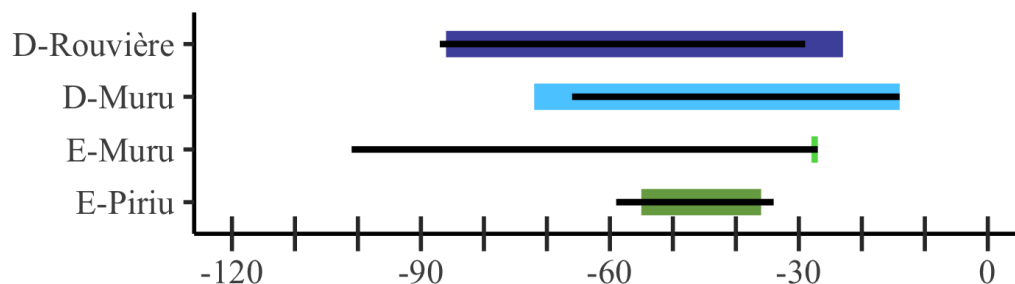


FIGURE 2.1 – Best windows (colored line) and median windows from the 95 % confidence set (black line) predicting clutch size in four mediterranean blue tits populations. The  $x$  axis is in number of days before the hatching date for each brood. A good agreement between best and median window is an indicator that the window is precisely estimated (see Table 2.1).

In D-Rouvière and D-Muru, clutch size reduction in relation to the temperature cue during the selected temporal window did not change during the study period (Table 2.1, Figure 2.2a). By contrast, in E-Piriu clutch size was independent of temperature during the selected temporal window at the beginning of the study period, but became significant with time (Table 2.1, Figure 2.2a).

For the three populations, clutch size also decreased as hatching date was delayed in the reproductive season (coefficient [95 % CI] :  $-0.02$  [ $-0.03$ ;  $0$ ] egg/day in D-Rouvière,  $-0.07$  [ $-0.08$ ;  $-0.06$ ] egg/day in D-Muru,  $-0.03$  [ $-0.04$ ;  $-0.013$ ] egg/day in E-Piriu). The final model included female identity, nestbox and year as random effects and clutch size varied significantly among females (Table 2.1).

### 2.3.2 Temporal trends of environmental conditions and reproductive effort

For both D-Rouvière and D-Muru, mean temperature cue did not change with time (Table 2.2, Figure 2.2b). In E-Piriu, mean temperature cue increased significantly during the study period (Table 2.2, Figure 2.2b). Mean temperature cue varied

significantly among years in all three populations (Table 2.2).

TABLE 2.2 – Temporal trends of pre-reproductive temperature cues, breeding temperature (ADMT) and clutch size in mediterranean blue tits populations.

<b>Response</b>	<b>Population</b>	<b>Slope (year)</b>	<b>[95% CI]</b>	<b><i>p</i> value</b>
Temperature cue	D-Rouvière	-0.015	[ -0.037 : 0.007 ]	0.183
	D-Muru	-0.006	[ -0.029 : 0.016 ]	0.570
	E-Piriu	0.048	[ 0.026 : 0.069 ]	<b>&lt; 0.001</b>
$V_{year} = 0.63 ; \sigma^2 = 0.43$				
$R^2m = 0.56 ; R^2c = 0.82$				
ADMT	All	0.038	[ 0.008 : 0.068 ]	<b>0.019</b>
$V_{year} = 1.31 ; \sigma^2 = 0.67$				
$R^2m = 0.64 ; R^2c = 0.88$				
Clutch size	D-Rouvière	-0.004	[ -0.022 : 0.014 ]	0.660
	D-Muru	0.002	[ -0.017 : 0.021 ]	0.801
	E-Muru	0.034	[ 0.007 : 0.060 ]	<b>0.012</b>
	E-Piriu	-0.024	[ -0.043 : -0.005 ]	<b>0.016</b>
$V_{female\ id.} = 0.94 ; V_{nestbox\ id.} = 0.01 ; V_{year} = 0.11 ; \sigma^2 = 0.98$				
$R^2m = 0.50 ; R^2c = 0.76$				

Models : *Temperature cue*  $\sim$  *Hatching date* + *Population* \* *Year* + (1|*Year*), (n = 3997 broods) ; *ADMT*  $\sim$  *Hatching date* + *Population* + *Year* + (1|*Year*), (n = 4599 broods) ; *Clutch size*  $\sim$  *Hatching date* + *Population* \* *Year* + *Year*<sup>2</sup> + (1|*females id.*) + (1|*nestbox id.*) + (1|*year*), (n = 4599 broods). The null hypothesis is that the slope of year for a given population is equal to zero. Significant *p*-values are presented in bold. Note that no cue predicting clutch size was detected in E-Muru.

Mean temperature during reproduction (ADMT) increased significantly with time, and this increased did not differ significantly between populations (Table 2.2, Figure 2.2d), across the study periods (D-Rouvière : 1991–2020 ; D-Muru : 1993–2020 ; E-Muru : 1998–2020 ; E-Piriu : 1980–2020). ADMT was 4°C higher in E-Piriu than

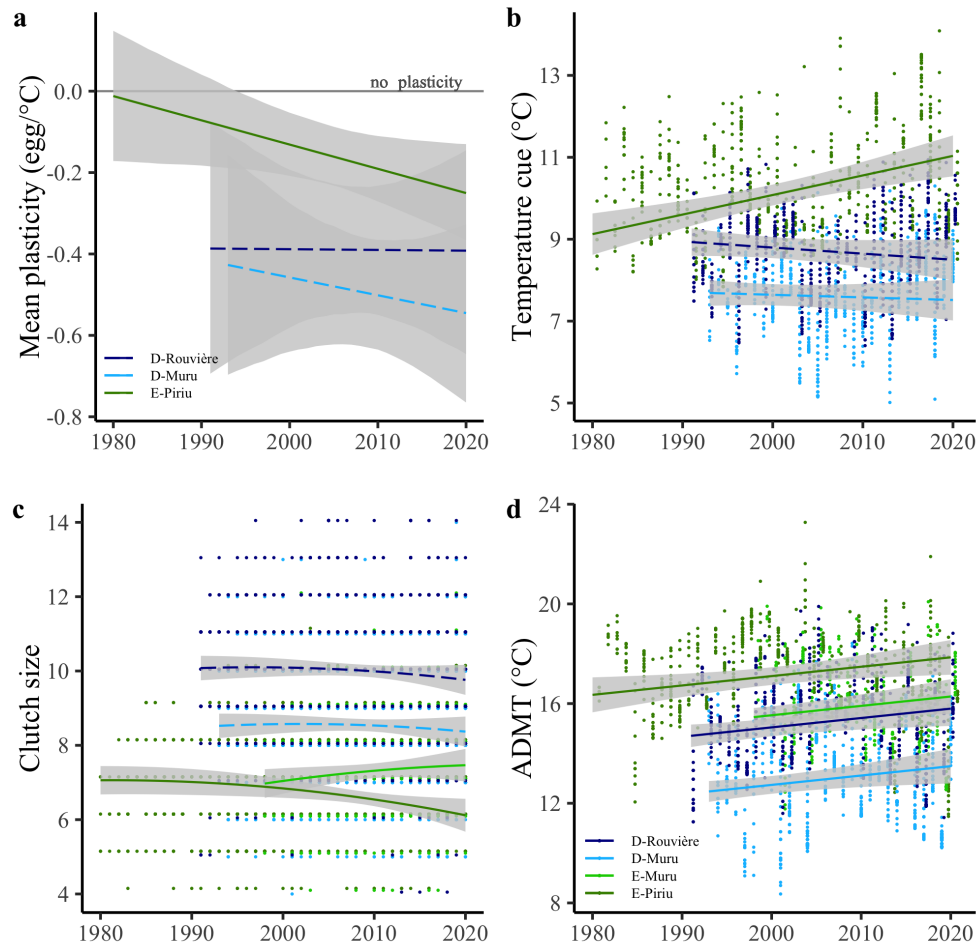


FIGURE 2.2 – Phenotypic plasticity of clutch size in response to pre-reproductive temperature cue (a) and temporal trends of temperature cues (b), clutch size (c) and breeding temperature (d) in mediterranean blue tit populations. *a)* The predicted coefficients of pre-reproductive temperature cue on clutch size (egg/°C) (*i.e.* phenotypic plasticity) through time in D-Rouvière ( $n = 1505$  broods), D-Muru ( $n = 1294$  broods) and E-Piriu ( $n = 1198$  broods)  $Clutch\ size \sim hatching\ date + Temperaturecue * Year + (1|female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$ . *b)* Temporal trends of temperature cues :  $Temperature\ cue \sim Hatching\ date + Population * Year + (1|year)$  ( $n = 3997$  broods). *c)* Temporal trends of clutch size :  $Clutch\ size \sim Hatching\ date + Population * Year + Year^2 + (1|Femaled\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$  ( $n = 4599$  broods). *d)* Temporal trends of breeding temperatures :  $ADMT \sim Hatching\ date + Population + Year + (1|Year)$  ( $n = 4599$  broods). Hatching date was fixed to the population median for predictions. 95 % confidence intervals are represented in gray and dots represent observed data for each brood. Dashed lines represents non-significant interactions of year (see Table 2.1 & 2.2).

in D-Muru, and 1°C higher in E-Piriu than in D-Rouvière and E-Muru (Figure 2.2d). ADMT varied significantly among years for all four populations (Table 2.2).

Birds in D-Rouvière and D-Muru, laid 10.0 and 8.6 eggs on average, respectively, and clutch size did not change with time in both populations (Table 2.2, Figure 2.2c). In E-Muru, mean clutch size was 7.0 eggs in 1998 and significantly increased to 7.7 in 2020 (Table 2.2, Figure 2.2c). In E-Piriu, mean clutch size was 6.7 eggs in 1980 and significantly decreased to 6.1 in 2020 (Table 2.2, Figure 2.2c). Clutch size varied significantly among females for all four populations (Table 2.2).

### 2.3.3 Cue reliability

For all three populations in which we detected clutch size reduction, the predictive correlation of the temperature cue with temperature during breeding (ADMT), change during the study period (Table 2.3). For both D-Rouvière and D-Muru, we found a significant correlation between ADMT and the temperature cue early in the study, but this relationship vanished with time (Table 2.3, Figure 2.3a,b,d,e). In E-Piriu, we found a nonsignificant and slightly positive correlation between ADMT and temperature cue early in the study, and this relationship became significantly positive with time (Table 2.3, Figure 2.3c,f). In all three populations, ADMT increased as hatching date was delayed and ADMT varied significantly among years (Table 2.3).

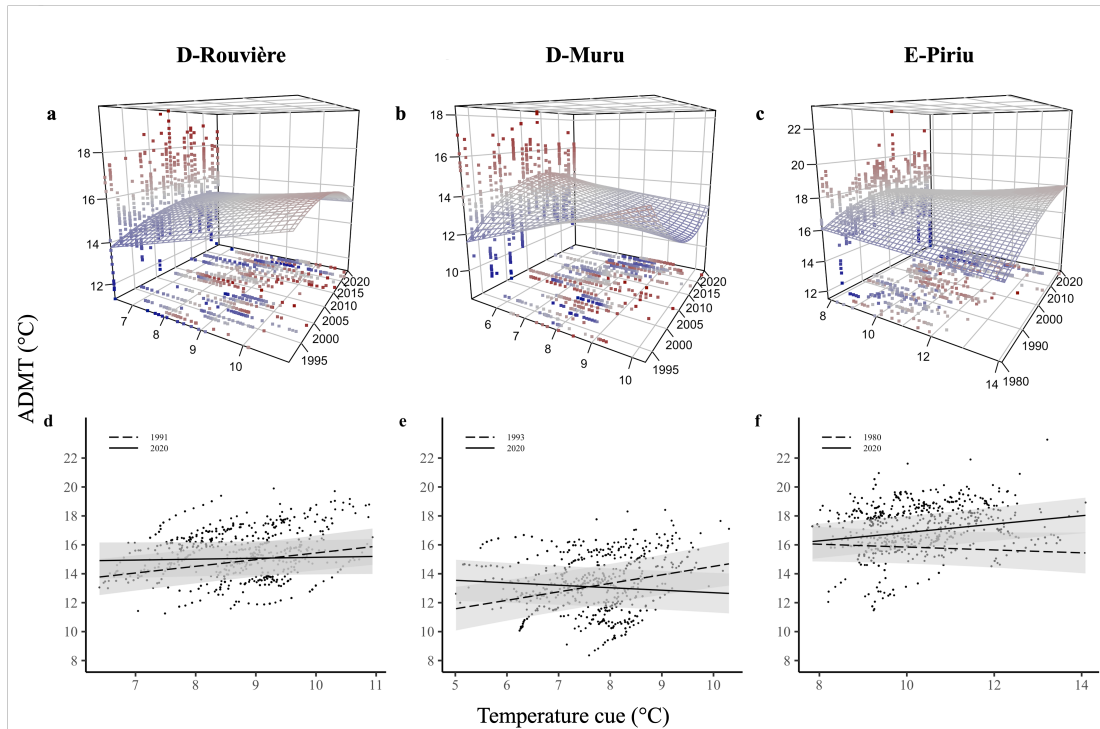


FIGURE 2.3 – Effect of year on the predicted correlation between the temperature cues affecting clutch size plasticity and the average daily mean temperature (ADMT) during the breeding period in mediterranean blue tit populations. *a-c*) The predicted correlation of ADMT and temperature cue interacting with year for the population of D-Rouvière (*a*) from 1991 to 2020 ( $n = 1505$  broods), D-Muru (*b*) from 1993 to 2020 ( $n = 1294$  broods) and E-Piriu (*c*) from 1980 to 2020 ( $n = 1198$  broods). ( $ADMT \sim Hatching\ date + Temperature\ cue * Year^2 + (1|Year)$ ). *d-f*) The predicted correlation at the beginning and the end of the study period for D-Rouvière (*d*), D-Muru (*e*) and E-Piriu (*f*). The breeding period is defined as the 21-day period following the hatching date for each brood. Hatching date was fixed to the population median for predictions. 95 % confidence intervals are represented in gray and dots represent cue temperature and ADMT calculated for each brood. The color gradient represents the range of breeding temperature (ADMT) for each population where red are warmer and blue are colder breeding temperature.



TABLE 2.3 – Model of average daily mean temperature during the breeding period (ADMT) as a function of hatching date, temperature cue, and year in three mediterranean blue tits populations.

	D-Rouvière	D-Muru	E-Piriu
<i>Fixed effects</i>			
Intercept	9.58 [ 8.83 : 10.34 ]	11.76 [ 10.99 : 12.53 ]	13.83 [ 13.19 : 14.47 ]
Hatching Date	<b>0.12 [ 0.11 : 0.13 ]</b>	<b>0.16 [ 0.15 : 0.17 ]</b>	<b>0.12 [ 0.11 : 0.13 ]</b>
Temperature cue	<b>0.27 [ 0.17 : 0.37 ]</b>	<b>-0.30 [ -0.41 : -0.20 ]</b>	0.04 [ -0.02 : 0.10 ]
Year	<b>40.2 [ 17.9 : 62.4 ]</b>	<b>37.3 [ 14.8 : 59.8 ]</b>	<b>-37.5 [ -59.0 : -15.8 ]</b>
Year <sup>2</sup>	-3.1 [ -24.7 : 18.4 ]	<b>-55.6 [ -77.2 : -33.9 ]</b>	<b>-23.8 [ -43.7 : -4.0 ]</b>
Temperature cue : Year	<b>-4.5 [ -6.4 : -2.7 ]</b>	<b>-4.9 [ -6.9 : -2.9 ]</b>	<b>4.3 [ 2.6 : 5.9 ]</b>
Temperature cue : Year <sup>2</sup>	-0.60 [ -2.42 : 1.22 ]	<b>7.30 [ 5.30 : 9.31 ]</b>	1.30 [ -0.27 : 2.91 ]
<i>Random structures</i>			
	$V_{year} = 1.35 ; \sigma^2 = 0.20$	$V_{year} = 1.65 ; \sigma^2 = 0.31$	$V_{year} = 1.67 ; \sigma^2 = 0.29$
	$R^2m = 0.37 ; R^2c = 0.92$	$R^2m = 0.41 ; R^2c = 0.91$	$R^2m = 0.33 ; R^2c = 0.90$

Variables are not scaled. The origin for year and hatching date have been set to their respective minimum in the dataset (D-Rouvière : 1991 and 93 [julian day] D-Muru : 1993 and 95 [julian day]; E-Piriu : 1980 and 122 [julian day]) to facilitate estimates interpretation. Brackets are the 95 % confidence interval for each estimates (D-Rouvière : n = 1505; D-Muru : n = 1294 broods; E-Piriu : n = 1198 broods).

### 2.3.4 Fitness consequences of choosing a breeding period and clutch size

#### *Fledging success*

For all four populations, fledging success decreased significantly with hatching date (Figure 2.4a). We found a tradeoff between clutch size and fledging success in D-Rouvière, but not in any of the Corsican populations (Figure 2.4a).

Fledging success increased slightly with ADMT in D-Rouvière, and this relation did not change during the study period (Figure 2.4a, Figure 2.5).

Both population of D-Muru and E-Muru showed a significant interaction between ADMT and year (Figure 2.4a). Fledging success increased with ADMT early in

the study, but this relationship reversed with time (Figure 2.5).

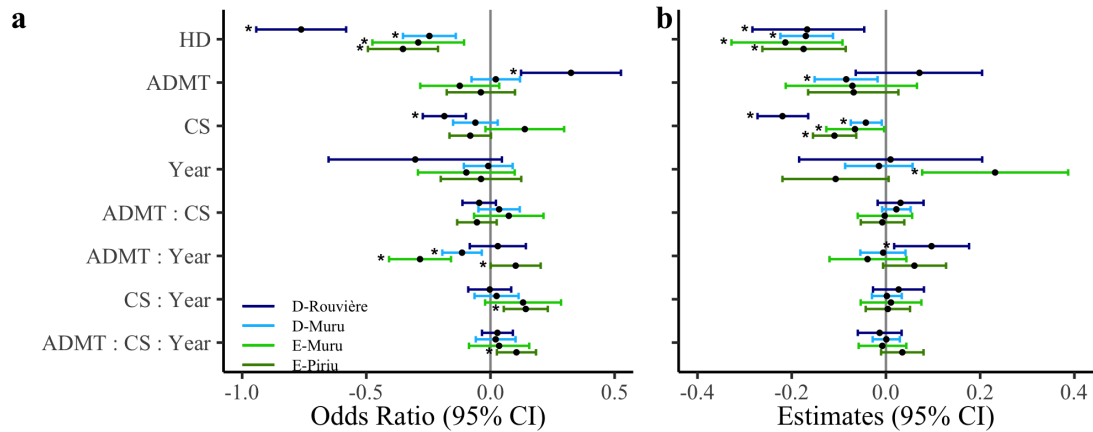


FIGURE 2.4 – Estimates and 95 % CI for the relationships between breeding temperature, clutch size, year and reproductive success, in mediterranean blue tit populations. *a)* Odds ratio of covariates on fledging success for the the populations of D-Rouvière ( $n = 1505$  broods), D-Muru ( $n = 1294$  broods), E-Muru ( $n = 602$  broods) and E-Piriu ( $n = 1198$  broods) from 1991, 1993, 1998 and 1980 to 2020 respectively. *b)* Estimates of covariates on average nestling mass at 15 days of age, for the populations of D-Rouvière ( $n = 1365$  broods), D-Muru ( $n = 1106$  broods), E-Muru ( $n = 513$  broods) and E-Piriu ( $n = 979$  broods) from 1991, 1993, 1998 and 1987 to 2020 respectively. CI excluding zero are marked by an asterisk. HD : hatching date, ADMT : average daily mean temperature, CS : clutch size. Both models included female identity, nestbox and year as random effects (see Table 2.4).

For D-Rouvière, D-Muru and E-Muru, no significant triple interaction between clutch size, ADMT and year was detected (Figure 2.4a). The effect of ADMT on fledging success did not change with clutch size, at any time during the study. By contrast, in E-Piriu, we found a significant triple interaction of clutch size, ADMT and year (Figure 2.4a). Early in the study, fledging success significantly decreased with ADMT for larger clutches only (Figure 2.6). Later in the study, ADMT had no significant effect on fledging success for all clutch sizes (Figure 2.6).

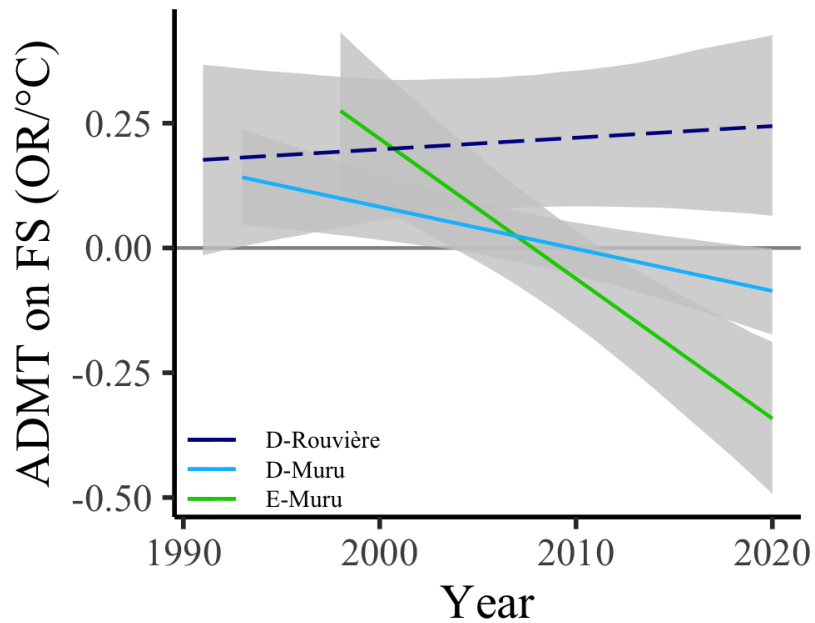


FIGURE 2.5 – The predicted coefficients of daily mean temperature during the breeding period (ADMT) on fledging success (FS) (Odds Ration/°C) through time in mediterranean blue tit populations. D-Rouvière (n = 1505 broods), D-Muru (n = 1294 broods) and E-Muru (n = 602 broods). Models :  $Success|Failure \sim Hatching\ date + ADMT * Clutch\ size * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$ . Hatching date was fixed to the population median and clutch size to the population mean for predictions. 95 % CI are represented in gray and dashed lines represents nonsignificant interaction of ADMT and year.

For all four populations, fledging success varied significantly among females (Table 2.4). In D-Rouvière and E-Muru, fledging success also varied among nestboxes. In D-Rouvière and E-Piriu, fledging success varied among years (Table 2.4).

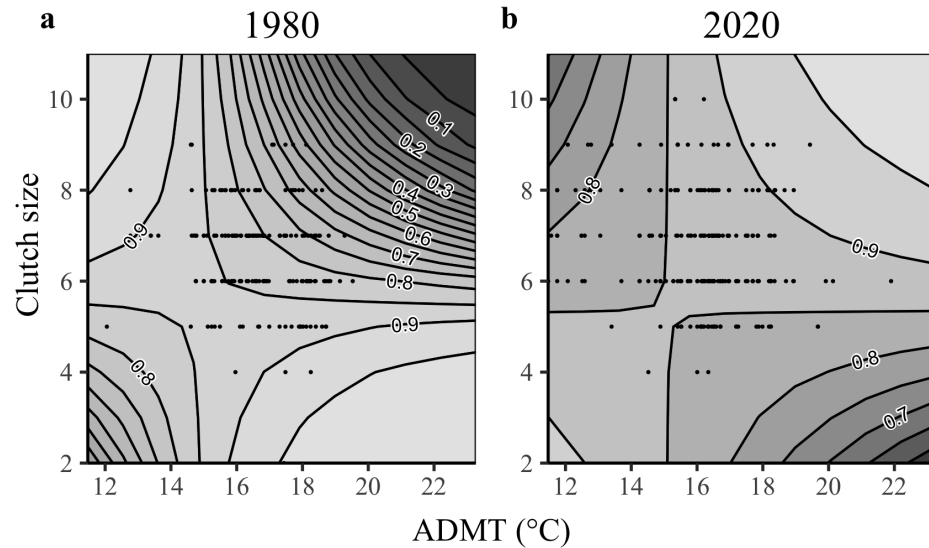


FIGURE 2.6 – Predicted fledging success in relation with clutch size and the average daily mean temperature (ADMT) during the breeding period in the Corsican blue tit population of E-Piriu ( $n = 1198$  broods). The year 1980 and 2020 are presented to illustrate the linear interaction of year, ADMT and clutch size early in the study and currently. Model :  $Success|Failure \sim Hatching\ date + ADMT * Clutch\ size * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$ . Dots are observed clutch size for each brood from 1980 to 1985 (a) and from 2015 to 2020 (b). Hatching date was fixed to the median calculated on the same time periods for 1980 and 2020.

#### *Average nestling mass*

For all four populations, average nestling mass decreased significantly with hatching date and clutch size (Figure 2.4b). In D-Muru, average nestling mass decreased significantly with ADMT equally for all years (Figure 2.4b). In E-Muru,

TABLE 2.4 – Estimates of the random structure for models on blue tits reproductive success (*i.e.*, fledging success and average nestling mass at 15 days of age) in four mediterranean blue tits populations.

Population	Response	$V_{\text{female id.}}$	$V_{\text{nestbox}}$	$V_{\text{year}}$	$\sigma^2$
D-Rouvière	Fledging success	1.836	0.418	0.935	1.000
	$R^2m = 0.12 ; R^2c = 0.92$				
	Average nestling mass	0.168		0.300	0.649
	$R^2m = 0.07 ; R^2c = 0.46$				
D-Muru	Fledging success	0.937	0.158	0.001	1.000
	$R^2m = 0.04 ; R^2c = 0.75$				
	Average nestling mass	0.051	0.018	0.033	0.152
	$R^2m = 0.17 ; R^2c = 0.50$				
E-Muru	Fledging success	2.039	0.533	0.006	1.000
	$R^2m = 0.10 ; R^2c = 0.87$				
	Average nestling mass	0.081	0.004	0.124	0.260
	$R^2m = 0.23 ; R^2c = 0.57$				
E-Piriu	Fledging success	0.621	0.129	0.148	1.000
	$R^2m = 0.08 ; R^2c = 0.67$				
	Average nestling mass	0.080	0.014	0.082	0.302
	$R^2m = 0.08 ; R^2c = 0.42$				

Full models :  $Success|Failure \sim Hatching\ date + ADMT * Clutch\ size * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$  (D-Rouvière : 1991 – 2020 [n = 1505]; D-Muru : 1993 – 2020 [n = 1294]; E-Muru : 1998 – 2020 [n = 602]; E-Piriu : 1980 – 2020 [n = 1198]).  
 $Average\ nestling\ mass \sim Hatching\ date + ADMT * Clutch\ size * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$  (D-Rouvière : 1991 – 2020 [n = 1365]; D-Muru : 1993 – 2020 [n = 1106 broods]; E-Muru : 1998 – 2020 [n = 513 broods]; E-Piriu : 1987 – 2020 [n = 979 broods]).

average nestling mass increased significantly with time (Figure 2.4b). For all the three Corsican populations, none of the tested interaction were significant (Figure 2.4b); we did not find negative effects of clutch size or ADMT changing with time. In D-Rouvière, we found that ADMT had no significant effect on nestlings mass early in the study, but increased nestling mass at the end of the study. Average nestling mass did not varied significantly among female, nestboxes nor year (Table 2.4).

## 2.4 Discussion

In this study, we investigated the links between pre-breeding temperature, laying decisions (clutch size), and temperature during the reproductive period in four mediterranean blue tit populations. During the study we observed an increase in temperature during the breeding period (ADMT) in all populations (Figure 2.2d). In parallel, we found a decrease in average clutch size in E-Piriu, but not in the three other populations (Figure 2.2c). We thus evaluate whether plasticity in clutch size could be linked to some temperature cue before reproduction. We found a significant clutch size reduction in response to increasing pre-breeding temperature in three of the four populations (however, results for the E-Muru population may be unreliable due to lower sample sizes) after having taking into account hatching dates (Table 2.1). Moreover, we found high among female variations in clutch size in all populations. These results show that mediterranean blue tits seem to adjust their reproductive effort conjointly with hatching date to address individual level variations in environmental conditions. More importantly, our results for E-Piriu showed that the reduction on clutch size significantly changed through time (Table 2.1), being null in 1980 to a significant reduction with increasing pre-breeding temperature in 2020 (Figure 2.2a). Those results correlate with the populational trends of the identified temperature cues through time

where only in E-Piriu did the pre-breeding mean temperature cue increased with time, as we detected no changes in both D-Rouvière and D-Muru (Figure 2.2c). Those asymmetric temporal changes in mean temperature before and during breeding between populations seem to affect how cue reliability changed through time. In both D-Rouvière and D-Muru, in which mean pre-breeding temperature cue did not change with time, we found a loss of cue reliability through time (*i.e.*, pre-breeding temperatures were reliable predictors of the temperature during breeding at the beginning of the study, but gradually became unreliable through time (Figure 2.4a,b,d,e)). In contrast, E-Piriu showed a positive link between pre-breeding temperature cue and temperature during breeding, and this occurred later in the study, showing that temperature cue may have become reliable in this population only recently (Figure 2.4c,f). However, the effects of clutch size and increasing temperature during breeding (ADMT) on fledging success and nestlings mass varied greatly between populations (Figure 2.5), suggesting that birds may shape optimal clutch size through a wide range of environmental and individual-level variables and is highly context-dependent. In general, our results highlight the complexity of making large-scale predictions on species future responses to climate change.

#### 2.4.1 Clutch size plasticity

We found significant clutch size reduction in response to increasing pre-breeding temperature in three of the four populations of mediterranean blue tits populations. Moreover, we can not exclude that the absence of a significant clutch size reduction in one of the population (E-Muru) isn't due to low power due to limited sample sizes (see Annexe A.2). Our models for clutch size plasticity included hatching date as a fixed-effect to control for the correlation between hatching date, clutch size, and temperature (Blondel *et al.*, 1991). Previous studies have show

that birds adjust their breeding phenology at the population level in response to spring or winter conditions in blue tits (Bonamour *et al.*, 2019), and similar trends can be found across taxa (Frederiksen *et al.*, 2004; Moyes *et al.*, 2011; Green, 2017; Renaud *et al.*, 2019). Our results show that individuals may also adjust their reproductive effort to address individual-level variations in environmental conditions.

Numerous studies have reported plasticity in reproductive effort in relation to resource availability (Lourdais *et al.*, 2002; Birget *et al.*, 2017), population density (Stockley & Seal, 2001; Yoccoz *et al.*, 2002) or individual condition (Testa & Adams, 1998; Bêty *et al.*, 2003). Pre-breeding environmental conditions could affect reproductive effort indirectly through resource availability, population density or individual conditions, but also directly as a mean to mitigate future reproductive cost of harsher breeding conditions. Given that incubation metabolic rate (IMR) is higher than resting metabolic rate (RMR) in birds and that IMR is positively correlated with clutch size (Thomson *et al.*, 1998), clutch size may be limited in part by incubation effort. As higher temperature in southern range populations are a limiting factor for blue tits survival (Grosbois *et al.*, 2006), higher pre-breeding temperature could act directly on blue tits fecundity with increasing metabolic demands of incubating bigger clutches.

Moreover, we report an emergence of clutch size reduction in response to pre-breeding temperature in one of the population (E-Piriu; Figure 2.2a). To our knowledge, this is the first study to report the emergence of clutch size plasticity in response to climate change. In fact, this clutch size plasticity correlates with the increasing mean pre-breeding temperature in this population (Figure 2.4b). Interestingly, in both populations in which we also found clutch size plasticity but where this plasticity did not change with time (D-Rouvière and D-Muru), the mean pre-breeding temperature also did not change. This could explain why mean



clutch size significantly decreased in E-Piriu over the years but did not change in D-Rouvière nor in D-Muru. Those results show that small scale variations of the effect of climate change can have a profound effect on population responses. One potential explanation for those asymmetric temporal changes in mean temperature before and during breeding between populations could be the great differences in phenology between populations. The rate in which mean temperature is changing varies greatly between season, with a practically absent rate of climate change in winter as compared to spring in these Mediterranean regions (Bonamour *et al.*, 2019). As birds in E-Piriu mean laying date is approximately one month later than in D-Rouvière and D-Muru (Charmantier *et al.*, 2016), the pre-breeding conditions do not reflect the same time of year for all populations. This difference in pre-breeding windows across habitat could explain why mean population clutch size is decreasing in E-Piriu, but not in D-Rouvière and D-Muru.

In D-Rouvière and D-Muru, birds reduced their clutch size as laying date was delayed. This result is consistent with multiple reports of clutch size reduction in response to the timing of breeding (Perrins & McCleery, 1989; Winkler *et al.*, 2002; Both & Visser, 2005; Fletcher *et al.*, 2013). However, clutch size in E-Piriu was not correlated with laying date when temperature in the window cue was accounted for, suggesting a difference in selective pressures on clutch size between population. This is consistent with previous results on laying date plasticity in D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu (Bonamour *et al.*, 2019). The temperature cue used in deciduous forest for adjusting their laying date was strongly correlated with the timing of the peak in caterpillar (*Tortrix viridana*) abundance, and this correlation was weak in E-Piriu. The abundance of caterpillars in deciduous forest is much higher than in E-Piriu (Bonamour *et al.*, 2019), and represent the main diet in the reproduction period in deciduous forest, but not in E-Piriu where diet is more diversified (Blondel *et al.*, 1991). A possible explanation is that the timing

of breeding is likely less correlated with overall favorable conditions during reproduction in E-Piriu than in D-Rouvière and D-Muru. Thus, birds in E-Piriu rely on temperature before breeding to adjust their clutch size, which may be a more reliable predictor of the quality of environmental conditions during reproduction than the timing of breeding. Those results suggest that population' responses to increasing temperature may be highly context-dependent. Understanding and predicting the effects of climate change may be difficult and require intricate knowledge of environmental conditions at small spatial scale.

#### 2.4.2 Cue reliability

Birds in D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu reduced their clutch size based on temperature before they start laying their first egg. This result alone does not tell us if birds reacted adaptively to temperature or if that adjustment reflected a constraint on their reproduction. For clutch size reduction to be adaptive, environmental cues such as that pre-breeding temperature should be reliable (DeWitt *et al.*, 1998; Snell-Rood & Ehlman, 2021). In other words, it should be correlated with the environmental conditions that affect individuals' fitness, here the temperature during breeding (ADMT).

In both deciduous populations (Rouvière and Muru), we found that the temperature cue used for clutch size plasticity reliably predict temperature during breeding, but only at the beginning of the study period (Table 2.3). Variation in temperature cue predicted approximately 2°C (D-Rouvière) and 3°C (D-Muru) in variation of breeding temperature, which represent broadly 25 % of total breeding temperature variations for D-Rouvière (ADMT range : 12 – 20 °C) and 30 % for D-Muru (AMDT range : 8 – 18 °C). However, This correlation vanished with time for both population (Figure 2.3a,b,d,e). In contrast, we observed the inverse trend

in E-Piriu, where the temperature cue have become reliable only recently (Table 2.3, Figure 2.3c,f). In fact, variation in temperature cue predicted approximately 2°C in variation of breeding temperature, which is roughly 20 % of total breeding temperature variation (ADMT range : 12 – 22 °C) for this population in recent years.

One of the limiting factors of plasticity in responses to climate change that is frequently brought up (Fox *et al.*, 2019; Visser, 2008; Oostra *et al.*, 2018), but seldomly tested is the decreasing of cue reliability in response to rapid environmental changes. Our results bring insight into this matter, as we report a loss of cue reliability of pre-existing reaction norms in reproductive effort in two natural blue tit populations. As mention before, this loss of cue reliability seems to be related to the asymmetric temperature changes between season. As spring temperature is warming up faster than winter temperature in the current state of climate change in this Mediterranean region, the pre-existing correlation between pre-breeding and breeding temperature has vanished in both deciduous populations. However, we also report a gain of cue reliability in one population following the increase in breeding temperature. Those results bring important insight to the potential role of plasticity in mitigating the impacts of climate change in natural populations. We found contradicting results in one ; pre-existing reaction norms may suffer loss in cue reliability (and therefore adaptive potential) in context of climate change, and two ; reliable cues can emerge following current environmental changes (possibly allowing the emergence of potentially adaptive plasticity).

#### 2.4.3 Climate change and reproductive success

We expected that temperature during breeding would affect nestling fitness and thus their parents' fitness. For all four populations, temperature during breeding

affected nestling survival (fledging success) and this effect changed with time in all populations but D-Rouvière (Figure 2.4a). In D-Rouvière, breeding temperature had a positive effect on fledging success, and this effect stayed constant throughout the study period (Figure 2.5), suggesting that the current increase in breeding temperature do not negatively impact overall fledging success in this population. We also noted that D-Rouvière was the only populations showing a tradeoff between clutch size and fledgling success. In D-Muru and E-Muru, the effect of temperature on fledging success went from positive to negative during the study (Figure 2.5). In those two populations, the increasing breeding temperature with climate change lowered overall fledging success of all broods, independently of clutch size. This result suggest that birds in the evergreen and deciduous forests of the Muru valley are not able to cope with increasing breeding temperature. In contrast in E-Pirium, the effect of ADMT on fledging success varies with clutch size and changed overtime (Figure 2.4). At the beginning of the study, bigger clutch reared in warmer environment had a greatly reduced fledging success (Figure 2.6a). However, in recent years, ADMT had a lesser effect on fledging success for all clutch size even though mean ADMT increased with climate change (Figure 2.6b), suggesting that birds are coping with the increase in mean breeding temperature by laying well adjusted clutch sizes.

Temperature during breeding had a much less effect on average nestlings mass for all populations (Figure 2.4b). In D-Rouvière and in both evergreen populations, temperature during reproduction had no effect on average nestling mass. In contrast, in D-Muru, broods growing under higher temperature reared lighter nestlings in average and this effect was constant over time (Figure 2.4b). For all populations, average nestling mass decreased with clutch size, suggesting a tradeoff between clutch size and nestling quality (Roff, 1993). Our results contradict those from other studies on the effect of temperature on tits nestling where the

effect of temperature was typically found to be acting mainly on nestling mass (Rodríguez & Barba, 2016; Andreasson *et al.*, 2018). However, they should be interpreted with caution as some nestlings died before fledging, and leading to some potential selective disappearance if these chicks were the lightest of their brood (Hämäläinen *et al.*, 2014).

In E-Muru, average nestling mass increased over time (Figure 2.4b). This result and the fact that mean clutch size increased in this population suggest that birds are increasing their investing reproductive effort. The important effect of temperature during breeding on clutch success in E-Muru could be explained by the specificity of its habitat. E-Muru is characterized by an open tree canopy, resulting in more direct sunlight on nestboxes. Therefore, temperature inside the nestbox is likely to increase more in relation to an increase in ambient temperature than in the other populations. Moreover, nestboxes in E-Muru have been more prone to predation by the green whip snake (*Hierophis viridiflavus*) than in the other two populations, and snakes activity increases with temperature (Réale *et al.*, unpublished data). Thus, climate change may act directly on nestling survival, through temperature, and indirectly through higher predation risk. One potential explanation could be that birds in E-Muru could increase their reproductive effort to compensate for lower nestling survival in face of climate change.

Overall, the effects of climate change on reproductive success vary greatly between populations living in similar global environments. These results suggests that the observed impact of increasing temperature on natural populations is highly context-specific, and should depend on numerous intricate environmental variables and their interactions (Groffman *et al.*, 2012).

#### 2.4.4 Adaptive versus non-adaptive clutch reduction

Birds in D-Rouvière reduced their clutch size in response to pre-breeding temperature. We also measured a loss of cue reliability in regards of the capacity of the temperature cue to predict breeding temperature. However, contrary to our hypothesis, the effect of breeding temperature on reproductive success did not change during the study period. Even though mean breeding temperature increase with time in response to climate change, we did not see any negative effect of temperature on fledging success nor average nestling mass at any time. This could be explain by the fact that temperature during breeding is not a limiting factor of reproductive success in this population. Therefore, the measured temperature cue used in clutch size plasticity could predict other unmeasured environmental variables that have a more direct effect on reproductive success (DeWitt *et al.*, 1998). Moreover, clutch size may respond to a multivariate space of environmental variables as reaction norms responding to single variable tend to show higher fitness cost and could lead to maladaptive or hyperadaptive plasticity (Chevin & Lande, 2015).

As In D-Rouvière, blue tits in D-Muru reduced their clutch size in response to pre-breeding temperature. We also measured a loss of cue reliability in regards of the capacity of the temperature cue to predict breeding temperature. ADMT had a positive effect on fledging success at the beginning of the study when the cue was reliable, suggesting adaptative clutch size plasticity. However, as cue reliability decreased and ADMT increased, ADMT had a negative effect on fledging success for all clutch sizes, suggesting that this clutch size plasticity became maladaptive following a shit in environmental conditions.

Birds in E-Piriu showed a decline in clutch size throughout the study period. They also have recently started to reduce their clutch size in response to a temperature

cue during the pre-reproduction period, and this cue reliably predicted variation in temperature during reproduction. We found that clutch size mitigated the effect of temperature on fledging success only at the start of the study, but that temperature during breeding had no effect of fledging success in recent years. Those results suggest that E-Piriu birds have adapted to higher temperature during reproduction by decreasing their clutch size, and that part of this adaptive response was through plastic adjustment based on a pre-reproductive temperature cue.

#### 2.4.5 Adaptive Plasticity and life-history traits

Our results show that population responses to climate change can differ even for populations that live in similar global environments (D-Muru – E-Muru : 6 km apart; E-Muru – E-Piriu : 24 km) and for populations that are connected by gene flow (Dubuc-Messier *et al.*, 2018). This highlights the complexity of making large-scale predictions on species future responses to climate change. However, considering differences in life-history traits between the populations could help us understand and predict their responses to climate change (Snell-Rood *et al.*, 2018). In their review, Snell-Rood *et al.* (2018) argued that adaptive phenotypic plasticity is likely correlated with slower life-history traits such as reduced fecundity and increased individual investment. In our study, the population in which we detected the induction of adaptive plasticity is also the “slowest” population. Birds in E-Piriu on average lay smaller clutches, live longer (Charmantier *et al.*, 2016) with high survival probability (Bastianelli *et al.*, 2021) and showed behavioral phenotypes with high-risk avoidance (Dubuc-Messier *et al.*, 2017) compared to the other populations. Moreover, slow-paced blue tits pay the cost of reproduction over a short period, as fast paced tends to accumulate reproductive over multiple reproduction events (Patrick *et al.*, 2022). Therefore, differences in pace-of-life syndrome could explain why adaptive plasticity was detected only in

E-Piriu. Studying within-population differences in clutch size plasticity is needed to confirm the potential role that variation along the slow-fast continuum may play in population-level adaptation to global change.

## 2.5 Conclusion

This study analyzed the links between reproductive effort, temperature during reproduction and reproductive success and whether these relations changed with time in four mediterranean blue tit populations. The long-term monitoring system provided the opportunity to address the potential effects of climate change on the reproductive dynamics in wild populations. Our results show that temperature changes modify the selective pressures encountered by bird populations for both reproductive effort and reproductive success, but that populations reacted in a completely different ways depending on local habitat differences and preexisting phenology and pace of life. Thus, population responses to climate change can be found at a small geographic scale. Adaptive phenotypic plasticity can arise and enable population to adapt to present variation of climate. Further studies on within-population variation in reproductive dynamics would be necessary to assess relevant variation in traits that cause differences in responses to climate change among populations. Integrating life-history and behavioral traits is a promising avenue to provide better prediction of the persistence of populations and species facing rapidly changing environmental conditions.

## 2.6 Acknowledgements

We are grateful to the landowners for granting access to their property in Muru Valley, and Office National des Forêts and the Association Pour l'Étude Écologique du Maquis in the Fangou Valley. We would like to thank all the interns, students,



professionals and professors that have participated in the fieldwork over the years, and to Christophe de Franceschi for managing the database. The long-term blue tit project was supported by OSU-OREME. This project benefit from a Fonds du Recherche Québec Nature et Technology (FRQNT) team grant to D. Réale and S. Kembel, and an Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) discovery grant to D. Réale. M Gagnon-Barbin obtained a NSERC Master's fellowship and a FRQNT Master's fellowship.

*List of abbreviations*

D : Deciduous E : Evergreen ADMT : Average daily mean temperature

*Conflict of interest*

The authors declare that they have no competing of interest concerning the content of the manuscript.

*Supplementary information*

Supplementary information is available in Annexe A.

## 2.7 References

- Andreasson, F., Nord, A. & Nilsson, J. Å. (2018). Experimentally increased nest temperature affects body temperature, growth and apparent survival in blue tit nestlings. *Journal of Avian Biology*, *49*(2). doi :10.1111/jav.01620
- Bailey, L. D. & van de Pol, M. (2016). Climwin : An R Toolbox for Climate Window Analysis. *PLoS ONE*, *11*(12). doi :10.1371/journal.pone.0167980
- Bañbura, J., Perret, P., Blondel, J., Sauvages, A., Galan, M. J. & Lambrechts, M. M. (2001). Sex differences in parental care in a corsican Blue Tit *Parus caeruleus* population. *Ardea*, *89*(3), 517–526
- Barton, K. (2015). Package 'mumin'
- Bastianelli, O., Robert, A., Doutrelant, C., de Franceschi, C., Giovannini, P. & Charmantier, A. (2021). Identifying drivers of spatio-temporal variation in survival in four blue tit populations. *Peer Community Journal*, *1*. doi :10.24072/pcjournal.17
- Bates, D., Kliegl, R., Vasishth, S. & Baayen, H. (2015a). Parsimonious Mixed Models. *arXiv preprint arXiv :1506.04967*
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. & Walker, S. C. (2015b). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1). doi :10.18637/jss.v067.i01
- Bell, G. & Collins, S. (2008). Adaptation, extinction and global change. *Evolutionary Applications*, *1*(1), 3–16. doi :10.1111/j.1752-4571.2007.00011.x
- Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J. F. (2003). Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese : A test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *American Naturalist*, *162*(1), 110–121. doi :10.1086/375680
- Birget, P. L., Repton, C., O'Donnell, A. J., Schneider, P. & Reece, S. E. (2017). Phenotypic plasticity in reproductive effort : Malaria parasites respond to resource availability. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *284*(1860). doi :10.1098/rspb.2017.1229
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. & Perret, P. (1991). Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, *88*(1), 9–14. doi :10.1007/BF00328397

- Blondel, J., Maistre, M., Perret, P., Hurtrez-Boussès, S. & Lambrechts, M. (1998). Is the small clutch size of a Corsican blue tit population optimal? *Oecologia*, *117*(1-2), 80–89. doi :10.1007/s004420050634
- Blondel, J., Thomas, D. W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. & Lambrechts, M. M. (2006). A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, *56*(8), 661–673. doi :10.1641/0006-3568(2006)56[661 :ATSOPA]2.0.CO ;2
- Bonamour, S., Chevin, L.-M., Charmantier, A. & Teplitsky, C. (2019). Phenotypic plasticity in response to climate change : the importance of cue variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *374*(1768), 20180178. doi :10.1098/rstb.2018.0178
- Botero, C. A., Weissing, F. J., Wright, J. & Rubenstein, D. R. (2015). Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(1), 184–189. doi :10.1073/pnas.1408589111
- Both, C. & Visser, M. E. (2005). The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, *11*(10), 1606–1613. doi :10.1111/j.1365-2486.2005.01038.x
- Canale, C. I. & Henry, P. Y. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, *43*(1-2), 135–147. doi :10.3354/cr00897
- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A. & Szulkin, M. (2016). Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, *9*(1), 135–152. doi :10.1111/eva.12282
- Charmantier, A. & Gienapp, P. (2014). Climate change and timing of avian breeding and migration : Evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications*, *7*(1), 15–28. doi :10.1111/eva.12126
- Chen, W., Zhu, D., Ciais, P., Huang, C., Viovy, N. & Kageyama, M. (2019). Response of vegetation cover to CO<sub>2</sub> and climate changes between Last Glacial Maximum and pre-industrial period in a dynamic global vegetation model. *Quaternary Science Reviews*, *218*, 293–305. doi :10.1016/J.QUASCIREV.2019.06.003
- Chevin, L. M. & Lande, R. (2015). Evolution of environmental cues for phenotypic plasticity. *Evolution*, *69*(10), 2767–2775. doi :10.1111/evo.12755

- Dawson, R. D., Lawrie, C. C. & O'Brien, E. L. (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring : Experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, *144*(3), 499–507. doi :10.1007/s00442-005-0075-7
- Delahaie, B., Charmantier, A., Chantepie, S., Garant, D., Porlier, M. & Teplitsky, C. (2017). Conserved G-matrices of morphological and life-history traits among continental and island blue tit populations. *Heredity*, *119*(2), 76–87. doi :10.1038/hdy.2017.15
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, *13*(2), 77–81. doi :10.1016/S0169-5347(97)01274-3
- Dubuc-Messier, G., Caro, S. P., Perrier, C., van Oers, K., Réale, D. & Charmantier, A. (2018). Gene flow does not prevent personality and morphological differentiation between two blue tit populations. *Journal of Evolutionary Biology*, *31*(8), 1127–1137. doi :10.1111/jeb.13291
- Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P. & Charmantier, A. (2017). Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, *28*(2), 448–459. doi :10.1093/beheco/arw148
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R. & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes : Observations, modeling, and impacts. *Science*, *289*(5487), 2068–2074. doi :10.1126/science.289.5487.2068
- Fletcher, K., Howarth, D., Kirby, A., Dunn, R. & Smith, A. (2013). Effect of climate change on breeding phenology, clutch size and chick survival of an upland bird. *Ibis*, *155*(3), 456–463. doi :10.1111/ibi.12055
- Fox, R. J., Donelson, J. M., Schunter, C., Ravasi, T. & Gaitán-Espitia, J. D. (2019). Beyond buying time : The role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *374*(1768). doi :10.1098/rstb.2018.0174
- Frederiksen, M., Harris, M. P., Daunt, F., Rothery, P. & Wanless, S. (2004). Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, *10*(7), 1214–1221. doi :10.1111/j.1529-8817.2003.00794.x
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A. & Merilä, J. (2008). Climate change and evolution : Disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, *17*(1), 167–178. doi :10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x

- Green, D. M. (2017). Amphibian breeding phenology trends under climate change : predicting the past to forecast the future. *Global Change Biology*, 23(2), 646–656. doi :10.1111/gcb.13390
- Greño, J. L., Belda, E. J. & Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 41–49. doi :10.1111/j.0908-8857.2008.04120.x
- Groffman, P. M., Rustad, L. E., Templer, P. H., Campbell, J. L., Christenson, L. M., Lany, N. K., Soggi, A. M., Vadeboncoeur, M. A., Schaberg, P. G., Wilson, G. F., Driscoll, C. T., Fahey, T. J., Fisk, M. C., Goodale, C. L., Green, M. B., Hamburg, S. P., Johnson, C. E., Mitchell, M. J., Morse, J. L., Pardo, L. H. & Rodenhouse, N. L. (2012). Long-term integrated studies show complex and surprising effects of climate change in the northern hardwood forest. *BioScience*, 62(12), 1056–1066. doi :10.1525/bio.2012.62.12.7
- Grosbois, V., Henry, P. Y., Blondel, J., Perret, P., Lebreton, J. D., Thomas, D. W. & Lambrechts, M. M. (2006). Climate impacts on Mediterranean blue tit survival : An investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology*, 12(12), 2235–2249. doi :10.1111/j.1365-2486.2006.01286.x
- Hämäläinen, A., Dammhahn, M., Aujard, F., Eberle, M., Hardy, I., Kappeler, P. M., Perret, M., Schliehe-Diecks, S. & Kraus, C. (2014). Senescence or selective disappearance? Age trajectories of body mass in wild and captive populations of a small-bodied primate. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1791). doi :10.1098/rspb.2014.0830
- Hendry, A. P. (2016). Key questions on the role of phenotypic plasticity in eco-evolutionary dynamics. In *Journal of Heredity*, volume 107, pp. 25–41. Oxford Academic. doi :10.1093/jhered/esv060
- Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B. & Inouye, B. D. (2000). Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(4), 1630–1633. doi :10.1073/pnas.97.4.1630
- IPCC, A. (2013). Intergovernmental panel on climate change climate change fifth assessment report (AR5). *IPCC : Geneva, Switzerland*.
- Jackson, S. T., Betancourt, J. L., Booth, R. K. & Gray, S. T. (2009). Ecology and the ratchet of events : Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19685–19692. doi :10.1073/pnas.0901644106

- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P. & Herve, M. (2018). Emmeans : Estimated marginal means, aka leastsquares means.
- Losdat, S., Helfenstein, F., Gaude, B. & Richner, H. (2011). Reproductive effort transiently reduces antioxidant capacity in a wild bird. *Behavioral Ecology*, *22*(6), 1218–1226. doi :10.1093/beheco/arr116
- Lourdais, O., Bonnet, X., Shine, R., Denardo, D., Naulleau, G. & Guillon, M. (2002). Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment : A longitudinal study of a viviparous snake. *Journal of Animal Ecology*, *71*(3), 470–479. doi :10.1046/j.1365-2656.2002.00612.x
- Mazerolle, M. (2020). Package 'AICcmodavg'
- Meril, J., Hendry, A. P. & Juha Meril, C. (2013). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity : the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, *7*(1), 1–14. doi :10.1111/eva.12137
- Moyes, K., Nussey, D. H., Clements, M. N., Guinness, F. E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J. M., Kruuk, L. E. & Clutton-Brock, T. H. (2011). Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology*, *17*(7), 2455–2469. doi :10.1111/j.1365-2486.2010.02382.x
- Muñoz-Sabater, J., Dutra, E., Agustí-Panareda, A., Albergel, C., Arduini, G., Balsamo, G., Boussetta, S., Choulga, M., Harrigan, S., Hersbach, H., Martens, B., Miralles, D. G., Piles, M., Rodríguez-Fernández, N. J., Zsoter, E., Buontempo, C. & Thépaut, J. N. (2021). ERA5-Land : A state-of-the-art global reanalysis dataset for land applications. *Earth System Science Data*, *13*(9), 4349–4383. doi :10.5194/essd-13-4349-2021
- Murray, B. G. (2000). Measuring annual reproductive success in birds. *Condor*, *102*(2), 470–473. doi :10.2307/1369665
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(2), 133–142. doi :10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Oostra, V., Saastamoinen, M., Zwaan, B. J. & Wheat, C. W. (2018). Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature Communications*, *9*(1), 1–11. doi :10.1038/s41467-018-03384-9
- Parnesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*, 637–669.

doi :10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*(6918), 37–42.

doi :10.1038/nature01286

Patrick, S. C., Réale, D., Potts, J. R., Wilson, A. J., Doutrelant, C., Teplitsky, C. & Charmantier, A. (2022). Differences in the temporal scale of reproductive investment across the slow-fast continuum in a passerine. *Ecology Letters*, *25*(5), 1139–1151. doi :10.1111/ele.13982

Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I. C., Clark, T. D., Colwell, R. K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R. A., Griffis, R. B., Hobday, A. J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M. A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H. I., Martin, V. Y., McCormack, P. C., McDonald, J., Mitchell, N. J., Mustonen, T., Pandolfi, J. M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S. A., Scheffers, B. R., Shaw, J. D., Sorte, C. J., Strugnell, J. M., Sunday, J. M., Tuanmu, M. N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E. & Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, *355*(6332). doi :10.1126/science.aai9214

Perrins, C. M. & McCleery, R. H. (1989). Laying date and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin*, *101*(2), 236–253

Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity : Beyond Nature and Nurture* (johns hopk éd.), volume 89. JHU Press. doi :10.1038/sj.hdy.6800153

Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J. & Garant, D. (2012). Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time : between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology*, *81*(5), 1041–1051. doi :10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x

Przybylo, R., Sheldon, B. C. & Merilä, J. (2000). Climatic effects on breeding and morphology : Evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, *69*(3), 395–403. doi :10.1046/j.1365-2656.2000.00401.x

R Core Team (2020). R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Renaud, L. A., Pigeon, G., Festa-Bianchet, M. & Pelletier, F. (2019). Phenotypic plasticity in bighorn sheep reproductive phenology : from individual to population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*(4).

doi :10.1007/s00265-019-2656-1

- Rodríguez, S. & Barba, E. (2016). Nestling growth is impaired by heat stress : An experimental study in a mediterranean great tit population. *Zoological Studies*, 55. doi :10.6620/ZS.2016.55-40
- Roff, D. (1993). *Evolution of life histories : theory and analysis*. Springer Science & Business Media
- Román-Palacios, C. & Wiens, J. J. (2020). Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *PNAS*, 117(8), 4211–4217. doi :10.5061/dryad.4tmg4f5w
- Schlicht, E. & Kempenaers, B. (2015). Immediate effects of capture on nest visits of breeding blue tits, *Cyanistes caeruleus*, are substantial. *Animal Behaviour*, 105, 63–78. doi :10.1016/j.anbehav.2015.04.010
- Smith, H. G., Kallander, H. & Nilsson, J.-A. (1989). The Trade-Off Between Offspring Number and Quality in the Great Tit *Parus major*. *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 383. doi :10.2307/4837
- Snell-Rood, E. C. & Ehlman, S. M. (2021). Ecology and Evolution of Plasticity. In *Phenotypic Plasticity & Evolution* pp. 139–160. CRC Press
- Snell-Rood, E. C., Kobiela, M. E., Sikkink, K. L. & Shephard, A. M. (2018). Mechanisms of plastic rescue in novel environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 331–354. doi :10.1146/annurev-ecolsys-110617-062622
- Sousa, N. O. & Marini, M. Â. (2013). A negative trade-off between current reproductive effort and reproductive success : An experiment with clutch-size in a tropical bird. *Emu*, 113(1), 8–18. doi :10.1071/MU11102
- Stockley, P. & Seal, N. J. (2001). Plasticity in reproductive effort of male dung flies (*Scatophaga stercoraria*) as a response to larval density. *Functional Ecology*, 15(1), 96–102. doi :10.1046/j.1365-2435.2001.00496.x
- Testa, J. W. & Adams, G. P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1345–1354. doi :10.2307/1383026
- Thomas, D. W., Bourgault, P., Shipley, B., Perret, P. & Blondel, J. (2010). Context-dependent changes in the weighting of environmental cues that initiate breeding in a temperate passerine, the Corsican Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *Auk*, 127(1), 129–139. doi :10.1525/auk.2009.09141



- Thomson, D. L., Monaghan, P. & Furness, R. W. (1998). The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, *73*(3), 293–304. doi :10.1111/j.1469-185X.1998.tb00032.x
- Tinbergen, J. M. & Boerlijst, M. C. (1990). Nestling Weight and Survival in Individual Great Tits (*Parus major*). *The Journal of Animal Ecology*, *59*(3), 1113. doi :10.2307/5035
- van de Pol, M., Bailey, L. D., McLean, N., Rijdsdijk, L., Lawson, C. R. & Brouwer, L. (2016). Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(10), 1246–1257. doi :10.1111/2041-210X.12590
- Vedder, O., Bouwhuis, S. & Sheldon, B. C. (2013). Quantitative Assessment of the Importance of Phenotypic Plasticity in Adaptation to Climate Change in Wild Bird Populations. *PLoS Biology*, *11*(7), e1001605. doi :10.1371/journal.pbio.1001605
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world ; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *275*(1635), 649–659. doi :10.1098/rspb.2007.0997
- Winkler, D. W., Dunn, P. O. & McCulloch, C. E. (2002). Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(21), 13595–13599. doi :10.1073/pnas.212251999
- Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R. & Stenseth, N. C. (2002). Age and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *269*(1500), 1523–1528. doi :10.1098/rspb.2002.2047
- Young, B. E. (1996). An experimental analysis of small clutch size in tropical house wrens. *Ecology*, *77*(2), 472–488. doi :10.2307/2265623

## CHAPITRE III

## CONCLUSION

Ce mémoire de maîtrise avait pour objectif de déterminer les liens entre l'effort de reproduction, la température durant l'élevage et le succès reproducteur, et d'examiner comment ces liens ont pu changer dans le temps chez quatre populations de mésanges bleues en Méditerranée. En utilisant un système d'étude de suivi à long terme, j'ai pu adresser les effets des changements climatiques sur la dynamique de reproduction de populations naturelles de mésanges bleues. Cette étude apporte des résultats empiriques sur l'adaptation des populations face aux changements rapides de leur environnement. De plus, nos résultats soulèvent des pistes de réflexion entourant les facteurs qui influencent la capacité d'adaptation des populations face aux environnements futurs. La modification des conditions environnementales causée par l'activité humaine a plusieurs effets directs et indirects sur les communautés et les populations naturelles (Parmesan, 2006; Pecl *et al.*, 2017; Magel *et al.*, 2020), et ces perturbations devraient rapidement s'aggraver à la fois en densité et en intensité (Change, 2018). Il est donc urgent d'analyser si et comment, les populations naturelles s'adapteront à des conditions environnementales en évolution rapide. Ainsi, l'étude des adaptations aux changements climatiques permet de mieux comprendre l'effet actuel de ces changements sur les populations naturelles, mais aussi de mieux prévoir les effets futurs.

### 3.1 Changements climatiques et dynamique reproductive

L'altération du climat est déjà en cours avec une augmentation de la température moyenne de la surface terrestre de 0,72°C entre 1951 et 2012 (Chen *et al.*, 2019). Conséquemment, la température pendant la période de reproduction a augmenté avec le temps depuis le début du suivi de nos populations (Figure 2.2d). Nos résultats abondent dans le même sens que plusieurs études qui rapportent un effet de la modification des conditions environnementales en réponse aux changements globaux causés par l'activité humaine sur les populations naturelles (Bell et Collins, 2008; Ceballos *et al.*, 2015).

#### 3.1.1 Effort reproducteur

Nous avons montré un changement temporel de la taille de ponte moyenne qui varie entre les populations (Tableau 2.2). En effet, la taille de ponte a diminué depuis 1980 à Piriú, a augmenté depuis 1998 à Muru-CV, et est restée constante à Muru-CB et à la Rouvière (Figure 2.2c). Nos résultats suggèrent que l'effet des changements de température agit différemment d'une population à l'autre.

La température pendant la reproduction peut fortement affecter la croissance et la survie à long terme des oisillons (Dawson *et al.*, 2005; Greño *et al.*, 2008; Rodríguez et Barba, 2016). La réduction de la taille de ponte peut aider les parents à atténuer les effets négatifs de la température pendant la reproduction sur la condition physique des oisillons et à réduire les coûts de reproduction durant l'élevage. À la Rouvière à Muru-CB, la taille de ponte diminue lorsque la température avant la ponte augmente (Figure 2.2a). À Piriú, nous observons une émergence de cette même diminution de la taille de ponte en fonction de la température printannière, *i.e.* que cette diminution n'est

qu'observable que récemment. Aucun ajustement de taille de ponte n'a été détecté à Muru-CV sur l'ensemble du suivi, probablement à cause d'un manque de puissance statistique (voir Annexe A.2). À ma connaissance, cette étude est la première à montrer l'émergence d'une réduction de la taille de ponte en réponse aux changements climatiques.

### 3.1.2 Fiabilité d'un signal

La réduction de la taille de ponte mise en évidence n'est pas forcément adaptative. Elle peut aussi refléter une contrainte physiologique sur la reproduction. Pour que la réduction de la taille de ponte soit adaptative, le signal environnemental utilisé (la température avant la ponte) doit être corrélé à l'environnement qui affecte le succès reproducteur (DeWitt *et al.*, 1998). Au début du suivi, le signal utilisé par les mésanges à Muru-CB et à la Rouvière était corrélé à la température durant l'élevage, mais cette corrélation a disparu au fil du temps (Figure 2.3). Ceci suggère que ces signaux utilisés pour moduler la taille de ponte ont perdus en fiabilité. Cette perte de fiabilité peut être expliquée par le fait que l'environnement pré-reproduction ne s'est pas réchauffé au même rythme que l'environnement d'élevage en réponse aux changements climatiques (Figure 2.2b,d). Cette perte de fiabilité du signal observée à la Rouvière et à Muru-CB d'une norme de réaction suite à des changements de l'environnement confirme plusieurs études qui prédisent une perte du potentiel adaptatif de la plasticité phénotypique dans un contexte de changement climatique (Oostra *et al.*, 2018; Visser, 2008). En revanche, le signal utilisé à Piriú est corrélé à la température durant l'élevage seulement récemment, coïncidant avec l'apparition de la réduction de taille de ponte dans cette population (Figure 2.2a, 2.3c,f). Nous avons donc trouvé des résultats contradictoires ; 1) des normes de réaction préexistantes peuvent perdre en fiabilité (et donc en

potentiel adaptatif) dans le contexte des changements climatiques, et 2) des signaux fiables peuvent émerger dans le contexte actuel des changements climatiques observés (permettant éventuellement l'émergence d'une plasticité potentiellement adaptative).

### 3.1.3 Succès reproducteur

Dans trois des quatre populations, l'effet de la température durant l'élevage sur le succès reproducteur est significatif et a changé dans le temps (Figure 2.4). Ce résultat abonde dans le même sens que plusieurs études qui rapportent une modification des pressions de sélection en réponse aux changements climatiques dans des populations naturelles (Parmesan, 2006; Pecl *et al.*, 2017; Magel *et al.*, 2020). L'effet de la température durant l'élevage sur le succès reproducteur est passé d'un effet nul à un effet négatif pour les populations de Muru-CB et Muru-CV (Figure 2.5) et d'un effet négatif à un effet nul pour la population de Piriú (Figure 2.6). Ces résultats indiquent que l'effet des changements climatiques sur le succès reproducteur varie entre les populations de mésanges bleues méditerranéennes. Je discuterai de l'implication de cette variation entre populations dans les prochains paragraphes.

## 3.2 Adaptation aux changements climatiques

Les mésanges à Muru-CB réduisent leur taille de ponte en fonction de la température avant la ponte, mais la taille de ponte ne mitige pas les effets de la température durant l'élevage sur le succès reproducteur. Ceci suggère que la réduction de taille de ponte n'est pas adaptative dans cette population. Cette réduction pourrait plutôt être due à l'apparition d'une contrainte physiologique en réponse à l'augmentation de la température avant la ponte. La taille de ponte

moyenne a diminué durant la période d'étude à Piriu. De plus, les mésanges ont récemment commencé à réduire leur taille de ponte en fonction d'un signal de température avant l'élevage qui prédit de façon fiable la température durant l'élevage. Conséquemment, la température durant l'élevage n'a plus d'effet sur le succès reproducteur de ces oiseaux dans les dernières années. Ces résultats suggèrent que les mésanges à Piriu se sont adaptées à des températures plus chaudes durant l'élevage en réduisant leur taille de ponte, et cette adaptation est en partie due à la plasticité individuelle de la taille de ponte.

En somme, nos résultats montrent que les réponses des populations aux changements climatiques peuvent varier même pour des populations vivant dans des environnements globalement similaires (Muru-CB – Muru-CV : 6 km de distance ; Muru-CV – Piriu-CV : 24 km de distance) et pour des populations connectées par flux génétique (Dubuc-Messier *et al.*, 2018). Cette observation souligne la complexité de faire des prédictions à grande échelle sur les réponses des populations naturelles en réponse aux changements climatiques (Shaver *et al.*, 2000).

### 3.3 Limitations de l'étude

Les changements climatiques causés par l'activité humaine sont très complexes et affectent une multitude de variables environnementales différentes qui ont un impact sur les populations naturelles (Parmesan, 2006; Pecl *et al.*, 2017; Jackson *et al.*, 2009). L'augmentation des températures moyennes ne représente qu'une facette des changements climatiques. Des changements des patrons de précipitation (Trenberth, 2011), et d'événements climatiques extrêmes (Easterling *et al.*, 2000) sont aussi répertoriés et certaines études montrent des effets de la précipitation et des extrêmes de températures sur la reproduction et

la survie en milieu naturel (Lloyd, 2008; Román-Palacios et Wiens, 2020). Ainsi, l'utilisation de la température moyenne comme seule variable environnementale dans notre étude limite notre compréhension globale des potentiels effets des changements climatiques dans notre étude. Ce dernier point est autant plus vrai lorsque nous nous intéressons à la plasticité phénotypique. Dans un environnement fluctuant, un organisme pourrait utiliser plusieurs signaux basés sur différentes variables de leur environnement pour moduler le phénotype d'un trait (Chevin et Lande, 2015a). Dans le cas où la plasticité individuelle d'un trait serait influencée par plusieurs signaux non identifiés, l'analyse de cette plasticité face à une seule variable peut conduire à une mauvaise interprétation de la norme de réaction (Chevin et Lande, 2015a). Par exemple, chez les têtards de la grenouille rousse (*Rana temporaria*), leur norme de réaction de défense face à la présence de prédateurs change en fonction de la densité de population (Teplitsky et Laurila, 2007). Ne pas prendre en compte la densité de population dans cette étude biaiserait l'estimation de la norme de réaction. Dans nos populations, il est possible que des signaux non identifiés influencent la plasticité de la taille de ponte des mésanges, par exemple, la densité de population, l'information sociale ou la quantité de précipitation. Une étude sur la plasticité individuelle dans les mêmes populations de mésanges bleues que celles utilisées dans cette étude a détecté un effet de la température, mais aucun effet de la précipitation sur la date de ponte (Bonamour *et al.*, 2019). Ainsi, même si j'ai des raisons de croire que la précipitation ne devrait pas affecter la taille de ponte dans nos populations, notre étude ne permet pas d'exclure cette hypothèse.

Pour ce projet de recherche, j'ai adopté une approche observationnelle qui me permet d'utiliser l'ensemble des données du suivi à long terme de trois populations de mésanges bleues corses. Les résultats montrent donc des corrélations entre les différentes variables sans inférer de liens de causalité. Ainsi,

l'interprétation de nos résultats est limitée à des explications possibles des liens entre nos variables. Le grand nombre d'observations dont je dispose me permet d'inclure plus de variables dans mes modèles tout en ayant suffisamment de puissance. Ainsi, j'augmente ma capacité à détecter les effets d'importance. Malgré tout, je ne peux pas exclure que ces corrélations sont possiblement dues à l'effet d'autres variables non mesurées ou non-prises en compte dans nos modèles.

Toutes les analyses de mon projet de recherche sont faites à l'échelle des populations. J'utilise des données répétées pour détecter des effets sur la moyenne des individus des différentes populations. Ceci me permet d'étudier comment la moyenne des différents traits varie entre les populations et dans le temps. Cependant, notre étude ne permet pas d'inférer sur la dynamique intrapopulationnelle qui est à l'origine de ces variations. Comme la sélection naturelle agit sur l'individu, des différences de moyennes populationnelles ne permettent pas d'établir les mécanismes responsables de la sélection à l'échelle de l'individu.

### 3.4 Directions futures

Ce projet soulève des pistes de réflexion entourant les facteurs qui influencent la capacité d'adaptation des populations face aux environnements futurs. Nos résultats montrent une association entre des traits d'histoire de vie et des traits de train de vie ainsi que des réponses aux changements climatiques au niveau populationnel. En effet, la population qui montre de la plasticité phénotypique adaptative est aussi la population qui montre un train de vie plus « lent » et des traits d'histoire de vie plus conservateurs parmi les trois. Les mésanges à Piriù-CV pondent en moyenne moins d'œufs, vivent plus longtemps (Charmantier *et al.*, 2016), ont une plus grande probabilité de survie (Bastianelli



*et al.*, 2021) et montrent des phénotypes comportementaux moins risquophiles (Dubuc-Messier *et al.*, 2017) comparé aux deux autres populations. Ce résultat est en accord avec la théorie qui prédit que la plasticité phénotypique adaptative devrait être associée à des traits de vie plus « lent » (Snell-Rood *et al.*, 2018). En réduisant leur taille de ponte, les mésanges de Piriu-CV réduisent leur effort reproducteur tout en maintenant leur succès reproducteur constant. Ceci leur permet de limiter les coûts associés à un trop grand effort de reproduction sur leur survie (Roff, 1993). De plus, les mésanges bleues ayant un train de vie plus « lent » assument le coût de reproduction associé à l'effort reproducteur sur une courte période, alors que les mésanges plus « rapides » accumulent le coût de reproduction tout au long de leur vie (Patrick *et al.*, 2022). Ainsi, les différences de train de vie à l'échelle intrapopulationnelle pourraient potentiellement expliquer les différences de réponses entre les populations aux changements climatiques. Cependant, nos résultats ne permettent pas de confirmer ou d'infirmer le rôle de ces traits sur la capacité d'adaptations des populations. Ainsi, l'étude des différences intrapopulationnelles de plasticité individuelle en taille de ponte sur plusieurs populations différentes pourra déterminer le rôle que la variation des traits d'histoire de vie et de train de vie joue sur la capacité d'adaptation des populations en réponse aux changements climatiques.

## ANNEXE A

### SUPPLEMENTARY MATERIALS OF CHAPTER 2

#### A.1 Reanalysis and thermochrons time series correlations

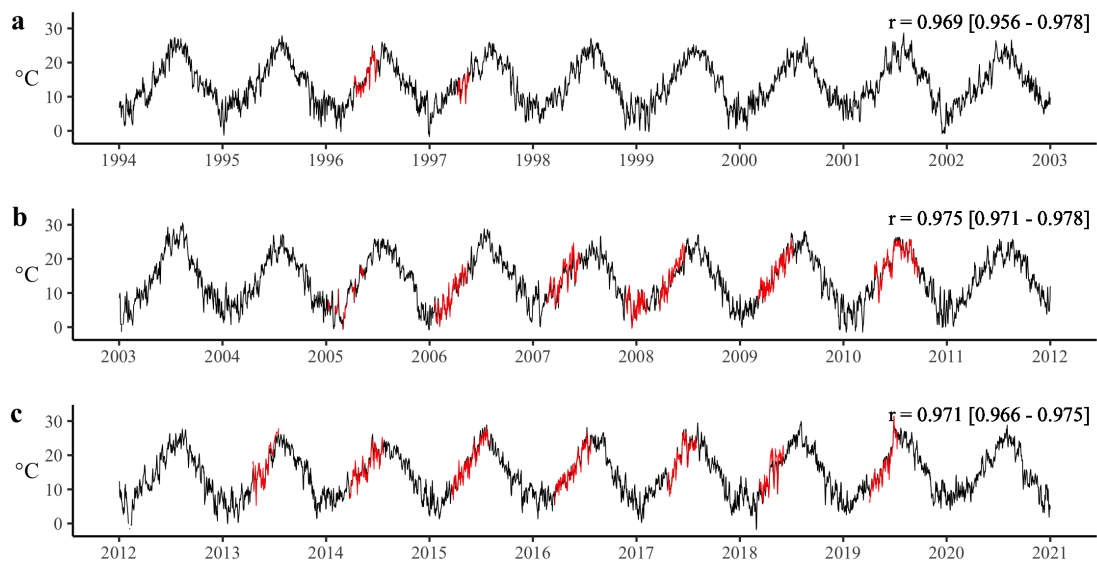


FIGURE A.1 – Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of D-Rouvière in France is represented by the black line. The red line represents daily mean temperatures extracted from thermochrons placed outside nestboxes throughout the D-Rouvière sites. Time series were divided in periods (*a* : 1994–2002 [ $n = 126$  days], *b* : 2003–2011 [ $n = 737$  days] and *c* : 2012–2020 [ $n = 761$  days]) to test if the accuracy of the data from the reanalysis changed through time compared to thermochrons data. For each period, we calculated the Pearson’s correlation coefficient ( $r$ ) and 95 % confidence interval indicated on the top right corner of each panel.

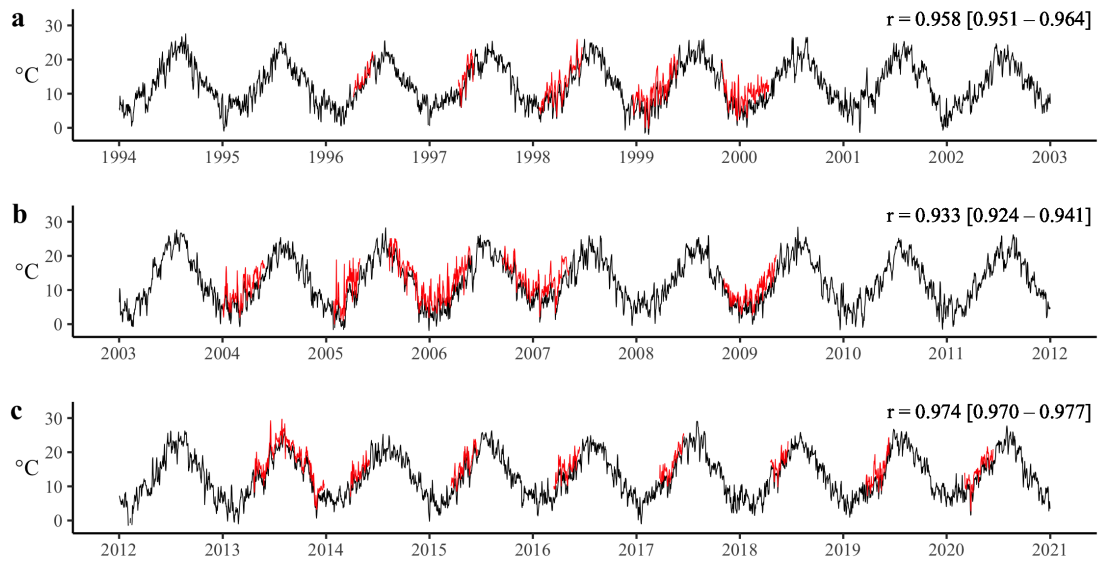


FIGURE A.2 – Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of D-Muru in Corsica is represented by the black line. The red line represents daily mean temperatures extracted from thermochrons placed outside nestboxes throughout the D-Muru sites. Time series were divided in periods (*a* : 1994–2002 [ $n = 611$  days]), *b* : 2003–2010 [ $n = 951$  days] and *c* : 2013–2020 [ $n = 838$  days]) to test if the accuracy of the data from the reanalysis changed through time compared to thermochrons data. For each period, we calculated the Pearson’s correlation coefficient ( $r$ ) and 95 % confidence interval indicated on the top right corner of each panel.

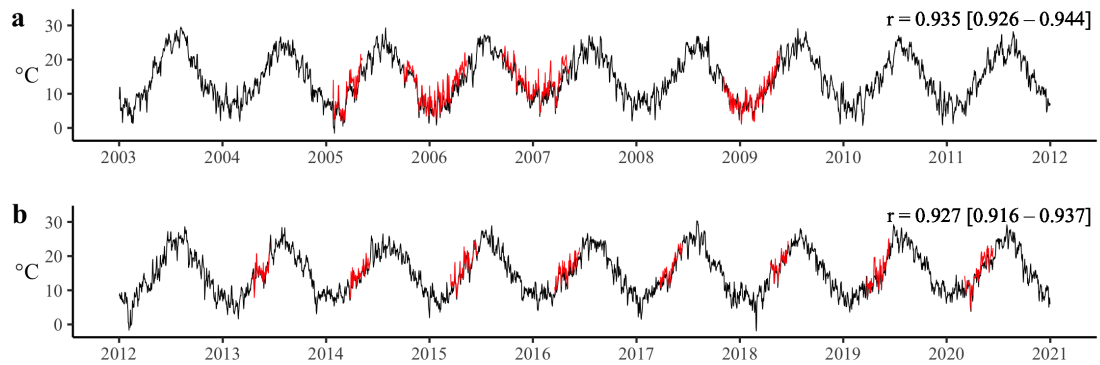


FIGURE A.3 – Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 2003 to 2020 for the Blue tit population of E-Muru in Corsica is represented by the black line. The red line represents daily mean temperatures extracted from thermochrons placed outside nestboxes throughout the E-Muru sites. Time series were divided in periods (*a* : 2003–2011 [ $n = 760$  days]) and *b* : 2012–2020 [ $n = 640$  days]) to test if the accuracy of the data from the reanalysis changed through time compared to thermochrons data. For each period, we calculated the Pearson’s correlation coefficient ( $r$ ) and 95 % confidence interval indicated on the top right corner of each panel.

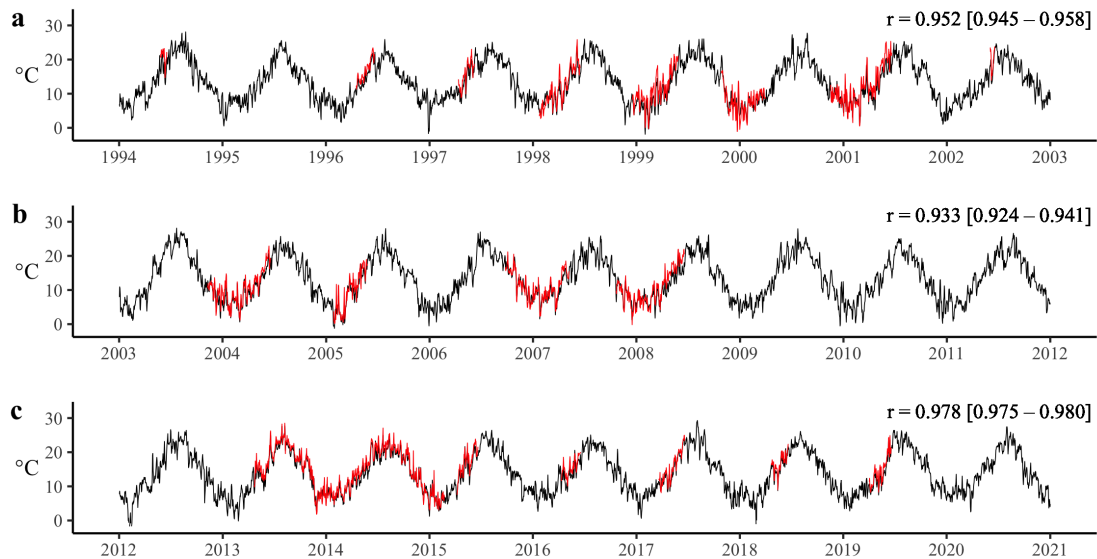


FIGURE A.4 – Time series of daily mean temperatures from the ERA5-Land reanalysis dataset from 1994 to 2020 for the Blue tit population of E-Piriu in Corsica is represented by the black line. The red line represents daily mean temperatures extracted from thermochrons placed outside nestboxes throughout the E-Piriu sites. Time series were divided in periods (*a* : 1994–2002 [ $n = 841$  days], *b* : 2003–2011 [ $n = 809$  days] and *c* : 2012–2020 [ $n = 1045$  days]) to test if the accuracy of the data from the reanalysis changed through time compared to thermochrons data. For each period, we calculated the Pearson’s correlation coefficient ( $r$ ) and 95 % confidence interval indicated on the top right corner of each panel.

## A.2 Sample size limitations in sliding window analysis

As the four populations present differences in sample sizes both through time (D-Rouvière : 1991–2020, D-Muru : 1993–2020, E-Muru : 1998–2020, E-Piriu : 1980–2020) and within year (D-Rouvière : 50 broods/year, D-Muru : 46 broods/year, E-Muru : 27 broods/year, E-Piriu : 29 broods/year), we investigated if those differences could influence sliding-window analysis in terms of our capacity to detect significant clutch size plasticity (Table 1). We therefore reduced the datasets for the populations of D-Rouvière, D-Muru and E-Piriu to the sampled years of 1998 to 2020, simulating the (shortest) study period of the E-Muru population. We then randomly sampled 27 broods for each year in the reduced datasets to simulate the sample size of the (smallest) sample size of the E-Muru population. The final reduced datasets comprised 610 broods for D-Rouvière, 616 broods for D-Muru and 561 broods for E-Piriu, accurately simulating the sample size in E-Muru (602 broods). We performed the same sliding-window analysis as described in the methods section on the reduced datasets for each populations and compared these results with the results on the full datasets to see if sample reduction affected the outcomes for each populations.

For the populations of D-Muru and E-Piriu, sample reductions did not affect our capacity to detect significant clutch size plasticity (Figure A5b,d). In both cases, the distributions of  $\Delta AIC$  (compared to the null model) of all tested windows and the locations of the best window were similar (Figure A5b,d). Moreover, the  $p$ -value for the non-randomize  $\Delta AIC$  of the reduced datasets did not differ compared to the full datasets (D-Muru : full dataset  $p\Delta AIC = <0.001$ , reduced dataset  $p\Delta AIC = 0.001$  ; E-Piriu : full dataset  $p\Delta AIC = 0.006$ , reduced dataset  $p\Delta AIC = 0.029$ ). For the population of D-Rouvière, sample reduction did affect our capacity to detect significant clutch size plasticity (Figure A5a). The distribution of  $p\Delta AIC$  of all tested windows and the location of the best window were different in the reduced dataset compared to the full dataset (Figure S5 a). The  $p$ -value for the non-randomize  $\Delta AIC$  of the reduced datasets indicates that the best model is not significantly better than a random model of temperature, which is not conforming with the results from the full dataset (D-Rouvière : full dataset  $p\Delta AIC = 0.012$ , reduced dataset  $p\Delta AIC = 0.147$ ).

These results suggest that we can not exclude the possibility that significant clutch size plasticity may be present, but undiscernable in the E-Muru population due to the limited sample size both through time and within year.

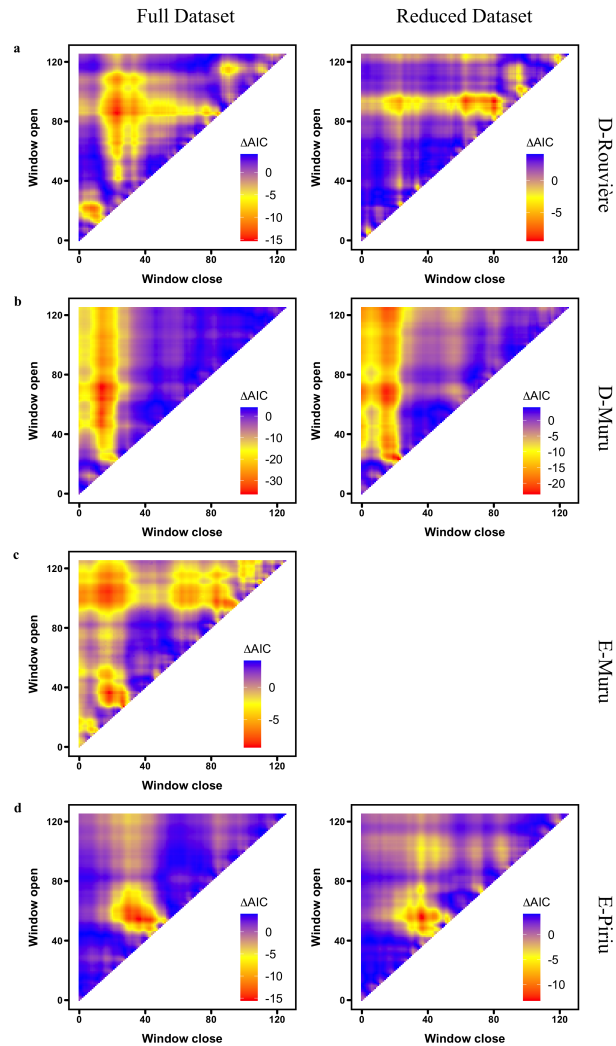


FIGURE A.5 – Distributions of  $\Delta AIC$  (compared to the null model) of all tested temperature windows on clutch size plasticity for the populations of D-Rouvière (a), D-Muru (b), E-Muru (c) and E-Piriu (d) on the full (left) and reduced (right) datasets. Fitted models :  $Clutch\ size \sim Hatching\ date + Temperature\ cue * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$ , null model :  $Clutch\ size \sim Hatching\ date + 1 * Year + (1|Female\ id.) + (1|Nestbox\ id.) + (1|Year)$  a) D-Rouvière, full dataset (1991–2020) :  $n = 1505$  broods; reduced dataset (1998–2020) :  $n = 610$  broods. b) D-Muru, full dataset (1993–2020) :  $n = 1294$  broods; reduced dataset (1998–2020) :  $n = 616$  broods. c) E-Muru, full dataset (1998–2020) :  $n = 602$  broods. d) E-Piriu, full dataset (1980–2020) :  $n = 1198$  broods; reduced dataset (1998–2020) :  $n = 561$  broods.

## RÉFÉRENCES

- Andreasson, F., Nord, A. et Nilsson, J. Å. (2018). Experimentally increased nest temperature affects body temperature, growth and apparent survival in blue tit nestlings. *Journal of Avian Biology*, 49(2). doi :10.1111/jav.01620
- Andrews, R. et Rand, A. S. (1974). Reproductive Effort in Anoline Lizards. *Ecology*, 55(6), 1317–1327. doi :10.2307/1935459
- Bailey, L. D. et van de Pol, M. (2016). Climwin : An R Toolbox for Climate Window Analysis. *PLoS ONE*, 11(12). doi :10.1371/journal.pone.0167980
- Bañbura, J., Blondel, J., de Wilde-Lambrechts, H., Galan, M. J. et Maistre, M. (1994). Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* : effects of years, territories and individuals. *Oecologia*, 100(4), 413–420. doi :10.1007/BF00317863
- Bañbura, J., Perret, P., Blondel, J., Sauvages, A., Galan, M. J. et Lambrechts, M. M. (2001). Sex differences in parental care in a corsican Blue Tit *Parus caeruleus* population. *Ardea*, 89(3), 517–526
- Barton, K., Version, M. B. et 2015, U. (2015). Package 'mumin'
- Bastianelli, O., Robert, A., Doutrelant, C., de Franceschi, C., Giovannini, P. et Charmantier, A. (2021). Identifying drivers of spatio-temporal variation in survival in four blue tit populations. *Peer Community Journal*, 1. doi :10.24072/pcjournal.17
- Bates, D., Kliegl, R., Vasishth, S. et Baayen, H. (2015a). Parsimonious Mixed Models. *arXiv preprint arXiv :1506.04967*
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. et Walker, S. C. (2015b). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). doi :10.18637/jss.v067.i01
- Bell, G. et Collins, S. (2008). Adaptation, extinction and global change. *Evolutionary Applications*, 1(1), 3–16. doi :10.1111/j.1752-4571.2007.00011.x
- Bêty, J., Gauthier, G. et Giroux, J. F. (2003). Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese : A test of the condition-dependent



- model of optimal clutch size. *American Naturalist*, 162(1), 110–121.  
doi :10.1086/375680
- Birget, P. L., Repton, C., O'Donnell, A. J., Schneider, P. et Reece, S. E. (2017). Phenotypic plasticity in reproductive effort : Malaria parasites respond to resource availability. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1860). doi :10.1098/rspb.2017.1229
- Blanchet, S., Clobert, J. et Danchin, É. (2010). The role of public information in ecology and conservation : An emphasis on inadvertent social information. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195, 149–168.  
doi :10.1111/j.1749-6632.2010.05477.x
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M. et Perret, P. (1991). Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88(1), 9–14. doi :10.1007/BF00328397
- Blondel, J., Maistre, M., Perret, P., Hurtrez-Boussès, S. et Lambrechts, M. M. (1998). Is the small clutch size of a Corsican blue tit population optimal? *Oecologia*, 117(1-2), 80–89. doi :10.1007/s004420050634
- Blondel, J., Thomas, D. W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P. et Lambrechts, M. M. (2006). A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of blue tits in Mediterranean habitat mosaics. *BioScience*, 56(8), 661–673. doi :10.1641/0006-3568(2006)56[661 :ATSOPA]2.0.CO ;2
- Bolker, B. M. (2015). Linear Mixed and Generalized Linear Mixed Models. *Ecological statistics : contemporary theory and application*, 309–333.  
doi :10.1201/9781351165761-5
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. et White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models : a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127–135. doi :10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bonamour, S., Chevin, L.-M., Charmantier, A. et Teplitsky, C. (2019). Phenotypic plasticity in response to climate change : the importance of cue variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 374(1768), 20180178. doi :10.1098/rstb.2018.0178
- Botero, C. A., Weissing, F. J., Wright, J. et Rubenstein, D. R. (2015). Evolutionary tipping points in the capacity to adapt to environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(1), 184–189. doi :10.1073/pnas.1408589111

- Both, C. et Visser, M. E. (2005). The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, *11*(10), 1606–1613. doi :10.1111/j.1365-2486.2005.01038.x
- Canale, C. I. et Henry, P. Y. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, *43*(1-2), 135–147. doi :10.3354/cr00897
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. et Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses : Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, *1*(5). doi :10.1126/sciadv.1400253
- Change, P. C. (2018). Global warming of 1.5° C. *World Meteorological Organization : Geneva, Switzerland*.
- Charmantier, A., Doutrelant, C., Dubuc-Messier, G., Fargevieille, A. et Szulkin, M. (2016). Mediterranean blue tits as a case study of local adaptation. *Evolutionary Applications*, *9*(1), 135–152. doi :10.1111/eva.12282
- Charmantier, A. et Gienapp, P. (2014). Climate change and timing of avian breeding and migration : Evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications*, *7*(1), 15–28. doi :10.1111/eva.12126
- Chen, W., Zhu, D., Ciais, P., Huang, C., Viovy, N. et Kageyama, M. (2019). Response of vegetation cover to CO<sub>2</sub> and climate changes between Last Glacial Maximum and pre-industrial period in a dynamic global vegetation model. *Quaternary Science Reviews*, *218*, 293–305. doi :10.1016/J.QUASCIREV.2019.06.003
- Chevin, L. M. et Lande, R. (2015a). Evolution of environmental cues for phenotypic plasticity. *Evolution*, *69*(10), 2767–2775. doi :10.1111/evo.12755
- Chevin, L. M. et Lande, R. (2015b). Evolution of environmental cues for phenotypic plasticity. *Evolution*, *69*(10), 2767–2775. doi :10.1111/evo.12755
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, *12*(1), 119–129. doi :10.1016/0022-5193(66)90188-3
- Craig, J. F. et Kipling, C. (1983). Reproduction effort versus the environment ; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. *Journal of Fish Biology*, *22*(6), 713–727. doi :10.1111/j.1095-8649.1983.tb04231.x
- Dall, S. R., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. et Stephens, D. W.

(2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(4), 187–193. doi :10.1016/j.tree.2005.01.010

Danchin, É., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. et Wagner, R. H. (2004). Public information : From nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305(5683), 487–491. doi :10.1126/science.1098254

Dawson, R. D., Lawrie, C. C. et O'Brien, E. L. (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring : Experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, 144(3), 499–507. doi :10.1007/s00442-005-0075-7

Delahaie, B., Charmantier, A., Chantepie, S., Garant, D., Porlier, M. et Teplitsky, C. (2017). Conserved G-matrices of morphological and life-history traits among continental and island blue tit populations. *Heredity*, 119(2), 76–87. doi :10.1038/hdy.2017.15

DeWitt, T. J., Sih, A. et Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(2), 77–81. doi :10.1016/S0169-5347(97)01274-3

Dubuc-Messier, G., Caro, S. P., Perrier, C., van Oers, K., Réale, D. et Charmantier, A. (2018). Gene flow does not prevent personality and morphological differentiation between two blue tit populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(8), 1127–1137. doi :10.1111/jeb.13291

Dubuc-Messier, G., Réale, D., Perret, P. et Charmantier, A. (2017). Environmental heterogeneity and population differences in blue tits personality traits. *Behavioral Ecology*, 28(2), 448–459. doi :10.1093/beheco/arw148

Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R. et Mearns, L. O. (2000). Climate extremes : Observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487), 2068–2074. doi :10.1126/science.289.5487.2068

Fletcher, K., Howarth, D., Kirby, A., Dunn, R. et Smith, A. (2013). Effect of climate change on breeding phenology, clutch size and chick survival of an upland bird. *Ibis*, 155(3), 456–463. doi :10.1111/ibi.12055

Fox, R. J., Donelson, J. M., Schunter, C., Ravasi, T. et Gaitán-Espitia, J. D. (2019). Beyond buying time : The role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 374(1768). doi :10.1098/rstb.2018.0174

Frederiksen, M., Harris, M. P., Daunt, F., Rothery, P. et Wanless, S. (2004).

Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, 10(7), 1214–1221.

doi :10.1111/j.1529-8817.2003.00794.x

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A. et Merilä, J. (2008). Climate change and evolution : Disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17(1), 167–178.

doi :10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x

Green, D. M. (2017). Amphibian breeding phenology trends under climate change : predicting the past to forecast the future. *Global Change Biology*, 23(2), 646–656. doi :10.1111/gcb.13390

Greño, J. L., Belda, E. J. et Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 41–49.

doi :10.1111/j.0908-8857.2008.04120.x

Groffman, P. M., Rustad, L. E., Templer, P. H., Campbell, J. L., Christenson, L. M., Lany, N. K., Soggi, A. M., Vadeboncoeur, M. A., Schaberg, P. G., Wilson, G. F., Driscoll, C. T., Fahey, T. J., Fisk, M. C., Goodale, C. L., Green, M. B., Hamburg, S. P., Johnson, C. E., Mitchell, M. J., Morse, J. L., Pardo, L. H. et Rodenhouse, N. L. (2012). Long-term integrated studies show complex and surprising effects of climate change in the northern hardwood forest. *BioScience*, 62(12), 1056–1066. doi :10.1525/bio.2012.62.12.7

Grosbois, V., Henry, P. Y., Blondel, J., Perret, P., Lebreton, J. D., Thomas, D. W. et Lambrechts, M. M. (2006). Climate impacts on Mediterranean blue tit survival : An investigation across seasons and spatial scales. *Global Change Biology*, 12(12), 2235–2249. doi :10.1111/j.1365-2486.2006.01286.x

Haaland, T. R., Wright, J., Tufto, J. et Ratikainen, I. I. (2019). Short-term insurance versus long-term bet-hedging strategies as adaptations to variable environments. *Evolution*, 73(2), 145–157. doi :10.1111/evo.13659

Halley, J. M. (1996). Ecology, evolution and 1/f-noise. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(1), 33–37. doi :10.1016/0169-5347(96)81067-6

Hämäläinen, A., Dammhahn, M., Aujard, F., Eberle, M., Hardy, I., Kappeler, P. M., Perret, M., Schliehe-Diecks, S. et Kraus, C. (2014). Senescence or selective disappearance? Age trajectories of body mass in wild and captive populations of a small-bodied primate. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 281(1791). doi :10.1098/rspb.2014.0830

Hanssen, S. A., Hasselquist, D., Folstad, I. et Erikstad, K. E. (2005). Cost of

reproduction in a long-lived bird : Incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 272(1567), 1039–1046. doi :10.1098/rspb.2005.3057

Hendry, A. P. (2016). Key questions on the role of phenotypic plasticity in eco-evolutionary dynamics. Dans *Journal of Heredity*, volume 107, 25–41. Oxford Academic. doi :10.1093/jhered/esv060

Hines, A. H. (1982). Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69(3), 309–320. doi :10.1007/BF00397496

Hirshfield, M. F. et Tinkle, D. W. (1975). Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72(6), 2227–2231. doi :10.1073/pnas.72.6.2227

Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B. et Inouye, B. D. (2000). Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(4), 1630–1633. doi :10.1073/pnas.97.4.1630

IPCC, A. (2013). Intergovernmental panel on climate change climate change fifth assessment report (AR5). *IPCC : Geneva, Switzerland*.

Jablonka, E. et Lamb, M. J. (2002). The changing concept of epigenetics. Dans *Annals of the New York Academy of Sciences*, volume 981, 82–96. New York Academy of Sciences. doi :10.1111/j.1749-6632.2002.tb04913.x

Jackson, S. T., Betancourt, J. L., Booth, R. K. et Gray, S. T. (2009). Ecology and the ratchet of events : Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19685–19692. doi :10.1073/pnas.0901644106

Lande, R. (2014). Evolution of phenotypic plasticity and environmental tolerance of a labile quantitative character in a fluctuating environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(5), 866–875. doi :10.1111/jeb.12360

Leimar, O. (1996). Life-history analysis of the Trivers and Willard sex-ratio problem. *Behavioral Ecology*, 7(3), 316–325. doi :10.1093/beheco/7.3.316

Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P. et Herve, M. (2018). Emmeans : Estimated marginal means, aka leastsquares means.

Lewontin, R. C. et Cohen, D. (1969). On population growth in a randomly varying environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*

- United States of America*, 62(4), 1056–1060. doi :10.1073/pnas.62.4.1056
- Lloyd, P. (2008). Rainfall as a breeding stimulus and clutch size determinant in South African arid-zone birds. *Ibis*, 141(4), 637–643.  
doi :10.1111/j.1474-919x.1999.tb07371.x
- Losdat, S., Helfenstein, F., Gaude, B. et Richner, H. (2011). Reproductive effort transiently reduces antioxidant capacity in a wild bird. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1218–1226. doi :10.1093/beheco/arr116
- Lourdais, O., Bonnet, X., Shine, R., Denardo, D., Naulleau, G. et Guillon, M. (2002). Capital-breeding and reproductive effort in a variable environment : A longitudinal study of a viviparous snake. *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 470–479. doi :10.1046/j.1365-2656.2002.00612.x
- Magel, J. M., Dimoff, S. A. et Baum, J. K. (2020). Direct and indirect effects of climate change-amplified pulse heat stress events on coral reef fish communities. *Ecological Applications*, 30(6), e02124. doi :10.1002/eap.2124
- Mazerolle, M. (2020). Package 'AICcmodavg'
- McNamara, J. (1998). Phenotypic plasticity in fluctuating environments : consequences of the lack of individual optimization. *Behavioral Ecology*, 9(6), 642–648. doi :10.1093/beheco/9.6.642
- McNamara, J. M. et Dall, S. R. (2010). Information is a fitness enhancing resource. *Oikos*, 119(2), 231–236. doi :10.1111/j.1600-0706.2009.17509.x
- Meril, J., Hendry, A. P. et Juha Meril, C. (2013). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity : the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7(1), 1–14. doi :10.1111/eva.12137
- Moran, N. A. (1992). The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139(5), 971–989. doi :10.1086/285369
- Moyes, K., Nussey, D. H., Clements, M. N., Guinness, F. E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J. M., Kruuk, L. E. et Clutton-Brock, T. H. (2011). Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. *Global Change Biology*, 17(7), 2455–2469.  
doi :10.1111/j.1365-2486.2010.02382.x
- Muñoz-Sabater, J., Dutra, E., Agustí-Panareda, A., Albergel, C., Arduini, G., Balsamo, G., Boussetta, S., Choulga, M., Harrigan, S., Hersbach, H., Martens, B., Miralles, D. G., Piles, M., Rodríguez-Fernández, N. J., Zsoter, E., Buontempo, C. et Thépaut, J. N. (2021). ERA5-Land : A state-of-the-art global reanalysis dataset for land applications. *Earth System Science Data*,

13(9), 4349–4383. doi :10.5194/essd-13-4349-2021

Murray, B. G. (2000). Measuring annual reproductive success in birds. *Condor*, 102(2), 470–473. doi :10.2307/1369665

Nakagawa, S. et Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. doi :10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x

Oostra, V., Saastamoinen, M., Zwaan, B. J. et Wheat, C. W. (2018). Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature Communications*, 9(1), 1–11. doi :10.1038/s41467-018-03384-9

Parker, G. A. et Smith, J. M. (1990). Optimality theory in evolutionary biology. *Nature*, 348(6296), 27–33. doi :10.1038/348027a0

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669. doi :10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. doi :10.1038/nature01286

Patrick, S. C., Réale, D., Potts, J. R., Wilson, A. J., Doutrelant, C., Teplitsky, C. et Charmantier, A. (2022). Differences in the temporal scale of reproductive investment across the slow-fast continuum in a passerine. *Ecology Letters*, 25(5), 1139–1151. doi :10.1111/ele.13982

Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I. C., Clark, T. D., Colwell, R. K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R. A., Griffis, R. B., Hobday, A. J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M. A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H. I., Martin, V. Y., McCormack, P. C., McDonald, J., Mitchell, N. J., Mustonen, T., Pandolfi, J. M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S. A., Scheffers, B. R., Shaw, J. D., Sorte, C. J., Strugnell, J. M., Sunday, J. M., Tuanmu, M. N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E. et Williams, S. E. (2017). Biodiversity redistribution under climate change : Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355(6332). doi :10.1126/science.aai9214

Perrins, C. M., Lebreton, J. D. J.-D. et Hiron, G. J. M. (1991). *Bird population studies : relevance to conservation and management*. Oxford University Press

- Perrins, C. M. et McCleery, R. H. (1989). Laying date and clutch size in the great tit. *Wilson Bulletin*, 101(2), 236–253
- Philippi, T. et Seger, J. (1989). Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(2), 41–44.  
doi :10.1016/0169-5347(89)90138-9
- Piersma, T. et Drent, J. (2003). Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5), 228–233.  
doi :10.1016/S0169-5347(03)00036-3
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity : Beyond Nature and Nurture* (johns hopk éd.), volume 89. JHU Press. doi :10.1038/sj.hdy.6800153
- Plotkin, H. (1997). *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*. Harvard University Press
- Porlier, M., Charmantier, A., Bourgault, P., Perret, P., Blondel, J. et Garant, D. (2012). Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time : between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1041–1051. doi :10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x
- Przybylo, R., Sheldon, B. C. et Merilä, J. (2000). Climatic effects on breeding and morphology : Evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 395–403. doi :10.1046/j.1365-2656.2000.00401.x
- R Core Team (2020). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Renaud, L. A., Pigeon, G., Festa-Bianchet, M. et Pelletier, F. (2019). Phenotypic plasticity in bighorn sheep reproductive phenology : from individual to population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(4).  
doi :10.1007/s00265-019-2656-1
- Rodríguez, S. et Barba, E. (2016). Nestling growth is impaired by heat stress : An experimental study in a mediterranean great tit population. *Zoological Studies*, 55. doi :10.6620/ZS.2016.55-40
- Roff, D. (1993). *Evolution of life histories : theory and analysis*. Springer Science & Business Media
- Román-Palacios, C. et Wiens, J. J. (2020). Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *PNAS*, 117(8), 4211–4217. doi :10.5061/dryad.4tmpg4f5w
- Sæther, B. E. et Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating



- environments. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(5), 273–281.  
doi :10.1016/j.tree.2015.03.007
- Schlicht, E. et Kempenaers, B. (2015). Immediate effects of capture on nest visits of breeding blue tits, *Cyanistes caeruleus*, are substantial. *Animal Behaviour*, 105, 63–78. doi :10.1016/j.anbehav.2015.04.010
- Schlichting, C. D. et Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution : A Reaction Norm Perspective*. Sinauer associates incorporated. doi :10.2307/2419653
- Schmidt, K. A., Dall, S. R. et van Gils, J. A. (2010). The ecology of information : An overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, 119(2), 304–316. doi :10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F. S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L. et Rustad, L. (2000). Global warming and terrestrial ecosystems : A conceptual framework for analysis. *BioScience*, 50(10), 871–882.  
doi :10.1641/0006-3568(2000)050[0871 :GWATEA]2.0.CO ;2
- Simons, A. M. (2011). Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 278(1712), 1601–1609. doi :10.1098/rspb.2011.0176
- Simons, A. M. et Roff, D. A. (1994). The effect of environmental variability on the heritabilities of traits of a field cricket. *Evolution*, 48(5), 1637–1649.  
doi :10.1111/j.1558-5646.1994.tb02201.x
- Smith, H. G., Kallander, H. et Nilsson, J.-A. (1989). The Trade-Off Between Offspring Number and Quality in the Great Tit *Parus major*. *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 383. doi :10.2307/4837
- Snell-Rood, E. C. et Ehlman, S. M. (2021). Ecology and Evolution of Plasticity. In *Phenotypic Plasticity & Evolution* 139–160. CRC Press
- Snell-Rood, E. C., Kobiela, M. E., Sikkink, K. L. et Shephard, A. M. (2018). Mechanisms of plastic rescue in novel environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 331–354.  
doi :10.1146/annurev-ecolsys-110617-062622
- Sousa, N. O. et Marini, M. Â. (2013). A negative trade-off between current reproductive effort and reproductive success : An experiment with clutch-size in a tropical bird. *Emu*, 113(1), 8–18. doi :10.1071/MU11102
- Stockley, P. et Seal, N. J. (2001). Plasticity in reproductive effort of male dung flies (*Scatophaga stercoraria*) as a response to larval density. *Functional*

- Ecology*, 15(1), 96–102. doi :10.1046/j.1365-2435.2001.00496.x
- Sultan, S. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants : A case study in ecological development. Dans *Evolution and Development*, volume 5, 25–33. doi :10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x
- Teplitsky, C. et Laurila, A. (2007). Flexible defense strategies : Competition modifies investment in behavioral vs. morphological defenses. *Ecology*, 88(7), 1641–1646. doi :10.1890/06-1703.1
- Testa, J. W. et Adams, G. P. (1998). Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 79(4), 1345–1354. doi :10.2307/1383026
- Thomas, D. W., Bourgault, P., Shipley, B., Perret, P. et Blondel, J. (2010). Context-dependent changes in the weighting of environmental cues that initiate breeding in a temperate passerine, the Corsican Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*). *Auk*, 127(1), 129–139. doi :10.1525/auk.2009.09141
- Thomson, D. L., Monaghan, P. et Furness, R. W. (1998). The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73(3), 293–304. doi :10.1111/j.1469-185X.1998.tb00032.x
- Tinbergen, J. M. et Boerlijst, M. C. (1990). Nestling Weight and Survival in Individual Great Tits (*Parus major*). *The Journal of Animal Ecology*, 59(3), 1113. doi :10.2307/5035
- Trenberth, K. E. (2011). Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*, 47(1-2), 123–138. doi :10.3354/cr00953
- Tufto, J. (2000). The evolution of plasticity and nonplastic spatial and temporal adaptations in the presence of imperfect environmental cues. *American Naturalist*, 156(2), 121–130. doi :10.1086/303381
- van de Pol, M., Bailey, L. D., McLean, N., Rijdsdijk, L., Lawson, C. R. et Brouwer, L. (2016). Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10), 1246–1257. doi :10.1111/2041-210X.12590
- Vedder, O., Bouwhuis, S. et Sheldon, B. C. (2013). Quantitative Assessment of the Importance of Phenotypic Plasticity in Adaptation to Climate Change in Wild Bird Populations. *PLoS Biology*, 11(7), e1001605. doi :10.1371/journal.pbio.1001605
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world ; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B : Biological*

*Sciences*, 275(1635), 649–659. doi :10.1098/rspb.2007.0997

West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press. doi :10.1038/hdy.2015.14

Williams, G. C. (1966). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687–690. doi :10.1086/282461

Winkler, D. W., Dunn, P. O. et McCulloch, C. E. (2002). Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(21), 13595–13599. doi :10.1073/pnas.212251999

Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R. et Stenseth, N. C. (2002). Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 269(1500), 1523–1528. doi :10.1098/rspb.2002.2047

Young, B. E. (1996). An experimental analysis of small clutch size in tropical house wrens. *Ecology*, 77(2), 472–488. doi :10.2307/2265623