



Comprendre la stratégie migratoire de trois espèces de grives du genre *Catharus* à l'aide d'un réseau innovateur de radio-téléométrie

Mémoire

Camille Bégin Marchand

Maîtrise en sciences forestières - avec mémoire
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

© Camille Bégin Marchand, 2019

**Comprendre la stratégie migratoire de trois espèces de grives du genre
Catharus à l'aide d'un réseau innovateur de radio-télémetrie**

Mémoire

Camille Bégin Marchand

Sous la direction de :

André Desrochers, directeur de recherche
Junior A. Tremblay, codirecteur de recherche

Résumé

Une meilleure connaissance des stratégies migratoires à l'échelle des espèces, des populations et des individus devrait faciliter l'identification de facteurs limitants et des défis rencontrés par les migrateurs. Les grives (*Catharus* spp.) de l'est de l'Amérique du nord semblent suivre le corridor de migration de l'Atlantique pour rejoindre leur aire d'hivernage plus au sud à l'automne. Jusqu'à récemment, les technologies ne nous permettaient pas de déterminer les différences entre les espèces, les populations et les individus à un niveau de résolution plus élevé. Cette étude compare les stratégies migratoires automnales individuelles de la Grive à dos olive, de la Grive de Bicknell et de la Grive à joues grises grâce à un réseau coordonné de radio-téléométrie, dont les récepteurs sont déployés dans l'est du Canada et des États-Unis. Les routes migratoires, la vitesse de migration et la variabilité interindividuelle ont été analysées. La Grive à dos olive migrait plus à l'ouest et utilisait davantage l'axe du Saint-Laurent et des Grands Lacs que la Grive de Bicknell et la Grive à joues grises, ces dernières longeant davantage la côte Atlantique. Les haltes migratoires utilisées par les trois espèces semblaient plus fréquentes au sud-est des États-Unis que plus au nord. Cependant, la progression vers le sud de la Grive à joues grises était plus rapide que celle des deux autres espèces. Les trois espèces avaient une variabilité individuelle importante (> 10 degrés) dans leur longitude maximale de migration. Dans une perspective de conservation, ces différences pourraient se traduire en enjeux différents entre les espèces, les populations et les régions. Les résultats de cette étude illustrent d'une nouvelle manière la polyvalence des stratégies migratoires chez des espèces aux caractéristiques écologiques similaires, et gagneront à être intégrés dans des efforts de synthèse visant une connaissance plus profonde des enjeux liés à la migration des oiseaux.

Abstract

A better knowledge of the migratory strategies at species, population and individual levels should facilitate the identification of limiting factors and challenges faced by migrants. *Catharus* thrushes from eastern North America appear to follow the Atlantic migration corridor to reach their wintering grounds further south in the fall. Until recently, technologies did not allow us to determine the differences between species, populations and individuals at a greater resolution. This study compares the individual fall migration strategies of the Swainson's Thrush, the Bicknell's Thrush and the Gray-cheeked Thrush using a coordinated radio-telemetry network, which receiving stations are deployed in eastern Canada and the United States. Migration routes, migration paces, and individual variability were analyzed. The Swainson's Thrush migrated further west along the St. Lawrence River and the Great Lakes than Bicknell's Thrush and Gray-cheeked Thrush, which migrated along the Atlantic coast. Stopovers by the three species appeared more frequent on the southeastern United States than further North. However, Gray-cheeked Thrushes migrated faster than the other two species. Conspecifics exhibited significant individual variability (> 10 degrees) in maximum migration longitude. From a conservation perspective, these differences could translate into different stakes depending on species, populations and regions. The results of this study illustrate in a new way the versatility of migration strategies within species with similar ecological characteristic, and will benefit from being integrated into synthesis efforts aiming a deeper knowledge of the issues related to bird migration.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract.....	iv
Table des matières	v
Liste des figures.....	vii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des abréviations, sigles, acronymes	ix
Remerciements.....	xi
Avant-propos	xii
Introduction	1
1. Compréhension générale de la migration et quelques définitions	1
2. Des connaissances encore fragmentaires	2
3. Les technologies pour étudier les routes migratoires	4
4. La migration chez les grives du genre <i>Catharus</i>	7
5. Objectifs de l'étude.....	10
Chapitre 1: Comparing migration strategies of three <i>Catharus</i> thrush species using an innovative radio-telemetry network.....	12
1.1 Résumé	12
1.2 Abstract	12
1.3 Introduction.....	12
1.4 Methods.....	14
1.5 Results	22
1.6. Discussion	28
1.7 Conclusion.....	32
1.8 Acknowledgements	32
Conclusion générale	33
1. Des routes et des stratégies migratoires différentes à l'échelle de l'espèce	33
2. Des différences à l'échelle individuelle grâce au réseau Motus	35
3. Vers une approche comparative.....	37
Bibliographie	38
Annexe A.	48
Annexe B.	50
Annexe C.	52

Annexe D.....	53
Annexe E.....	56
Annexe F.....	58
Annexe G.....	59
Annexe H.....	61
Annexe I.....	62
Annexe J.....	63

Liste des figures

Figure 1. Le réseau Motus en Amérique du Nord (www.motus.org)	7
Figure 2. Study area of the three tagging locations. Forêt Montmorency (FM), Observatoire d'oiseaux de Tadoussac (OOT) and Parc national des Monts-Valin (MV).....	15
Figure 3. Distribution of the Motus receiving stations on the American continent in fall of 2015 (orange), 2016 (yellow) and 2017 (red).....	17
Figure 4. Distribution of the Motus receiving stations in Quebec in fall of 2015 (orange), 2016 (yellow) and 2017 (red).	17
Figure 5. Motus receiving stations with at least one detection for each species, by tagging location	22
Figure 6. Estimated variation of R (Mantel partial) and p value according to the grid size (degrees) after 9999 permutations. Black color correspond to species tagged at FM-MV and blue color correspond to species tagged at OOT.	23
Figure 7. Individual variation of the westernmost detection (longitude), mean (black point), standard error (error bars) and density, separated by tagging location.....	24
Figure 8. Number of individuals detected between 45°N and 30°N per species. Detections from clusters of receiving stations were grouped by 0.1° grid squares.....	25
Figure 9. Migration pace for each individual's steps	26
Figure 10. Probability of stopover according to latitude among GCTH, BITH and SWTH. Location of each colored point was added with random variation ($\alpha = 0.05$). X axis is reversed to facilitate visualisation of southward progression.....	27
Figure 11. Migration pace of GCTH, BITH and SWTH for direct steps (≥ 30 km/h).....	28

Liste des tableaux

Table 1. Number of transmitters deployed, removed from the dataset and detected in the Motus network by year..... 18

Table 2. Species and tagging location involved in the 4 comparisons of longitude of migration route. 19

Table 3. Competing models to determine variables that influence the number of individuals detected for each species at each cluster of receiving stations (grouped by 0.1° grid squares). Variables: Longitude (Lon), Latitude (Lat), Species (sp). The * indicates that a statistical interaction between the effects of both variables was included in the model..... 20

Table 4. Global model estimates of number of individuals, standard errors and CI intervals, corrected for overdispersion with inflation factor (\hat{c}) = 1.4. Significant estimates are in bold characters. Confidence intervals were estimated using the best model supporting 99% of the weight of QAICc. Reference level is GCTH. 24

Table 5. Model-averaged estimates of number of individuals, unconditional standard errors and CI intervals. Significant estimates are in bold characters. Interaction terms used with shrinkage. Reference level is BITH. Overdispersion of model was corrected with inflation factor (\hat{c}) = 2.2..... 25

Liste des abréviations, sigles, acronymes

AIC	Akaike information criterion
AICc	Akaike information criterion corrected for small sample size
BITH	Bicknell's Thrush
CI	Confidence interval
FM	Forêt Montmorency
GCTH	Gray-cheeked Thrush
GRBI	Grive de Bicknell
GRDO	Grive à dos olive
GRJG	Grive à joues grises
MV	Parc national des Monts-Valin
OOT	Observatoire d'oiseaux de Tadoussac
SE	Standard error
SWTH	Swainson's Thrush

*J'aimerais dédier ce mémoire à l'Observatoire
d'Oiseaux de Tadoussac et à tous les gens
passionnés et inspirants qui contribuent à faire de
cet endroit un lieu d'apprentissage et d'échanges
exceptionnel*

Remerciements

J'aimerais remercier les gens du réseau Motus – Stuart Mackenzie, Zoe Crysler et Phil Taylor, pour m'avoir permis de réaliser ce projet et pour leur soutien technique lors des analyses. Merci à l'équipe d'Explos-Nature et du Centre d'études de la forêt pour tout le soutien. J'aimerais aussi souligner le dévouement des fidèles bénévoles de l'Observatoire d'oiseaux de Tadoussac et des assistants de terrains d'Environnement et Changement climatique Canada, sans qui les données n'auraient pas pu être récoltées. Merci aussi au personnel de la Forêt Montmorency et à Claude Pelletier et son équipe de gardes-parc du parc national des Monts-Valin pour avoir facilité la réalisation de mes travaux de terrain.

J'aimerais remercier Yves Aubry d'avoir partagé avec moi ses précieuses connaissances sur la Grive de Bicknell et ses techniques de terrain, mais aussi pour son soutien tout au long de ma maîtrise. Sa ténacité et sa persévérance sont une réelle inspiration. Je voudrais remercier également Jean-Daniel Fiset de m'avoir accompagnée sur le terrain avec une motivation à toute épreuve. Merci aussi à François Gagnon pour son soutien technique lors des analyses.

Merci à Pascal Côté, directeur et bagueur en chef de l'Observatoire d'oiseaux de Tadoussac, collègue et ami, pour sa disponibilité, ses conseils, son implication, son éternelle reconnaissance et son humour toujours bien placé. Je remercie sincèrement André Desrochers et Junior A. Tremblay pour leur encadrement et leur efficacité, pour m'avoir encouragée à sortir de ma zone de confort et pour m'avoir donné confiance. Leurs connaissances transmises tout comme leur intérêt depuis les premiers instants furent essentielles à la réussite de ce projet.

Merci à mes amis, mon laboratoire improvisé, pour m'avoir offert leur soutien au fil de ce projet et pour leurs précieux conseils.

Finalement, merci infiniment à mes parents, à ma sœur et à Louis-Georges qui m'ont accompagnée dans ce projet avant même qu'il ne soit commencé et qui m'ont suivie à travers toutes les différentes étapes.

Avant-propos

Ce projet d'étude a été financé par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et Environnement et Changement climatique Canada. Je certifie être l'auteure principale de ce document. Les données utilisées sont la propriété d'Environnement et Changement climatique Canada. J'ai apporté ma participation dans la collecte de données, c'est-à-dire la capture, la prise de mesure, la confection et la pose des émetteurs sur les individus marqués, la compilation des données et les analyses statistiques des données. Ce mémoire contient un article qui sera soumis, après évaluation, à la revue scientifique *The Auk*. La soumission de l'article est prévue pour 2019 et explique la raison pour laquelle le chapitre principal est rédigé en anglais. Mon directeur de recherche, André Desrochers, mon co-directeur de recherche, Junior A. Tremblay et le directeur de l'OOT, Pascal Côté, m'ont aidé à élaborer ce projet et m'ont conseillé lors de la réalisation de chacune des étapes. C'est pourquoi ils figurent comme co-auteurs de l'article.

CHAPITRE 1 Bégin Marchand, C., A. Desrochers, J. A. Tremblay and P. Côté. 2018. Comparing migration routes of three boreal *Catharus* species using an coordinated radio-telemetry network.

Introduction

1. Compréhension générale de la migration et quelques définitions

La migration aviaire est un mouvement massif des populations entre une aire de reproduction et une aire d'hivernage. Dans l'hémisphère nord, plusieurs oiseaux quittent leur aire de reproduction se trouvant à des latitudes plus élevées à l'automne et migrent vers le sud pour hiverner. Au printemps, l'inverse se produit, permettant aux migrateurs d'accéder à l'abondance des ressources au nord pendant l'été (Alerstam 1990, Newton 2008).

Les individus qui migrent doivent parfois traverser de grandes étendues de territoire inhospitalières dans lesquelles les ressources sont absentes et où il est difficile, voire impossible de s'arrêter (une grande étendue d'eau ou un désert) (Newton 2008). En cours de route, les oiseaux effectuent fréquemment des pauses leur permettant de s'alimenter et de refaire le plein d'énergie (Berthold 2001). Ces arrêts sont appelés des haltes migratoires (angl. *stopover*) et elles permettent notamment à ces oiseaux de subvenir à leurs besoins énergétiques nécessaires pour franchir ces obstacles parfois vastes (Mehlman et al. 2005). En Amérique du Nord, les Grands Lacs, le golfe du Mexique, la mer des Caraïbes et l'océan Atlantique sont considérés comme d'importants éléments géographiques qui dessinent les routes migratoires des migrateurs néotropicaux. (Diehl et al. 2003, Newton 2008, Bonter et al. 2009, Faaborg et al. 2010). Il existe différents types de haltes migratoires. Certaines seront utiles à plusieurs individus d'espèces différentes et d'autres ne seront utiles qu'à certaines espèces, voire certains individus en fonction de leur condition physiologique individuelle ou des conditions météorologiques au moment de la migration (Mehlman et al. 2005).

La stratégie de migration peut être interprétée comme un compromis entre le temps, la dépense d'énergie et le risque de mortalité (Alerstam & Lindström 1990, Alerstam 2011). La stratégie migratoire inclue plusieurs paramètres notamment la vitesse de vol, le taux d'accumulation d'énergie et le temps de repos. On estime que l'importance relative des aspects temporel, énergétique ou de risque varie entre les individus, selon leurs adaptations physiologiques et leurs attributs génétiques (Alerstam et al. 2003, Hedenström 2008). Une stratégie migratoire, par conséquent, est un ensemble de décisions qu'un individu ou une espèce prend pour accomplir ce parcours. Cette stratégie comprend les mécanismes d'accumulation d'énergie, la distance de vol parcourue entre deux arrêts, la compensation due à la déviation par le vent, etc. (Alerstam & Lindström 1990, Weber & Houston 1997, Alerstam & Hedenström 1998, Liechti 2006, Alerstam 2011). Cette stratégie peut varier fortement à l'intérieur d'une espèce. Chaque stratégie est liée à la route migratoire choisie par un individu. Par exemple, chez le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), les individus arrivant les plus tardivement dans la baie du

Delaware, une halte migratoire importante pour compléter leur migration printanière, accumulent de l'énergie plus rapidement que les individus arrivés plus tôt lorsque les ressources alimentaires sont présentes en quantité suffisante (Atkinson et al. 2007).

La route migratoire d'un individu est le trajet parcouru pour se déplacer de son aire d'hivernage vers son aire de nidification au printemps, ou de son aire de nidification vers son aire d'hivernage à l'automne. Les routes migratoires ne sont pas nécessairement similaires à l'automne et au printemps. Un corridor de migration est l'aire géographique utilisée par une population, une espèce ou un groupe d'espèces au cours de leur cycle annuel (Galbraith et al. 2006). Ces corridors sont fortement associés aux conditions atmosphériques et météorologiques, et aux caractéristiques géographiques (Richardson 1978, Katzner et al. 2012a, La Sorte et al. 2014, 2016). Chaque route migratoire a son coût, ses bénéfices et ses contraintes, et il en est de même pour les corridors de migration (Galbraith et al. 2006, Kirby et al. 2008). Par exemple, une route ou un corridor peut être plus court et réduire la distance à parcourir alors qu'une route plus longue peut être favorisée par de meilleurs vents et réduire la quantité d'énergie requise.

Les attributs génétiques jouent un rôle important dans l'orientation de la migration (Berthold & Helbig 1992). Des individus issus du croisement entre deux populations de Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) ayant des orientations migratoires distinctes ont montré des orientations intermédiaires, soutenant l'importance de l'héritage génétique et des mécanismes internes (Helbig 1991). En plus des attributs génétiques, les oiseaux ont recours à différents mécanismes d'orientation et de navigation afin de se rendre à destination. Notamment, des études sur le Passerin indigo (*Passerina cyanea*) ont montré l'importance des repères célestes dans l'orientation de la migration (Emlen 1967a, b).

2. Des connaissances encore fragmentaires

Les migrants néotropicaux représentent les oiseaux qui nichent en Amérique du nord et qui hivernent dans les régions tropicales de l'Amérique (Newton 2008). Suite à un déclin de plusieurs populations de migrants néotropicaux de l'est du Canada et des États-Unis depuis le début des années 80 (Robbins et al. 1989), des ornithologistes ont tenté de comprendre les causes de ce déclin, notamment en évaluant le taux de mortalité à différentes périodes sur les aires de nidification et d'hivernage (Bohning-Gaese et al. 1993, Rappole & McDonald 1994, Sherry & Holmes 1996). Sur les aires de nidification, la perte d'habitat, la prédation et le parasitisme par le Vacher à tête brune (*Molothrus ater*) ont été identifiés comme des facteurs responsables du déclin des oiseaux chanteurs insectivores dans l'est des États-Unis (Bohning-Gaese et al. 1993). Or, une revue de littérature par Rappole & McDonald (1994) suggère que la diminution du nombre d'habitats de bonne qualité sur les aires d'hivernage serait la cause principale du déclin des oiseaux migrants. Ils proposent notamment d'observer si

la qualité de l'habitat de nidification est en baisse. Si tel est le cas, plus d'individus tenteraient de se reproduire dans des habitats de moins bonne qualité. Une étude comparant l'activité humaine sur différentes aires de nidification de la Paruline du Canada a démontré que certaines populations, principalement les populations de l'est, avaient déclinées par rapport à d'autres. Comme l'activité humaine est demeurée stable sur les différentes aires de nidification, mais que celle-ci a augmentée sur les aires d'hivernage des populations en question, il a été présumé que les conditions sur l'aire d'hivernage auraient davantage contribué au déclin de cette population. (Wilson et al. 2018).

Afin d'appuyer scientifiquement une politique de conservation des oiseaux, une compréhension profonde des facteurs limitant la survie annuelle des oiseaux est nécessaire. Par exemple, l'évaluation de l'impact de la déforestation sur différents habitats d'hivernage et de nidification utilisés par différentes populations de la Grive des bois (*Hylocichla mustelina*) a permis d'établir des priorités de conservation afin de protéger les habitats qui bénéficieront le plus à l'ensemble de l'espèce (Taylor & Stutchbury 2015). Les périodes transitoires telles que la migration sont moins bien documentées, notamment à cause du manque de connaissance des routes migratoires et donc des conditions que les oiseaux migrants rencontrent en route. Or, les événements rencontrés pendant la migration et les décisions prises par les individus pourraient avoir un impact sur la survie annuelle et le taux de reproduction des oiseaux migrants (Lepage et al. 2000, Sillett & Holmes 2002, Newton 2006, Faaborg et al. 2010). Par exemple, chez la Grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlanticus*), le succès reproducteur est plus élevé pour les femelles arrivant plus tôt sur leur aire de nidification (Bêty et al. 2004). Chez une population d'Hirondelles à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*) du Nebraska, l'arrivée sur un site de nidification peut être retardée par des événements météorologiques (Brown & Brown 2000), affectant ainsi le succès reproducteur des individus arrivés plus tard. Aussi, Sillett & Holmes (2002) ont estimé que le taux de mortalité de la Paruline bleue (*Setophaga caerulescens*) était plus élevé pendant les périodes migratoires qu'à l'extérieur de ces périodes. Le manque de nourriture lors des haltes migratoires, la compétition, la prédation et les mauvaises conditions météorologiques sont des facteurs qui pourraient affecter les taux de survie des oiseaux migrants (Newton 2006).

L'étude des routes et des stratégies migratoires à l'échelle de l'individu permet d'évaluer la variabilité interindividuelle. La plasticité phénotypique est nécessaire pour que le comportement migratoire puisse évoluer et s'adapter aux changements environnementaux (Coppack & Both 2002). Donc, une espèce dont la variabilité interindividuelle serait plus grande serait plus en mesure de répondre aux changements environnementaux occasionnés par le climat, la tenure des terres, etc. Mis à part les aspects physiologiques et les mécanismes d'orientation, le cadre conceptuel englobant l'étude des routes et des stratégies migratoires demeure superficiel, notamment en raison de la rareté de données précises à l'échelle de l'individu plutôt que de la population. Ce

manque de données provient entre autres de la difficulté à trouver une technologie efficace pour suivre individuellement les routes migratoires.

3. Les technologies pour étudier les routes migratoires

C'est au 19^e siècle, grâce au **baguage** des oiseaux, que l'étude de la migration a pris son essor (Berthold 2001). Bien que le baguage ait permis de mieux comprendre les patrons de migrations chez certaines espèces repérables visuellement (les oies par exemple, Andersson et al. 2001), les faibles taux de recapture ne permettent pas de déterminer précisément les routes migratoires d'espèces de plus petite taille (Webster et al. 2002). En parallèle, le développement de nouvelles technologies lors des deux dernières décennies a permis de grandes avancées scientifiques et une meilleure compréhension du phénomène chez certains groupes d'espèces (Robinson et al. 2010), principalement ceux de plus grande taille.

Chez les oiseaux de moyenne et grande dimension comme les rapaces et les limicoles, le développement de **récepteurs GPS**, combinés à des émetteurs satellitaires (ARGOS) a permis des avancées significatives dans la compréhension des stratégies migratoires. Cette technologie a permis de déterminer la stratégie de migration en boucle en sens horaire chez le Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) et l'influence du facteur éolien sur les routes migratoire de cette espèce (Klaassen et al. 2010). Il a aussi été possible de différencier les stratégies de vol de l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) de celles de l'Urubu à tête rouge (*Cathartes aura*) (Bohrer et al. 2012), et d'observer des différences individuelles en fonction des conditions météorologiques (Lanzone et al. 2012).

L'utilisation de **radars météo** a permis de comprendre comment la présence de chaînes de montagnes et des conditions atmosphériques tracent les corridors migratoires des rapaces et comment les conditions météorologiques et la topographie influencent les routes migratoires à l'échelle locale (Bruderer 1997, Gagnon et al. 2011, Farnsworth et al. 2016). L'étude des données tirées des radars a démontré que certains individus contournent les Grands Lacs alors que d'autres entreprennent une traversée et bénéficient des haltes migratoires en situées en bordure (Bruderer & Liechti 1998, Diehl et al. 2003, Archibald et al. 2017). En revanche, les radars ne permettent pas de distinguer les espèces migratrices entre elles, ce qui peut représenter un problème dans un contexte de compréhension générale et de conservation d'une espèce en particulier.

Par ailleurs, plusieurs études ont aussi eu recours aux **isotopes stables** contenus dans les plumes des oiseaux. Les passereaux muent, i.e. renouvellent leurs plumes de vol annuellement, ce qui assure une meilleure performance au vol (Howell & Pyle 1997). Les isotopes contenus dans les plumes nous informent de la localisation du lieu de croissance de la plume d'un individu grâce aux isotopes environnementaux accumulés par leur alimentation et permettent de déterminer approximativement la latitude à laquelle l'oiseau a effectué sa

mue (Hobson & Wassenaar 2008). Le type de plumes renouvelées, le lieu et le moment de ce renouvellement varient en fonction de l'espèce, de l'âge et d'autres facteurs extérieurs (Howell & Pyle 1997). Chez certaines espèces, cette mue a lieu au cours de la migration (Mazerolle & Hobson 2007). Cette donnée est donc pertinente pour déterminer les habitats fréquentés au cours de la migration. Une étude combinant les données des isotopes contenus dans les plumes, des marqueurs de l'ADN mitochondrial et des données de baguage a montré que les populations de Paruline jaune (*Setophaga petechia*) de l'est du Canada suivent la côte est des États-Unis et traversent le golfe du Mexique à partir de la Floride, en passant par les Caraïbes et les Antilles (Boulet et al. 2006). Par contre, cette technique ne permet pas une grande précision longitudinale (Dunn et al. 2006). Combinée à d'autres technologies telles que les géolocalisateurs (angl. *geolocators*), l'analyse des isotopes permet de dévoiler avec plus de précision les routes migratoires (Hobson & Kardynal 2015).

Les **géolocalisateurs** calculent la longitude et la latitude d'un individu marqué en fonction de la photopériode (Burger & Shaffer 2008, Stutchbury et al. 2009). Dans un premier temps, cette technologie a permis de déterminer les routes migratoires d'oiseaux de grande taille et de comprendre les différences individuelles (Thorup et al. 2003, Burger & Shaffer 2008). Depuis une dizaine d'années seulement, des géolocalisateurs ultralégers permettent de suivre des oiseaux de moins de 100 g, voire jusqu'à 10 g, pendant plusieurs mois au cours de leur migration (Fudickar et al. 2012, Stanley et al. 2012). Cette technologie a permis de nombreuses avancées scientifiques tant au niveau de la localisation des routes migratoires, des aires de nidification et d'hivernage, et du rythme migratoire, qu'au niveau du comportement migratoire, de la connectivité migratoire et de l'évolution des patrons de migration (McKinnon & Love 2018). Les géolocalisateurs ont entre autres permis de déterminer la variabilité individuelle des routes migratoires chez la Grive des bois (Stanley et al. 2012). Ces balises ont une précision qui peut varier entre 50 et 100 km (McKinnon et al. 2013). Par contre, elles doivent être récupérées afin d'accéder aux données et sont souvent dispendieuses, ce qui limite la quantité d'individus marqués.

Les **émetteurs VHF** sont souvent plus légers et moins coûteux que les géolocalisateurs. Cette technologie, appelée radio-télémetrie, a permis de mieux comprendre les mécanismes d'orientation des oiseaux en migration (Cochran et al., 2004). Traditionnellement, chaque émetteur est programmé à une fréquence distincte pour chaque oiseau. Les récepteurs ne peuvent donc détecter qu'un seul individu à la fois (Cochran et al., 1965). Une Grive à dos olive (*Catharus ustulatus*) équipée d'un émetteur a été suivie en voiture sur plus de 1500 km, de l'Illinois jusqu'au Manitoba (Cochran, 1987). Cette distance est considérable, mais insuffisante pour déterminer les routes migratoires à l'échelle continentale et requiert un effort de terrain démesuré par rapport à la quantité de données acquise.

Chez les passereaux de petite taille, la connaissance des routes migratoires, et particulièrement la compréhension des stratégies individuelles, demeure limitée par les technologies. Jusqu'à récemment, ces technologies, ne permettaient pas de suivre ces passereaux individuellement avec précision, sur plusieurs milliers de kilomètres. Certaines de ces technologies nécessitent de récupérer l'émetteur pour accéder aux données. De plus, elles ne permettent pas de suivre un nombre suffisant d'individus à faible coût pour fournir une information significative. En 2014, un **réseau coordonné de stations automatisées** de radio-téléométrie géré par différents chercheurs internationaux a été établi (Taylor et al. 2017). Ces stations, équipées d'antennes réceptrices, sont situées dans des zones de haut passage migratoire de passereaux et de limicoles (Figure 1). Sur la côte est du Canada, des États-Unis et jusqu'en Amérique du sud, on compte plus de 300 stations automatisées (Taylor et al. 2017). Chaque récepteur est programmé pour recevoir la même fréquence et cette fréquence est la même pour chaque émetteur posé sur un oiseau par un chercheur utilisant le réseau Motus. Chaque émetteur radio possède sa signature numérique unique, son « code ». Les nano-émetteurs peuvent être détectés jusqu'à 30 km d'un récepteur, mais la distance de détection varie en fonction du paysage, de la topographie, de la structure de l'habitat et de la présence de structures anthropiques (Taylor et al. 2011, 2017). Ainsi, un grand nombre d'oiseaux peuvent être marqués et ceux-ci peuvent être suivis sur de plus longues distances. Les données de tous les récepteurs à travers le réseau Motus sont rassemblées en une base de données centrale accessible grâce à un accès sécurisé au site Web de Motus (Birds Studies Canada, 2017). Le fonctionnement dépend de la collaboration de plusieurs chercheurs qui gèrent différentes stations automatisées réparties à travers le continent et chaque gestionnaire est responsable de déposer les données de ses stations automatisées dans la base de données centrale. Cette nouvelle technologie permet de déterminer les routes migratoires des oiseaux de petite taille, en grande quantité, à faible coût et à l'échelle d'un réseau répandu à travers l'Amérique du Nord. Cela permet donc de déterminer les routes migratoires d'espèces pour lesquelles celles-ci sont encore inconnues ou imprécises.

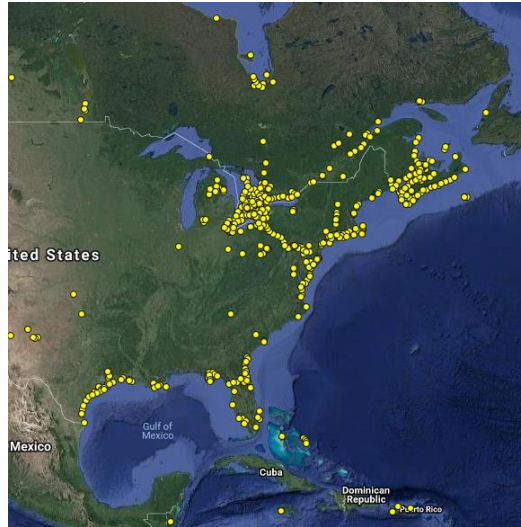


Figure 1. Le réseau Motus en Amérique du Nord (www.motus.org)

4. La migration chez les grives du genre *Catharus*

Les grives du genre *Catharus* sont des migrateurs nocturnes de longue distance, à l'exception de la Grive solitaire qui est un migrateur de courte de distance. De ce fait, elles ont souvent fait l'objet de recherches visant à mieux comprendre les mécanismes physiologiques leur permettant d'accomplir ce parcours migratoire et les différentes conditions dans lesquelles elles effectuent celui-ci (Bowlin et al. 2005, Cochran & Wikelski 2005). Trois espèces de grives du genre *Catharus* nichent dans les peuplements de conifères de la forêt boréale du Québec et migrent dans les régions tropicales: la Grive à dos olive, la Grive de Bicknell (*C. bicknelli*) et la Grive à joues grises (*C. minimus*, Annexe A.). Ces trois espèces ont une morphologie spécifique et requièrent des habitats différents se trouvant parfois sur des aires de nidification et d'hivernage distinctes. Il est donc probable que leurs stratégies et leurs routes migratoires se soient différenciées malgré leurs caractéristiques écologiques similaires.

La Grive à dos olive niche dans les forêts de conifères, de l'Alaska jusqu'à Terre-Neuve et dans l'est du Canada. Sa limite sud rejoint la frontière des États-Unis, à l'exception du sud des Prairies, des basses-terres du Saint-Laurent et du sud de la baie Georgienne en Ontario. Des populations nichent aussi à l'ouest et au centre des États-Unis (Mack & Yong 2000). Son habitat de nidification se retrouve principalement dans les forêts de sapins et d'épinettes d'une forte densité (Gauthier & Aubry 1995). Son aire de répartition hivernale débute au sud du Mexique et se prolonge jusqu'au nord de l'Amérique du Sud, incluant le nord du Venezuela, de la Colombie, de l'Équateur et du Pérou (Mack & Yong 2000, Restall et al. 2006). En migration, la Grive à dos olive semble fréquenter des habitats variés caractérisés par une forte densité arbustive (Mack & Yong 2000). Les individus de l'est (*C. u. swainsoni*) et de l'ouest (*C. u. ustulatus*) n'empruntent pas la même route migratoire (Ruegg & Smith 2002, Delmore et al. 2012). À l'automne, les individus de l'est longent la côte est des États-Unis. Pour

atteindre leur aire d'hivernage, certains d'entre eux traverseraient le golfe du Mexique alors que d'autres emprunteraient la voie des Antilles et de la mer des Caraïbes (Ruegg & Smith 2002, Gómez et al. 2014). Les données de radio-téléométrie suggèrent que la Grive à dos olive peut effectuer des vols de 105 à 365 km par nuit à une vitesse de 15 à 96 km/h à une altitude entre 65 et 2000 m (Kjos & Cochran 1970, Cochran 1987). Ces données indiquent aussi que les individus initient un départ migratoire dans les heures suivant le coucher du soleil si les conditions météorologiques leur permettent. En effet, ce départ est retardé lorsque le ciel est couvert (Bowlin et al. 2005, Cochran & Wikelski 2005).

La Grive de Bicknell, autrefois considérée comme une sous-espèce de la Grive à joues grises (Ouellet 1993), a été classée comme une espèce distincte en raison des différences morphologiques, génétiques et vocales (Monroe et al. 1995, Howell & Pyle 1997, Frey et al. 2008). Elle se serait différenciée de la Grive à joues grises au cours du Pléistocène (Rimmer et al. 2001, FitzGerald 2017). La Grive de Bicknell a un habitat très restreint. Sa répartition estivale est discontinue, se situant au centre et à l'est du Québec, le long de la côte nord du fleuve Saint-Laurent, sur la péninsule de Gaspé, au nord-ouest et au centre du Nouveau-Brunswick, au Cap Breton en Nouvelle-Écosse, au sud-ouest des Montagnes Catskills dans l'état de New York, dans les Montagnes Vertes et les Montagnes Blanches, et sur la côte est de l'état du Maine. Sa présence est fortement associée aux peuplements denses dominés par le Sapin baumier (*Abies balsamea*). Elle niche principalement dans les forêts en régénération suite à une perturbation naturelle (épidémies d'insectes ravageurs, chablis, dommages dus à la glace et à la neige) ou anthropique (pratiques sylvicoles) (Connolly 2000; Aubry et al. 2011, 2016; Townsend et al. 2015, FitzGerald 2017). L'hiver, la Grive de Bicknell occupe les forêts décidues humides des Grandes Antilles, principalement en République dominicaine, à Cuba et en Jamaïque, et en faible abondance à Haïti et Porto Rico (McFarland et al. 2013, Townsend et al. 2015). Lors de la migration automnale, des données provenant de géolocalisateurs suggèrent que la Grive de Bicknell suit une trajectoire elliptique au-dessus de l'océan Atlantique entre son aire de nidification et son aire d'hivernage, quittant la côte est des États-Unis entre la Caroline du Sud et la Caroline du Nord (McFarland et al. *en prep.*) Ces données sont supportées par les observations et les recensements de stations de baguage (Wilson & Watts 1997). En effet, il y a peu d'observations de Grives de Bicknell recensées au sud de la Virginie. La Grive de Bicknell est inscrite à l'Annexe I de la Loi sur les espèces en péril comme espèce menacée au Canada notamment à cause des pratiques d'aménagement forestier sur son aire de nidification, des changements climatiques réduisant la quantité d'habitat de nidification disponible, de l'établissement de structures anthropiques (éoliennes, tours de télécommunication, etc.) dans son aire de nidification et des importantes pertes d'habitat dans son aire d'hivernage (Gouvernement du Canada 2012). Or, une étude récente suggère que la quantité d'habitat de nidification n'est pas limitante pour l'espèce, du moins dans les hautes Laurentides (Aubry et al. 2018). Selon cette étude, la Grive de Bicknell serait menacée davantage par les pertes importantes d'habitat sur son aire

d'hivernage. Toutefois, ne connaissant pas les routes migratoires, il est difficile de connaître le taux mortalité en migration et cela pourrait avoir un impact sur la survie annuelle de l'espèce (Sillett & Holmes 2002).

La Grive à joues grises est l'une des grives les moins connues du genre *Catharus* et ceci est dû notamment à son comportement très discret, à son aire de nidification localisée dans des régions plus nordiques de faible densité humaine et à la difficulté de la distinguer de la Grive de Bicknell en période de migration sans observation en main (Whitaker et al. 2018b). La Grive à joues grises est un peu plus grosse que les autres grives du même genre. Elle se distingue physiquement de la Grive de Bicknell par sa coloration plus grisâtre, la deuxième moitié de son bec plus rosé et la forme de son aile (Knox 1996). La Grive à joues grises a les ailes plus pointues que la Grive de Bicknell et que la Grive à dos olive, et cette caractéristique est possiblement liée à sa migration sur une plus longue distance (Yong & Moore 1994). Sa répartition géographique estivale traverse le nord de l'Amérique du nord, du nord-ouest de l'Alaska jusqu'au sud-ouest de l'île Kodiak, traversant le nord du Canada en passant par le Yukon, le nord-ouest de la Colombie-Britannique, les Territoires du Nord-Ouest, le nord de l'Alberta, de la Saskatchewan du Manitoba, de l'Ontario et du Québec, jusqu'au centre nord du Labrador. Son habitat est constitué d'arbustaises et de taïga, le plus souvent dans des peuplements denses d'Épinettes noires (*Picea mariana*), d'Épinettes blanches (*Picea glauca*) ou de Sapins baumiers (Whitaker et al. 2015, FitzGerald 2017). L'hiver, l'aire de répartition de la Grive à joues grises se concentre dans le nord de l'Amérique du sud, au sud du Venezuela, au sud-est de la Colombie, à l'est de l'équateur, au nord-est du Pérou et au nord-ouest du Brésil (Whitaker et al. 2018b). Des études récentes suggèrent que la frontière nord de la Colombie et du Venezuela serait une halte migratoire importante pour l'espèce, et possiblement même un site d'hivernage pour une population de Grives à joues grises nichant dans la région de Terre-Neuve (Gómez et al. 2014, Whitaker et al. 2018a). Lors de la migration automnale, les données de science citoyenne (eBird) et des stations de baguage suggèrent que la Grive à joues grises migre sur la côte est des États-Unis, entre la côte de l'Atlantique et la vallée du Mississippi (Annexe B.), mais cette information manque de précision en raison de la difficulté à la différencier de la Grive de Bicknell durant cette période (Wilson & Watts 1997, Whitaker et al. 2018b). À l'automne, certaines Grives à joues grises traversent la mer des Caraïbes ou le golfe du Mexique pour atteindre l'Amérique du Sud par l'Amérique centrale, à la frontière du Panama et de la Colombie, et d'autres par la pointe nord après avoir traversé la mer des Caraïbes (Gómez et al. 2014, Whitaker et al. 2018a). En migration, les émetteurs de radio-télémetrie ont permis de déterminer que les Grives à joues grises parcouraient une distance de vol de 200 à 700 km par nuit, lesquelles étaient séparées d'au moins un nuit de repos (Cochran & Kjos 1985). Des données plus récentes recueillies au printemps grâce au réseau Motus ont permis de déterminer que les grives ont effectué sans arrêt des vols d'une distance variant entre 870 et 3500 km, à une vitesse de 40 à 75 km/h (Gómez et al. 2017). Ces données récentes suggèrent que la Grive à joues grises tend à minimiser le temps total de sa migration en accumulant son énergie sur un nombre restreint d'haltes migratoires. Il est donc d'autant plus important de déterminer la route et les haltes migratoires fréquentées par cette espèce et d'en

protéger l'habitat afin que les individus puissent accumuler suffisamment d'énergie pour soutenir leur vol sur de longues distances.

Les technologies plus récentes ont permis de mener des études sur les grives du genre *Catharus* qui ne se limitent pas aux aires de nidification et aux aires d'hivernage et ont ainsi permis de mieux comprendre les stratégies migratoires de ces espèces (Cochran 1987; Cochran et al. 2004, 2008; Bowlin et al. 2005; Gómez et al. 2014, 2017; Deppe et al. 2015). Bien que les données provenant des stations de baguage et de science citoyenne telle que eBird (Sullivan et al. 2009) fournissent une idée générale des routes migratoires empruntées par les grives, ces observations sont souvent localisées dans les régions les plus peuplées. De plus, ces données ne permettent pas de déterminer la variation des routes entre les populations, et encore moins pour les populations nichant dans la portion plus nordique de leur aire de nidification. Or, la détermination des routes migratoires est essentielle à une meilleure compréhension des stratégies migratoires. Par exemple, la vitesse de vol de plusieurs espèces a pu être mesurée, mais la vitesse de la migration et la durée de séjour sur une halte migratoire est toujours inconnue. Les différences entre les individus de sexe et d'âge différents, qui sont peu documentées chez les grives, pourraient avoir un impact sur la survie de l'espèce. La détermination des routes migratoires permet aussi d'identifier les menaces auxquelles les oiseaux sont confrontés durant cette étape importante de leur cycle annuel. Finalement, la variabilité interindividuelle, qui par définition ne peut être mesurée que par un suivi à l'échelle de l'individu, est essentielle pour déterminer le potentiel d'adaptation d'une espèce ou d'une population aux changements environnementaux.

5. Objectifs de l'étude

L'objectif de cette étude était d'une part de déterminer les routes migratoires à l'automne de la Grive à dos olive, de la Grive de Bicknell et de la Grive à joues grises afin de mieux comprendre la migration à l'échelle de l'individu chez ces espèces. D'autre part, cette étude visait à comparer les stratégies migratoires de ces trois espèces en déterminant leur vitesse de migration. Finalement, cette étude a permis d'utiliser une technologie émergente, le réseau Motus, et de tester son application pour l'étude des routes migratoires.

5.1. Prédiction

Comme ces trois espèces nichent dans l'est du Canada, nous supposons que les individus marqués utiliseront le corridor de migration de l'est de l'Amérique du Nord, longeant la côte de l'océan Atlantique. La Grive de Bicknell, en raison de son aire d'hivernage restreint aux Grandes Antilles et située plus à l'est, devrait rejoindre plus rapidement la côte est et quitter la côte des États-Unis avant d'atteindre les états plus au sud comme la Caroline du Nord et la Caroline du Sud.

- (1) La Grive de Bicknell sera détectée davantage par les antennes côtières de la portion nord du réseau Motus.

La Grive à dos olive et la Grive à joues grises hivernent toutes les deux en Amérique du Sud. On peut donc prédire qu'elles descendront vers le sud en suivant le corridor de l'est de l'Amérique du Nord.

- (2) La Grive à dos olive et la Grive à joues grises seront détectées par les antennes plus à l'ouest du réseau Motus, entre les Grands Lacs et la Floride.

Les ailes de la Grive à joues grises sont plus longues et plus pointues que celles de la Grive de Bicknell et de la Grive à dos olive. Cela lui donne un avantage migratoire. Elle devrait donc s'arrêter moins souvent et voler plus rapidement.

- (3) La vitesse moyenne de vol entre deux tours réceptrices sera plus grande chez la Grive à joues grises que chez la Grive de Bicknell et la Grive à dos olive et la probabilité de s'arrêter sera plus faible pour la Grive à joues grises.

Les trois espèces de grives doivent traverser de grandes étendues d'eau lors de leur migration telles que les Grands Lacs, le golfe du Mexique et la mer des Caraïbes. Les individus devraient donc accumuler d'avantage d'énergie et donc s'arrêter plus longtemps avant ces étendues d'eau.

- (4) La vitesse moyenne entre deux tours réceptrices devrait être plus faible dans la partie sud des États-Unis et au nord des Grands Lacs.

Conscients que le réseau Motus est plus développé dans la moitié nord de l'est des États-Unis, nous croyons que le nombre de détections des individus diminuera avec la latitude. Donc, nous nous attendons à avoir un faible nombre de détections près des aires d'hivernage des individus au cours de leur migration automnale. La configuration actuelle du réseau Motus permettra toutefois de déterminer les routes une échelle plus fine dans le nord-est des États-Unis et le sud du Québec et de l'Ontario.

Chapitre 1: Comparing migration strategies of three *Catharus* thrush species using an innovative radio-telemetry network

1.1 Résumé

Les grives du genre *Catharus* de l'est de l'Amérique du nord semblent suivre le corridor de migration de l'Atlantique pour rejoindre leur aire d'hivernage. Jusqu'à récemment, les technologies ne nous permettaient pas de déterminer les différences entre les espèces, les populations et les individus à une échelle plus précise. Nous avons comparé les stratégies migratoires individuelles de la Grive à dos olive, de la Grive de Bicknell et de la Grive à joues grises grâce au réseau de radio-télémetrie Motus. Les Grives à dos olive suivies ont migré plus à l'ouest que les deux autres espèces. Les Grives à joues grises progressaient plus rapidement vers le sud que les deux autres espèces, mais les trois espèces ralentissaient au sud-est des États-Unis. Les résultats présentent différentes stratégies migratoires chez des espèces aux caractéristiques écologiques similaires. Ces connaissances permettent de mieux orienter les actions de conservation au cours d'une période au haut taux de mortalité.

1.2 Abstract

Catharus thrushes from eastern North America appear to follow the Atlantic migration corridor to reach their winter range. Until recently, technologies did not allow us to determine the differences between species, populations and individuals on a more precise scale. We compared the individual migratory strategies of the Swainson's Thrush, Bicknell's Thrush and Gray-cheeked Thrush through the Motus radio-telemetry network. Swainson's Thrushes migrated further west than the other two species. Gray-cheeked Thrushes progressed faster towards the south than the other two species, but all three species exhibited a slowdown in the southeastern United States. The results present different migratory strategies within species with similar ecological characteristics. This knowledge makes it possible to better direct conservation actions over a period of high mortality.

1.3 Introduction

During migration, limiting factors like insufficient food, predation or adverse weather could cause individuals mortality (Newton 2006, 2007), with possible impact on the annual survival of bird populations (Sillert & Holmes 2002, Newton 2006). Thus, it is important to consider individual variability in terms of migration routes and strategies since species, populations and individuals might not be affected at the same level by these events

(Atkinson et al. 2007, Morganti et al. 2011). Neotropical migrants' routes are divided into four migration flyways – Pacific, Central, Mississippi and Atlantic (Berthold 2001, Newton 2008, U.S. Fish & Wildlife Service 2017). Within these flyways, individual routes may vary within a species or population. Each individual is thought to adopt a migration strategy reflecting a trade-off between speed, energy savings, and reduced mortality risk, reflecting its physiological constraints, energy needs and genetic attributes (Alerstam & Lindström 1990, Alerstam et al. 2003, Hedenström 2008, Alerstam 2011). The shortest route minimizes the time required to reach the destination, while more winding routes may result from adverse weather (Gudmundsson & Alerstam 1998). Gomez et al. (2017) found that fuel acquired at a single stopover site in northern Colombia before crossing the Caribbean Sea carry-over to influence spring migration pace for Gray-Cheeked Thrush. This study identified a critical stopover habitat during migration having important fitness consequences for this species. Better knowledge of individual migratory routes allows us to identify the limiting factors encountered during this period, which group of individuals is most affected and how a species will resist to the changes in its environment (Coppack & Both 2002). Thus, effective conservation policies can be established to improve a species annual survival, like protecting a stopover habitat that will benefit the whole species during a critical moment as before crossing a large obstacle like the Gulf of Mexico or the Caribbean Sea.

Three species of *Catharus* thrushes are long-distance nocturnal migrants nesting in Quebec's boreal forests and migrating in the tropical regions (Bowlin et al. 2005, Cochran & Wikelski 2005): the Swainson's Thrush (*C. ustulatus*), the Bicknell's Thrush (*C. bicknelli*) and the Gray-cheeked Thrush (*C. minimus*). Swainson's Thrush, common in fir and coniferous forests, winters in Mexico and northern South America (Mack & Yong 2000). Bicknell's Thrush specifically breeds in high-altitude, recently disturbed forests, dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) (Townsend et al. 2015, FitzGerald 2017). Its winter range is restricted in the Greater Antilles (McFarland et al. 2013, Townsend et al. 2015). Bicknell's Thrush is listed on Schedule I of the federal Species at Risk Act as Threatened in Canada (Government of Canada 2018). Gray-cheeked Thrush is most strongly associated with black spruce (*Picea mariana*) on its breeding range (FitzGerald 2017). It winters in northern South America, although the southern limit of its winter range is unknown (Whitaker et al. 2018a, b). Recent studies suggest that *Catharus* thrushes do not necessarily use the same migratory strategies (Gómez et al. 2014, 2017). Morphological characteristics may explain these differences in migratory strategies between species (Mönkkönen 1995). For instance, the Gray-cheeked Thrush as a longer wing projection than the Swainson's Thrush and the Bicknell's Thrush (Yong & Moore 1994). Flight mechanics predict that morphological attribute will allow the Gray-cheeked Thrush to fly more efficiently, thus influencing its migration strategy (Yong & Moore 1994, Bowlin & Wikelski 2008). Migratory studies at the individual level often focus only to a species, a local part of their route or a limited number of individuals (Cochran 1987, Bowlin et al. 2005, Cochran & Wikelski 2005).

Until recently, technologies for small passerines were not suitable for tracking several different individuals over long distances and at low cost. Studies based on stable isotope, genetic markers and citizen science (eBird) suggest that passerine populations in northeastern North America migrate through the eastern North American migration flyway, following the Atlantic coast (Boulet et al. 2006, Dunn et al. 2006, La Sorte et al. 2014). However, these findings do not allow us to infer differences among populations and individuals. The Motus network (Taylor et al. 2017) is a coordinated radio-telemetry network consisting of receiving stations distributed across North America, according to known migration main flyways. This innovative technology has the potential to track many individuals at low-cost, almost from both ends of their migratory route and to estimate the rates of migration movements.

The objective of this study is to determine the fall migration routes and rates of movement (hereafter, 'paces') along the routes of the Swainson's Thrush, the Bicknell's Thrush and Gray-cheeked Thrush. We also aim to evaluate the individual variability within each species. Because of its eastern breeding and wintering ranges, we hypothesized that the migratory route of the Bicknell's Thrush is further east, leaving the coast further north than the Swainson's Thrush and the Gray-cheeked Thrush. We hypothesized that the Swainson's Thrush and the Gray-cheeked Thrush use similar migratory routes, given that their winter ranges are both in northern South America. Finally, we hypothesized that because of its long primary projection, the Gray-cheeked Thrush progresses south at a faster rate than the other two species.

1.4 Methods

Radio tracking

We deployed transmitters on individuals at three locations (Figure 2): Forêt Montmorency (FM; 47°19"N, 71°08"W), Monts-Valin national park (MV; 48°34"N, 70°52"W) and Observatoire d'oiseaux de Tadoussac (OOT; 48°09"N, 69°39"W). MV and FM are located in the bioclimatic domain of balsam fir-white birch, where the main tree species are balsam fir, white birch (*Betula papyrifera*), white spruce (*Picea glauca*) and black spruce (Leblanc and Bélanger 2000). Populations of both Bicknell's and Swainson's thrushes breed at MV and FM. The OOT is located on the north shore of the St. Lawrence estuary, in the bioclimatic domain of balsam fir-yellow birch and is characterized by sandy soil with jack pine (*Pinus banksiana*), red pine (*P. resinosa*), white pine (*P. strobus*) and white spruce (Côté 2016). During the fall migration, Gray-cheeked Thrush and Swainson's Thrush from north eastern populations follow the north shore St. Lawrence estuary, which makes the OOT an important site for bird migration survey (Gagnon et al. 2011).

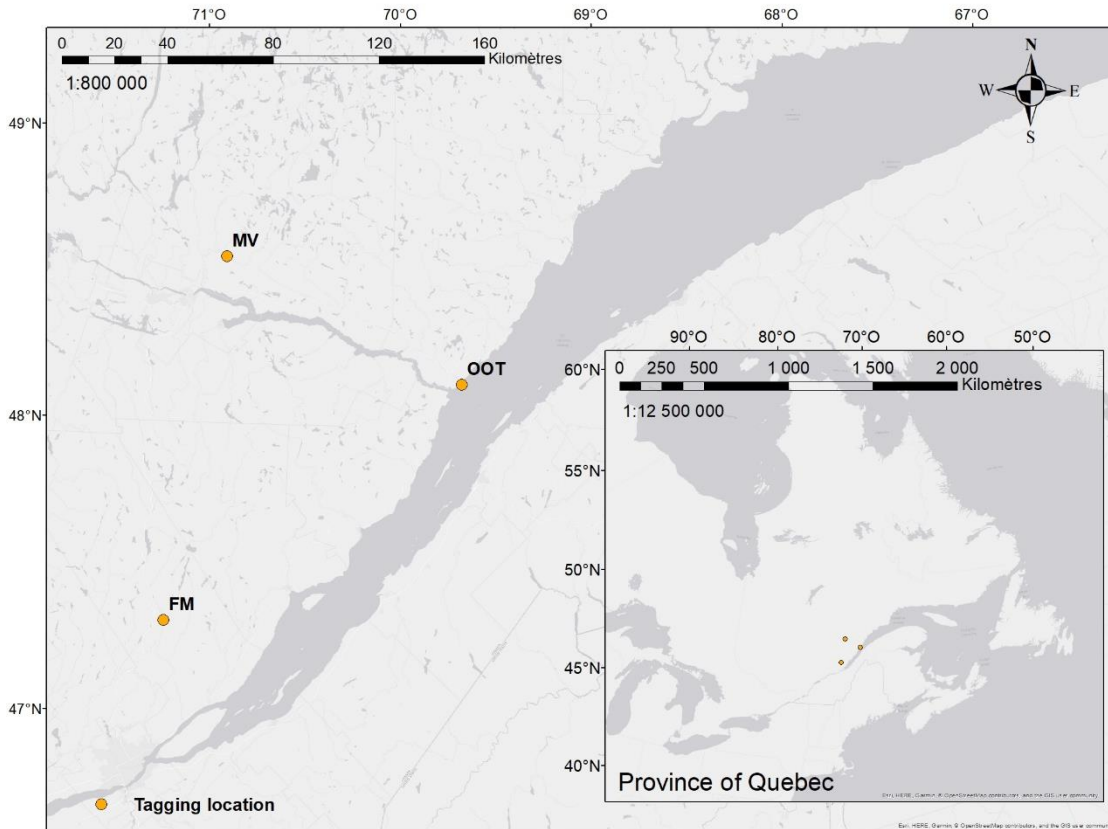


Figure 2. Study area of the three tagging locations. Forêt Montmorency (FM), Observatoire d'oiseaux de Tadoussac (OOT) and Parc national des Monts-Valin (MV).

The study was carried out from 2015 to 2017 at FM and OOT, and only in 2017 at the MV site. For FM and MV, tags were deployed during the pre-nesting period in early June and during the post-fledging period in 2017 (July, August and early September). Mist nets were set up near stunted balsam fir islands, along forest roads or along hiking trails. The location of the mist nets was chosen based on listening points conducted during the same or previous days. Mist nets of 9 m (30 mm mesh) were opened 45 to 60 minutes before sunrise. The morning tagging periods lasted approximately 6 h. Mist nets were reopened 1 h before sunset for a night tagging period of 4 h. In total, there were 21 days of tagging per year. Individuals were attracted by a Bicknell's Thrush vocalization repetition, issued with 5W GoalZero rechargeable amplifiers. Swainson's Thrush was captured passively, at the same time as the Bicknell's Thrush. For OOT, tags were deployed during the fall migration from mid-September to mid-October. Mist nets of 12 and 9 m (30 mm mesh) were opened from 5.30 am to 7.00 am (EST) for a total of 30 days of sampling per year. A recording of each specie's songs and calls was emitted continuously by FoxPro 10W speakers. Two mist nets enclosures were used for the Gray-cheeked Thrush and

another for the Swainson's Thrush. For FM, MV and OOT, in the event of poor weather conditions (precipitation, winds over 30 km/h), mist nets were closed and reopened if weather conditions had improved.

Once captured, birds were transported to the banding station in cloth bags and banded with aluminum rings (size 1B). At FM and MV, plastic color leg bands were also used. During the pre-nesting period, sex was determined based on the presence or absence of a brood patch and the size of the cloacal protuberance. We measured wing and tail, and age was determined according to identification criteria, body plumage and ossification of the skull (Howell and Pyle 1997). Birds were tagged with a lightweight Lotek NTQB 3-2 nano-transmitter (0.67 g) in 2015 and NTQB-4-2 (1.0 g) in 2016 and 2017 (Lotek Wireless Inc. 2018). Nano transmitters were fixed using a "8"-shaped harness (Rappole & Tipton 1991) made beforehand with nylon elastic thread (Streby et al. 2015), so that the nano-transmitter stays on the synsacrum of the bird (Appendix C.). In 2015, another attaching method was used on 24 individuals. The ideal length of each harness loop was 50 mm for the Swainson's Thrush, 48 mm for the Bicknell's Thrush and 52 mm for the Gray-cheeked Thrush. The harness and the transmitter weighed about 1.5 g, which represents about 3% of the body mass of individuals. This method does not appear to have an effect on the long-term behavior and survival rate of individuals (Powell et al. 1998, Townsend et al. 2012, Streby et al. 2015). Each transmitter had been programmed to transmit at 166.800 Hz and had a single signature signal, with a burst rate of 10.1 seconds (2015), 5.3 seconds (FM, 2016), 10.7 seconds (OOT, 2016) and 19.8 seconds (2017). A high burst rate increased the lifetime of the transmitter battery. A Lotek NTQB-4-2 transmitter with a burst rate of 10 seconds between each signal transmission had an estimated lifetime of 251 days while a burst rate of 19.8 seconds offers an estimated lifetime of 300 days (Lotek Wireless Inc. 2018). All handling of birds was performed under standards on the welfare of animals from the Canadian Council on Animal Care (Canadian Council on Animal Care 2018, CWS Animal Care permit SCFQ2015-02, SCGQ2016-02, SCFQ2017-02).

Telemetric monitoring was provided by the Motus wildlife tracking system, a coordinated radio-telemetry network (Taylor et al. 2017). During the three years of the study, the number and location of active receiving stations varied from 347 in 2015, 333 in 2016 and 382 in 2017 (Figure 3). In Quebec, receiving stations were located mainly along the St. Lawrence gulf and estuary. During the three years of the study, the number and location of receiving stations in Quebec varied from 21 in 2015, 23 in 2016 and 30 in 2017 (Figure 4). Detection data were compiled on a central database available on the Motus network website, to which project managers have secure access.

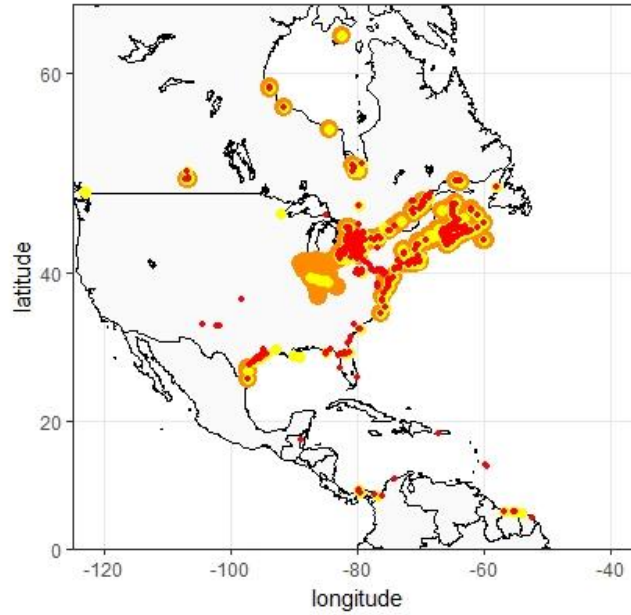


Figure 3. Distribution of the Motus receiving stations on the American continent in fall of 2015 (orange), 2016 (yellow) and 2017 (red).

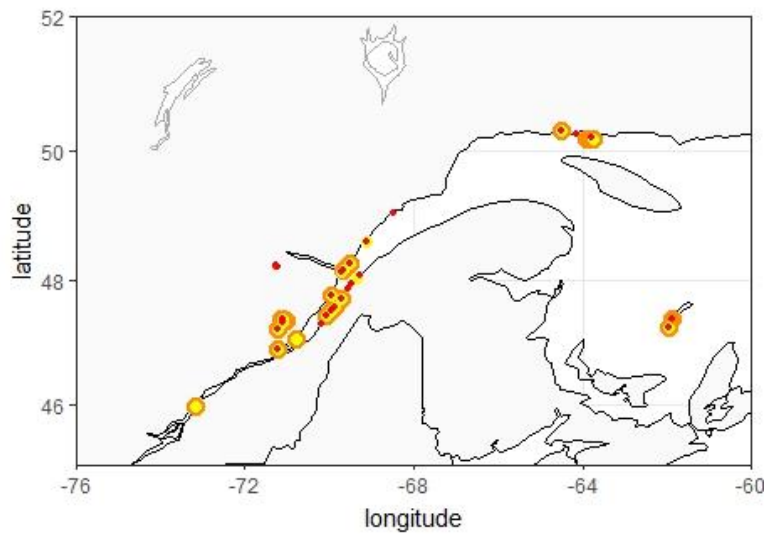


Figure 4. Distribution of the Motus receiving stations in Quebec in fall of 2015 (orange), 2016 (yellow) and 2017 (red).

Data validation

We downloaded data from the Motus website on March 13, 2018, updated on March 23, 2018, and validated them based on Crewe et al. (2018). We retained only data from the months of June to December, with run lengths > 3 and a frequency standard deviation < 0.1 . At each of the three tagging locations, we retained only

the last detection. To eliminate the number of "false positive", we also removed all cases with movement rates > 150 km/h between two separate receiving stations separated by > 200 km (Appendix D.). We also deleted detections from latitudes north of the tagging locations. Due to the small size of the MV and FM samples in 2017, we pooled these two sites (FM-MV), retaining the lowest latitude as the departing latitude for each individual bird. Following the data validation (Crewe et al. 2018), 22 transmitters were removed from the data set because they had no valid data and 7 receiving stations (SG-3214BBBK6103, SG-4001BBBK2480, SG-4002BBBK0040, SG-3214BBBK6233, SG-3214BBBK9625 and SG-5113BBBK3084, SG-5113BBBK2972) were removed from the dataset because they resulted in too much random noise (Table 1).

Table 1. Number of transmitters deployed, removed from the dataset and detected in the Motus network by year

Tagging location	OOT		FM-MV		
Species	SWTH	GCTH	SWTH	BITH	TOTAL
2015	29	8	28	24	89
2016	17	18	19	15	69
2017	21	33	22	22	98
Total	67	59	69	61	256
Deleted	5	3	10	5	22
Detected	62	56	59	56	234

Comparison of migration routes of the three species at different scales

A simple way to represent migration routes is to present them in the form of detection histories, that is, a logical (Boolean) matrix with columns representing each receiving site from the Motus network and rows representing each individual bird. Each cell contains a detection, or not, of the individual. An additional Boolean matrix can divide individuals (rows) according to their species (columns). These two matrices are then converted into triangular matrices of dissimilarity, each cell representing an index comparing a pair of individuals. A value of 0.0 would represent two identical detection histories for the first matrix and the same species membership for the second matrix. A Mantel test (Legendre & Legendre 2012) makes it possible to determine whether there is a correspondence of the similarity indices between the two matrices, thus deciding whether two individuals of the same species have more similar migratory routes than two individuals of different species.

The comparison of migration routes can take very different meanings depending on the spatial scale considered. Therefore, we have chosen to characterize migration routes at different spatial scales to test which scale is the most relevant to distinguish migration routes of the three species, and to evaluate the magnitude of these differences in terms of degrees of distance. We grouped the receiving stations by rounding their geographic

coordinates to resolutions ranging from 0.5 to 10 degrees with 0.1 degree intervals. Grid cells of ≤ 3 degrees correspond to $\leq 100\,000$ km², those between 3 and 6 degrees, between 100,000 and 500,000 km², and grid cells ≥ 6 degrees correspond to areas $> 500,000$ km². Since the number of receiving stations in the Motus network and the burst rate has varied considerably each year, the difference in migration routes was tested using a partial Mantel test (Smouse et al. 1986, Legendre & Legendre 2012) controlling for year of capture. For all grid sizes, we performed 9999 permutations to obtain empirical distributions of a dissimilarity index based on the Pearson coefficient (Appendix E.). In the case of the partial Mantel test, the null hypothesis was that the correlation between the species matrix and the remotely sensed lattice matrix was null or entirely due to the correlation of these matrices with the matrix of years. We restricted interspecific comparisons to subsets of the data sharing the same tagging locations i.e. SWTH-BITH from FM-MV and SWTH-GCTH from OOT).

Longitudinal differences

To test for longitudinal differences among species, we selected detections between latitudes 45°N and 30°N, i.e. roughly between Quebec City and the state of Florida. We rounded the geographic coordinates to the nearest degree unit, to group receiving stations very close to each other. For each cluster of receiving stations, the number of individuals detected for each species was calculated. We used log-linear models (glm, family = poisson) to determine whether the number of individuals detected from each species could be explained by longitude, latitude and species. We pooled years, since the partial Mantel test did not show any effect of year. To compare all species to one another and to prevent from pseudoreplication due to tagging location for SWTH, we restricted comparisons to subsets of the data sharing the same tagging locations, species or genetic history resulting in 4 comparisons (Table 2).

Table 2. Species and tagging location involved in the 4 comparisons of longitude of migration route.

Tagging Location	FM-MV		OOT	
	SWTH	BITH	SWTH	GCTH
SW-BI	x	x		
SW-GC			x	x
SW-SW	x		x	
BI-GC		x		x

To reduce the effects of collinearity, the latitude and longitude variables were centered. Overdispersion of the overall model was corrected with the value of the variance inflation factor (\hat{c} SW-BI = 2.2, \hat{c} SW-GC = 1.4, \hat{c} SW-

SW = 1.26, \hat{c} BI-GC = 2.75). Extreme values were verified with the hat values (SW-BI: 0.30, SW-GC: ≥ 0.20 , SW-SW = 0.27, BI-GC = 0.18, Appendix F.) and the outliers were verified by the Cook distance (> 1 , Appendix F.). Since suppressing extreme values and outliers did not change the results, we retained these values in the analysis. A model selection with multi model inference was performed to calculate the estimates from the best models. Five models were tested using model selection according to the Akaike criterion (AICc, Table 3, Appendix G.) for all 4 comparisons. The models were chosen to determine which interaction has the greatest weight to explain the change in the number of individuals of each species at each cluster of receiving stations. The calculation of the small sample ΔAIC (AICc) and the value of the variance inflation factor (\hat{c}) were performed using the package *AICcmodavg* (Mazerolle 2017).

Table 3. Competing models to determine variables that influence the number of individuals detected for each species at each cluster of receiving stations (grouped by 0.1° grid squares). Variables: Longitude (Lon), Latitude (Lat), Species (sp). The * indicates that a statistical interaction between the effects of both variables was included in the model.

Models		Interpretation
1.	Lat* sp + Lon*sp	Global model
2.	Lat + Lon + sp	Longitude, latitude and species
3.	Lon: sp + Lon + sp	Interaction between longitude and species
4.	Lat: sp + Lat + sp	Interaction between latitude and species
5.	Null (~ 1)	Null model

Migration pace

We calculated the migration pace between consecutive detections from different receiving stations (hereafter, 'steps'), based on the time elapsed between the last detection of a receiving station and the first detection of the next receiving station, and the distance between these two receiving stations. To prevent bias due to original tagging locations, we only used detections at latitudes $< 47^\circ N$, i.e. south of the southernmost tagging location. A geographical point calculated using the middle point of latitude and longitude of the two receiving stations was given to each migration step. We assume that migration pace of steps south of this threshold were not influenced by the latitude of the tagging location. To ensure that the steps were migratory steps, we only selected steps that were separated from a time interval of at least 30 minutes. Steps having a migration pace ≥ 30 km/h were considered as **direct steps**. Given that migrating thrushes normally fly at a speed exceeding 30 km/h (Cochran & Wikelski 2005), we assume that steps having a migration pace < 30 km/h are more likely to include stopovers than direct steps, thus they were considered as **stopover steps**. We performed an analysis of deviance from the R package *car* (Fox & Weisberg 2011) from a binomial generalized mixed model, with individual bird as a random effect (Appendix H.), to test whether latitude and species has an effect on the probability of stopover

(i.e. probability of performing stopover steps). Latitude data were scaled. For parameter estimation, GCTH was chosen as the reference level according to our hypothesis of a faster migration pace for this species. To compare migration pace of direct steps, we used orthogonal contrasts using GCTH as the reference level and compared two sets of contrasts: (1) GCTH versus BITH and SWTH, and (2) BITH versus SWTH. We fitted an ANOVA model to test whether species has an effect on contrasts' means for migration pace (Appendix I.).

Individual variability

To compare individual variability of migration routes among species, we performed a Bartlett's test of homogeneity of variances for westernmost detections, i.e. the maximum longitude for each bird, for latitude < 47 °N. We also performed a Bartlett's test of homogeneity of variances for migration pace for every individual's step.

1.5 Results

Different migration routes

In the fall migrations of 2015, 2016 and 2017, detections occurred in 58, 36, 36, and 75 receiving stations (Figure 5).

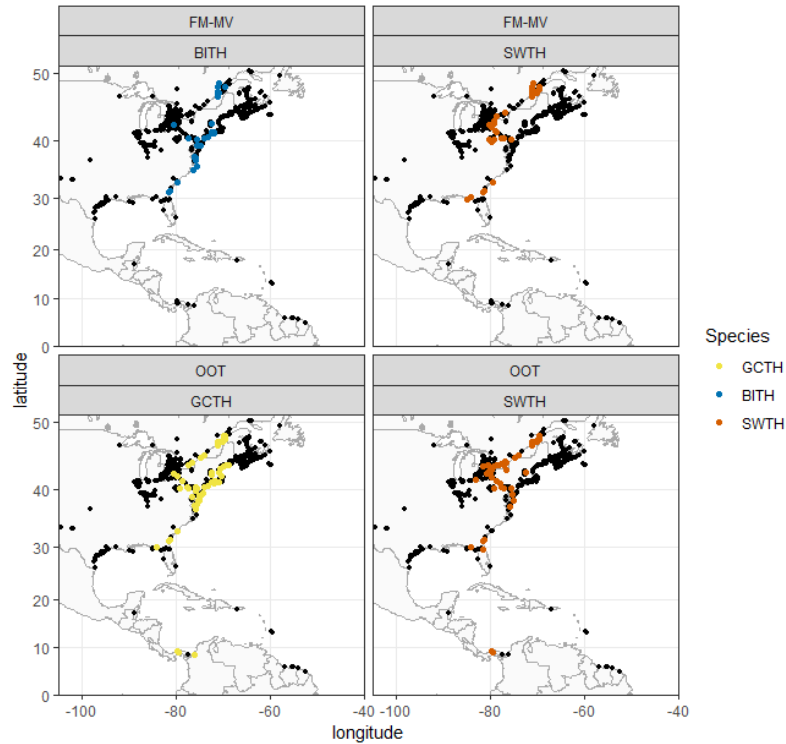


Figure 5. Motus receiving stations with at least one detection for each species, by tagging location

Species had significantly different detection histories, with contrast depending on spatial resolution for both sites (Figure 6). Interspecific differences in detection histories of SWTH and GCTH (OOT) were greatest with grid cell sizes of 5 degrees (Mantel test, $R^2 = 0.06$, $p = 0.03$). Detection histories of SWTH and BITH (FM-MV) were most different with grid cell size of 3.8 degrees (Mantel test, $R^2 = 0.22$, $p = 0.003$).

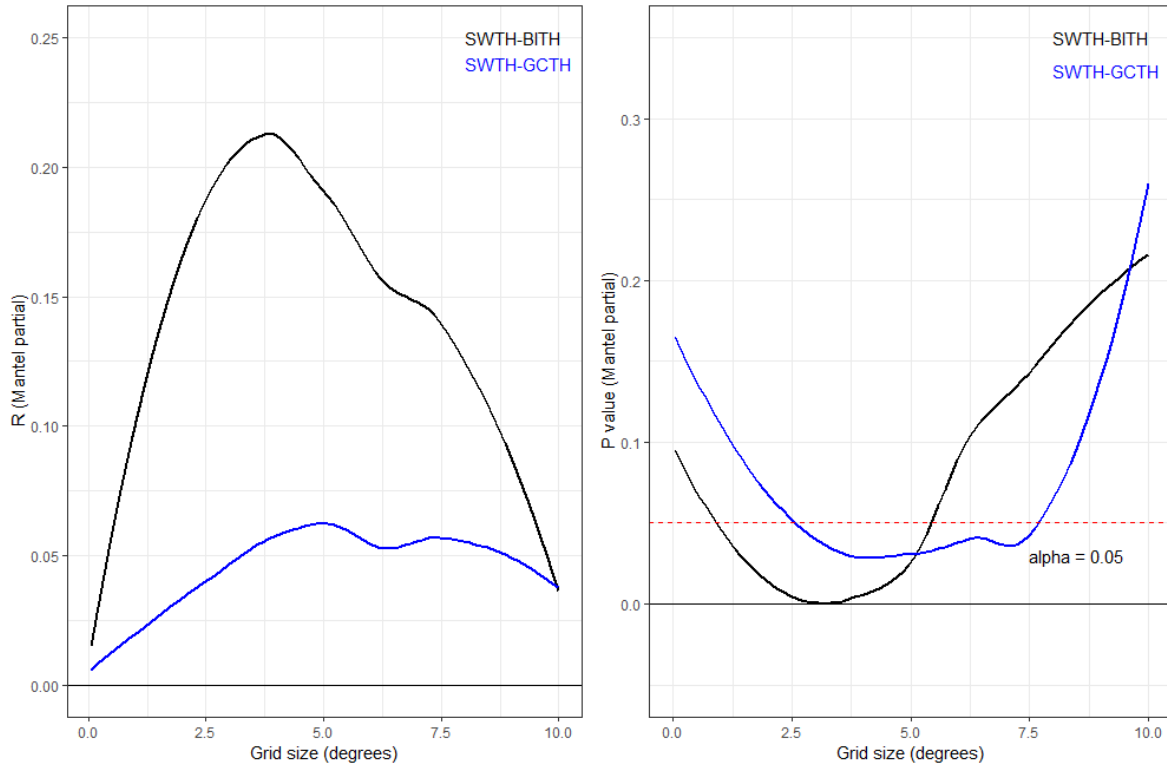


Figure 6. Estimated variation of R (Mantel partial) and p value according to the grid size (degrees) after 9999 permutations. Black color correspond to species tagged at FM-MV and blue color correspond to species tagged at OOT.

Longitudinal difference of the migratory route

75 GCTH and 64 SWTH from OOT were detected between latitudes of 45 ° N and 30 ° N while 47 BITH and 29 SWTH from FM-MV were detected between these same latitudes. The three species studied at the two tagging locations showed high individual variability, exceeding 10 degrees (Figure 7).

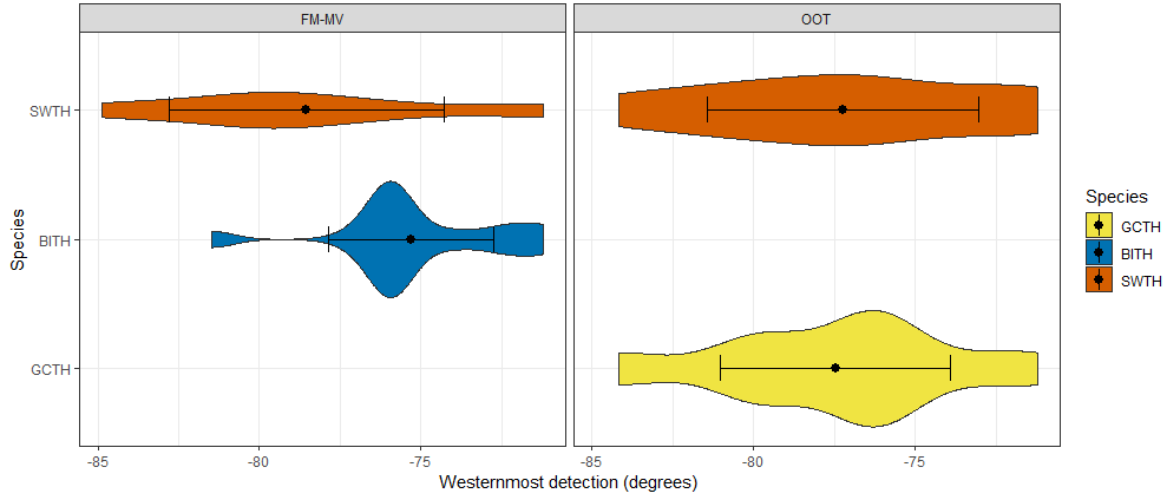


Figure 7. Individual variation of the westernmost detection (longitude), mean (black point), standard error (error bars) and density, separated by tagging location.

Inter-individual variances in westernmost detections were similar among SWTH and GCTH (Bartlett's test: $p = 0.27$) but not among SWTH and BITH (SWTH: $s^2 = 18.14$, BITH: $s^2 = 6.62$, Bartlett's test, $p = 0.02$).

The best model to distinguish SWTH and GCTH (SW-GC) included the interaction terms between species, latitude and longitude (Model 1, $\Delta\text{QAICc} = 0.00$, Weight = 0.99, Appendix J.1.). SWTH and GCTH detection frequencies followed opposite latitudinal and longitudinal trends (Table 4). SWTH detections were relatively more frequent than those of GCTH in the northwest of the Motus network, i.e. the Great Lakes area (Figure 8).

Table 4. Global model estimates of number of individuals, standard errors and CI intervals, corrected for overdispersion with inflation factor (\hat{c}) = 1.4. Significant estimates are in bold characters. Confidence intervals were estimated using the best model supporting 99% of the weight of QAICc. Reference level is GCTH.

	$\hat{\beta}$	SE	Lower limit (95% CI)	Upper limit (95% CI)
(Intercept)	0.59	0.16	0.27	0.91
Longitude	0.13	0.05	0.03	0.22
Species(SWTH)	-0.70	0.29	-1.26	-0.14
Latitude	-0.16	0.05	-0.25	-0.08
Longitude:Species(SWTH)	-0.33	0.08	-0.48	-0.18
Latitude:Species(SWTH)	0.22	0.07	0.09	0.35

The best models to distinguish SWTH and BITH (SW-BI) included the interaction term of species and longitude (model 3, $\Delta\text{QAICc} = 0.0$, weight = 0.88, model 1, $\Delta\text{QAICc} = 4.12$, weight = 0.11, Appendix J.2.) suggesting a different effect of longitude among different species. SWTH and BITH detection frequencies followed opposite longitudinal trends (Table 5). SWTH detections were relatively more frequent than those of BITH in the northwest of the Motus network, i.e. the Great Lakes area (Figure 8).

Table 5. Model-averaged estimates of number of individuals, unconditional standard errors and CI intervals. Significant estimates are in bold characters. Interaction terms used with shrinkage. Reference level is BITH. Overdispersion of model was corrected with inflation factor (\hat{c}) = 2.2.

	$\hat{\beta}$	Unconditional SE	Lower limit (95% CI)	Upper limit (95% CI)
Longitude	0.3	0.1	0.11	0.49
Species(SWTH)	-0.4	0.46	-1.31	0.51
Latitude	-0.17	0.08	-0.32	-0.01
Longitude:Species(SWTH)	-0.56	0.18	-0.91	-0.21
Latitude:Species(SWTH)	0.15	0.15	-0.14	0.45

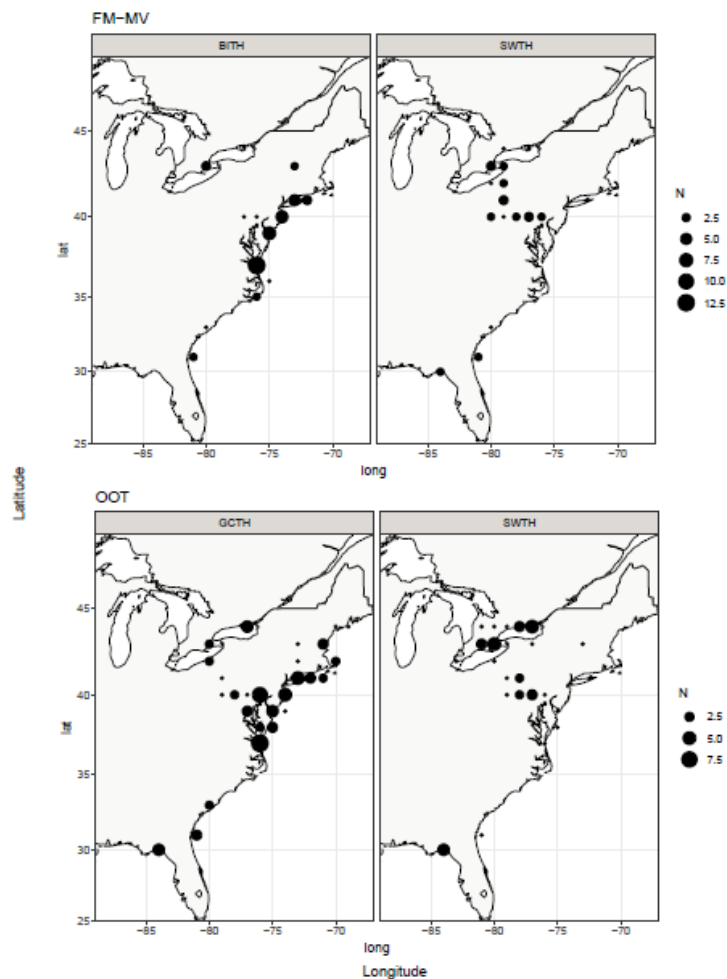


Figure 8. Number of individuals detected between 45°N and 30°N per species. Detections from clusters of receiving stations were grouped by 0.1° grid squares.

The null model (model 5) came out as the best model for the 2 other comparisons (SW-SW and BI-GC; Appendix J.3., J.4.), thus, multimodel inference was not processed and differences could not be established by any variable included in the competing models.

Migration pace

South of the southernmost tagging location (47°N), we observed 135, 94, 58, and 41 displacements from GCTH, SWTH (OOT), BITH and SWTH (FM-MV) respectively. Inter-individual variances in migration pace were different among the three species (SWTH: $s^2=706.94$, BITH: $s^2= 656.83$, GCTH: $s^2=1208.28$ Bartlett's test: $p = 0.002$). Migration pace of all three species exhibited a bimodal distribution, with a cut-off point at roughly 30km/h (Figure 9).

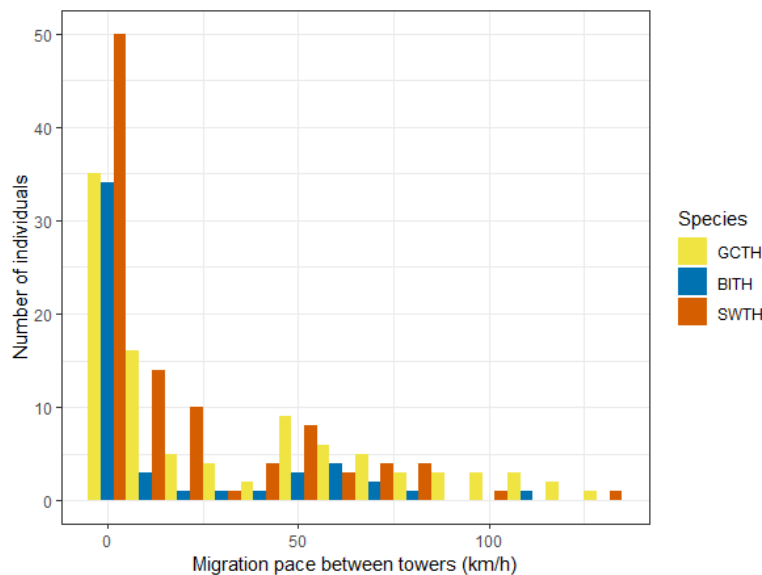


Figure 9. Migration pace for each individual's steps

All three species were more likely to make stopovers as they progressed south ($\hat{\beta} = -0.53 \pm 0.20$, $p = 0.01$, Figure 10) suggesting more frequent stopovers in southern North America. When controlling for latitude, GCTH was less likely to make stopovers (< 30 km/h) than BITH ($\hat{\beta} = 0.90 \pm 0.37$, $p = 0.02$) and than SWTH ($\hat{\beta} = 0.93 \pm 0.31$, $p = 0.003$), suggesting a faster migration pace with fewer stopovers.

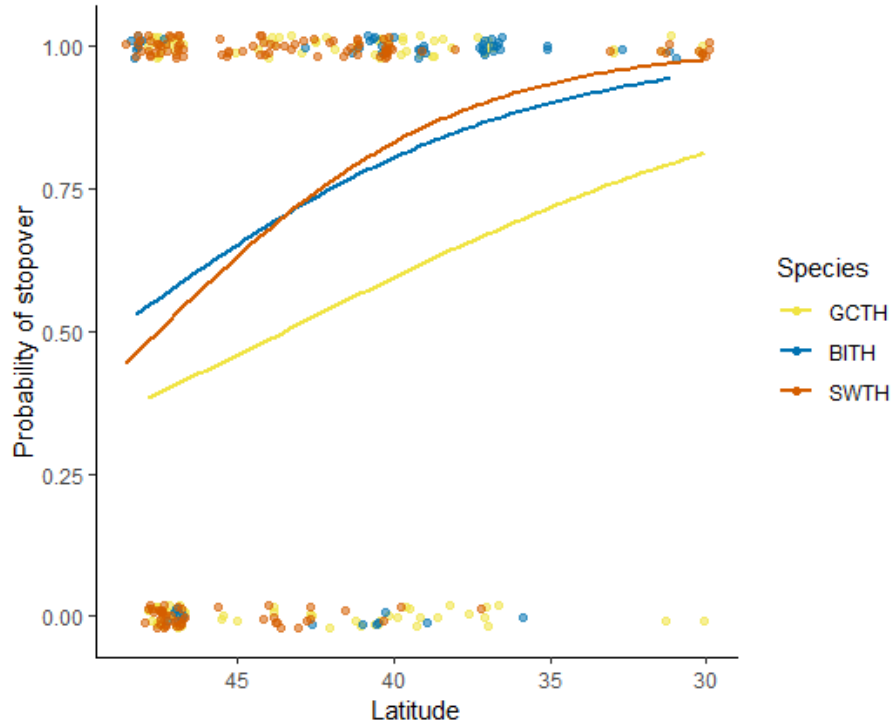


Figure 10. Probability of stopover according to latitude among GCTH, BITH and SWTH. Location of each colored point was added with random variation ($\alpha = 0.05$). X axis is reversed to facilitate visualisation of southward progression.

Mean migration pace for direct steps (≥ 30 km/h) for each species was calculated: GCTH (62.4 km/h, max = 128.6 km/h), BITH (55.4 km/h, max = 83.4 km/h) and SWTH (53.7 km/h, max = 97.2 km/h). For direct steps, according to orthogonal contrasts, GCTH's migration pace was greater than that of BITH and SWTH (10.62 ± 4.28 , $t = 2.48$, $p = 0.01$), and migration pace of SWTH and BITH were similar (Figure 11).

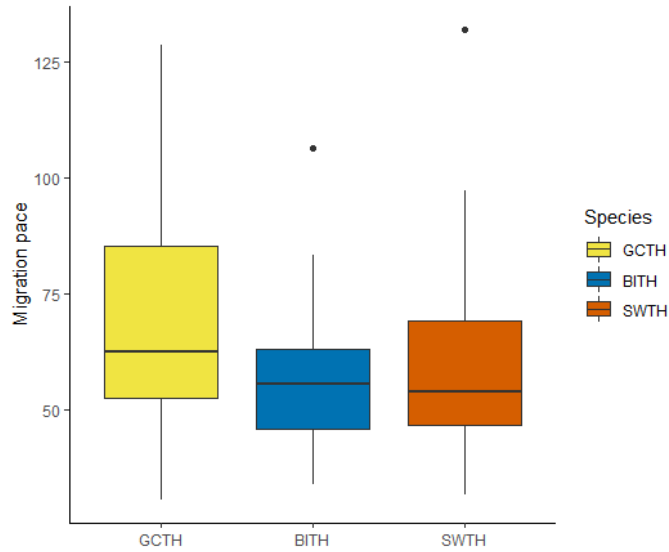


Figure 11. Migration pace of GCTH, BITH and SWTH for direct steps (≥ 30 km/h)

1.6. Discussion

We found substantial differences in the migratory routes of the three *Catharus* species studied, despite the large individual variability. SWTH migrated further west along the St. Lawrence River and the Great Lakes, while BITH and GCTH migrated along the Atlantic coast. Differences in their migration routes were notable at a scale of areas between 100,000 and 500,000 km². All three species were more likely to stopover as they progressed south suggesting a slowdown in southern North America. GCTH had a faster migration pace than the two other species and was less likely to stopover than BITH and SWTH.

Different routes

The variation of the spatial scale allowed us to determine at which geographical level the migratory routes were different. Differences among species were the greatest at a scale where the grid cells were between 3 and 6 degrees of latitude and longitude (100,000 and 500,000 km², respectively). When grid size was small, the closer receiving stations were considered as two different receiving stations independently of their geographical proximity. The larger the grid was, the more the receiving stations were grouped together. At a small scale, the variation between each individual (all species combined) was too important to detect any species-specific pattern. On a very large scale, there were not enough cells in the grid to detect a difference. The Mantel test has been criticized for its low statistical power, especially in the case of complex spatial gradients (Legendre & Legendre 2012), but despite this weakness, we were able to detect in a simple and transparent way, significant differences in migratory routes between species.

More coastal thrushes?

Our results suggest that northeastern populations of SWTH migrates along a different route from that of GCTH and BITH. It appeared that several individuals migrated further towards the center of the continent, following a southwesterly route along the St. Lawrence River and the Great Lakes. We infer from this difference that SWTH use a more continental route than the other two species, over regions poorly covered by the Motus network, which could also explain the low frequency of detections south of 40°N. eBird data are consistent with this hypothesis: there are few reports of the species on the east coast of North America between August and November (eBird 2017). In addition, we were unable to find differences in the migratory routes of migrating SWTH tagged at OOT and breeding individuals tagged at FM-MV, which suggests that bird origin in this study had little impact on migration routes. As we predicted, BITH predominantly migrated along the Atlantic coast. This coastal route likely results from its eastern wintering range in the Greater Antilles (Townsend et al., 2015). Contrary to our predictions, GCTH also migrated along the Atlantic coast despite its more western wintering range (Mack & Yong 2000, Whitaker et al. 2018b). This result is consistent with a recent study of a population of GCTH in Newfoundland also suggesting that this species follows the Atlantic coast during its fall migration, and is likely to cross large bodies of water (Whitaker et al. 2018a).

The results suggest possible explanations that would merit further investigation. One set of explanations is based on the well-documented correlation between wing morphology and migration distance (Mönkkönen 1995, Noreau & Desrochers 2018). GCTH has pointier and longer wings than other species of thrushes (Dilger 1956, Yong & Moore 1994, Rimmer and McFarland 2001, Frey et al. 2008), which would allow it to travel a greater distance with the same amount of energy than species with more compact wings. Differences in routes and migratory strategies between the GCTH and the SWTH were also observed closer to their wintering grounds in South America (Gómez et al. 2014). Due to its physiology, the GCTH can cross larger barriers (Bayly et al. 2013).

Besides morphology, aversion to cross obstacles may come into play. The effect of the Appalachian Mountain range on migration routes in the fall has been demonstrated in other studies using radar (Brooks 1952, Williams et al. 2001), but some passerines seem to be able to cross it further south (Mabee et al. 2006). As suggest our results, SWTH may prefer to return to the east coast further south and bypass the north of the Appalachians Mountains while GCTH and BITH might cross the mountains further north. For future exploration, a further developed network of receiving stations in the Appalachian Mountain range would allow to test the effect of this topography on the migratory routes of these three species.

Individual variability

The large individual variability (> 10 degrees) found for the westernmost detection could be due to other different factors like age (Ralph 1981, Moore 1984), sex (Tøttrup & Thorup 2008), body condition (Deutschlander & Muheim 2009) and weather conditions (Richardson 1978, 1990). Unfortunately, we did not have sufficient data to examine those hypotheses. Stanley et al. (2012) also found flexibility in migration routes of Wood thrush (*Hylocichla mustelina*), but not in migration timing. Even though the three species of *Catharus* thrushes we studied show high individual variability in their migration route, other variables are needed to confirm that these species have a high phenotypic plasticity. Phenotypic plasticity is needed to evaluate the ability of a species to adjust its behavior in response to environmental change.

Migration pace

We interpret the bimodal distribution of individual migration paces as evidence for stopover steps, with paces < 30 km/h more likely to have included stopovers than direct steps (> 30 km/h). Migrating thrushes spent more time outside than inside the Motus detection range. Hence, for migration pace to reflect the actual flight speed, we need to assume that movement paths between consecutive detections were quasi linear (Hedenström & Ålerstam 1998). Based on those observations and caveats, we conclude that the GCTH stopped less often or for a shorter time than the two other species. A recent study found that GCTH flew over 3000 km without refueling (Gómez et al. 2017). We infer that the migration pace measured for direct steps reflected the actual flight speed. Thus, we conclude that between stopovers, GCTH flew faster than the two other species. Those observations are consistent with our prediction based on wing shape (Yong & Moore 1994, Bowlin & Wikelski 2008). Gómez et al. (2014) compared fall migration strategies closer to their wintering range in northern South America and obtained similar results.

Part of the latitudinal pattern of stopovers could be due to sampling bias, caused by geographic variation in the density of the Motus receiving stations. Distances among receiving stations tend to be greater in the southeastern US than further to the North and West (Figure 1). A denser array of receiving stations will tend to enable the calculation of exceptionally slow or fast speeds, depending on the occurrence of stopovers, high wind speeds, etc. Assuming constant flight speed, stopovers will exert a greater negative influence on movement rates, which would increase probability of detecting stopover, if receiving stations are nearby. This bias will be accentuated in the case of longer stopovers. However, our results are contrary to this expectation, and we conclude that if anything, the greater distances among towers to the South have weakened our estimates. Contrary to our result, other studies conducted in Europe suggest an increase in migration pace and refueling rate along migratory route (Ellegren 1993, Schaub & Jenni 2001). However, our result could illustrate the presence of an important stopover area in southeastern North America, as before crossing the Gulf of Mexico

or the Caribbean Sea as suggested in other recent studies of fall strategies of migrating thrushes (Gómez et al. 2014, Whitaker et al. 2018a, McFarland et al. *in prep.*).

Conservation implications

Swainson's Thrush migrate further west suggesting that the three species studied do not necessarily face the same trade-offs during migration. Collisions with anthropogenic structures such as telecommunications towers, buildings, power lines and wind turbines are one of the significant causes of mortality during migration (Erickson et al. 2005, Willmott et al. 2012). Human population density is higher on the east coast of North America than further inland so species that migrate closer to coast, such as Bicknell's Thrush and Gray-cheeked Thrush, may be more prone to collisions with anthropogenic-derived structures and predation by cats, another leading cause of mortality in the United States (Loss et al. 2013). Given that Bicknell's Thrush had a slower migration pace than the Gray-cheeked Thrush and was more likely to make stopovers, it could be more exposed to these threats. The Bicknell's Thrush is a threatened species in Canada (Government of Canada 2018), and vulnerable at the international level (BirdLife International 2016), thus it would be relevant to compare these potential threats to those known to occur on the breeding (Aubry et al. 2016) and wintering grounds (Townsend et al. 2015, McFarland et al. 2018).

The use of the Motus radio-telemetry collaborative network

Our research illustrates the utility of the Motus network in the individual tracking of Neotropical migrants during the fall migration. However, this relatively new technology has shortcomings. The Motus receiving stations array is heterogeneous and skewed by an overrepresentation of receiving stations on the east coast of North America and along the St. Lawrence River and Great Lakes. A more homogenous distribution of the receiving sites of the Motus network would create a wider coverage of migration corridors and would allow to distinguish with more accuracy the differences regarding migratory routes between species, populations and individuals. As an example, the geographic area east and west of the Appalachians is not well covered by the Motus network. Thus, we do not know whether individuals migrating along the St. Lawrence and the Great Lakes cross or surround the mountain range. Also, antennas (omnidirectional or Yagi) do not all have the same range of detection. Yagi antennas can have a detection range up to 30 km (Taylor et al. 2011) and it is likely that under optimal conditions the range is greater. This uncertainty should be included in the models to better assess differences in migration routes at the local and regional levels. Finally, the proper functioning of the Motus network is based on the collaboration of researchers responsible for receiving stations. However, sometimes the data of some sites takes some time to be integrated into the online database. Thus, it is important that each manager responsible for receiving stations integrates the data on a regular basis, otherwise they are not accessible to other users. The data downloaded as part of a study do not necessarily represent all the detections

across the network. All in all, the Motus network remains an effective and low-cost technology that tracks a large number of small passerines over long distances through the North America (Taylor et al. 2017). This technology is, until now, one of the most appropriate tools to determine the migratory routes of many neo-tropical passerines that migrate across the American continent.

1.7 Conclusion

Our study suggests that species with similar ecological characteristic do not respond necessarily to the same trade-offs and can thus be confronted to different threats during migration. The subject is somewhat exclusive to specific populations of three different species. However this study provides efficient methods to evaluate flexibility in migratory routes and behavior. To conclude, we hope that other species and thrush populations will be combined and compared to this study, e.g. in a comparative analysis, or meta-analytical framework. Such exercises will hopefully provide a better overall understanding of migration for *Catharus* thrushes.

1.8 Acknowledgements

This study was funded by a NSERC Discovery grant to A. Desrochers, and Environment and Climate Change Canada. Data were acquired thanks to the Observatoire d'oiseaux de Tadoussac and Environment and Climate Change Canada. The data were accessed thanks to the Motus network, whose managers also brought technical support (Stuart Mackenzie, John Brzustowski, Zoe Crysler, Philip Taylor).

Conclusion générale

Le but de la présente étude était de mieux comprendre la migration automnale chez trois espèces de grives du genre *Catharus* nichant dans la forêt boréale: la Grive à dos olive, la Grive de Bicknell et la Grive à joues grises. Afin de mieux comprendre ce phénomène, les routes migratoires et les vitesses de migration ont été comparées. Cette étude visait aussi l'utilisation d'une technologie novatrice, le réseau coordonné de radio-télémetrie Motus. Cette étude nous a permis de déterminer les différences dans les routes migratoires dans le nord-est de l'Amérique du nord. En effet, la route migratoire de la grive à dos olive se situe plus à l'ouest et semble suivre l'axe du Saint-Laurent et des Grands Lacs, alors que la Grive de Bicknell et la Grive à joues grises rejoignent la côte de l'Atlantique plus au nord. La comparaison des vitesses de migration a permis de déterminer que la Grive à joues grises présente une vitesse de migration plus rapide que la Grive à dos olive et la Grive de Bicknell. Finalement, cette étude a aussi permis de constater la variabilité individuelle au sein de chaque espèce.

1. Des routes et des stratégies migratoires différentes à l'échelle de l'espèce

Les routes migratoires, chez les migrateurs néotropicaux, se répartissent selon quatre corridors de migration principaux en Amérique du Nord: le corridor de l'ouest (Pacifique), central, de la vallée du Mississippi et de l'est (Atlantique) (U.S. Fish & Wildlife Service 2017). À l'intérieur de ces corridors, les routes peuvent varier selon les différentes espèces, populations ou individus.

Tel que nous l'avions prédit, il existe des différences dans les routes et les stratégies migratoires des trois espèces de grives étudiées. Nous avons prédit que la Grive de Bicknell se distinguerait des deux autres espèces et aurait une route migratoire plus à l'ouest, en raison de la longitude de son site d'hivernage. Or, c'est plutôt la Grive à dos olive qui se distingue des deux autres espèces. Celle-ci suit une route plus à l'est qui pourrait faire partie du corridor de migration de la vallée du Mississippi, ou encore une route qui longerait les plaines au pied des Appalaches du côté est. Ces résultats sont supportés par les données eBird (eBird 2017), dont les observations de Grive à dos olive entre les mois d'août et novembre sont plus continentales que côtières (Annexe B.). La chaîne de montagnes des Appalaches pourrait avoir un effet de barrière et ainsi influencer les routes migratoires de la Grive à dos olive (Brooks 1952, Williams et al. 2001, Mabee et al. 2006), mais l'explication de cette différence est incertaine. Le réseau Motus était peu développé dans ce secteur pendant la durée de l'étude, ce qui ne nous permet pas de confirmer que la Grive à dos olive contourne effectivement la chaîne de montagnes pour rejoindre la côte est plus au sud, vers les états centraux (Virginie, Virginie occidentale). Il serait pertinent de tester l'effet de la topographie et des conditions atmosphériques telles que le vent à l'aide de simulations des routes migratoires en fonction de ces composantes spatiales et de les comparer au trajet réel des oiseaux. Ainsi, il serait possible de valider si les Grives à dos olive évitent systématiquement

de traverser les régions montagneuses ou si elles suivent ou évitent des courants aériens particuliers. Une analyse de chemins à moindre coûts pourrait être une alternative intéressante (Adriaensen et al. 2003, Desrochers et al. 2011). Nos résultats concernant la vitesse de migration suggèrent aussi l'existence de différentes stratégies migratoires. La Grive à joues grises migre plus rapidement que les deux autres espèces. Les individus ou espèces ayant les ailes plus longues et plus pointues seraient en mesure d'effectuer des vols sur de plus longues distances et de consommer moins d'énergie (Yong & Moore 1994, Mönkkönen 1995, Bowlin 2007, Bowlin & Wikelski 2008). La Grive à joues grises a les ailes plus pointues et plus longues que la Grive à dos olive (Yong & Moore 1994). Plus près de leur aire d'hivernage en Amérique du Sud, Gomez et al. (2014) ont observé des différences dans les stratégies migratoires de la Grive à joues grises et de la Grive à dos olive. La Grive à dos olive effectuerait des vols plus courts que la Grive à joues grises.

Les individus semblaient ralentir leur rythme migratoire en s'approchant de leur aire d'hivernage, mais ce résultat va à l'encontre de la littérature publiée à ce sujet. Des données de recapture de 62 espèces de passereaux bagués en Suède démontrent une augmentation du rythme de migration et du taux d'accumulation d'énergie vers les latitudes plus au sud (Ellegren 1993). Une étude sur le rythme migratoire automnal de trois espèces de parulines européennes a démontré que les individus ont plutôt tendance à effectuer des vols plus long, augmentant ainsi la vitesse de leur rythme migratoire (Schaub & Jenni 2001). Or, les auteurs de cette étude l'indiquent, le rythme migratoire dépend de plusieurs facteurs et une augmentation de vitesse peut à la fois être due à un changement comportemental, à un changement dans les conditions atmosphériques (Bruderer & Liechti 1998) ou à la présence d'étendues inhospitalières obligeant les individus à effectuer des vols prolongés (Newton 2008). Notre étude s'est déroulée en Amérique du Nord et, selon les études publiées, certains individus traversent le golfe du Mexique ou la mer des Caraïbes (Gómez et al. 2014, Whitaker et al. 2018a, McFarland et al. *in prep.*). Il se pourrait que ces individus aient davantage besoin de s'arrêter vers le sud des États-Unis avant de traverser un obstacle considérable, expliquant les différences de nos résultats avec ceux des études réalisées en Europe.

L'histoire génétique trace également les routes migratoires des différentes espèces et populations (Emlen 1967a, Berthold & Helbig 1992). Les populations effectuent parfois des détours considérables associés à leur histoire génétique (Ruegg & Smith 2002, Delmore et al. 2012). Dans cette optique, il est intéressant de constater l'absence de différences entre les routes migratoires de la Grive à joues grises et de la Grive de Bicknell. Ces deux espèces, proches parentes, se sont séparées pendant la période du Pléistocène et leur proximité génétique pourrait avoir joué un rôle dans l'évolution de leur route migratoire. Nos analyses ne permettent pas cependant de valider cette hypothèse. Il serait intéressant de valider la similarité dans leur route migratoire en comparant les routes de différentes populations connues des deux espèces afin de valider cette hypothèse,

comme cela a été fait dans l'étude de Delmore et al. (2012). Conscient que de déployer des émetteurs sur différents sites de nidification à travers l'est du Canada et des États-Unis demanderait un investissement considérable au niveau monétaire et au niveau temporel, cette variable pourrait être obtenue par les isotopes stables contenus dans les plumes des individus bagués (Hobson & Wassenaar 2008). Une autre alternative intéressante offrant une meilleure précision géographique serait de poser des émetteurs GPS PinPoint (Lotek Wireless Inc. 2018) qui enregistrent une position géographique à un moment prédéterminé. Quatre de ces émetteurs ont été posés puis récupérés sur des Grives à joues grises sur leur aire de nidification à Terre-Neuve et des positions ont pu être enregistrées en cours de migration puis sur leur aire d'hivernage (Whitaker et al. 2018a).

Les données de détection du réseau Motus sont souvent hétérogènes. La position des tours réceptrices est variable d'une année à l'autre, tout comme le nombre d'antennes actives. Chaque tour réceptrice possède une combinaison d'antennes de portée variée. Il y a une ségrégation de tours réceptrices dans certains secteurs comme le secteur des Grands Lacs. La fréquence à laquelle les données provenant des autres antennes sont téléversées sur la plateforme Motus est à la discrétion des gestionnaires des différents projets. De plus, les détections sont limitées au positionnement et à la portée des tours réceptrices. Or, le réseau Motus ne couvre qu'une faible partie de l'Amérique du nord. Nous ne connaissons pas le comportement de l'oiseau au-delà de la limite de la portée de détection des antennes. Une option intéressante serait d'utiliser les modèles espace-état (angl. *state-space model*) qui permettent d'analyser des données irrégulières dans le temps et des données manquantes afin de prédire la localisation et le comportement d'un individu à l'extérieur du temps et de l'espace observé. Ce type d'analyse a été réalisé à l'aide des données de détection du réseau Motus. Cela a permis de déterminer que la route migratoire du Viréo aux yeux rouges (*Vireo olivaceus*) Motus passait au-dessus de grandes étendues d'eau, à l'extérieur des zones couvertes par le réseau (Baldwin et al. 2018). Dans le cas des grives étudiées dans ce présent projet, un modèle espace-état permettrait de palier le manque de couverture du réseau à l'est et à l'ouest des Appalaches, mais aussi de qualifier davantage leur stratégie migratoire et leur comportement en route à l'échelle individuelle.

2. Des différences à l'échelle individuelle grâce au réseau Motus

Un avantage considérable du réseau Motus, est de permettre un suivi migratoire de plusieurs individus différents. La variabilité individuelle permet d'évaluer la capacité d'une espèce à évoluer et à s'adapter aux changements dans son environnement (Agrawal 2001). Dans cette étude, nous avons pu démontrer une certaine flexibilité interindividuelle en ce qui concerne la longitude des routes migratoires. Les études sur les changements climatiques supposent que les effets de ces changements seront plus marqués sur les côtes (Sallenger et al. 2012). Dans le cas de la Grive de Bicknell et la Grive à joues grises, cette variabilité individuelle

pourrait être avantageuse si les conditions environnementales sur la côte de l'Atlantique se détériorent. Une route alternative plus optimale pourrait alors être favorisée. Cependant, cette étude ne prétend pas déterminer que la flexibilité longitudinale de leur route migratoire leur permettra de s'adapter à tout changement environnemental, qu'il soit côtier ou non. La variabilité interindividuelle devrait être évaluée davantage et ne devrait pas s'en tenir uniquement à la longueur de leur route migratoire. Par exemple, un suivi individuel des routes migratoires chez la Grive des bois a permis de constater une flexibilité longitudinale dans les routes migratoires, mais leur rythme migratoire était plutôt constant (Stanley et al. 2012). Le rythme migratoire (la date de départ, la date d'arrivée, la vitesse migratoire, le temps de repos sur une halte migratoire, etc.) pourrait aussi être modifié par les changements climatiques et cela pourrait avoir des effets sur le taux de survie d'une espèce (Coppack & Both 2002).

L'âge, les conditions physiologiques et le sexe peuvent aussi influencer les routes migratoires individuelles (Ralph 1981, Morganti et al. 2011, Deppe et al. 2015, Crysler et al. 2016, Dossman et al. 2016). La variation individuelle à l'intérieur de ces groupes est aussi importante pour estimer la survie annuelle d'une espèce. Par exemple, les femelles Goéland bruns (*Larus fuscus*) dépendent davantage des habitats de type agricole et passent plus de temps que les mâles sur une halte migratoire. Ces variables n'ont pas pu être incluses dans nos modèles en raison du faible nombre de données. Chez les grives, l'influence du sexe est difficilement mesurable à l'automne en raison de l'absence de plaque incubatrice. Le sexe pourrait être déterminé, et ainsi ajouté dans les modèles, grâce aux échantillons sanguins ou aux marqueurs génétiques situés dans les plumes qui ont été récoltées (Harvey et al. 2006, Katzner et al. 2012b). Dans les deux sites de capture qui ont été comparés, seule l'origine des individus de la Forêt Montmorency était connue. Pour les individus de l'OOT, les isotopes stables contenus dans les plumes récoltées pourraient apporter une partie de cette information (Boulet et al. 2006, Dunn et al. 2006). Les données de détection provenant du réseau Motus, combinées à d'autres technologies telles que les isotopes, les radars, les données des stations de baguage ou les données de science citoyenne, permettraient de tracer un portrait plus précis des populations et des espèces, et de relier les aires de nidification et d'hivernage à travers les routes et les différentes haltes migratoires. La connectivité migratoire permet de déterminer l'impact du taux de mortalité ou du succès reproducteur d'une population ou des individus sur un site d'hivernage, un site de nidification ou une halte migratoire spécifique sur la survie annuelle d'une espèce (Webster et al. 2002, Stanley et al. 2015). Les collisions avec des structures anthropiques telles que les tours de télécommunications, les bâtiments, les lignes électriques et les éoliennes constituent l'une des causes significatives de mortalité en cours de migration (Erickson et al. 2005, Willmott et al. 2012). La compréhension de la connectivité migratoire permet ainsi d'établir une échelle de priorité et de cibler les actions de conservation qui auront le plus d'impact sur la survie d'une espèce (Webster et al. 2002, Kirby et al. 2008). Sur la côte est des États-Unis, la densité humaine est plus élevée et donc, la probabilité d'engendrer des collisions est plus

forte, en plus des autres menaces associées à l'urbanisation tels que la prédation par les chats errants (Loss et al. 2013). Notre étude soulève un questionnement quant aux conséquences d'emprunter une route côtière ponctuées de plusieurs haltes migratoires sur la survie annuelle de la Grive de Bicknell. Cette espèce détient un statut menacé au Canada (Gouvernement du Canada 2012) et vulnérable à l'international (BirdLife International 2016). Une meilleure connaissance de la connectivité migratoire pour cette espèce est donc primordiale pour déterminer les sites migratoires ayant le plus d'influence sur la survie de l'espèce. L'utilisation de géolocalisateurs (McFarland et al. 2017) ou d'émetteurs GPS PinPoint (Whitaker et al. 2018a) serait une avenue intéressante.

3. Vers une approche comparative

Des analyses comparées permettent d'établir des théories qui s'appliquent à plus d'une espèce afin de mieux comprendre un phénomène. Par exemple, Mönkkönen (1995) a établi la relation entre la morphologie de l'aile des oiseaux et la distance de migration en classant les espèces selon deux continuums, un morphologique et l'autre, migratoire. Ces résultats nous permettent par la suite de mieux comprendre les mécanismes évolutifs de la migration chez d'autres espèces (Yong & Moore 1994, Bowlin & Wikelski 2008). L'étude que nous avons effectuée compare les routes migratoires de trois espèces capturées sur trois sites d'étude. Le réseau Motus permet de suivre différents individus, populations et espèces d'oiseaux et même différents animaux (chauve-souris, insectes, etc.) (Taylor et al. 2017). Il serait alors pertinent d'élargir cette étude afin de constater les similarités dans les routes et les stratégies migratoires d'autres populations, d'autres espèces de grives du genre *Catharus* et d'autres espèces de passereaux. Par exemple, peut-on inférer le degré d'évitement des grands obstacles géographiques avec des attributs morphologiques comme la forme des ailes (Mönkkönen 1995) ou comportementaux comme l'évitement de milieux ouverts (Desrochers & Hannon 1997)? Un nombre plus élevé d'espèces permettrait de répondre à de telles questions, et ainsi de mieux comprendre l'évolution et les mécanismes à la base des différentes stratégies migratoires, et ainsi d'établir certains principes de base qui pourront s'ajouter à la théorie de la migration optimale (Alerstam & Lindström 1990).

Pour conclure ce mémoire, j'aimerais souligner que cette présente étude et les méthodes qui y sont décrites met en lumière le potentiel du réseau Motus, et encore plus en combinaison avec d'autres technologies, pour découvrir ou approfondir les connaissances encore méconnues qui permettront de mieux comprendre un phénomène complexe, composé de plusieurs subtilités spécifiques et en constante évolution qu'est la migration aviaire.

Bibliographie

- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen (2003). The application of “least-cost” modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233–247.
- Agrawal, A. A. (2001). Ecology: Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*. [Online.] Available at www.sciencemag.org.
- Alerstam, T. (1990). *Bird Migration*. Cambridge University Press.
- Alerstam, T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology* 152:5–23.
- Alerstam, T., and A. Hedenström (1998). The Development of Bird Migration Theory. *Journal of Avian Biology* 29:343–369.
- Alerstam, T., A. Hedenström, and S. Åkesson (2003). Long-distance migration : evolution and determinants. *Oikos* 2:247–260.
- Alerstam, T., and Å. Lindström (1990). Optimal Bird Migration: The Relative Importance of Time, Energy, and Safety. In *Bird Migration: the relative importance of time, energy, and safety*. pp. 331–351.
- Andersson, Å., A. Follestad, L. Nilsson, and H. Persson (2001). Migration patterns of Nordic Greylag Geese *Anser anser*. *Ornis Svecica* 11:19–58.
- Archibald, K. M., J. J. Buler, J. A. Smolinsky, and R. J. Smith (2017). Migrating birds reorient toward land at dawn over the Great Lakes, USA. *The Auk* 134:193–201.
- Atkinson, P. W., A. J. Baker, K. A. Bennett, N. A. Clark, J. A. Clark, K. B. Cole, A. Dekinga, A. Dey, S. Gillings, P. M. González, K. Kalasz, et al. (2007). Rates of mass gain and energy deposition in red knot on their final spring staging site is both time-and condition-dependent. *Journal of Applied Ecology* 44:885–895.
- Aubry, Y., A. Desrochers, and G. Seutin (2011). Response of Bicknell’s Thrush (*Catharus bicknelli*) to boreal silviculture and forest stand edges: a radio-tracking study. *Canadian Journal of Zoology* 89:474–482.
- Aubry, Y., A. Desrochers, and G. Seutin (2016). Regional patterns of habitat use by a threatened forest bird, the Bicknell’s Thrush (*Catharus bicknelli*), in Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 94:301–309.
- Aubry, Y., A. Desrochers, and G. Seutin (2018). Bicknell’s Thrush (*Catharus bicknelli*) habitat occupancy in Québec’s Laurentian Highlands. *Avian Conservation and Ecology* 13.
- Baldwin, J. W., K. Leap, J. T. Finn, and J. R. Smetzer (2018). Bayesian state-space models reveal unobserved off-shore nocturnal migration from Motus data. *Ecological Modelling* 386:38–46.
- Bayly, N. J., C. Gómez, and K. A. Hobson (2013). Energy reserves stored by migrating Gray-cheeked Thrushes *Catharus minimus* at a spring stopover site in northern Colombia are sufficient for a long-distance flight to North America. *Ibis* 155:271–283.
- Berthold, P. (2001). *Bird Migration: a General Survey*. Second edition. Oxford Orn. Oxford University Press, Oxford.

- Berthold, P., and A. J. Helbig (1992). The genetics of bird migration: stimulus, timing, and direction. *Ibis* 134:35–40.
- Bêty, J., J.-F. Giroux, and G. Gauthier (2004). Individual variation in timing of migration: Causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:1–8.
- BirdLife International (2016). Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*) - BirdLife species factsheet. [Online.] Available at <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/bicknells-thrush-catharus-bicknelli>.
- BirdLife International and Handbook of the Birds of the World (2017) Bird species distribution maps of the world. Version 7.0. Available at <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>.
- Bohning-Gaese, K., M. L. Taper, and J. H. Brown (1993). Are Declines in North-American Insectivorous Songbirds Due To Causes on the Breeding Range. *Conservation Biology* 7:76–86.
- Bohrer, G., D. Brandes, J. T. Mandel, K. L. Bildstein, T. A. Miller, M. Lanzone, T. Katzner, C. Maisonneuve, and J. A. Tremblay (2012). Estimating updraft velocity components over large spatial scales: Contrasting migration strategies of golden eagles and turkey vultures. *Ecology Letters* 15:96–103.
- Bonter, D. N., S. A. Gauthreaux, and T. M. Donovan (2009). Characteristics of Important Stopover Locations for Migrating Birds: Remote Sensing with Radar in the Great Lakes Basin. *Conservation Biology* 23:440–448.
- Boulet, M., H. L. Gibbs, and K. A. Hobson (2006). Integrated Analysis of Genetic, Stable Isotope, and Banding Data Reveal Migratory Connectivity and Flyways in the Northern Yellow Warbler (*Dendroica petechia*; *Aestiva* group) Shorebird ecology View project On Thin Ice? Climatic Influence on Energy Flow and. *Ornithological Monographs* 61:29–78.
- Bowlin, M. S. (2007). Sex, wingtip shape, and wing-loading predic arrival date at stopover site in the Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *The Auk* 124:1388–1396.
- Bowlin, M. S., W. W. Cochran, and M. C. Wikelski (2005). Biotelemetry of New World thrushes during migration: Physiology, energetics and orientation in the wild. *Integrative and Comparative Biology* 45:295–304.
- Bowlin, M. S., and M. C. Wikelski (2008). Pointed Wings, Low Wingloading and Calm Air Reduce Migratory Flight Costs in Songbirds. *PLoS ONE* 3.
- Brooks, M. (1952). The Allegheny Mountains as a Barrier to Bird Movement.
- Brown, C. R., and M. B. Brown (2000). Weather-mediated natural selection on arrival time in cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:339–345.
- Bruderer, B. (1997). The study of bird migration by radar. Part 2: Major achievements. *Naturwissenschaften*. [Online.] Available at <https://link-springer-com.acces.bibl.ulaval.ca/content/pdf/10.1007%2Fs001140050348.pdf>.
- Bruderer, B., and F. Liechti (1998). Flight behavior of nocturnally migrating birds in coastal areas - crossing or coasting. *Journal of Avian Biology* 29:499–507.
- Burger, A. E., and S. A. Shaffer (2008). Application of Tracking and Data-Logging Technology in Research and

- Conservation of Seabirds. *The Auk* 125:253–264.
- Canadian Council on Animal Care (2018). Canadian Council on Animal Care. [Online.] Available at <https://www.ccac.ca/en/standards/>.
- Cochran, W. W. (1987). Orientation and other migratory behaviours of a Swainson's thrush followed for 1500 km. *Animal Behaviour* 35:927–929.
- Cochran, W. W., M. S. Bowlin, and M. C. Wikelski (2008). Wingbeat frequency and flap-pause ratio during natural migratory flight in thrushes. *Integrative and Comparative Biology* 48:134–151.
- Cochran, W. W., and C. G. Kjos (1985). Wind drift and migration of thrushes: a telemetry study. *Illinois Natural History Survey*:297–330.
- Cochran, W. W., H. Mouritsen, and M. C. Wikelski (2004). Migrating Songbirds Recalibrate Their Magnetic Compass Daily from Twilight Cues. *Science* 304:405–408.
- Cochran, W. W., and M. C. Wikelski (2005). Individual Migratory Tactics of New World *Catharus* Thrushes. In *Birds of Two Worlds. The Ecology and Evolution of Migration* (R. Greenberg and P. P. Marra, Editors). The Johns. Baltimore, Maryland, pp. 274–289.
- Connolly, V. (2000). Characterization and classification of Bicknell ' s Thrush (*Catharus bicknelli*) habitat in the Estrie region , Québec. [Online.] Available at <https://www.collectionscanada.gc.ca/obj/s4/f2/dsk2/ftp03/MQ64335.pdf>.
- Coppack, T., and C. Both (2002). Predicting Life-Cycle Adaptation of Migratory Birds to Global Climate Change. *Ardea* 90:369–378.
- Côté, P. (2016). Programme de capture de passereaux boréaux à l'Observatoire d'oiseaux de Tadoussac.
- Crewe, T. L., Z. J. Crysler, and P. D. Taylor (2018). Motus R Book. [Online.] Available at <https://motus.org/MotusRBook/>.
- Crysler, Z. J., R. A. Ronconi, and P. D. Taylor (2016). Differential fall migratory routes of adult and juvenile Ipswich Sparrows (*Passerculus sandwichensis princeps*). *Movement Ecology* 4:3.
- Delmore, K. E., J. W. Fox, and D. E. Irwin (2012). Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 279:4582–9.
- Deppe, J. L., M. P. Ward, R. T. Bolus, R. H. Diehl, A. Celis-Murillo, T. J. Zenzal, F. R. Moore, T. J. Benson, J. A. Smolinsky, L. N. Schofield, D. A. Enstrom, et al. (2015). Fat, weather, and date affect migratory songbirds' departure decisions, routes, and time it takes to cross the Gulf of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:E6331–E6338.
- Desrochers, A., M. Bélisle, J. Morand-Ferron, and J. Bourque (2011). Integrating GIS and homing experiments to study avian movement costs. *Landscape Ecology* 26:47–58.
- Desrochers, A., and S. J. Hannon (1997). Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. *Conservation Biology* 11:1204–1210.
- Deutschlander, M. E., and R. Muheim (2009). Fuel reserves affect migratory orientation of thrushes and

- sparrows both before and after crossing an ecological barrier near their breeding grounds. *Journal of Avian Biology* 40:85–89.
- Diehl, R. H., R. P. Larkin, and J. E. Black (2003). Radar Observations of Bird Migration Over the Great Lakes. *The Auk* 120:278–290.
- Dilger, W. C. (1956). Adaptive Modifications and Ecological Isolating Mechanisms in the Thrush Genera.
- Dossman, B. C., G. W. Mitchell, D. R. Norris, P. D. Taylor, C. G. Guglielmo, S. N. Matthews, and P. G. Rodewald (2016). The effects of wind and fuel stores on stopover departure behavior across a migratory barrier. *Behavioral Ecology* 27:567–574.
- Dunn, E. H., K. A. Hobson, L. I. Wassenaar, D. J. T. Hussell, and M. L. Allen (2006). Identification of summer origins of songbirds migrating through Southern Canada in autumn. *Avian Conservation and Ecology* 1:4.
- eBird (2017). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application].
- Ellegren, H. (1993). Speed of Migration and Migratory Flight Lengths of Passerine Birds Ringed during Autumn Migration in Scandinavia. *Scandinavian Journal of Ornithology* 24:220–228.
- Emlen, S. T. (1967a). Migratory Orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*: Part I: Evidence for Use of Celestial Cues. *The Auk* 84:309–342.
- Emlen, S. T. (1967b). Migratory Orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part II: Mechanism of Celestial Orientation. *The Auk* 84:463–489.
- Erickson, W. P., G. D. Johnson, and D. P. Y. Jr (2005). A Summary and Comparison of Bird Mortality from Anthropogenic Causes with an Emphasis on Collisions. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191. PSW-GTR-19:1029–1042.
- Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, K. M. Dugger, S. A. J. Gauthreaux, P. Heglund, K. A. Hobson, A. E. Jahn, D. H. Johnson, S. C. Latta, et al. (2010). Recent advances in understanding migration systems of New World land birds. *Ecological Monographs* 80:3–48.
- Farnsworth, A., B. M. Van Doren, W. M. Hochachka, D. Sheldon, K. Winner, J. Irvine, J. Geevarghese, and A. S. Kelling (2016). A characterization of autumn nocturnal migration detected by weather surveillance radars in the northeastern USA. *Ecological Applications* 26:752–770.
- FitzGerald, A. M. (2017). Division within the North American boreal forest : Ecological niche divergence between the Bicknell ' s Thrush (*Catharus bicknelli*) and Gray- - cheeked Thrush (*C . minimus*). *Ecology and Evolution*:1–11.
- Fox, J., and S. Weisberg (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand O.
- Frey, S. J. K., C. C. Rimmer, K. P. McFarland, and S. Menu (2008). Identification and sex determination of Bicknell's Thrushes using morphometric data. *Journal of Field Ornithology* 79:408–420.
- Fudickar, A. M., M. C. Wikelski, and J. Partecke (2012). Tracking migratory songbirds: Accuracy of light-level loggers (geolocators) in forest habitats. *Methods in Ecology and Evolution* 3:47–52.
- Gagnon, F., J. Ibarzabal, J.-P. L. Savard, P. Vaillancourt, M. Bélisle, and C. M. Francis (2011). Weather

Effects on Autumn Nocturnal Migration of Passerines on Opposite Shores of the St. Lawrence Estuary. *The Auk* 128:99–112.

Galbraith, C. A., D. A. Stroud, I. Colquhoun, D. A. Scott, and L. G. Underhill (2006). Waterbirds around the world- A global overview of the conservation management and research of the world's waterbird flyways. 940.

Gauthier, J., and Y. Aubry (1995). Les oiseaux nicheurs du Québec : Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux et le Service canadien de la faune, Environnement Canada, région du Québec.

Gómez, C., N. J. Bayly, D. R. Norris, S. A. Mackenzie, K. V. Rosenberg, P. D. Taylor, and C. D. Cadena (2017). Fuel loads acquired at a stopover site influence the pace of intercontinental migration in a boreal songbird. *Scientific Reports* Accepted:00–00.

Gómez, C., N. J. Bayly, and K. V. Rosenberg (2014). Fall stopover strategies of three species of thrush (*Catharus*) in northern South America. *The Auk* 131:702–717.

Gouvernement du Canada (2012). Loi sur les espèces en péril (SOR/2012-133). *Canada Gazette* 146.

Government of Canada (2018). Species List - Species at Risk Public Registry. [Online.] Available at http://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/species/schedules_e.cfm?id=1.

Gudmundsson, G. A., and T. Alerstam (1998). Optimal map projections for analysing long-distance migration routes. *Journal of Avian Biology*:597–605.

Harvey, M. G., D. N. Bonter, L. M. Stenzler, and I. J. Lovette (2006). A comparison of plucked feathers versus blood samples as DNA sources for molecular sexing. 77:136–140.

Hedenström, A. (2008). Adaptations to migration in birds: Behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. [Online.] Available at https://www.jstor.org/stable/20208430?seq=1&cid=pdf-reference#references_tab_contents.

Hedenström, A., and T. Alerstam (1998). How fast can birds migrate? *Journal of Avian Biology* 29:424–432.

Helbig, A. J. (1991). Behavioral Ecology and Sociobiology Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE-and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*).

Hobson, K. A., and K. J. Kardynal (2015). Western Veeries use an eastern shortest-distance pathway: New insights to migration routes and phenology using light-level geolocators. *Source: The Auk* 132:540–550.

Hobson, K. A., and L. I. Wassenaar (2008). Tracking Animal Migration with Stable Isotopes.

Howell, S. N., and P. Pyle (1997). Identification guide to North American birds. Slate Creek Press, Bolinas, California.

Katzner, T. E., D. Brandes, T. Miller, M. Lanzone, C. Maisonneuve, J. A. Tremblay, R. Mulvihill, and G. T. Merovich (2012a). Topography drives migratory flight altitude of golden eagles: Implications for on-shore wind energy development. *Journal of Applied Ecology* 49:1178–1186.

Katzner, T. E., M. Wheeler, J. J. Negro, Y. Kapetanakis, J. A. Dewoody, M. Horvath, and I. Lovette (2012b).

To pluck or not to pluck: Scientific methodologies should be carefully chosen, not “one size fits all.”
Journal of Avian Biology 43:15–17.

Kirby, J. S., A. J. Stattersfield, S. H. M. Butchart, M. I. Evans, R. F. A. Grimmett, V. R. Jones, J. O’sullivan, G. M. Tucker, and I. Newton (2008). Key conservation issues for migratory land- and waterbird species on the world’s major flyways. *Bird Conservation International*. [Online.] Available at https://www-cambridge-org.acces.bibl.ulaval.ca/core/services/aop-cambridge-core/content/view/B6AE87A5CB971E0B9690B625E3DD9436/S0959270908000439a.pdf/key_conservation_issues_for_migratory_land_and_waterbird_species_on_the_worlds_major_flyways.pdf.

Kjos, C. G., and W. W. Cochran (1970). Activity of Migrant Thrushes as Determined by Radio-Telemetry. *82:225–226*.

Klaassen, R. H. G., R. Strandberg, M. Hake, P. Olofsson, A. P. Tøttrup, and T. Alerstam (2010). Loop migration in adult marsh harriers *Circus aeruginosus*, as revealed by satellite telemetry. *Journal of Avian Biology* 41:200–207.

Knox, A. (1996). British Birds Grey-cheeked and Bicknell’s Thrushes: taxonomy., identification and the British and Irish records.

Lanzone, M. J., T. A. Miller, P. Turk, D. Brandes, C. Halverson, C. Maisonneuve, J. Tremblay, J. Cooper, K. O’Malley, R. P. Brooks, and T. Katzner (2012). Flight responses by a migratory soaring raptor to changing meteorological conditions. *Biology Letters* 8:710–713.

Leblanc, M., and L. Bélanger (2000). LA SAPINIÈRE VIERGE DE LA FORÊT MONTMORENCY Et DE SA RÉGION: UNE FORÊT BORÉALE DISTINCTE. Library.

Legendre, P., and L. Legendre (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.

Lepage, D., G. Gauthier, and S. Ménu (2000). Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology* 69:414–427.

Liechti, F. (2006). Birds: Blowin’ by the wind? *Journal of Ornithology* 147:202–211.

Loss, S. R., T. Will, and P. P. Marra (2013). The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications* 4.

Lotek Wireless Inc. (2018). Avian NanoTag Series - radio transmitters for avian research. [Online.] Available at <http://www.lotek.com/avian-nanotags.htm>.

Mabee, T., B. Cooper, J. Plissner, and D. Young (2006). Nocturnal bird migration over an Appalachian ridge at a proposed wind power project. *Wildlife Society Bulletin* 34:682–690.

Mack, D. E., and W. Yong (2000). Swainson’s Thrush (*Catharus ustulatus*). *The Birds of North America Online*. [Online.] Available at <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/swathr/introduction>.

Mazerolle, D. F., and K. a. Hobson (2007). Patterns of differential migration in white-throated sparrows evaluated with isotopic measurements of feathers. *Canadian Journal of Zoology* 85:413–420.

Mazerolle, M. (2017). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). [Online.] Available at <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.

- McFarland, K. P., Y. Aubry, C. C. Rimmer, R. M. Whittam, J. M. Townsend, B. Stewart, G. Campbell, R. Renfrew, P. P. Marra, S. Paradis, V. Afanasyev, and J. W. Fox (2017). Using light-level geolocation to illuminate migratory routes, stop-over sites and population connectivity for Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*) (in preparation).
- McFarland, K. P., J. D. Lloyd, S. J. K. Frey, P. L. Johnson, R. B. Chandler, and C. C. Rimmer (2018). Modeling spatial variation in winter abundance to direct conservation actions for a vulnerable migratory songbird, the Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*). *1201:517–529*.
- McFarland, K. P., C. C. Rimmer, J. E. Goetz, Y. Aubry, J. M. Wunderle, A. Sutton, J. M. Townsend, A. L. Sosa, and A. Kirkconnell (2013). A winter distribution model for Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*), a conservation tool for a threatened migratory songbird. *PLoS one 8:e53986*.
- McKinnon, E. A., and O. P. Love (2018). Ten years tracking the migrations of small landbirds: Lessons learned in the golden age of bio-logging. *135:834–856*.
- McKinnon, L., E. Nol, and C. Juillet (2013). Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Scientific reports 3:1816*.
- Mehlman, D. W., S. E. Mabey, D. N. Ewert, C. Duncan, B. Abel, D. Cimbrich, R. D. Sutter, and M. S. Woodrey (2005). Conserving stopover sites for forest-dwelling migratory landbirds. *The Auk 122:1281–1290*.
- Mönkkönen, M. (1995). Do migrant birds have more pointed wings?: A comparative study. *Evolutionary Ecology 9:520–528*.
- Monroe, B. L., R. C. Banks, J. W. Fitzpatrick, T. R. Howell, N. K. Johnson, H. Ouellet, J. V Remsen, and R. W. Storer (1995). Fortieth Supplement to the American Ornithologists' Union Check-List of North American Birds.
- Moore, F. R. (1984). Age-Dependent Variability in the Migratory Orientation of the Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*) Author (s): Frank R. Moore Source: *The Auk*, Vol. 101, No. 4 (Oct., 1984), pp. 875-880 Published by: American Ornithological Society *S. Auk 101:875–880*.
- Morganti, M., U. Mellone, G. Bogliani, N. Saino, A. Ferri, F. Spina, and D. Rubolini (2011). Flexible tuning of departure decisions in response to weather in black redstarts *Phoenicurus ochruros* migrating across the Mediterranean Sea. *Journal of Avian Biology 42:323–334*.
- Newton, I. (2006). Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*. [Online.] Available at [https://link-springer-com.acces.bibl.ulaval.ca/content/pdf/10.1007%2Fs10336-006-0058-4.pdf](https://link.springer-com.acces.bibl.ulaval.ca/content/pdf/10.1007%2Fs10336-006-0058-4.pdf).
- Newton, I. (2007). Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis 149:453–467*.
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic P. London.
- Noreau, F., and A. Desrochers (2018). Combined effects of migration distance, foraging method vegetation, density, and population density on wing shapes of boreal songbirds. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/413351>
- Ouellet, H. (1993). *Bicknell's Thrush: Taxonomic Status and Distribution*.
- Powell, L. A., D. G. Krementz, J. D. Lang, and M. J. Conroy (1998). Effects of radio transmitters on migrating

- Wood Thrushes. *Journal of Field Ornithology* 69:306–315.
- Ralph, C. J. (1981). Age ratios and their possible use in determining autumn routes of passerine migrants. *The Wilson Bulletin* 93:164–188.
- Rappole, J. H., and M. V. McDonald (1994). Cause and Effect in Population Declines of Migratory Birds. *The Auk* 111:652–660.
- Rappole, J. H., and A. Tipton (1991). New Harness Design for Attachment of Radio Transmitters to Small Passerines. *Journal of field ornithology* 62:335–337.
- Restall, R. L., C. Rodner, M. Lentino, and D. Ascanio (2006). *Birds of Northern South America: an identification guide*. Yale Unive.
- Richardson, W. J. (1978). Timing and Amount of Bird Migration in Relation to Weather: A Review. *Oikos* 30:224.
- Richardson, W. J. (1990). Wind and orientation of migrating birds: A review. *Experientia*. [Online.] Available at <https://link-springer-com.acces.bibl.ulaval.ca/content/pdf/10.1007%2FBF01952175.pdf>.
- Rimmer, C. C., and K. P. McFarland (2001). Known Breeding and Wintering Sites of a Bicknell's Thrush. *The Wilson Bulletin* 113:234–236.
- Rimmer, C. C., K. P. McFarland, and J. D. Lambert (2001). Conservation Assessment Bicknell's Thrush Conservation Assessment.
- Robbins, C. S., J. R. Sauer, R. S. Greenberg, and S. Droege (1989). Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 86:7658–7662.
- Robinson, W. D., M. S. Bowlin, I. Bisson, J. Shamoun-Baranes, K. Thorup, R. H. Diehl, T. H. Kunz, S. Mabey, and D. W. Winkler (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:354–361.
- Ruegg, K. C., and T. B. Smith (2002). Not as the crow flies: a historical explanation for circuitous migration in Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:1375–1381.
- Sallenger, A. H., K. S. Doran, and P. A. Howd (2012). Hotspot of accelerated sea-level rise on the Atlantic coast of North America. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1597>
- Schaub, M., and L. Jenni (2001). Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia* 128:217–227.
- Sherry, T. W., and R. T. Holmes (1996). Winter habitat quality, population limitation, and conservation of neotropical-nearctic migrant birds. *Ecology* 77:36–48.
- Sillett, T. S., and R. T. Holmes (2002). Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71:296–308.
- Smouse, P. E., J. C. Long, R. R. Sokal, and R. R. Sokal³ (1986). Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. Source: *Systematic Zoology Syst. Zool* 35.

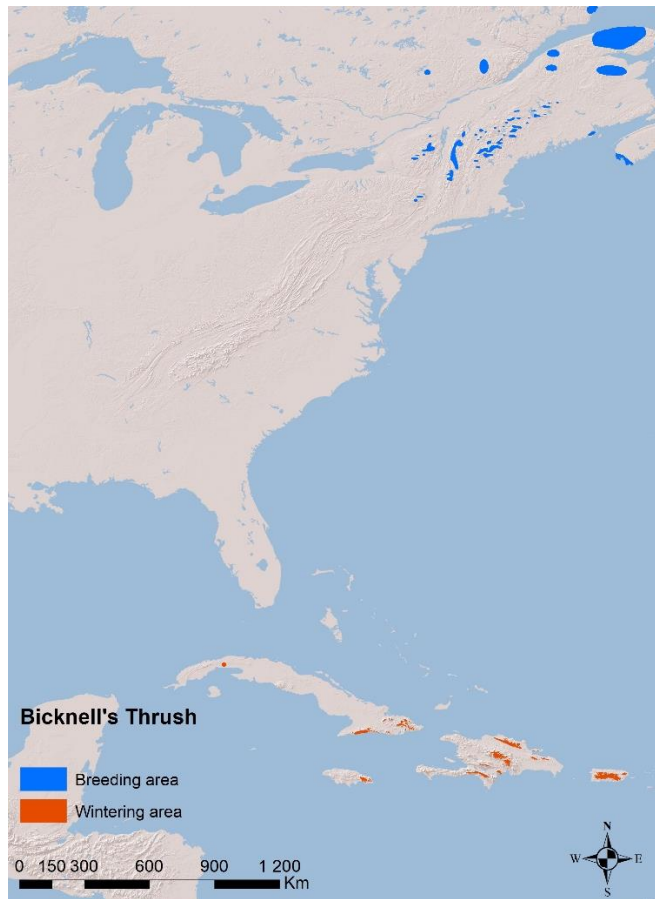
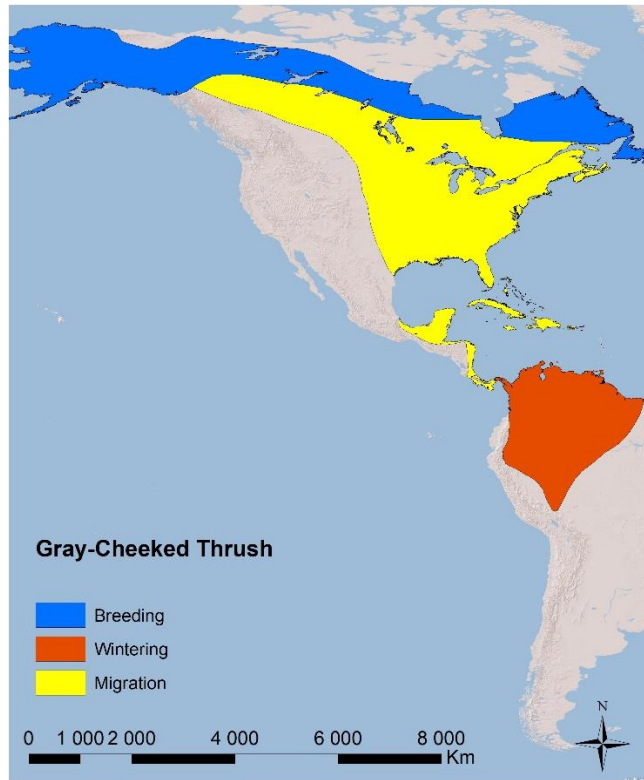
- La Sorte, F. A., D. Fink, W. M. Hochachka, A. Farnsworth, A. D. Rodewald, K. V. Rosenberg, B. L. Sullivan, D. W. Winkler, C. Wood, and S. Kelling (2014). The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography* 41:1685–1696.
- La Sorte, F. A., D. Fink, W. M. Hochachka, and S. Kelling (2016). Convergence of broad-scale migration strategies in terrestrial birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283.
- Stanley, C. Q., M. P. Macpherson, K. C. Fraser, E. A. McKinnon, and B. J. M. Stutchbury (2012). Repeat tracking of individual songbirds reveals consistent migration timing but flexibility in route. *PLoS ONE* 7:5–10.
- Stanley, C. Q., E. A. Mckinnon, K. C. Fraser, M. P. Macpherson, G. Casbourn, L. Friesen, P. P. Marra, C. E. Studds, T. B. Ryder, N. E. Diggs, and B. J. M. Stutchbury (2015). Connectivity of wood thrush breeding, wintering, and migration sites based on range-wide tracking. *Conservation Biology* 29:164–174.
- Streby, H. M., T. L. McAllister, S. M. Peterson, G. R. Kramer, J. A. Lehman, and D. E. Andersen (2015). Minimizing marker mass and handling time when attaching radio-transmitters and geolocators to small songbirds. *The Condor* 117:249–255.
- Stutchbury, B. J. M., S. A. Tarof, T. Done, E. Gow, P. M. Kramer, J. Tautin, J. W. Fox, and V. Afanasyev (2009). Tracking long-distance songbird migration by using geolocators. *Science* 323:896.
- Sullivan, B. L., C. L. Wood, M. J. Illif, R. E. Bonney, D. Fink, and S. Kelling (2009). eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation*:2282–2292.
- Taylor, C. M., and B. J. M. Stutchbury (2015). Effects of breeding versus winter habitat loss and fragmentation on the population dynamics of a migratory songbird. *Ecological Applications* 26:424–437.
- Taylor, P. D., T. L. Crewe, S. A. Mackenzie, D. Lepage, Y. Aubry, Z. J. Crysler, C. M. Francis, C. G. Guglielmo, D. J. Hamilton, R. L. Holberton, P. H. Loring, et al. (2017). The Motus Wildlife Tracking System: A collaborative research network to enhance the understanding of wildlife movement. *Avian Conservation and Ecology* Submitted.
- Taylor, P. D., S. A. Mackenzie, B. G. Thurber, A. M. Calvert, A. M. Mills, L. P. McGuire, and C. G. Guglielmo (2011). Landscape movements of migratory birds and bats reveal an expanded scale of stopover. *PLoS ONE* 6.
- Thorup, K., T. Alerstam, M. Hake, and N. Kjellen (2003). Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:S8–S11.
- Tøttrup, A. P., and K. Thorup (2008). Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations. *Journal of Ornithology* 149:161–167.
- Townsend, J. M., K. P. McFarland, C. C. Rimmer, W. G. Ellison, and J. E. Goetz (2015). Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*). *The Birds of North America Online*. [Online.] Available at <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/bicthr/introduction>.
- Townsend, J. M., C. C. Rimmer, and K. P. McFarland (2012). Radio-transmitters do not affect seasonal mass change or annual survival of wintering Bicknell's Thrushes. *Journal of Field Ornithology* 83:295–301.
- U.S. Fish & Wildlife Service (2017). U.S. Fish & Wildlife Service - Migratory Bird Program | Conserving

- America's Birds. [Online.] Available at <https://www.fws.gov/birds/index.php>.
- Weber, T. P., and A. I. Houston (1997). Flight Costs, Flight Range and the Stopover Ecology of Migrating Birds. *The Journal of Animal Ecology* 66:297.
- Webster, M. S., P. P. Marra, S. M. Haig, S. Bensch, and R. T. Holmes (2002). Links between worlds: Unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution* 17:76–83.
- Whitaker, D. M., P. D. Taylor, and I. G. Warkentin (2015). Gray-cheeked Thrush (*Catharus minimus minimus*) distribution and habitat use in a montane forest landscape of western Newfoundland, Canada. *Avian Conservation and Ecology* 10.
- Whitaker, D. M., I. G. Warkentin, K. A. Hobson, P. Thomas, and R. Boardman (2018a). Fall and winter movements of Newfoundland Gray-cheeked Thrushes (*Catharus minimus minimus*). *Animal Migration*:42–48.
- Whitaker, D. M., I. G. Warkentin, J. P. B. McDermott, P. E. Lowther, C. C. Rimmer, B. Kessel, S. L. Johnson, and W. G. Ellison (2018b). Gray-cheeked Thrush (*Catharus minimus*). *The Birds of North America Online*. <https://doi.org/10.2173/bna.gycthr.02>
- Williams, T. C., J. M. Williams, P. G. Williams, and P. Stokstad (2001). Bird Migration Through A Mountain Pass Studied With High Resolution Radar, Ceilometers, And Census. *The Auk* 118:389–403.
- Willmott, J., E. A. Costello, C. Gordon, G. Forcey, S. Casto, G. Beaulac, and E. Pilla (2012). Bird and Bat Collision Risks & Wind Energy Facilities.
- Wilson, M. D. ., and B. Watts (1997). Autumn Migration of Gray-Cheeked and Bicknell ' s Thrushes at Kiptopeke , Virginia. *Journal of Field Ornithology* 68:519–525.
- Wilson, S., J. F. Saracco, R. Krikun, D. T. T. Flockhart, C. M. Godwin, and K. R. Foster (2018). Drivers of demographic decline across the annual cycle of a threatened migratory bird. *Scientific Reports* 8.
- Yong, W., and F. R. Moore (1994). Flight Morphology, Energetic Condition, and the Stopover Biology of Migrating Thrushes. *The Auk* 111:683–692.

Annexe A.

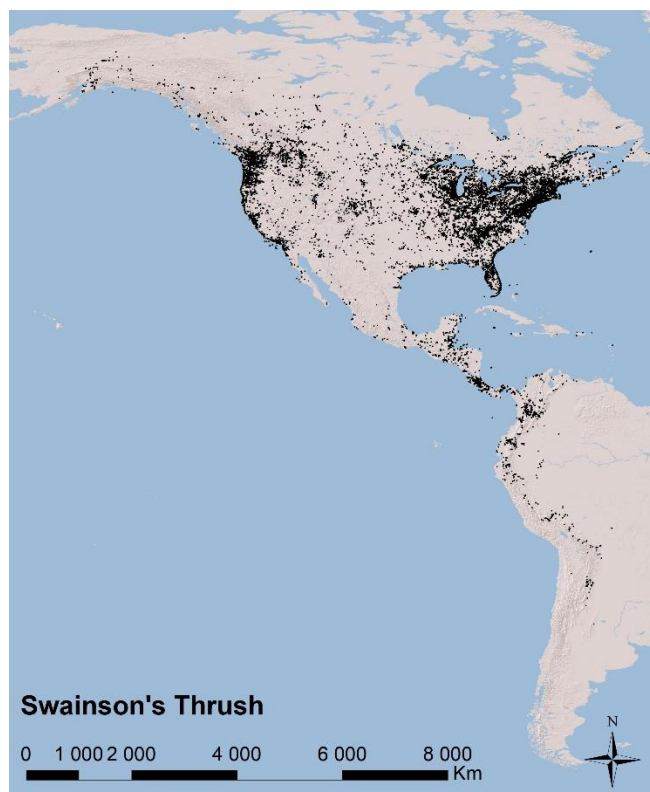
Distribution des trois espèces à l'étude. Fond de carte: Shaded Relief – Copyright: © 2014 Esri. Les données ont été recueillies grâce à BirdLife International (2017).

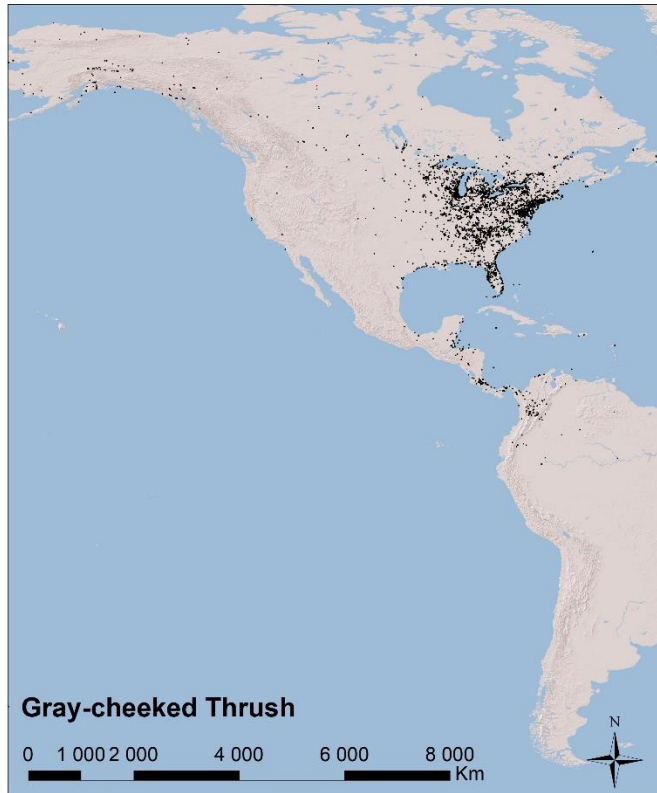




Annexe B.

Observations répertoriées dans la base de données eBird (2018) des trois espèces au cours de la migration automnale (août à novembre). Fond de carte: Shaded Relief – Copyright: © 2014 Esri





Annexe C.

Configuration du harnais en forme de 8 et position sur l'oiseau lors du déploiement de l'émetteur

Vol. 62, No. 3

New Harness Design

[337

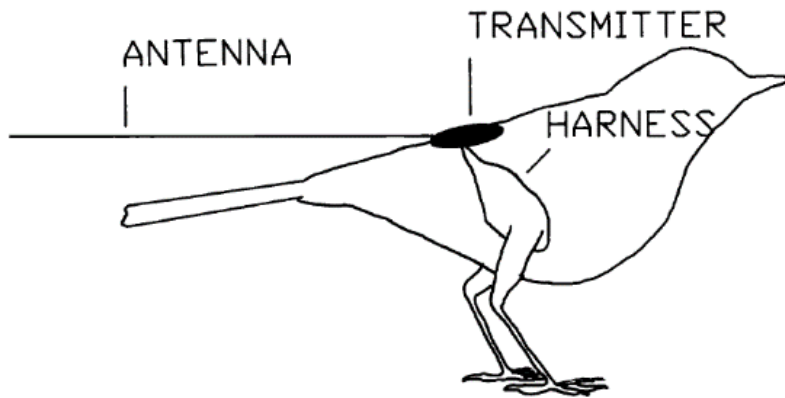


FIGURE 1. Lateral view of a bird showing placement of the figure-8 harness and transmitter.

(Rappole and Tipton 1991)

Annexe D.

Code R utilisé pour filtrer les données

```
# Packages -----
require(motus)
require(geosphere)
require(foreign)

# Paramètres de base -----

Sys.setenv(TZ = "GMT")

MaxFreqSD <- 0.1
MinRunLen <- 3

MaxSpeed <- 150 # km/h
MaxDist <- 200 # km

# Émetteurs appartenant à un autre projet
VermontTags <-
c(25782,25787,25788,25789,25790,25792,25793,25800,25801,25802,26087,26088,25791,
25794)

# Récepteurs avec détections non valides
SG <- c("SG-3214BBBK6103","SG-4001BBBK2480", "SG-4002BBBK0040", "SG-
3214BBBK6233", "SG-3214BBBK9625", "SG-5113BBBK3084")

# Émetteurs invalides
tags <- c("15807", "15832", "15835")

# Mise à jour de la base de données
sql.motus <- tagme(projRecv = 49, new = F, update = T)

# Extraction des données -----

sql.motus %>%
  tbl("alltags") %>%
  select(motusTagID, ts, port, antType, antBearing, sig, freqsd, runLen,
recvDeployName, tagDeployID, tagDeployStart, tagDeployLat, tagDeployLon,
speciesID, recv, antType, antBearing, antHeight, gpsLat, gpsLon) %>%
  mutate(CoordBad = is.na(tagDeployLat + tagDeployLon + gpsLat + gpsLon) |
round(gpsLat + gpsLon,2) == 0 | gpsLat > 50) %>%
  filter(freqsd < MaxFreqSD & runLen > MinRunLen) %>%
  filter(! CoordBad) %>%
  filter(! motusTagID %in% VermontTags %>%
filter(! motusTagID %in% tags %>%
filter(! recv %in% SG) %>%
distinct %>%
collect %>%
as.data.frame %>%
```

```

mutate(ts = as_datetime(ts, origin = "1970-01-01"), tagDeployStart =
as_datetime(tagDeployStart, origin = "1970-01-01")) %>%
  filter(month(ts) > 5) -> df.original

# Conserver uniquement la dernière détection au site de marquage -----

list.original <- split(df.original, df.original$motusTagID)

for (i in 1:length(list.original)) {
  list.original[[i]] %>%
    mutate(localDet = (sapply(1:nrow(.),function(x)
spDistsN1(as.matrix(.[x,13:12]),as.matrix(.[x,18:17]),longlat=T))) < 10) %>%
    group_by(localDet) %>%
    arrange(-localDet,ts) %>%
    filter(!localDet | (localDet & row_number() == n())) %>%
    ungroup() %>%
    select(motusTagID, ts, port, antType, antBearing, sig, freqsd, runLen,
recvDeployName, tagDeployID, tagDeployStart, tagDeployLat, tagDeployLon,
speciesID, recv, antType, antBearing, antHeight, gpsLat, gpsLon) %>%
    saveRDS(paste0("Z:/Stats/temp/df.last.",names(list.original)[i],".rds"))
    print(paste("saved",i,"of",length(list.original)," birds with detections"))
}

# Regrouper les listes individuelles -----

list.last <- do.call('list', lapply(list.files("Z:/Stats/temp/list/", full.names
= TRUE), readRDS))
names(list.last) <- do.call('rbind',lapply(list.last, function(x) x[1,1]))[[1]]

# Créer la première détection au site de marquage à partir de la date de
déploiement -----

lapply(list.last, function(x) head(x,1)) %>%
  lapply(function(x) {x$ts <- x$tagDeployStart;x$gpsLat <-
x$tagDeployLat;x$gpsLon <- x$tagDeployLon; x}) -> list.first

# Combiner les détections
list.all <- mapply(bind_rows, list.first, list.last, SIMPLIFY = F)

# Supprimer les détections improbables en fonction de vitesse et de la distance-
-----

list.filtered <- list.first

for (i in 1:length(list.first)) {
  j <- 1
  Init <- list.all[[i]][j,]
  while (j < nrow(list.all[[i]])) {
    Next <- list.all[[i]][(j+1),]
    DistToNext <- spDistsN1(as.matrix(Init[18:17]),
as.matrix(Next[18:17]),longlat=T)

```

```
TimeToNext <- as.numeric(difftime(Next$ts,Init$ts, units="hours"))
  if (TimeToNext == 0) TimeToNext <- 1/3600 # détections simultanées
SpeedToNext <- DistToNext / TimeToNext # km/h
if (DistToNext < MaxDist | SpeedToNext < MaxSpeed) {
  list.filtered[[i]] <- bind_rows(list.filtered[[i]],Next)
  Init <- Next
}
j <- j+1
}
}
```

Annexe E.

Code R utilisé pour le test de Mantel partiel

```
# Packages =====
require(motus)
require(vegan)
require(tidyr)
require(foreign)

# Définir le site de marquage =====
df.tagOrigin <- df.filtered %>%
  group_by(tagID) %>%
  filter(ts == min(ts)) %>%
  mutate(year = year(ts), orig = if_else(gpsLon > -70,"OOT","FMValin")) %>%
  select(tagID,orig)

# Boucle pour différentes échelles =====

R_FMValin <- vector()
R_OOT <- vector()
P_FMValin <- vector()
P_OOT <- vector()

scales <- c(0.05,seq(0.1,10,by=0.1))

for (scale in scales) {
  # Matrice des sites de marquage
  list.matDetec <- df.filtered %>%
    select(tagID, speciesID, markerNumber,ts,gpsLon,gpsLat)%>%
    mutate(year = year(ts), sqID = paste0(scale*round(-
gpsLon/scale),"_",scale*round(gpsLat/scale))) %>%
    filter(year > 2014) %>%
    inner_join(df.tagOrigin, by = "tagID") %>%
    mutate(sp.tagID = paste0(speciesID,".",tagID)) %>%
    group_by(year, sp.tagID) %>%
    mutate(initSq = sqID==head(sqID,1)) %>%
  # Retirer les détections aux sites de marquage
  filter(!initSq) %>%
  ungroup %>%
  group_by(year, orig, sp.tagID, sqID) %>%
  summarize(pres = 1) %>%
  ungroup %>%
  spread(sqID, pres, fill = 0) %>%
  split(.$orig) %>%
  lapply(function(x) select(x,-orig)) %>%
  # Retirer les groupes d'antennes sans détection
  lapply(function(x) x <- x[,c(TRUE,TRUE,colSums(x[-c(1:2)])>0)])

  # Matrice des espèces
  list.matSp <- list.matDetec %>%
  lapply(function(x) select(x,sp.tagID)) %>%

```

```

    lapply(function(x) mutate(x, sp1 = as.numeric(substr(sp.tagID,1,5) ==
unique(substr(x$sp.tagID,1,5))[1]))) %>%
    lapply(function(x) mutate(x, sp2 = as.numeric(substr(sp.tagID,1,5) ==
unique(substr(x$sp.tagID,1,5))[2])))

# Matrice des années
list.matYr <- list.matDetec %>%
  lapply(function(x) select(x,year)) %>%
  lapply(function(x) mutate(x, y1 = as.numeric(year == unique(year)[1]))) %>%
  lapply(function(x) mutate(x, y2 = as.numeric(year == unique(year)[2]))) %>%
  lapply(function(x) mutate(x, y3 = as.numeric(year == unique(year)[3])))

# Matrice de distances
list.distDetec <- list.matDetec %>%
  lapply(function(x) x <- x[-c(1,2)]) %>%
  lapply(function(x) vegdist(x,method="bray", binary=TRUE,na.rm=T))

list.distSp <- list.matSp %>%
  lapply(function(x) x <- x[-1]) %>%
  lapply(function(x) vegdist(x,method="bray", binary=TRUE,na.rm=T))

list.distYr <- list.matYr %>%
  lapply(function(x) x <- x[-1]) %>%
  lapply(function(x) vegdist(x,method="bray", binary=TRUE,na.rm=T))

# Test de Mantel partiel
m <- mapply(function(x,y,z) mantel.partial(x,y,z,permutations=9999, na.rm=F),
list.distDetec, list.distSp, list.distYr)
R_FMValin <- c(R_FMValin,m[[3]])
R_OOT <- c(R_OOT,m[[10]])
P_FMValin <- c(P_FMValin,m[[4]])
P_OOT <- c(P_OOT,m[[11]])

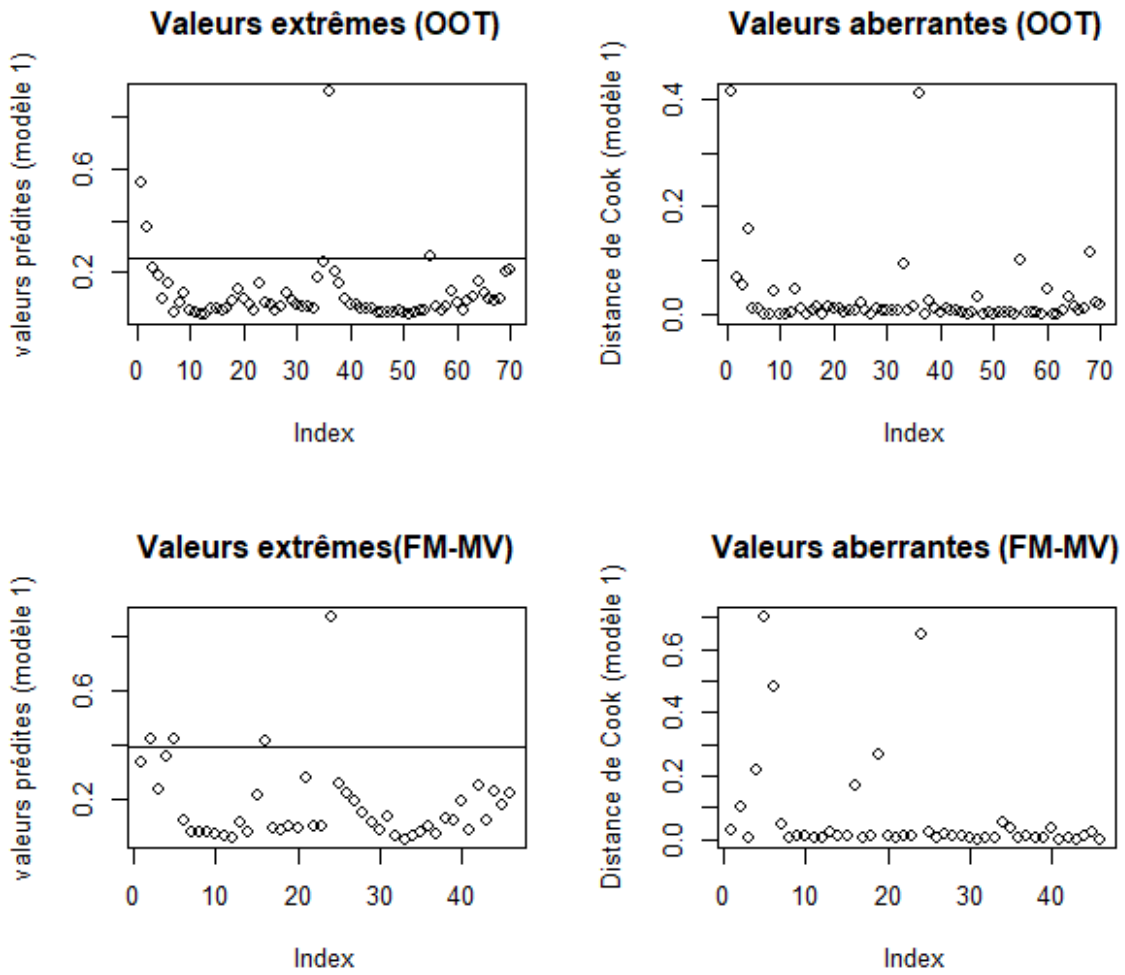
print(paste(scale,"degrees"))
}

```

Annexe F.

Vérification des suppositions des modèles

Valeurs extrêmes et valeurs aberrantes du modèle global pour OOT et FM-MV



Annexe G.

Code R utilisé pour la sélection de modèles à partir du critère d'Akaike

```
### OOT =====

mod1 <- glm(N ~ Lon*sp + Lat*sp, data=SpFreq.OOT, family = poisson)

# Vérification de la colinéarité -----

1/vif(mod1) # Tolérance doit être > 0.1. -> Présence de colinéarité.

# Fonction pour centrer les variables à la moyenne -----

center_scale <- function(x) {
  scale(x, scale = FALSE)
}

SpFreq.OOT$Lon1 <- center_scale(SpFreq.OOT$Lon)
SpFreq.OOT$Lat1 <- center_scale(SpFreq.OOT$Lat)

mod1 <- glm(N ~ Lon1*sp + Lat1*sp, data=SpFreq.OOT, family = poisson)
1/vif(mod1) # Colinéarité réglée

# Vérification de la surdispersion -----

c_hat1 <- c_hat(mod1) # Dispersion > 1 mais < 4 - la correction peut être
# effectuée à partir du c-hat

# Modèles -----

mod1 <- glm(N ~ Lon1*sp + Lat1*sp, data=SpFreq.OOT, family = poisson)
mod2 <- glm(N ~ Lat1 + Lon1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.OOT)
mod3 <- glm(N ~ Lon1:sp + Lon1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.OOT)
mod4 <- glm(N ~ Lat1:sp + Lat1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.OOT)
mod5 <- glm(N ~ 1, family = poisson, data=SpFreq.OOT)

mods1 <- list(mod1, mod2, mod3, mod4, mod5)
aictab(cand.set = mods1, c.hat = c_hat1)
# le c_hat est calculé à partir du modèle le plus complexe

# Calcul des estimés et intervalles de confiance (meilleur modèle) -----

out.res <- data.frame(Estimate = coef(mod1), "SE corrected" = SE.cor,
  "Lower limit(95)" = low.95, "Upper limite(95)" = up.95)

# FM-MV =====

mod6 <- glm(N ~ Lon*sp + Lat*sp, data=SpFreq.FMV, family = poisson)

# Vérification de la colinéarité -----

1/vif(mod6) # Tolérance doit être > 0.1. -> Présence de colinéarité.

# Centrer les variables à la moyenne -----
```

```

SpFreq.FMV$Lon1 <- center_scale(SpFreq.FMV$Lon)
SpFreq.FMV$Lat1 <- center_scale(SpFreq.FMV$Lat)

mod6 <- glm(N ~ Lon1*sp + Lat1*sp, data=SpFreq.FMV, family = poisson)
1/vif(mod6) # Colinéarité réglée

# Vérification de la surdispersion -----

c_hat2 <- c_hat(mod6) # Dispersion > 1 mais < 4 - la correction peut être
# effectuée à partir du c-hat

# Modèles -----

mod6 <- glm(N ~ Lon1*sp + Lat1*sp, data=SpFreq.FMV, family = poisson)
mod7 <- glm(N ~ Lon1 + Lat1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.FMV)
mod8 <- glm(N ~ Lon1:sp + Lon1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.FMV)
mod9 <- glm(N ~ Lat1:sp + Lat1 + sp, family = poisson, data=SpFreq.FMV)
mod10 <- glm(N ~ 1, family = poisson, data=SpFreq.FMV)
mods2 <- list(mod6, mod7, mod8, mod9, mod10)

aictab(cand.set = mods2, c.hat = c_hat2)
# le c_hat est calculé à partir du modèle le plus complexe

# Interactions -----

# Le nombre de modèles avec et sans le terme d'interaction sont équivalents. La
# méthode "Shrink" est plus appropriée pour évaluer l'effet de l'interaction.

modavgShrink(parm="Lon1:spSWTH", cand.set = mods2, c.hat = c_hat2)

modavgShrink(parm="spSWTH:Lat1", cand.set = mods2, c.hat = c_hat2)

# Effets principaux -----

# La méthode SHRINK ne peut pas être utilisée car le terme principal apparait
# dans une interaction. L'interaction doit être exclue.

modavg(parm="spSWTH", cand.set = mods2, c.hat=c_hat2, exclude = c("Lon1:spSWTH",
"Lat1:spSWTH"))

modavg(parm="Lon1", cand.set = mods2, c.hat=c_hat2, exclude = c("Lon1:spSWTH"))

modavg(parm="Lat1", cand.set = mods2, c.hat=c_hat2, exclude =
c("spSWTH:Lat1"))

```


Annexe H.

Code R utilise pour l'analyse de déviance

```
mod.prob.stop <- glmer(Speed < 30 ~ scale(gpsLat) * Species + (1|tagID),  
family=binomial, data = subset(Speeds_ok, gpsLat >= 30))
```

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation)
['glmerMod']

Family: binomial (logit)

Formula: Speed < 30 ~ scale(gpsLat) * Species + (1 | tagID)

Data: subset(Speeds_ok, gpsLat >= 30)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
395.5	421.9	-190.8	381.5	311

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-3.0149	-0.9799	0.4568	0.8358	1.2685

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
tagID (Intercept)	1.625e-13	4.031e-07

Number of obs: 318, groups: tagID, 141

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	0.0825	0.1822	0.453	0.65058	
scale(gpsLat)	-0.5343	0.1955	-2.733	0.00627	**
SpeciesBITH	0.9001	0.3711	2.425	0.01530	*
SpeciesSWTH	0.9322	0.3084	3.022	0.00251	**
scale(gpsLat):SpeciesBITH	-0.2336	0.3934	-0.594	0.55270	
scale(gpsLat):SpeciesSWTH	-0.5000	0.3695	-1.353	0.17601	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr)	scl(L)	SpBITH	SpSWTH	s(L):SB	
scal(gpsLat)	-0.051				
SpeciesBITH	-0.491	0.025			
SpeciesSWTH	-0.591	0.030	0.290		
sc(L):SBITH	0.025	-0.497	0.026	-0.015	
sc(L):SSWTH	0.027	-0.529	-0.013	-0.442	0.263

Anova(mod.prob.stop)

Analysis of Deviance Table (Type II Wald chisquare tests)

Response: Speed < 30

Chisq Df Pr(>Chisq)

scale(gpsLat)	21.5141	1	3.512e-06	***
Species	10.2279	2	0.006012	**
scale(gpsLat):Species	1.8919	2	0.388317	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Annexe I.

Code R utilisé pour l'analyse des contrastes orthogonaux

1. Méthode manuelle: ajouter une variable

```
Flights$GCTH_vs_others <- ifelse(Flights$Species=="GCTH", 1, -0.5)
Flights$BITH_vs_SWTH <- ifelse(Flights$Species=="GCTH", 0,
                               ifelse(Flights$Species=="BITH", -1, 1))
mod.fly1 <- aov(Speed ~ GC_vs_others + BI_vs_SW,
               data = subset (Flights, gpsLat >= 30))
> summary(mod.fly1 )
              Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
GCTH_vs_others  1  3382    3382   7.316 0.00785 **
BITH_vs_SWTH   1     0         0   0.001 0.98020
Residuals     118 54551     462
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

2. Méthode automatique: modifier les contrastes

```
> contrasts(Flights$Species) # valider les contrastes préétablis
      BITH SWTH
GCTH   0    0
BITH   1    0
SWTH   0    1

contrasts(Flights$Species)<-cbind(c(1,-0.5,-0.5),
                                 c(0,-1,1)) # Modifier les contrastes

> mod.fly2 <- aov(Speed ~ Species, data=subset(Flights, gpsLat >= 30))
> summary(mod.fly2, split=list(Species = list("GCTH_vs_others"=1, "SW_vs_BI" =
2)))
              Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)
Species
Species: GCTH_vs_others  1  3382    3382   7.316 0.00785 **
Species: SWTH_vs_BITH   1     0         0   0.001 0.98020
Residuals              118 54551     462
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

Annexe J.

Résultats de l'inférence multimodèles

J.1. Table de l'inférence multimodèles selon le critère d'Akaike (surdispersion corrigée: $\hat{c}=1,40$) et poids des différents modèles concurrents pour la comparaison du nombre d'individus capturées à OOT (GRDO et GRJG) en fonction de la latitude (Lat), de la longitude (Lon) et de l'espèce (sp). Le modèle global porte tout le poids.

Modèles		K	QAICc	Δ QAICc	Poids QAICc	Poids cumulé	Quasi.LL
Modèle 1	Lat + Lon + Lat :sp + Lon :sp + sp	9	166.44	0.00	0.99	0.99	-75.32
Modèle 3	Lat + Lon + sp	5	177.11	10.67	0.00	1.00	-83.08
Modèle 4	Lon: sp + Lon + sp	5	183.67	17.23	0.00	1.00	-86.37
Modèle 2	Lat: sp + Lat + sp	7	186.28	19.84	0.00	1.00	-87.67
Modèle 5	Nul (~ 1)	2	191.70	25.26	0.00	1.00	-93.76

J.2. Table de l'inférence multimodèles selon le critère d'Akaike (surdispersion corrigée: $\hat{c}=2,20$) et poids des différents modèles concurrents pour la comparaison du nombre d'individus capturés à FM-MV (SWTH et BITH) en fonction de la latitude (Lat), de la longitude (Lon) et de l'espèce (sp). Le modèle global (1) et le modèle 3 portent tout le poids.

Modèles		K	QAICc	Δ QAICc	Poids QAICc	Poids cumulé	Quasi.LL
Modèle 1	Lat + Lon + Lat :sp + Lon :sp + sp	7	81.37	0.00	0.60	0.60	-32.21
Modèle 3	Lon: sp + Lon + sp	5	82.17	0.79	0.40	1.00	-32.33
Modèle 5	Nul (~ 1)	2	92.28	10.90	0.00	1.00	-44.00
Modèle 2	Lat + Lon + sp	5	94.57	13.19	0.00	1.00	-41.53
Modèle 4	Lat: sp + Lat + sp	5	96.64	15.27	0.00	1.00	-42.57

J.3. Table de l'inférence multimodèles selon le critère d'Akaike (surdispersion corrigée: $\hat{c}=1,26$) et poids des différents modèles concurrents pour la comparaison du nombre d'individus GRDO capturés OOT et FM-MV en fonction de la latitude (Lat), de la longitude (Lon) et du site de capture (site). Le modèle arrive au premier rang porte tout le poids. Le modèle nul arrive au premier rang.

Modèles		K	QAICc	Δ QAICc	Poids QAICc	Poids cumulé	Quasi.LL
Modèle 5	Nul (~ 1)	2	129.95	0.00	0.69	0.69	-62.85
Modèle 3	Lon: sp + Lon + site	5	133.69	3.74	0.11	0.79	-61.19
Modèle 2	Lat + Lon + site	5	133.84	3.89	0.10	0.89	-61.27
Modèle 4	Lat: sp + Lat + site	5	133.86	3.91	0.10	0.99	-61.28
Modèle 1	Lat + Lon + Lat :site + Lon :site + site	7	138.14	8.19	0.01	1.00	-60.80

J.4. Table de l'inférence multimodèles selon le critère d'Akaike (surdispersion corrigée: $\hat{c}=2,75$) et poids des différents modèles concurrents pour la comparaison du nombre d'individus capturés GRJG (OOT) et GRBI (FM-MV) en fonction de la latitude (Lat), de la longitude (Lon) et de l'espèce (sp). Le modèle nul arrive au premier rang.

Modèles		K	QAICc	Δ QAICc	Poids QAICc	Poids cumulé	Quasi.LL
Modèle 5	Nul (~ 1)	2	101.54	0.00	0.67	0.67	-48.66
Modèle 2	Lat + Lon + sp	5	104.90	3.36	0.13	0.80	-46.87
Modèle 4	Lat: sp + Lat + sp	5	104.99	3.46	0.12	0.91	-46.92
Modèle 3	Lon: sp + Lon + sp	5	105.94	4.40	0.07	0.99	-47.39
Modèle 1	Lat + Lon + Lat :sp + Lon :sp + sp	7	109.64	8.10	0.01	1.00	-43.94