



Évolution de la phénologie de la nidification des oiseaux à la Forêt Montmorency de 1995 à 2020

Mémoire

Sara Boukherroub

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

Québec, Canada

Évolution de la phénologie de la reproduction des oiseaux à la Forêt Montmorency de 1995 à 2020

Mémoire

Sara Boukherroub

Sous la direction de :
André Desrochers, directeur de recherche
Junior A. Tremblay, codirecteur de recherche

Résumé

La phénologie de migration de nombreuses espèces d'oiseaux a changé depuis quelques décennies, mais à ce jour on ne sait pas jusqu'à quel point de tels changements se reflètent sur la phénologie de la nidification. Étudier la nidification des oiseaux de la forêt boréale, souvent surnommée la crèche d'oiseaux de l'Amérique du Nord, est semé de défis à cause de l'étendue géographique. J'ai évalué la phénologie de nidification des oiseaux chanteurs durant les 26 dernières années dans une forêt boréale de l'Est du Canada, la Forêt Montmorency. Je me suis basée sur l'observation du transport de nourriture chez les adultes comme indice du statut parental, en tenant compte de la détection imparfaite de ce statut par l'entremise de modèles hiérarchiques d'occupation de sites. Les modèles ont révélé un recul de deux semaines de la saison de nidification chez les résidents et les migrateurs de courte distance et d'un mois chez les migrateurs de longue distance durant la période d'étude. Ces résultats vont à l'encontre des attentes liées à l'avancée de la migration printanière en Amérique du Nord et nous rappellent l'intérêt des études régionales lorsque nous nous intéressons à la phénologie de la reproduction.

Abstract

The migration phenology of many bird species has changed over the past few decades, but the extent to which such changes affect the nesting phenology remains little known. Studying avian reproduction in the boreal forest, often referred to as North America's bird nursery, is challenging because of the large size of this biome. I evaluated songbird nesting phenology during the past 26 years in a boreal forest in eastern Canada, Forêt Montmorency. I used the observation of food transport in adults as an indicator of parental status, considering the imperfect detection of this status through hierarchical models of site occupancy. Contrary to expectations related to the advance of spring migration in North America, models revealed a delay of two weeks in the nesting season for residents and short-distance migrants and of one month in long-distance migrants during the study period. These results remind us of the value of regional studies when we are interested in reproductive phenology.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	viii
Remerciements	ix
Avant-propos	x
Introduction générale	1
Facteurs limitant les populations	1
Phénologie, météorologie et climat	2
L'importance de mesurer la productivité	4
Défis de l'estimation du succès reproducteur	5
Objectifs de l'étude	6
1 Shifting Phenology of Nesting Songbirds in an Eastern Canadian Boreal Forest, 1995-2020	7
Résumé	8
Abstract	9
Introduction	10
Study area and Methods	11
Data collection in the fields	12
Data preparation	13
Statistical modeling	15
Results	17
Trends in growing-degree days	17
Phenology trends by species groups	17
Discussion	21
Acknowledgments	23
Conclusion générale	24
Le retardement de la phénologie de la nidification	24
Recul et succès de la reproduction	26

Le succès de nidification selon trois points de vue	27
Références	29
Annexes	36
Appendix A : Forêt Montmorency bird species frequencies according to the distance between the centroid of their wintering grounds and Forêt Montmorency. Data source : eBird (Sullivan <i>et al.</i> 2009)	36

Liste des figures

1.1	Bird survey stations at Forêt Montmorency, 1995-2020	14
1.2	Annual mean and cumulated growing degree-days on May 20 at Forêt Montmorency, between 1995 and 2020.	17
1.3	Shifts in the timing of nesting, expressed as the increasing proportion of sites with parental activity, at Forêt Montmorency, between 1995 and 2020. Predicted values generated from the best-performing models (see Table 1.2), with GDD and latitudes set to their respective means. Dots represent inflection dates.	18
1.4	Shift in the timing of breeding, as determined by the date corresponding to the inflection point in the logistic growth of the proportion of sites with parental activity, against Julian date. Data from Forêt Montmorency, 1995 – 2020. LDM : long-distance migrants ; R+SDM : residents and short-distant migrants.	21

Liste des tableaux

1.1	Number of stations and bird surveys realized each year at Forêt Montmorency, between 1995 and 2020 with first (Earliest) and last date of sampling (Latest), total number of birds seen and number of birds seen transporting food	13
1.2	Model selection for long-distance migrant and residents + short-distance migrant species. All models included a detection component with the number of birds seen as a covariate. Jul stands for Julian date, gdd for growing degree-days, lat for latitude.	16
1.3	Total number of observations with and without parental provisioning for species for which we can observe parental provisioning at sites at Forêt Montmorency	19
1.4	Estimated parameters on the logit scale and their unconditional standard error of parental status and probability of detection. Raw parameters are shown for long-distance migrants (AIC weight > 0.9) and model-averaged estimates and their 95 % unconditional confidence limits are shown for Residents + Short-distance migrants (AIC weights < 0.4)	20

Remerciements

J'adresse mes premiers et vifs remerciements à mon directeur de recherche, André Desrochers, pour m'avoir pris sous son aile depuis que j'ai mis les pieds à l'Université Laval, et de m'avoir introduit à l'ornithologie au Québec. J'ai fort apprécié nos expéditions ornithologiques. Je le remercie d'avoir cru en moi, pour tous les enseignements qu'il m'a prodigués, son encadrement et ses encouragements.

Je remercie également mon codirecteur, Junior A. Tremblay, pour son temps, son soutien académique et moral. Je suis privilégiée et satisfaite d'avoir été co-encadrée par lui. Je souhaite exprimer ma reconnaissance envers le professeur Marc Mazerolle pour ne pas avoir failli aucune fois à répondre à mes nombreuses questions concernant l'analyse des données.

Je remercie Pierre A. Bernier pour ses précieux enseignements sur la rédaction scientifique, et Bruno Drolet, Jacques Ibarzabal, Jean-François Rousseau, Marianne Courteau, Nicolas Wampach, Caroline Druésne, Marie-Hélène Hachey, Maude Pelletier, Alexandre Rivard, Yan Cossette, Philippe Beaupré, Bertrand LeGrand, Mélodie Lioret, Christine Renaud, Sarah Overington, Jacinthe Tardif, Julie Messier, Adam Hadley, Nathalie Pelletier, Mélanie Major, Ghislain Rompré, Lucie Parizeau, Mathilde Jean-St-Laurent, Céline Macabiau, Hermann Frouin, Joanne Theriault, Fanny Senez-Gagnon, Aude Corbani, Josiane Bégin, Vanessa Dufresne, Flavie Noreau, Pierre-Alexandre Dumas, Francis Lessard, Allison Patrick, Yves Aubry, David Turgeon, Jean-Daniel Fiset, Camille Bégin Marchand, and Vincent Giroux pour la collecte de données ornithologiques.

Je remercie mon ami Jean, mon père, mes sœurs et tous mes amis et proches de m'avoir toujours encouragée et soutenue. À ma fille pour sa patience quand maman était moins disponible lors des périodes de rush à l'université.

Avant-propos

Ce projet d'étude a été financé par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG). Je certifie être l'auteure principale de ce document. Les données utilisées sont la propriété de l'Université Laval. J'ai apporté ma participation dans la collecte de données ornithologiques pour l'été 2020 et réalisé l'analyse statistique des données avec André Desrochers. Ce mémoire comprend un article scientifique qui sera soumis à la revue scientifique BioRxiv et explique la raison pour laquelle le chapitre principal est rédigé en anglais. Mon directeur de recherche, André Desrochers, et mon co-directeur de recherche, Junior A. Tremblay, m'ont aidée à élaborer ce projet et m'ont conseillée lors de la réalisation de chacune des étapes. Par conséquent, ils sont coauteurs de l'article.

Introduction générale

La forêt boréale nord-américaine, qui s'étend sur une superficie de 600 millions d'hectares, abrite une avifaune riche et diversifiée (Wells *et al.* 2013). Il y aurait entre 1 et 3 milliards d'oiseaux terrestres nord-américains qui visitent la forêt boréale à chaque année pour nicher, ce qui lui a valu le surnom de crèche d'oiseaux (Blancher et Wells 2005 ; Wells *et al.* 2014). Malgré l'importance de la forêt boréale pour la pérennité de l'avifaune de la région boréale, des lacunes demeurent quant à la compréhension de la dynamique de ses populations (Falardeau 2009 ; Faaborg *et al.* 2010 ; Barker *et al.* 2015 ; Desrochers et Drolet 2017). Or, dans un contexte de préoccupation sur le devenir des oiseaux en Amérique du Nord (Machtans *et al.* 2014 ; Rosenberg *et al.* 2019 ; Roy *et al.* 2019), préoccupation liée aux changements climatiques (Jones et Cresswell 2010), il est pertinent d'identifier les facteurs qui agissent sur les populations (Roy *et al.* 2019), et à travers quels mécanismes, ainsi que les espèces les plus vulnérables. Le moment où les oiseaux se reproduisent est crucial pour le succès reproducteur (Perrins 1970) et constitue un sujet de prédilection pour les chercheurs, notamment quand il s'agit d'évaluer l'effet des changements climatiques sur la reproduction (Both *et al.* 2004 ; Laaksonen *et al.* 2006 ; Visser *et al.* 2006).

Dans la présente introduction, j'offre une réflexion sur les facteurs qui limitent les populations, le lien entre la phénologie, la météorologie et le climat, l'importance de mesurer la productivité et les défis inhérents à l'estimation du succès de reproducteur. Cette réflexion aboutit à une présentation des objectifs de ma maîtrise en fin d'introduction.

Facteurs limitant les populations

Les oiseaux nicheurs en forêt boréale sont constitués d'espèces résidentes, migratrices de courte distance, i.e. qui hivernent en régions tempérées, et de migrateurs de longue distance, i.e. qui hivernent en région tropicale (Niemi *et al.* 1998 ; Wells *et al.* 2014). Il semblerait que les populations soient limitées par des facteurs durant toutes les saisons de l'année, et que des variations annuelles au sein de ces facteurs existent (Sergio *et al.* 2019). Ainsi, les populations d'oiseaux boréaux pourraient être régulées par des facteurs liés aux aires de reproduction, d'hivernage ou de transit migratoire (Rappole et McDonald 1994 ; Faaborg *et al.* 2010). Chez les espèces migratrices, il a été démontré que la qualité de l'habitat qui prévaut dans les aires d'hivernage limitait les populations par le biais de la disponibilité alimentaire (Thomas W. *et al.* 2005). Villard *et al.* (1993) ont mis en évidence chez une espèce migratrice néotropicale, la Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*), l'effet de la fragmentation de l'habitat sur le succès d'appariement dans des régions du Québec et de l'Ontario, Canada. La compréhension des facteurs limitants auxquels font face ces oiseaux aux différents stades de leur cycle de

vie annuel est embryonnaire (Faaborg *et al.* 2010; Sergio *et al.* 2019). Par conséquent, les chercheurs et gestionnaires doivent innover pour mieux faire face à ces défis en coordonnant des projets intégrateurs (p. ex., Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord (2019); The Migratory Connectivity Project (<http://migratoryconnectivityproject.org>) et en utilisant des concepts tels que la connectivité migratoire des populations qui mesure le lien entre les aires de reproduction, de transit migratoire et d'hivernage (Webster *et al.* 2002).

À l'échelle locale, ce seraient les interactions biotiques, telles que la compétition et la prédation, qui agissent sur la répartition des espèces (Dhondt 2012). Dans la plupart des localités étudiées, la prédation des nids constitue une menace majeure pour les nids (Martin 1993; Martin et Joron 2003; Lampila *et al.* 2005; mais lire aussi Ibarzabal et Desrochers 2005) et influence de ce fait la productivité des populations. À l'échelle régionale ce serait plutôt l'habitat et la disponibilité des ressources (Newton 1998; Drolet *et al.* 1999), tandis que le climat exercerait son effet à une échelle plus grande (Virkkala 2016).

Phénologie, météorologie et climat

À l'échelle du continent, l'effet du climat se fait ressentir à travers les limites physiologiques des organismes, la répartition géographique, la phénologie et l'adaptation (Hughes 2000). De nombreux chercheurs soupçonnent que le réchauffement du climat observé dans les dernières décennies affecte les populations d'oiseaux de la zone boréale. Ces changements peuvent se manifester à travers des changements dans les dates d'arrivée printanière, tel que démontré par Murphy-Klassen *et al.* (2005) sur l'avancement de la date d'arrivée au printemps des espèces dans le Delta Marsh au Manitoba sous l'effet d'une augmentation des températures des mois de leur arrivée. Le réchauffement du climat peut être à l'origine d'un déphasage entre l'arrivée migratoire et la phénologie sur l'aire de reproduction, comme c'est le cas à l'Ouest nord-américain où les oiseaux sont en avance sur le débourrement végétal qui a retardé (Mayor *et al.* 2017). Parfois le déphasage phénologique est associé à un déclin des populations (Jones et Cresswell 2010). Chez les oiseaux du Nord de l'Amérique un déplacement de la zone d'hivernage vers le Nord, imputé au réchauffement climatique, entre 1975 et 2004, a été rapporté (La Sorte et Thompson 2007). Des projections basées sur un ensemble de modèles climatiques prédisent des changements prononcés dans la répartition géographique, on craint notamment que 314 espèces nord-américaines ne perdent la moitié de leur aire de répartition (Langham *et al.* 2015).

On s'attend à ce que les populations des zones tempérées et boréales se maintiennent d'avantage si elles synchronisent leur période d'élevage des jeunes avec le pic printanier de disponibilité des ressources alimentaires (Verhulst et Nilsson 2008). La disponibilité de ces ressources est tributaire des températures (Visser *et al.* 2006), entre autres, et des changements dans ces dernières peuvent induire des modifications dans la phénologie de la disponibilité alimentaire et possiblement de la phénologie de la migration (Marra *et al.* 2005) et de la reproduction (Torti et Dunn 2005). Chez les oiseaux migrants, la date du départ migratoire est définie par un rythme physiologique endogène, appelé rythme circannuel, dont l'existence est indépendante de la photopériode et des rythmes saisonniers (Gwinner 2003; Wikelski *et al.* 2008), d'une part, et des facteurs exogènes tels que la météorologie, d'autre part (Torti et Dunn 2005).

Le succès de la reproduction est tributaire du moment où elle se produit. La demande énergétique est accrue durant la reproduction, notamment pour nourrir les oisillons (Thomas *et al.*

2001) mais aussi pour la formation des œufs chez la femelle (Perrins 1970). Par conséquent, il est avantageux que le pic de demande énergétique coïncide avec celui de la disponibilité de la nourriture (Thomas *et al.* 2001). Ceci est vrai jusqu'à un certain point. Le déphasage ou "mismatch" entre les besoins en nourriture et le pic de celle-ci n'équivaut pas nécessairement à une asynchronie ou "mistiming", qui traduit un mauvais choix des oiseaux. L'asynchronie entraîne un déphasage seulement dans le cas où les ressources, au moment choisi par les oiseaux pour se reproduire, constituent un facteur limitant et ne répondent pas suffisamment à leurs besoins (Bourret *et al.* 2015).

Les changements climatiques n'affectant pas les différentes régions du globe de la même manière (IPCC 2007), peuvent perturber les dates de migration et de production de biomasse et ainsi réduire le synchronisme entre les pics de disponibilité alimentaire et l'arrivée des migrants pour nidifier (Visser *et al.* 2011). En Europe, le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) illustre bien ce déphasage. En effet, Ahola *et al.* (2004) ont rapporté que le gobemouche, en provenance de l'Afrique sub-saharienne, où il a passé l'hiver, arrive plus tôt en Finlande pour nicher à la suite de l'amélioration des conditions météorologiques sur son trajet. Mais comme le climat est demeuré relativement le même dans son aire de nidification, la date de reproduction n'a pas changé entraînant un rallongement de la période de préproduction, i.e. période passée sur l'aire de reproduction avant d'entamer la nidification.

Horton *et al.* (2020) ont mis en évidence un lien entre l'augmentation des températures saisonnières et un avancement de la date de migration des oiseaux de l'Amérique du Nord. Marra *et al.* (2005) ont montré qu'une augmentation des températures de 1°C aux mois d'avril et de mai faisait avancer en moyenne la date d'arrivée au printemps d'une journée, et ce, pour 31 espèces sur la base de captures d'oiseaux migrants de longue distance à deux stations de baguage en Pennsylvanie et en Ontario sur une période de 40 ans.

Des études ont révélé des résultats mitigés concernant l'impact des changements locaux des températures sur la date d'arrivée des oiseaux migrants de l'Amérique du Nord, laissant supposer que les espèces y réagissent différemment (Marra *et al.* 2005 ; Murphy-Klassen *et al.* 2005 ; Horton *et al.* 2020). Une étude récente faite aux États-Unis et utilisant des données issues de la plateforme de science participative eBird (Sullivan *et al.* 2009), a mis en évidence des changements dans la phénologie de la migration (Zaifman *et al.* 2017), qui impliquent, que lorsque les températures étaient plus élevées, les estivants ont repoussé leur date de migration automnale et les hivernants leur date de départ au printemps. Ces changements ont concerné les migrants de courte et de longue distance, avec une proportion d'espèces plus élevée chez les migrants de longue distance comparativement aux migrants de courte distance (Zaifman *et al.* 2017). Halupka et Halupka (2017), dans une méta-analyse compilant 65 études à long terme englobant 54 espèces de l'hémisphère Nord, cette fois-ci concernant la durée de la reproduction, ont révélé qu'au cours des 45 dernières années, les espèces résidentes et les migrants de courte distance ont davantage prolongé leur saison de reproduction par rapport aux migrants de longue distance. Desrochers *et al.* (2021), de leur côté, ont mis en évidence, à l'aide de données eBird (Sullivan *et al.* 2009) et ÉPOQ (Étude des populations d'oiseaux du Québec, Cyr et Larivée 1993), entre 1970 et 2020, que 75 sur 152 espèces étudiées, ont changé, en avançant ou reculant, leur date d'arrivée au printemps au Québec, mais n'ont pas établi en revanche de différence claire entre les groupes de migrants.

La littérature offre quelques exemples sur l'effet des variables météorologiques telles que les températures (Both *et al.* 2006), et les précipitations (McDermott et DeGroot 2016) sur la

période de nidification ou les journées de croissance sur son initiation (i.e. degrés-jours ; Sockman et Courter (2018)). Torti et Dunn (2005) ont établi un lien entre l'augmentation des températures printanières et les dates de ponte chez trois (le Carouge à épauettes, *Agelaius phoeniceus*, le Merlebleu de l'Est, *Sialia sialis*, le Bruant chanteur, *Melospiza melodia*) sur 6 espèces d'oiseaux nord-américaines étudiées (les précédentes plus le Merle d'Amérique, *Turdus migratorius*, la Foulque d'Amérique, *Fulica americana* et le Pluvier kildir, *Charadrius vociferus*). Jones et Cresswell (2010), en utilisant l'écart dans l'augmentation des températures entre l'aire d'hivernage et l'aire de reproduction comme indice d'asynchronie « mistiming », ont mis en évidence un lien entre l'asynchronie des oiseaux de l'Amérique du Nord (c.à.d. qui font face à un écart dans l'augmentation des températures entre l'aire d'hivernage et l'aire de reproduction) et leur déclin. Visser *et al.* (2006) ont montré un impact des changements de la phénologie de la reproduction sur la taille de la couvée et la masse corporelle des oisillons chez la Mésange charbonnière (*Parus major*). McDermott et DeGroot (2016), avec une longue série temporelle (1961-2014), ont montré une nidification précoce chez 13 des 21 espèces de passereaux étudiées en Pennsylvanie, liée à une augmentation des températures printanières, ce qui peut être profitable pour les espèces à couvées multiples. Bourret *et al.* (2015) ont montré que l'effet de l'augmentation des températures sur l'avancement de la date de ponte dépendait de la densité des reproducteurs. Rousseu et Drolet (2017), dont les travaux ont porté sur la phénologie de nidification des oiseaux du Canada ont noté que la nidification débutait plus tôt dans l'année dans les régions les plus chaudes de l'aire de reproduction des espèces et que la période de nidification était soit équivalente ou plus courte à mesure que la température annuelle moyenne diminuait. Ces auteurs ont également révélé, dans leur étude, que l'effet des températures annuelles moyennes sur l'initiation de la nidification était moins prononcée chez des espèces migratrices de moyenne et de longue distance telles que le Bruant des près et le moucherolle des aulnes, que chez les espèces résidentes.

L'importance de mesurer la productivité

Pour comprendre les changements de taille de populations, trois paramètres sont souvent considérés : le taux de survie annuel, la fécondité et le succès reproducteur. Les variations du ratio natalité/mortalité permettent de détecter les oscillations dans les populations (Lampila *et al.* 2005). Les techniques de capture-marquage-recapture permettent d'estimer le taux de survie annuel (Lebreton *et al.* 1992), i.e. le ratio entre nombre d'individus survivants à l'instant $t+1$ et le nombre d'individus relevés à l'instant t . Le succès d'appariement, le sexeratio ou encore la taille de la couvée permettent de mesurer la fécondité. On distingue souvent le succès de nidification, i.e., la proportion d'adultes élevant des jeunes, du succès reproducteur qui représente, pour un individu donné, le nombre de ses descendants atteignant l'âge de l'envol (Streby *et al.* 2014). Le succès reproducteur élevé permet de maintenir les populations et éventuellement compenser pour la mortalité hivernale (Pulliam 1988 ; Niemi *et al.* 1998).

On ne peut pas parler de la dynamique des populations ou des facteurs limitants sans faire référence à la dispersion des individus. En effet, les interactions biotiques mentionnées ci-dessus peuvent moduler les déplacements des organismes (Clobert 2001 ; Matthysen 2005) à différentes échelles spatiales (Dermo et Peterson 1995), rendant parfois difficiles les estimations des paramètres de survie et des ratios natalité/mortalité. On affecte souvent le terme « apparent » (Gilroy *et al.* 2012) à ces derniers paramètres, afin de reconnaître qu'ils sont potentiellement biaisés par la détection fortement réduite des individus qui quittent une population

locale.

Défis de l'estimation du succès reproducteur

Estimer le succès de nidification est pertinent pour l'étude de la dynamique des populations, notamment pour des fins de conservation ou de rétablissement des espèces. L'estimation du succès et de la phénologie de nidification, la date de la première ponte référant souvent à cette dernière (Cornulier *et al.* 2009 ; Pearce-Higgins *et al.* 2014), passe traditionnellement par un suivi des nids (Martin et Geupel 1993 ; Etheridge *et al.* 1997), une méthode coûteuse par le grand effort qu'elle requiert et, de ce fait, souvent limitée à l'échelle d'une espèce d'intérêt particulier, de faible répartition ou qui concerne une localité précise (Roy *et al.* 2019). Parmi les études de grande envergure qui se sont basées sur l'observation de nids, nous pouvons citer celle de Peck et James (1997). L'importante étendue géographique de la forêt boréale et son manque d'accessibilité rendent ardue la recherche des nids. Face à ces défis, des démarches alternatives ont été développées, ces démarches se réfèrent aux comportements associés aux différents stades du cycle de reproduction, pour fournir des indices sur le succès de nidification, tels que la présence d'un mâle territorial solitaire ou en couple, indices de construction de nid ou encore présence de jeunes au nid (Vickery *et al.* 1992). De tels indices sont typiquement utilisés de manière qualitative dans des atlas d'oiseaux nicheurs (exemple, Robert *et al.* (2019)). Des exemples d'analyses quantitatives de ces indices existent aussi, mais ils sont limités à seulement une ou quelques espèces et à une échelle spatio-temporelle de faible envergure (Villard *et al.* 1993 ; Vitz et Rodewald 2010). Or, pour établir des liens entre productivité et variables environnementales ainsi que les tendances populationnelles, les études à long terme et extensives sur les plans taxonomique et géographique sont nécessaires. Une autre manière de contourner le coût élevé lié au suivi rigoureux des nids est l'utilisation de données sur l'observation de nids recueillies par des bénévoles (Rousseu et Drolet 2017). Cependant, l'une des difficultés rencontrées avec les données issues de science citoyenne est le manque de précisions pour décrire le phénomène d'intérêt. Pour contrecarrer ces lacunes, Rousseu et Drolet (2017) ont utilisé des modèles statistiques et des rétrocalculs, qui en se basant sur les connaissances d'une espèce permet d'estimer les dates de début et de fin de la période de nidification, à partir des données consignées par les observateurs et qui se limitent souvent à la date à laquelle un nid actif a été recensé. Avec cette méthode et des données qui se sont étalées sur 60 ans, les auteurs ont réussi à décrire, avec une précision acceptable, la phénologie de nidification des oiseaux du Canada, et ce en fonction de la température et la stratégie migratoire.

Dans la même optique d'utiliser les indices de nidification, une étude menée dans une région boréale de l'Est canadien, la forêt Montmorency, Ibarzabal *et al.* (2005) ont mis de l'avant l'intérêt d'utiliser le comportement parental comme indice du succès de nidification, le transport de nourriture par les adultes en l'occurrence. Cette approche est facilitée par la possibilité d'attirer des oiseaux à proximité avec des repasses d'enregistrements de cris d'alarme ou de houspillage (Gunn *et al.* 2000 ; Rae *et al.* 2015). En mesurant l'occurrence de comportements parentaux, il devient possible d'estimer la productivité en couvrant de grands territoires et en travaillant à l'échelle de la communauté. L'inconvénient avec ce type d'approche est qu'on se heurte au problème de la détection imparfaite. En effet, les adultes ne passent pas tout leur temps à approvisionner les petits en nourriture. On peut alors les observer sans nourriture au bec malgré qu'ils aient des oisillons à nourrir, ce qui entraîne de faux négatifs.

Poussant plus loin l'idée d'utiliser le comportement parental, Corbani *et al.* (2014) ont testé l'application du modèle hiérarchique de MacKenzie *et al.* (2002), normalement utilisé pour établir le taux d'occupation de sites, pour évaluer la productivité de la communauté d'oiseaux chanteurs à la forêt Montmorency. Corbani *et al.* (2014) ont estimé la probabilité de présence d'adultes élevant des jeunes conditionnellement à la probabilité de détection du comportement parental calculée grâce aux trois à quatre visites répétées à des journées successives sur les sites échantillonnés entre 2009 et 2011. Ils ont séparément estimé la proportion du temps des adultes passé à transporter de la nourriture lorsqu'ils ont des oisillons, et ont montré la concordance des estimations directes de cette proportion et son équivalent dans les modèles de MacKenzie *et al.* (2002), soit la probabilité de détection.

Objectifs de l'étude

À la suite de nombreuses études, le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) soutient que de manière générale le réchauffement du climat fait avancer la migration printanière dans l'hémisphère nord (Settele *et al.* 2014), tandis qu'il s'est abstenu de se prononcer sur la phénologie de la nidification. On pourrait s'attendre à ce que les oiseaux nichent plus tôt parce qu'ils arrivent plus tôt sur leurs aires de nidification, ce qui impliquerait que le réchauffement du climat fasse avancer la date de la nidification. Les changements dans la phénologie de la migration semblant varier entre les migrateurs de longue distance versus de courte distance, on pourrait s'attendre à ce que la phénologie de la reproduction suive celle de la migration et donc que les changements de phénologie de nidification varient entre ces groupes.

Ce mémoire met à contribution les analyses amorcées par Corbani (2014), en abordant un élément novateur qui est l'évolution de la phénologie de la nidification au cours des 26 dernières années (1995-2020) à la Forêt Montmorency, Québec, et si des facteurs environnementaux, par l'entremise des degrés-jours de croissance (GDD), soient susceptibles de lui être associés. Ce mémoire vise à répondre statistiquement aux hypothèses de recherche suivantes :

- Le climat, exprimé en termes de GDD, a changé à la Forêt Montmorency depuis 1995.
- Les oiseaux nichent de plus en plus tôt à la forêt Montmorency, depuis 1995.
- L'évolution de la phénologie de la reproduction depuis les 26 dernières années à la forêt Montmorency n'est pas la même pour les oiseaux résidents et migrateurs de courte distance versus pour les migrateurs de longue distance.
- L'évolution annuelle de la phénologie de la reproduction est associée aux degrés-jours de la croissance végétale.

Chapitre 1

Shifting Phenology of Nesting Songbirds in an Eastern Canadian Boreal Forest, 1995-2020

Résumé

La phénologie de migration de nombreuses espèces d'oiseaux a changé depuis quelques décennies, mais à ce jour on ne sait pas si de tels changements se transposent généralement sur la phénologie de la nidification. Nous avons évalué la phénologie de nidification des oiseaux chanteurs durant les 26 dernières années dans une forêt boréale de l'est du Canada, la Forêt Montmorency. Nous nous sommes basés sur l'observation du transport de nourriture chez les adultes comme indice du statut parental, en tenant compte de la détection imparfaite de ce statut par l'entremise de modèles hiérarchiques d'occupation de sites. Contrairement aux attentes liées à l'avancée de la migration printanière en Amérique du Nord, les modèles ont révélé un recul de deux semaines de la saison de nidification chez les résidents et les migrants de courte distance et d'un mois chez les migrants de longue distance durant la période d'étude. Ces résultats nous rappellent l'intérêt des études régionales lorsque nous nous intéressons à la phénologie de la reproduction.

Abstract

The migration phenology of many bird species has changed over the past few decades, but whether such changes lead to changes in the nesting phenology remains little known. Studying bird nesting in the boreal forest comes with challenges because of the large size of this biome. We evaluated songbird nesting phenology for the past 26 years in a boreal forest in eastern Canada, Forêt Montmorency. We used the observation of food transport in adults as an index of parental status, considering the imperfect detection of this status through hierarchical models of site occupation. Contrary to expectations related to the advance of spring migration in North America, models revealed a delay of two weeks in the nesting season for residents and short-distance migrants and of one month in long-distance migrants during the study period. These results remind us of the value of regional studies when we are interested in reproductive phenology.

Introduction

Climate change observed in recent decades is thought to affect bird populations, whose viability is thought to be affected by changes in their phenology and geographic distribution (Murphy-Klassen *et al.* 2005; Jones and Cresswell 2010; Mayor *et al.* 2017). Nesting birds are expected to synchronize peak demand for food by nestlings with peak food abundance, often composed of insect larvae (Baker 1939), that are subjected to short-term changes in weather. Meteorological changes, by affecting migration dates and biomass production, can disrupt the synchrony between peaks in food availability and high demand to produce eggs (Perrins 1970) and feed nestlings (Thomas *et al.* 2001). This temporal mismatch (*sensu* Bourret *et al.* 2015) is likely to have negative consequences on reproduction as shown on brood size and body mass of Great tit (*Parus major*) fledglings, both having decreased (Visser *et al.* 2006). That being said and as disserted by Bourret *et al.* (2015), the mismatch that can be observed between the demand for food by offspring and the peak of resources does not necessarily mean a “mistiming”, the result of a non-optimal decision by the birds. This is all the truer, for example, if the food is not restrictive and the net benefits in fitness peak at an abundance of preys lower than these preys’ peak abundance.

Climate change, not affecting different regions of the world the same way (IPCC 2007), may lead to regional variation in migration and temporal mismatch between food supply and demand, both in migratory transits and breeding areas (Visser *et al.* 2011). Such regional variation seems to happen at least in North America (Marra *et al.* 2005; Murphy-Klassen *et al.* 2005; Horton *et al.* 2020). Marra *et al.* (2005) showed an advancement of spring arrival dates by one day per 1°C increase in temperature during April and May in North American long-distance migratory birds. A more recent study (Horton *et al.* 2020) showed a similar trend between increasing seasonal temperatures and advancing of North American bird migration. The impact of meteorological components such as temperature (Both *et al.* 2006), precipitation (McDermott and DeGroot 2016), and to a lesser extent growing degree-days on the nesting date (Courter 2012; Sockman and Courter 2018) is relatively well understood. Growing degree-days is usually used as a proxy of environmental phenology (Laaksonen *et al.* 2006) such as the emergence of insects (Philips *et al.* 2012) and plants (Haekkinen *et al.* 1998). Although, instinctively, the GDD may appear to be a variable of interest in explaining the nesting phenology, its interpretation can be problematic. Torti *et al.* (2005) linked higher spring temperatures to earlier nesting dates in six North American bird species. McDermott and DeGroot (2016), with a long-term dataset, showed early nesting in 13 out of 21 passerine species in Pennsylvania, in years of higher mean daily spring temperatures. Jones and Cresswell (2010), using the difference in temperature increase between the wintering area and the breeding area as an index of asynchrony, found that North American species experiencing a mismatch were more likely to be in decline.

Migrants that arrive earlier in breeding areas and experience colder conditions and less abundant food resources are more prone to mortality, especially insectivorous birds (Newton 2007). This challenge has been exemplified by work on the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*; Ahola *et al.* 2004). According to Ahola *et al.* (2004) favorable weather during the spring migration is associated to early arrival to the flycatcher’s nesting grounds in Finland. But as the climate has remained relatively stable in its nesting ground, this flycatcher population did not change its breeding date leading to an extension of the pre-breeding period, i.e., the period spent on breeding ground before the reproduction onset. Changes in reproductive phe-

nology are likely to have negative consequences on reproduction as shown on brood size and body mass of Great tit (*Parus major*) fledglings (Visser *et al.* 2006). Zaifman *et al.* (2017) reported changes in migration timing, in three regions of North America (Alaska, Maine and South Carolina), due to changing temperatures, in a greater number of long-distance migrants, compared to short-migrants. Halupka and Halupka (2017), in a metaanalysis of 65 long-term studies concerning 54 species from the Northern Hemisphere showed that within the last 45 years, sedentary species and short-distance migrants prolonged their breeding seasons more than long-distance migrants.

Measuring the productivity of bird populations is notoriously difficult, especially over large landscapes and species assemblages (Gunn *et al.* 2000). One way to do this is by using nest recording data collected by volunteers (Rousseu and Drolet 2017). However, one of the difficulties encountered with data from citizen science is the lack of precision to describe the phenomenon of interest. To counteract these shortcomings, Rousseu and Drolet (2017) used statistical models and back-calculations, which, based on the knowledge on species, makes it possible to estimate the dates of the start and end of the nesting period, from the recorded data by observers, often limited to the date an active nest was recorded. With this method and data spanning 60 years, the authors were able to document, with acceptable bias, the nesting phenology of birds in Canada, as a function of temperature and migration strategy.

Another way to address the high cost of rigorous nest monitoring is to use the proportion of adults raising young as a proxy for true reproductive success, imperfect detection of parental behavior considered (Corbani *et al.* 2014). This method offers the possibility of estimating productivity as a proportion of birds with broods over large areas and thus working at the bird community level (Corbani *et al.* 2014). Given a sigmoid increase of the proportion of birds with broods from the onset to the peak of a nesting season, it becomes possible to quantify the timing of breeding. In the literature, peaks (Corbani *et al.* 2014) and inflection points (Hurlbert and Liang 2012), have been proposed to quantify annual phenology.

Following numerous studies, the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) reports that in general climate change is pushing forward spring migration in the northern hemisphere (Settele *et al.* 2014) but does not make a claim about possible changes in the nesting phenology. As changes in migration timing appear to vary between long-distance versus short-distance migrants, one would also expect that changes in nesting timing would depend on these groups.

In this study, we document the reproductive phenology of songbirds over the last 26 years (1995-2020) in a 412 km² boreal forest in eastern Canada. We predicted that during this period : (1) annual mean of growing degree-days (GDD) changed monotonically (trend) since 1995, (2) birds advanced their nesting season, (3) but to different extents depending on migration distance, and (4) that annual changes in phenology were associated to growing degree-days.

Study area and Methods

The observers collected data at Forêt Montmorency (FM), located in the Laurentians, 70 km North of Quebec City, Quebec, Canada over 20 years between 1995 and 2020. FM is characterized by an altitudinal gradient from south to north over a length of 44 km, with a succession of balsam fir (*Abies balsamea*)/yellow birch (*Betula alleghaniensis*), balsam fir/white birch (*Betula papyrifera*) and black spruce (*Picea mariana*) forests in the north. Between 1981 and

2010, the average annual temperature is 0.5°C and the precipitation is 1583.1 mm, of which nearly 40 % falls in the form of snow (Environment Canada 2021). The area is characterized by rugged terrain, with an altitude varying between 600 and 1000 m (Darveau *et al.* 1997). Balsam fir (*Abies balsamea*), the dominant tree species, is accompanied by black (*Picea mariana*) and white (*P. Glauca*) spruce and white birch (Darveau *et al.* 1997).

Data collection in the fields

Data were collected at 7106 bird surveys and 3466 stations (Table 1.1), with an annual mean of 173 stations, most of them being concentrated in the former extent of the FM (Figure 1.1). Originally limited to 66 km², the FM was extended to 412 km² in 2014, which has led to more frequent surveys in the extended FM post-2013 than in previous years. The sampling took place during the nesting period, from the end of May to the end of July, between 5 :00 and 10 :00 EDT and in favorable weather, i.e., low or no rain and winds. Most (55 %) stations were either distributed along forest roads, paths and trails, others were located within stands (for more details, see also Drolet *et al.* 1999).

Each bird survey consisted of watching for birds and recording species, sex, and distance of each bird visually detected, as well as whether it was carrying food, fecal sacs, or nothing. Sampling events lasted between 5 and 30 minutes, the variation due to projects with different sampling protocols conducted over the 26-year period but the observers were stationary for all of them (i.e., at a fixed point in space). Also, two methods were used to inventory birds at FM over the 26 years : passive or with playbacks of black-capped chickadee (*Poecille atricapillus*) mobbing calls with 5 W sound amplifiers (Gunn *et al.* 2000). From 2007, only the latter method, i.e., with playback, intended to increase visual contact with birds, was used. We visited each site two to three times within a maximum of three consecutive days to allow the estimation of the detection probability of parental status, assuming a fixed parental status (closure assumption ; Rota *et al.* 2009).

Data from the eBird platform (Sullivan *et al.* 2009) were compiled to extract the migration distance of the species to classify migrants by long and short-distance. The meteorological data, i.e., precipitation and growing degree-days (GDD), came from Environment Canada, “Forêt Montmorency” station (1995-2002) and “Forêt Montmorency RCS” station (2003-2020). A base temperature of 5 °C was used to calculate GDD (Environment Canada 2021).

Table 1.1 : Number of stations and bird surveys realized each year at Forêt Montmorency, between 1995 and 2020 with first (Earliest) and last date of sampling (Latest), total number of birds seen and number of birds seen transporting food

Year	Stations	Surveys	Earliest	Latest	Seen	With food
1995	165	321	Jun-15	Jul-06	532	71
1996	207	213	Jun-12	Jul-14	663	132
1999	136	400	Jun-01	Jul-06	330	68
2000	150	291	Jun-05	Jul-21	902	45
2003	151	302	Jun-02	Jul-20	1006	103
2004	126	528	May-22	Jul-21	965	70
2006	442	602	May-29	Jul-13	2007	184
2007	165	316	Jun-25	Jul-17	1044	75
2008	219	219	Jun-27	Jul-01	655	84
2009	119	355	May-28	Jul-21	1235	71
2010	146	554	May-29	Jul-16	2144	125
2011	145	611	May-31	Jul-22	1708	67
2013	130	358	May-22	Jul-25	1712	91
2014	128	296	May-27	Jul-22	2450	156
2015	180	381	May-27	Jul-22	1932	69
2016	143	294	Jun-07	Jul-22	1282	47
2017	115	264	Jun-06	Jul-21	1295	86
2018	170	277	May-29	Jul-11	2141	174
2019	206	206	Jun-10	Jul-12	1753	89
2020	223	318	Jun-04	Jul-22	1986	69

Data preparation

We excluded from the analysis waterbirds, species only heard or in flight, including raptors, and fringillids, to keep only the species that are known to carry food for offspring conspicuously between their mandibles. An individual was considered as breeding only if it was carrying food or a fecal sac, as well as if he was in distress or whose nest was found. Distress cases included only birds displaying behaviors such as the “broken wing”, alarm calling birds were not included.

To group species into residents, short-distance, or long-distance migrants, we calculated the distance between the mean geographic coordinates of the January/February eBird records (Sullivan *et al.* 2009), and the centroid of the FM. Mean coordinates were weighted by total counts per total birding hours. The frequency of migration distances was bimodal, with no species with distances between 500 and 1400 km. Thus, we chose 1000 km as a threshold separating long and short-distance migrants. Species present at all seasons was classified as residents.

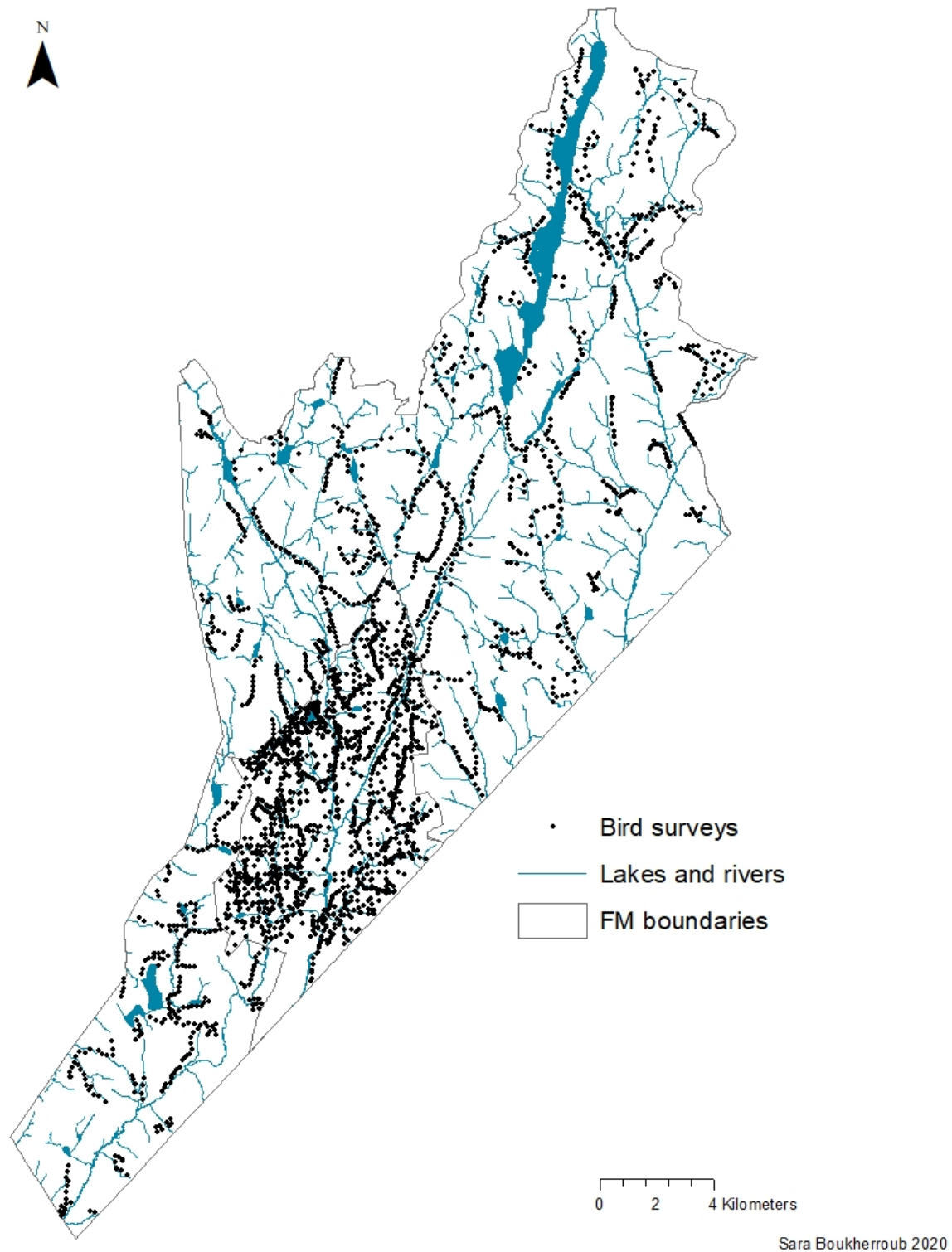


Figure 1.1 : Bird survey stations at Forêt Montmorency, 1995-2020

Statistical modeling

Since adults do not spend all their time carrying food or fecal sacs, the detection of their parental status is imperfect. To account for imperfect detection of parental behavior, we used the MacKenzie two state site occupancy model (MacKenzie *et al.* 2002). It is based on the likelihood of the presence and detection probabilities given the detection histories, i.e., vectors of 1s and 0s corresponding to the detection and non-detection of parental behavior on every survey, respectively. The MacKenzie occupation model (MacKenzie *et al.* 2002) was initially developed to estimate the proportion of sites occupied by a species when the probability of species detection is less than 1. This model normally involves two random processes : occupation and detection. In our case, we substituted the observation of the species with the observation of parental behavior. Thus, the probability of nestlings occurring at a given site was assessed as well as that of detecting at least one instance of parental behavior during a visit, conditional on the site having nestlings.

Given the very short (3 days) maximum span across visits at the same site, we assume that the parental state of birds remained constant across visits, i.e. that parental state was ‘closed’ (*sensu* Rota *et al.* 2009). To avoid confusing the non-detection of the feeding of the young with the non-detection of the species itself, when no visual observation of the species was made, missing data were assigned. Given that birds were not individually marked, we were unable to infer parental status at the individual level. Such an inference would be unreasonable because individuals from adjacent territories often found themselves together when attracted by recordings (A. Desrochers, S. Boukherroub, pers. obs.). Instead, we collapsed species-specific data into two species groups : long-distance migrants (LDM), or residents + short-distance migrants (R + SDM), and scored as ‘with nestling(s)’ any survey that yielded at least one bird of the species group showing parental behavior.

We estimated the probabilities of the presence of adults raising young as a function of Julian date (number of days since January 1), year, GDD, and latitude. We modelled year as a quantitative effect because we were interested in whether nesting dates advanced or receded over the 26-year period. We opted for GDD between other climatic variables (mean daily temperature and precipitation) because of the role of accumulated heat available for plant emergence (Haekkinen *et al.* 1998), the growth and maturation of insects (Herms 2004; Phillips *et al.* 2012), the largest feeding category among nesting birds in the region considered (Morse 1995). The annual cumulative GDD up to 20 May was used instead of the daily GDD to avoid the correlation between the latter and the Julian date. Latitude was included in some models (Table 1.2) because of its possible influence on phenology, given the large extent of the study area and the shifting of sampling sites between years. We modeled the probability of detection as a function of the number of birds seen during each survey. Since the objective was to assess parental status, the number of covariates was kept to a minimum. With additional covariates, the predicted values would change irregularly with Julian date, and this could prevent determining an inflection point in the curve linking the proportion of sites with parental activity and Julian date.

Table 1.2 : Model selection for long-distance migrant and residents + short-distance migrant species. All models included a detection component with the number of birds seen as a covariate. Jul stands for Julian date, gdd for growing degree-days, lat for latitude.

Models	K	AICc	Delta AICc	Cumulative AICc Wt
Long-distance migrants				
~Jul*year+gdd+lat	7	2027.36	0.00	0.99
~Jul*year+gdd	6	2036.62	9.26	1.00
~Jul*year	5	2039.27	11.91	1.00
~Jul+year+gdd+lat	6	2065.27	37.91	1.00
~Jul+gdd+year	5	2068.15	40.79	1.00
~Jul+year	4	2077.68	50.32	1.00
~Jul	3	2315.32	287.96	1.00
~Jul+gdd	4	2316.86	289.50	1.00
Residents + short-distance migrants				
~Jul*year+gdd+lat	7	1345.82	0.00	0.50
~Jul+year+gdd+lat	6	1347.75	1.92	0.69
~Jul*year+gdd	6	1348.59	2.77	0.81
~Jul*year	5	1348.88	3.06	0.92
~Jul+gdd+year	5	1350.23	4.41	0.97
~Jul+year	4	1351.77	5.94	1.00
~Jul	3	1365.81	19.99	1.00
~Jul+gdd	4	1366.48	20.66	1.00

We compared eight candidate models, all with the number of birds seen as a detection covariate, but each with a different combination of year, Julian date, GDD, latitude and interactions (Table 1.2). We selected the best models based on the Akaike information criterion (AICc; Burnham and Anderson 2002).

We estimated annual phenology as the Julian date of the inflection point (hereafter, “inflection date”) of the logistic fit of proportion of sites with parental activity as a function of Julian date. The inflection point of a logistic curve corresponds to the X value from which the slope stops increasing and starts decreasing, i.e., with a second derivative of zero. The said value X corresponds to half of the maximum of the curve. This is the same metric than that used by Hulbert and Liang (2012) to measure migration phenology. This value is used rather than the date corresponding to the peak proportion of birds with parental activity, because in some years the peak was not reached before the end of the field season.

The fit of the global model, i.e., including all the explanatory variables for each parameter, was tested using the MacKenzie *et al.* (2004) randomization test (n = 1000 resamples), comparing the frequency of the detection histories observed with those predicted by the model. All models were fitted with the *occu* function of the unmarked package (Fiske and Chandler 2011) in R software version 3.6.2 (R Core Team 2019). A risk of error α of 5 % was set as the significance level, with correction for multiple tests, i.e. the model selection. The model averaging - including first models with Delta AICc under 4.0 - and fit test were performed using *mb.gof.test* and *modavg* functions respectively in the AICcmodavg package (Mazerolle

2020).

Results

Trends in growing-degree days

Since 1995, growing degree-days, whether the annual mean or values at Julian day 170, varied substantially among years (Figure 1.2), with no clear trend ($\hat{\beta} = -0.08$, $p = 0.21$ and $\hat{\beta} = -0.08$, $p = 0.89$, respectively).

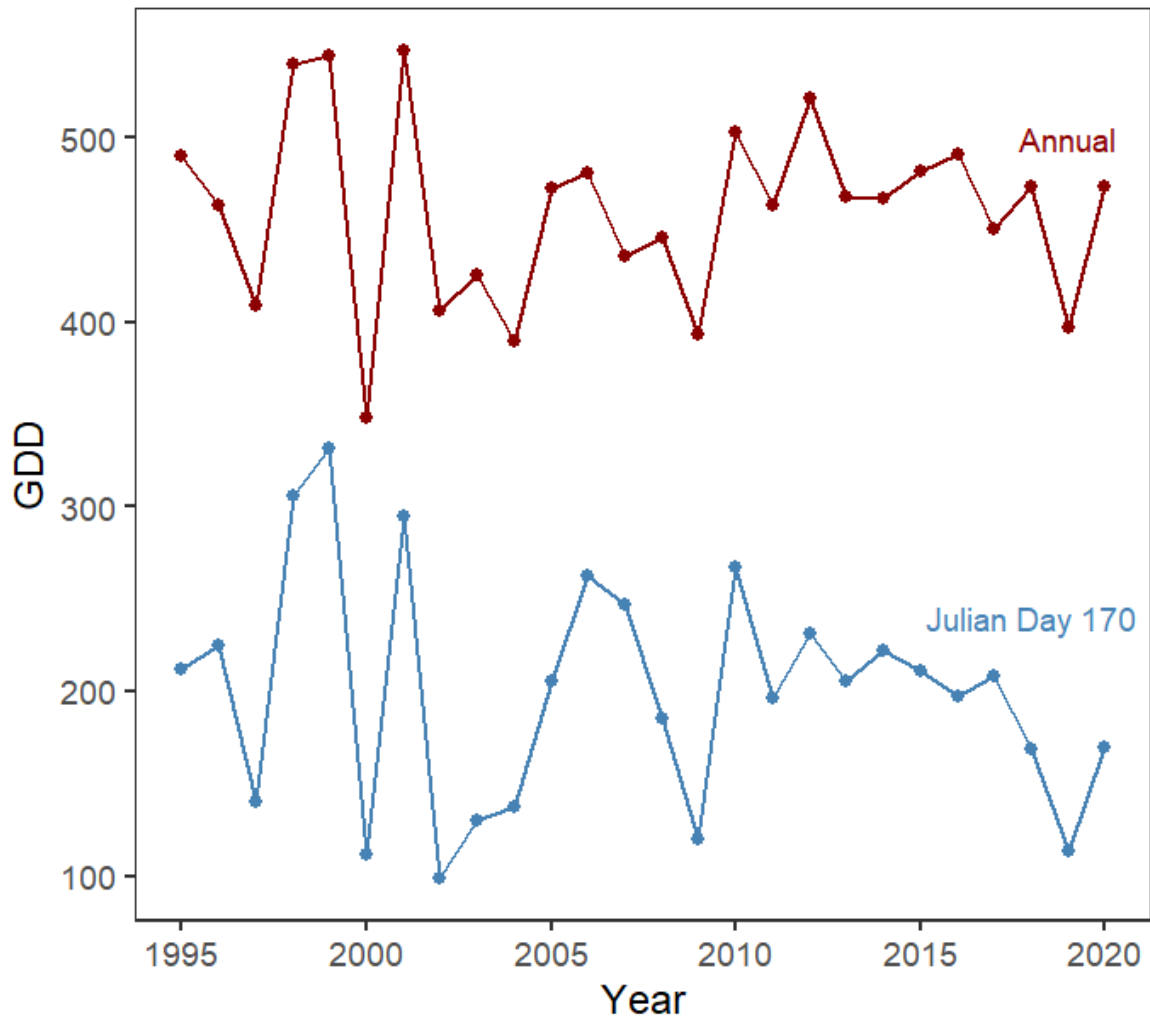


Figure 1.2 : Annual mean and cumulated growing degree-days on May 20 at Forêt Montmency, between 1995 and 2020.

Phenology trends by species groups

An annual mean of 1387 birds and 94 parental behaviors from 40 species of which 32 were migratory (Appendix A; Table 1.3). During the 20 sampling years, most of earliest dates of

observed parental provisioning for each species occurred in June (Table 1.3).

For long-distance migratory species, the model that performed best among the competing models was the most complex (Table 1.2) and provided a good fit to the data (MacKenzie and Bailey 2004 test, $p = 0.15$). For residents and short-distance migrants, four models had similar evidence weights (Table 1.2), therefore we used model averaging to calculate parameter estimates for the latter group of species. The fit of the most complex model (highest number of parameters) was less good than in the case of long-distance migrants (MacKenzie and Bailey 2004 test, $p = 0.01$).

For long-distance migrants, adults with parental activity were observed at 371 out of 1228 sites, corresponding to 30 % of sites. For the rest of species, adults with parental activity were observed at 201 out of 924 sites, corresponding to 22 % of sites. After accounting for imperfect detection, those naïve estimates led to estimated proportions of sites with parental activity approaching 100 % late in the nesting season (Figure 1.3).

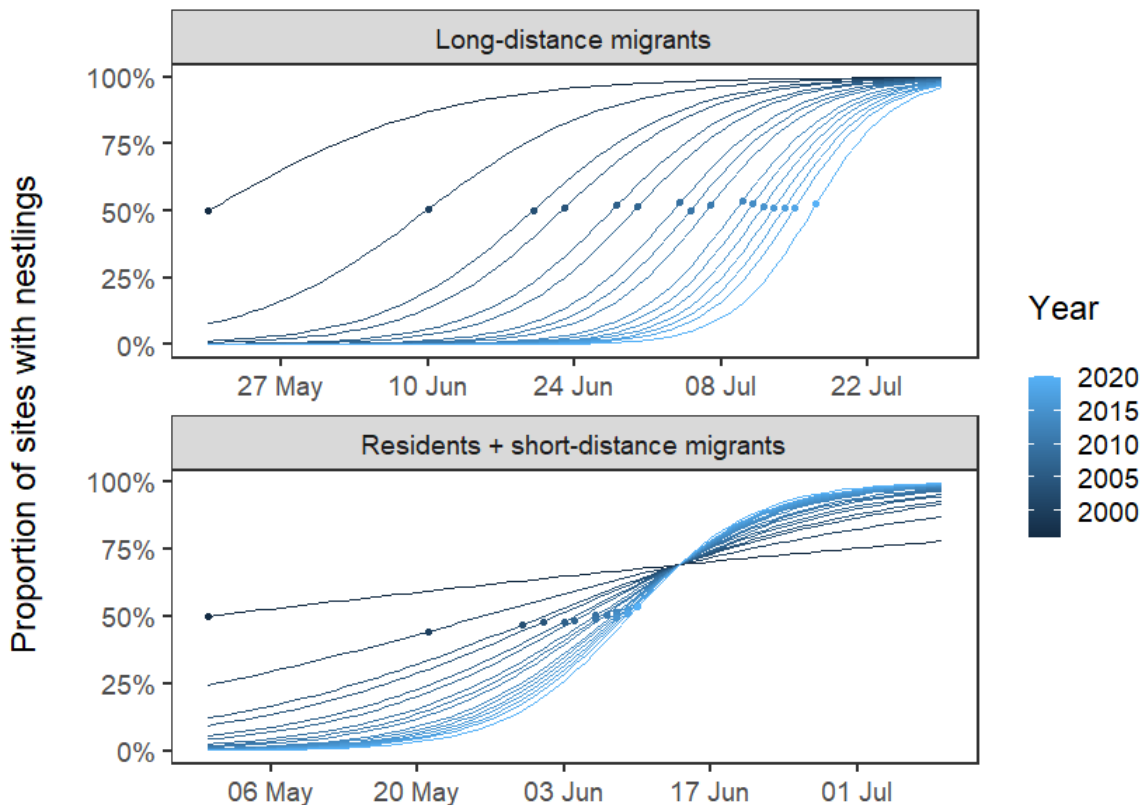


Figure 1.3 : Shifts in the timing of nesting, expressed as the increasing proportion of sites with parental activity, at Forêt Montmorency, between 1995 and 2020. Predicted values generated from the best-performing models (see Table 1.2), with GDD and latitudes set to their respective means. Dots represent inflection dates.

As expected, for the two categories of species group studied, the proportion of adults with parental activity increased from the start of the sampling period until its end (Figure 1.3). Year was negatively correlated with the proportion of sites with parental activity at a given

Table 1.3 : Total number of observations with and without parental provisioning for species for which we can observe parental provisioning at sites at Forêt Montmorency

Species			Individuals transporting food		
Scientific	Common	Group	No	Yes	Earliest Date
<i>Setophaga coronata</i>	Yellow-rumped Warbler	Long-distance	3155	216	06-16
<i>Setophaga magnolia</i>	Magnolia Warbler	Long-distance	2585	154	06-23
<i>Setophaga striata</i>	Blackpoll Warbler	Long-distance	1982	150	06-21
<i>Regulus calendula</i>	Ruby-crowned Kinglet	Long-distance	1913	177	06-03
<i>Zonotrichia albicollis</i>	White-throated Sparrow	Short-distance	1870	131	06-09
<i>Sitta canadensis</i>	Red-breasted Nuthatch	Resident	1826	70	05-28
<i>Setophaga virens</i>	Black-throated Green Warbler	Long-distance	1703	105	06-20
<i>Junco hyemalis</i>	Dark-eyed Junco	Short-distance	1627	119	06-13
<i>Regulus satrapa</i>	Golden-crowned Kinglet	Short-distance	1495	167	06-04
<i>Setophaga ruticilla</i>	American Redstart	Long-distance	1426	50	05-28
<i>Vireo philadelphicus</i>	Philadelphia Vireo	Long-distance	1396	61	06-12
<i>Setophaga castanea</i>	Bay-breasted Warbler	Long-distance	1334	108	06-12
<i>Catharus ustulatus</i>	Swainson's Thrush	Long-distance	780	77	06-26
<i>Vireo solitarius</i>	Blue-headed Vireo	Long-distance	766	43	06-08
<i>Poecile hudsonicus</i>	Boreal Chickadee	Resident	685	57	06-01
<i>Leiostyris alpestris</i>	Nashville Warbler	Long-distance	543	25	06-26
<i>Empidonax minimus</i>	Least Flycatcher	Long-distance	300	11	06-12
<i>Cardellina pusilla</i>	Wilson's Warbler	Long-distance	284	25	06-22
<i>Poecile atricapillus</i>	Black-capped Chickadee	Resident	244	17	06-08
<i>Melospiza lincolni</i>	Lincoln's Sparrow	Long-distance	236	22	06-27
<i>Turdus migratorius</i>	American Robin	Short-distance	208	28	05-28
<i>Passerella iliaca</i>	Fox Sparrow	Long-distance	184	10	06-17
<i>Leiostyris alpestris</i>	Tennessee Warbler	Long-distance	168	5	06-30
<i>Vireo olivaceus</i>	Red-eyed Vireo	Long-distance	159	6	06-13
<i>Haemorhous purpureus</i>	Purple Finch	Resident	157	2	07-03
<i>Empidonax flaviventris</i>	Yellow-bellied Flycatcher	Long-distance	137	3	07-08
<i>Empidonax alnorum</i>	Alder Flycatcher	Long-distance	119	2	07-06
<i>Geothlypis trichas</i>	Common Yellowthroat	Long-distance	75	13	07-05
<i>Setophaga fusca</i>	Blackburnian Warbler	Long-distance	65	1	07-21
<i>Troglodytes hiemalis</i>	Winter Wren	Long-distance	54	4	06-15
<i>Setophaga tigrina</i>	Cape May Warbler	Long-distance	54	2	06-27
<i>Setophaga americana</i>	Northern Parula	Long-distance	32	1	07-16
<i>Certhia americana</i>	Brown Creeper	Short-distance	31	3	06-28
<i>Spizella passerina</i>	Chipping Sparrow	Long-distance	28	2	06-10
<i>Geothlypis philadelphia</i>	Mourning Warbler	Long-distance	24	2	07-08
<i>Catharus bicknelli</i>	Bicknell's Thrush	Long-distance	20	2	07-07
<i>Catharus guttatus</i>	Hermit Thrush	Long-distance	19	2	06-29
<i>Cardellina canadensis</i>	Canada Warbler	Long-distance	15	1	07-21
<i>Setophaga pensylvanica</i>	Chestnut-sided Warbler	Long-distance	14	1	07-08
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Northern Waterthrush	Long-distance	13	1	07-02

Table 1.4 : Estimated parameters on the logit scale and their unconditional standard error of parental status and probability of detection. Raw parameters are shown for long-distance migrants (AIC weight > 0.9) and model-averaged estimates and their 95 % unconditional confidence limits are shown for Residents + Short-distance migrants (AIC weights < 0.4)

	Parameter	Estimate	Standard Error	z	p	Lower.CL	Upper.CL
Long-distance migrants							
	Julian day	0.091	0.022	4.165	<0.001	0.048	0.134
	Year	-14.739	1.652	-8.925	<0.001	-17.977	-11.501
	GDD	-0.637	0.259	-2.461	0.0139	-1.145	-0.129
Phi	lat	-0.497	0.160	-3.111	0.0019	-0.811	-0.183
	Julian day*Year	0.165	0.027	6.226	<0.001	0.112	0.218
	Intercept	-2.521	0.132	-19.124	<0.001	-2.780	-2.262
p	Seen	0.384	0.027	14.227	<0.001	0.331	0.437
Residents + short-distance migrants							
	Jul	0.100	0.030	3.333	<0.001	0.040	0.160
	Year	-4.920	1.490	-3.302	<0.001	-7.830	-2.000
Phi	GDD	-1.260	0.690	-1.826	0.068	-2.610	0.080
	Latitude	-0.580	0.310	-1.871	0.061	-1.170	0.020
p	Seen	0.420	0.050	8.400	<0.001	0.320	0.520

¹ Intercept parameters were excluded for Phi and included for p in all models

Julian date, for both groups (Table 1.4), which reflected a delay rather than a decrease in nesting success (Figure 1.3). For long-distance migrants, the positive interaction year/Julian date indicates that the proportion of sites with parental activity increases progressively more quickly over the years. The inflection date was later in more recent years for both long-distance migrants ($\hat{\beta} = 1.48 \pm 0.13$, $p < 0.001$; Figure 1.4) and residents + short-distance migrants ($\hat{\beta} = 0.75 \pm 0.18$, $p < 0.001$). Birds were less likely to have active nests at high GDD and latitude at a given Julian date in the case of long-distance migrants, which was not true for residents and short-distance migrants (Table 1.4). Unsurprisingly, the probability of detecting parental behavior increased according to the number of birds seen (Table 1.4). For all species combined, it varied between 0.02 and 0.99 for long-distance migrants and between 0.08 and 0.78 for residents and short-distance migrants.

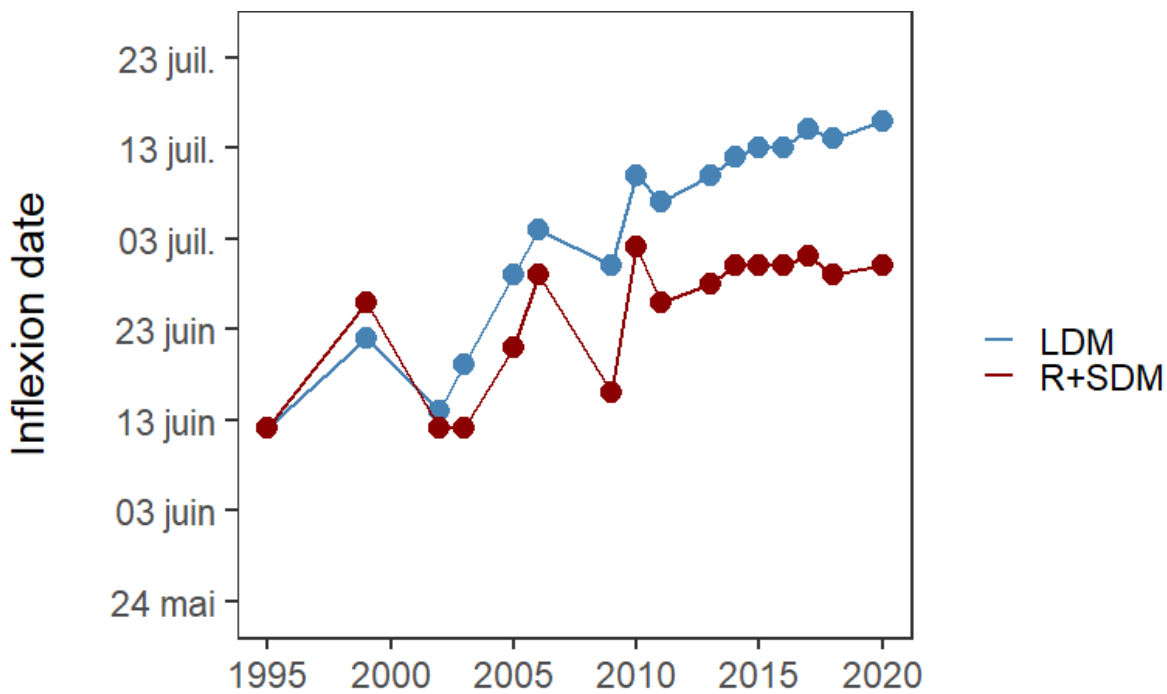


Figure 1.4 : Shift in the timing of breeding, as determined by the date corresponding to the inflection point in the logistic growth of the proportion of sites with parental activity, against Julian date. Data from Forêt Montmorency, 1995 – 2020. LDM : long-distance migrants ; R+SDM : residents and short-distant migrants.

Discussion

Contrary to expectations based on migration phenology and nesting dates in many parts of the world (McDermott and DeGroot 2016; Hallfors *et al.* 2020; Horton *et al.* 2020), songbirds have been nesting progressively later at Forêt Montmorency during the last quarter of century. This trend was not accompanied with an observable change in terms of the proportion of sites with parental activity, which approached 100 % in most years, consistently with Corbani *et al.* (2014), who assessed, between 2009 and 2011, the proportion of sites with broods at FM, combining parental provisioning observations and the MacKenzie two state site occupancy model (MacKenzie *et al.* 2002). The magnitude of the delay in the nesting season, two to four weeks in 26 years, appears unsustainable and may be part of a cyclic long-term fluctuation. In fact, the bulk of this delay occurred for the two groups of species prior to 2010. Over the past decade, the nesting date has stabilized among residents and short-range migrants while the delay has decelerated (6 days of delay in the last 10 years). As the delay in nesting dates for long-distant migrants has been less pronounced in recent years, one could expect a stabilization of the nesting phenology in the coming years, for resident and short-distance migrants this seems to have already occurred. Beyond all of this, our results emphasize the ability of boreal birds to adjust in time their nesting phenology from one year to the next which is especially noteworthy given that the breeding season is relatively short in the boreal latitudes (Baker 1939; Wyndham 1986).

How to explain the delay in nesting given the recent literature on the advancement of spring

migration? It seems that the advance in migration is not as ubiquitous as it appears at first glance (Knudsen *et al.* 2011 ; Desrochers *et al.* 2021). A recent paper based on weather radar data claims that spring migration advanced by several days, if not weeks, in North America since the 1970s (Horton *et al.* 2020). However, observations by birders in Québec over the same period led to a different conclusion (Desrochers *et al.* 2021). In fact, the latter study based on first and median migration dates, and accounting for temporal trends in sampling effort and species abundances, showed that long-distance migrants tend to arrive later in recent decades than they did in the 1970s, while short-distance migrants did not tend to arrive earlier or later than they did in the 1970s. These observations are consistent with our conclusions on the delay of the breeding date in long distance migrants by a delay of the date of spring arrival.

Since residents also nest later, the delay in migration date could not be the only explanation of the delay in reproductive phenology. The delay in nesting phenology may be related to local conditions. The presence of the growing degree-days in the model, usually used as an index of environmental phenology (Laaksonen *et al.* 2006), such as the bursting of buds (Herms 2004) and emergence of insects (Philips *et al.* 2012), or to compare its effect on the initiation of reproduction between species (Sockman and Courter 2018), showed that this variable plays a role in nesting date in our study area. Nevertheless, the effect of growing degree-days as an explanatory variable was minimal compared to the year. In the long-distance migrants nesting model, the year coefficient was 23 times the growing degree-days coefficient. The interpretation of the effect of growing degree-days as we used it here remains difficult and may explain why growing degree-days is seldom used to explain reproductive phenology (Sockman and Courter 2018). The negative effect of growing degree-days in the model for long-distance migrants is a statistical artefact of the interplay between the model regressors.

The delay in nesting phenology may be due in part to changes in species composition in the data over the period 1995-2020, with late-nesting species possibly more prominent in the data in recent years. We are unable to provide a species-specific assessment of phenological change because of insufficient data in most species studied. However, we found no correlation between median arrival date (details in Desrochers *et al.* 2021) and species trend as determined from a Poisson regression of species counts from our data ($r = -0.11$, $p = 0.53$).

Our results, which showed the presence of young at 50 % of the sites in Forêt Montmorency, between the beginning of June and the end of July, are consistent with those of Rousseu and Drolet (2017). In fact, in the massifs of Lac Jacques-Cartier, the nesting period modeled (from laying to the departure of the young) by Rousseu and Drolet (2017) for residents and short-distance migrants can be as early as May 6 and end as late as August 9. Assuming a mean egg-laying/incubation period of 15 days, the earliest date for hatching would be May 19. At this date, more than 60 % of the nests of resident species and short-distance migrants were considered with nestlings. In addition, it is possible even to estimate for this group of species that the period of feeding young would extend from May 19 to August 9 with a median value on June 29, a date which is located in the period of nesting where more than 80 % of the nests were raising nestlings Rousseu and Drolet (2017). Thus, the probability of detecting food transport is expected to be highest from May 23 to July 20. In short, the models established by Rousseu and Drolet (2017) confirm that the dates of 50 % of nests with young are not too early for residents and short-distance migrants. For long-distance migrants, the median value of feeding young period falls on July 2, which also validates the values we obtained (feeding

period in this case from May 26 to August 7).

On average, the probability of detecting parental provisioning was low, which emphasizes the need to consider the imperfect detection when estimating parental status based on behavior. We have also seen that this same detection was dependent on variables linked to the conditions prevailing during the visit, hence the importance of taking them into account. On the other hand, although some authors point out the existence of interspecific heterogeneity in reactivity to mobbing calls (Rae *et al.* 2015) as well as the correlation between this reactivity and the distance between the count survey and the bird nest (Doran *et al.* 2005), the use of playback of chickadee mobbing calls is justified when the increase of visual contact is desirable (Rae *et al.* 2015) and when the interest is on the bird community rather than the individual (Doran *et al.* 2005), as was the case in the present study.

Our study could be criticized for being conservative as it obscures differences among single species, not to mention individual pairs. We were constrained to merge multiple species because of the low numbers of food provisioning cases observed, which led to frequent model convergence problems when run with single species. Furthermore, site-based models are presumably less sensitive to the condition of site closure to changes in parental status between the first and the last visit compared to models at the species scale, since a predator is less likely to prey upon all nests at a given site than it is to change the parental status of a particular species. Another gap in our framework is that we did not study the end of the breeding season, which deprives us of information on the duration of nesting and its possible fluctuations and so making our definition of nesting phenology at Forêt Montmorency partial.

Future studies should try to get a more complete picture of the nesting phenology, particularly the ending of the nesting season, and look at the link between growing degree-days, the phenology of plants, invertebrates, and birds.

Acknowledgments

Our thanks go to the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), who funding has financed the collection of bird data at FM. We also thank Bruno Drolet, Jacques Ibarzabal, Jean-François Rousseau, Marianne Courteau, Nicolas Wampach, Caroline Druesne, Marie-Hélène Hachey, Maude Pelletier, Alexandre Rivard, Yan Cossette, Philippe Beaupré, Bertrand LeGrand, Mélodie Lioret, Christine Renaud, Sarah Overington, Jacinthe Tardif, Julie Messier, Adam Hadley, Nathalie Pelletier, Mélanie Major, Ghislain Rompré, Lucie Parizeau, Mathilde Jean-St-Laurent, Céline Macabiau, Hermann Frouin, Joanne Theriault, Fanny Senez-Gagnon, Aude Corbani, Josiane Bégin, Vanessa Dufresne, Flavie Noreau, Pierre-Alexandre Dumas, Francis Lessard, Allison Patrick, Yves Aubry, David Turgeon, Jean-Daniel Fiset, Camille Bégin Marchand, and Vincent Giroux for help with the field work.

Conclusion générale

L'objectif de mon mémoire était d'étudier l'évolution de la phénologie de la nidification en relation avec le climat durant les 26 dernières années (1995-2020) de l'avifaune de la Forêt Montmorency (FM), une forêt boréale humide de l'Est canadien. Pour ce faire, j'ai divisé les espèces en deux groupes : les migrateurs de longue distance d'une part et les résidents et migrateurs de courte distance de l'autre. Dans un premier temps, j'ai estimé le statut parental, i.e. adultes élevant des oisillons ou pas, en me basant sur la présence de nourriture au bec. Comme les adultes ne passent pas tout leur temps à transporter de la nourriture malgré qu'ils élèvent des oisillons, la détection de leur statut parental est imparfaite. Pour tenir compte de cette détection imparfaite des comportements parentaux, j'ai construit des modèles pour chacun des groupes cités plus haut, en employant le modèle hiérarchique à deux états (MacKenzie *et al.* 2002) qui estime la probabilité de détection du comportement parental (p) et la probabilité de présence d'oisillons par maximum de vraisemblance. Un site avec oisillons est tout site où au moins un oiseau a été vu avec un comportement parental. J'ai utilisé le point d'inflexion de la courbe logistique de la proportion de sites avec oisillons à chaque année en fonction du jour julien, ou nombre de jours depuis le 1er janvier, comme indicateur de la phénologie me permettant de comparer les 26 années à l'étude.

L'analyse de la série temporelle des données climatiques à la FM sur les degrés-jours de croissance végétale ont montré des variations interannuelles pour les deux variables mais pas de tendance significative, entre 1995 et 2020, mise à part une légère baisse des précipitations.

Le retardement de la phénologie de la nidification

Contrairement à nos attentes, i.e. un avancement général de la phénologie de la reproduction, les modèles ont révélé un retardement de la nidification. Les dates d'inflexion qui ont varié au fil des années, soulignent la capacité des oiseaux boréaux à ajuster leur phénologie de la reproduction d'une année à l'autre, bien que la saison de la reproduction en zone boréale soit réduite (Baker 1939 ; Wyndham 1986). Néanmoins, il faut distinguer entre un changement de la phénologie de la reproduction qui s'effectue dans la fenêtre temporelle où la disponibilité alimentaire est suffisante pour subvenir à la demande accrue durant la période de reproduction, ce à quoi on réfère dans la littérature par le terme «adaptive» et un changement qui mène à un déphasage avec la grande disponibilité alimentaire, qu'on qualifierait de «maladaptive» (Visser *et al.* 2011). Pour déterminer s'il y a asynchronie ou pas, nous avons besoin d'avoir des données sur la durée de la période de reproduction. L'étude du synchronisme phénologique présente un intérêt pour la conservation, comme l'exemple illustré par Simmonds (2021), qui en utilisant des modèles de projection intégrale sur la mésange charbonnière (*Parus major*)

au Royaume-Uni, a mis en évidence qu'une asynchronie entre reproduction et abondance alimentaire de 24 jours mènerait à son extinction.

Du point de vue stratégie d'investissement parental, les passereaux migrateurs sont des reproducteurs «à revenu» (Langin *et al.* 2006), ce qui implique qu'ils se gavent sur les lieux de reproduction après leur arrivée (Stephens *et al.* 2009). Comparativement aux reproducteurs sur capital, dont les femelles peuvent pondre dès leur arrivée, les reproducteurs à revenu sont désavantagés quand ils arrivent en retard de leur migration du printemps. En effet, cette caractéristique les rend plus vulnérables à un éventuel manque de ressources alimentaires nécessaires pour combler la demande énergétique nécessaire pour enclencher le processus reproducteur.

Le retardement des dates de nidification à la Forêt Montmorency va à l'encontre des observations qui soutiennent que la plupart des oiseaux de l'Amérique du Nord migreraient plus tôt depuis quelques décennies (Hurlbert et Liang 2012; Settele *et al.* 2014; Horton *et al.* 2020). Cependant, une étude récente (Desrochers *et al.* 2021) portant sur le territoire québécois et qui a montré un retard dans la date d'arrivée printanière concorde avec les résultats de mon étude, i.e., il est possible que les oiseaux nichent plus tard simplement parce qu'ils arrivent plus tard. Toutefois, comme la vitesse de retardement de la nidification dépasse de loin celle du retardement de la date d'arrivée migratoire observée par Desrochers *et al.* (2021) et que les résidents ont également retardé leur date de reproduction, le retardement de la date d'arrivée migratoire n'explique pas à elle seule le retard observé dans la phénologie de la nidification, qui pourrait donc être lié aux conditions locales. En effet, les retardements de migration les plus extrêmes observés par Desrochers *et al.* (2021) sont de 4 jours pour la période considérée, contre un recul atteignant les 5 semaines pour les migrateurs de longue distance et deux et demi pour les résidents et migrateurs de courte distance concernant la phénologie de la nidification. Par ailleurs, ma démarche ne pouvant pas prendre en compte l'avenue des pontes multiples – plus observées chez les espèces résidentes – a pu être à l'origine d'un biais dans l'estimation de la date de nidification chez les espèces concernées. Néanmoins, le retardement de la période de nidification était plus accentué les premières années de la période étudiée et ayant observé une stabilisation les 10 dernières années, laisse présager qu'il est appelé à se résorber dans les prochaines années.

Par ailleurs, nos résultats concernant la période de nidification concordent avec ceux de Rousseau et Drolet (2017) en rapport avec la même zone d'étude qui, en outre, soutiennent qu'il n'est pas possible pour le moment de révéler l'existence d'un effet global des changements climatiques sur la phénologie de nidification des oiseaux au Canada.

D'un point de vue climatique, il est admis que l'effet des précipitations est plus déterminant sur l'aire d'hivernage (Faaborg *et al.* 1984) et que la relation insecte/précipitations n'est pas sans équivoque et peut varier entre les groupes taxonomiques (Studds et Marra 2007; Chen *et al.* 2019). Il serait pertinent, dans des études futures, d'aller investiguer sur l'évolution des précipitations et essayer de déterminer si elle a un impact sur la reproduction des oiseaux et sa phénologie. Cette exploration pourrait s'étendre aux températures printanières, car malgré la non-détection d'une tendance (par le biais des degrés-jours de croissance) ces 26 dernières années, des changements auraient pu avoir lieu durant la saison de la reproduction avec de possibles répercussions sur la date de nidification.

Mon analyse a montré que les degrés-jours de croissance végétale exerçaient une influence

sur la phénologie de nidification des oiseaux. Cependant, les résultats n'étaient pas concluant concernant la relation de causalité entre degrés-jours de croissance végétale et phénologie de nidification, ce qui n'était pas, par ailleurs, l'objectif de ma démarche. En effet, mon étude s'est intéressée à l'évolution de la phénologie de la nidification, plutôt qu'à expliquer le succès de nidification dont l'estimation était un passage obligé pour parvenir à estimer la date de nidification. Les degrés-jours de croissance sont habituellement utilisés comme indice de la phénologie environnementale (Laaksonen *et al.* 2006) telle que le débourrement (Herms 2004) ou l'émergence des insectes (Philips *et al.* 2012) et son utilisation dans les modèles telle qu'elle ne permet pas d'expliquer son effet, ce qui explique probablement pourquoi les degrés-jours de croissance sont peu utilisés pour expliquer la phénologie de la reproduction Sockman et Courter (2018). Laaksonen *et al.* (2006) a utilisé la tendance des degrés-jours de croissance caractérisant la date médiane de la ponte comme indice d'asynchronie avec le milieu, où une tendance à la hausse signifiait une nidification tardive de l'espèce par rapport à la phénologie de son environnement. La suite logique de cette étude serait de déterminer le lien entre les variables météorologiques, i.e. les précipitations, températures, degrés-jours de croissance végétale, qui prévalent avant et pendant la période de reproduction, la phénologie des plantes, des invertébrés et des oiseaux. Il existe des méthodes simples pour le faire comme lier les variables météorologiques à la biomasse d'insectes récoltée quotidiennement (Nooker *et al.* 2005).

Tel qu'émis dans la deuxième hypothèse en introduction du mémoire, la phénologie de la nidification durant le dernier demi-siècle à la FM n'a pas évolué de la même manière chez les espèces selon leur stratégie migratoire. En effet, bien que la nidification ait reculé chez les deux groupes d'espèces, les migrateurs de longue distance ont retardé deux fois plus leur date de nidification relativement aux résidents et migrateurs de courte distance. Comme l'étude de (Desrochers *et al.* 2021) n'a pas montré une différence systématique dans les devancements ou retardements des dates d'arrivée migratoire entre les deux groupes, il est difficile d'expliquer l'écart dans les changements des dates de reproduction. Par ailleurs, tel que mentionné plus haut, la non prise en compte des pontes multiples rend la détermination de la date de reproduction moins fiable.

Recul et succès de la reproduction

Les modèles ont révélé des taux de reproduction élevés des oiseaux à la FM, et ont réaffirmé le rôle de la forêt boréale dans le cycle de vie des oiseaux du Nord de l'Amérique (Blancher et Wells 2005; Wells *et al.* 2014). Partant du fait que la période d'échantillonnage n'a pas couvert toute la saison de reproduction et s'est souvent arrêtée avant qu'elle atteigne son maximum, il est difficile d'évaluer de manière simple le succès total de reproduction. Celui-ci correspondrait à l'aire sous la courbe décrivant la proportion des sites avec oisillons en fonction du jour julien. Pour pouvoir vérifier cette supposition, la durée de la surveillance devrait être étirée jusqu'à la fin de la saison de nidification ou certaines suppositions devraient être faites, comme la symétrie de la forme de la courbe reliant succès de nidification et jour Julien. L'absence d'information sur la durée de la période nidification, dont l'intérêt a été souligné par plusieurs études (Halupka et Halupka 2017; Hallfors *et al.* 2020), rend également notre définition de la phénologie de la nidification à la FM partielle. En effet, l'étude de l'effet des variables climatiques sur les fluctuations de la durée de nidification permettrait de mieux appréhender l'effet des changements du climat sur la phénologie de la reproduction

des oiseaux.

On peut reprocher aux modèles leur caractère conservateur car ils mettent au même pied d'égalité un site où des comportements de transport de nourriture ont été observés chez une seule espèce et un site où des comportements parentaux ont été observés chez plusieurs espèces. Néanmoins, notre approche favorisait la convergence des modèles qui sont par ailleurs moins sensibles à la condition de fermeture du site aux changements de statut parental entre la première et la dernière visite étant donné qu'il est moins probable qu'un prédateur décime tous les nids à un même site en trois jours. Par ailleurs, il existe de nombreuses limites propres à la modélisation en particulier la multitude de choix (filtrage des données, inclusion de variables ou non, etc.) qui peuvent influencer les résultats – cela n'est pas unique à la présente étude mais plutôt général avec toute étude jonglant avec de nombreuses variables à la disposition des analystes. L'un des autres avantages que présente ma méthode est qu'elle n'est pas sensible aux variations annuelles de la date du début de l'échantillonnage contrairement aux méthodes traditionnelles qui consistent à suivre les nids de manière intensive pour relever la date de la première ponte.

Le succès de nidification selon trois points de vue

Dans mon étude, j'ai abordé le sujet du succès de nidification sous l'angle du site. Deux autres points de vue sont plus souvent exploités dans la littérature sur le succès et la phénologie de la nidification : celui des parents et celui des oisillons.

Le point de vue du site approche la reproduction en termes de productivité et de qualité des lieux (habitats), tandis que les deux autres points de vue sont souvent adressés dans les cadres conceptuels de l'écologie comportementale (Reale et Blair 2005 ; Bock 2007) et évolutive (Lambrechts *et al.* 2000). En effet, la reproduction étant un trait de vie central si on s'intéresse à la théorie des histoires de vie, les spécialistes de l'écologie et de l'évolution se sont beaucoup penchés sur le sujet, principalement, chez les oiseaux (Newton 1989). Du côté parental, le maintien du métabolisme de base étant coûteux chez les oiseaux, la reproduction est envisagée seulement quand il y a suffisamment d'énergie, de nutriments et de minéraux accumulés (Elphick *et al.* 2007). Parce que la reproduction est une activité coûteuse qui a des incidences sur la survie et la fertilité futures (Partridge 1989), les parents doivent s'assurer que le milieu offre les ressources nécessaires pour y demeurer assez longtemps pour élever les petits. Du côté des oisillons, parce qu'au moment où ils quittent leur nid ils n'ont pas encore acquis leur indépendance alimentaire, le temps et l'énergie alloués par les parents durant la phase d'apprentissage est critique pour la survie des jeunes et en conséquent pour le succès reproducteur (Weathers et Sullivan 1989), et ne doit pas être écourté.

Pour obtenir des estimations plus exhaustives du succès de nidification ainsi que sa phénologie, la suite de cette recherche pourrait inclure des analyses au niveau des individus, ce qui requiert un suivi par marquage individuel. Ainsi, les analyses pourraient être poussées en incluant plusieurs espèces au même site ou encore plusieurs individus de la même espèce (analyse à l'échelle de l'espèce). Par ailleurs, de telles données peuvent être utiles pour valider la méthode statistique utilisée, i.e. le modèle hiérarchique à deux états de MacKenzie *et al.* (2002), notamment en ce qui a trait à l'estimation du statut parental étant donné que la validation du modèle concernant le volet de détection du comportement parental a déjà été abordée par Corbani *et al.* (2014). Ceci pourrait être fait en mesurant d'une manière directe

et indépendante la proportion d'adultes avec oisillons, en répertoriant le nombre de nids avec oisillons et en marquant les adultes parents, dans un périmètre délimité à l'intérieur de l'aire d'étude. Grâce à l'estimation de la proportion d'adultes avec oisillons estimé par le modèle à l'intérieur du même périmètre, il est possible de comparer avec les estimations directes.

Le marquage individuel ouvrirait la porte, selon la méthode choisie, à plusieurs possibilités telle que la prise en compte des pontes multiples, dont l'importance a été soulignée dans les paragraphes précédents, ou encore l'asymétrie des dates de ponte entre les individus de la même espèce – qui permettrait d'avoir accès aux variations intraspécifiques et ce qui les détermine. Par exemple, Laaksonen *et al.* (2006) ont montré que la moyenne des dates de ponte du Gobemouche noir en Finlande dépendait des variations des températures sur les aires de reproduction tandis que l'asymétrie de ces dates étaient liée aux températures sur les routes de migration. La géolocalisation d'individus de plusieurs populations d'une même espèce rendrait possible l'estimation de la connectivité migratoire qui permet de mieux comprendre quels facteurs et quel stage du cycle annuel influencent les populations des oiseaux migrateurs, comme cela a été réalisé pour des espèces en déclin comme l'Engoulevent d'Amérique (Knight *et al.* 2021) ou la Paruline à gorge grise (Hallworth *et al.* 2021). Mais comme déjà mentionné dans l'introduction, le marquage individuel est une méthode intensive et coûteuse, qu'on doit restreindre à quelques espèces d'intérêt. Il faudrait donc, le cas échéant, définir des critères pour le choix d'une ou d'espèces cible(s), en l'occurrence une espèce présentant un intérêt de conservation.

En conclusion, l'utilisation des modèles d'occupation de sites, adaptée ici pour l'estimation de la date de nidification, a montré son utilité quand l'intérêt de l'étude est dirigé vers la communauté. Cependant, cette méthode simple et peu onéreuse livre peu d'information notamment sur la présence de pontes multiples et la durée de la reproduction. Ces dernières informations sont nécessaires pour établir à quoi sont dus les changements mis en évidence et si les changements sont positifs ou négatifs.

Références

Ahola M, Laaksonen T, Sippola K, Eeva T, Rainio K, Lehikoinen E. **2004**. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology* **10** : 1610-1617.

Baker JR. **1939**. The relation between latitude and breeding seasons in birds. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 557-582.

Barker NKS, Fontaine PC, Cumming SG *et al.* **2015**. Ecological monitoring through harmonizing existing data : Lessons from the boreal avian modelling project. *Wildlife Society Bulletin* **39** : 480-487.

Blancher P, Wells J. **2005**. *La région boréale : la crèche d'oiseaux de l'Amérique du Nord*.

Bock WJ. **2007**. Reproductive Biology and Phylogeny of Birds : Phylogeny, Morphology, Hormones, Fertilization (Volume 6A of Series). Barrie G. M. Jamieson, editor. * Reproductive Biology and Phylogeny of Birds : Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics (Volume 6B of Series). Barrie G. M. Jamieson, editor. *Integrative and Comparative Biology* **47** : 793-794.

Both C, Artemyev AV, Blaauw B *et al.* **2004**. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc Biol Sci* **271** : 1657-62.

Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME. **2006**. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* **441** : 81-3.

Bourret A, Belisle M, Pelletier F, Garant D. **2015**. Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. *Evol Appl* **8** : 933-44.

Burnham KP, Anderson DR. **2002**. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. New York : Springer.

Canada NABCI. **2019**. *The State of Canada's Birds*.

Canada E. **2021**. Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data (Forêt Montmorency, Québec).

Chen C, Harvey JA, Biere A, Gols R. **2019**. Rain downpours affect survival and development of insect herbivores : the specter of climate change? **100**.

Clobert J. **2001**. *Dispersal*. Oxford : Oxford University Press.

- Corbani AC, Hachey M-H, Desrochers A. **2014**. Food Provisioning and Parental Status in Songbirds : Can Occupancy Models Be Used to Estimate Nesting Performance? *PLoS ONE* **9**.
- Cornulier T, Elston DA, Arcese P *et al.* **2009**. Estimating the annual number of breeding attempts from breeding dates using mixture models. *Ecol Lett* **12** : 1184-93.
- Courter J. **2012**. Avian Phenology Climate and Land-use Conservation Assessed at Broad Spatial and Temporal Scales Using Interdisciplinary Approaches and Citizen Science.
- Cyr A, Larivée J. **1993**. Monitoring bird population changes with ÉPOQ (Étude des populations d'oiseaux du Québec : studies of bird populations in Quebec) : twenty years trends Dans : Cadman M, Falls JB, éd. *Monitoring bird populations : the Canadian experience*. Guelph, ON, Canada : Canadian Wildlife Service, 40-42.
- Darveau M, Bélanger L, Huot J, Mélançon E, Debellefeuille S. **1997**. Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest. *Ecological Applications* **7** : 572-580.
- Dermo RF, Peterson MA. **1995**. Chapter 6 - Density-Dependent Dispersal and Its Consequences for Population Dynamics Dans : Cappuccino N, Price PW, éd. *Population Dynamics*. San Diego : Academic Press, 113-130.
- Desrochers A, Drolet B. **2017**. Le Programme de surveillance des oiseaux nicheurs de la Forêt Montmorency : une nouvelle source de tendances des populations d'oiseaux nicheurs pour la forêt boréale au Québec. *Le Naturaliste canadien* **141** : 61-74.
- Desrochers A, Florea A, Dumas P-A. **2021**. No general shifts in spring migration phenology by eastern North American birds since 1970. *BioRxiv*.
- Dhondt AA. **2012**. *Interspecific competition in birds*. Oxford : Oxford University Press.
- Doran PJ, Gulezian PZ, Betts MG. **2005**. A test of the mobbing playback method for estimating bird reproductive success. *Journal of field ornithology* **76** : 227-233.
- Drolet B, Desrochers A, Fortin M-J. **1999**. Effects of Landscape Structure on Nesting Songbird Distribution in a Harvested Boreal Forest. *The condor* **101** : 699-704.
- Elphick CS, Reed JM, Delehanty DJ. **2007**. Application of Reproductive Biology to Bird Conservation and Population Management Dans : Jamieson BGM, éd. *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*. *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds : Sexual selection, Behavior, Conservation, Embryology, Genetics (Volume 6B of Series)*. Barrie G. M. Jamieson, editor. * *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds : Sexual Selection, Behavior, Conservation, Embryology and Genetics (Volume 6B of Series)*.
- Etheridge B, Summers RW, Green RE. **1997**. The Effects of Illegal Killing and Destruction of Nests by Humans on the Population Dynamics of the Hen Harrier *Circus cyaneus* in Scotland. *Journal of Applied Ecology* **34** : 1081-1105.
- Faaborg J, Arendt WJ, Kaiser MS. **1984**. Rainfall Correlates of Bird Population Fluctuations in a Puerto Rican Dry Forest : A Nine Year Study. *Bulletin Wilson* **96** : 575-593.
- Faaborg J, Holmes RT, Anders AD *et al.* **2010**. Recent advances in understanding migration systems of New World landbirds. *Ecological Monographs* **80** : 3-48.

- Falardeau G. **2009**. *Analyse de la couverture du Relevé des oiseaux nicheurs au Québec. Série de rapports techniques n°498*.
- Fiske I, Chandler R. **2011**. unmarked : An R Package for Fitting Hierarchical Models of Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software* **43** : 1-23.
- Gilroy JJ, Virzi T, Boulton RL, Lockwood JL. **2012**. A new approach to the « “apparent survival” » problem : estimating true survival rates from mark–recapture studies. *Ecology* **93**.
- Gunn JS, Desrochers A, Villard M-A, Bourque J, Ibarzabal J. **2000**. Playbacks of mobbing calls of Black-capped Chickadees as a method to estimate reproductive activity of forest birds. *Journal of field ornithology* **71** : 472-483.
- Gwinner E. **2003**. Circannual rhythms in birds. *Curr Opin Neurobiol* **13** : 770-8.
- Haekkinen R, Linkosalo T, Hari P. **1998**. Effects of dormancy and environmental factors on timing of bud burst in *Betula pendula*. *Tree physiology* **18** : 707-712.
- Hallfors MH, Antao LH, Itter M *et al.* **2020**. Shifts in timing and duration of breeding for 73 boreal bird species over four decades. *Proc Natl Acad Sci U S A* **117** : 18557-18565.
- Hallworth MT, Bayne E, McKinnon E *et al.* **2021**. Habitat loss on the breeding grounds is a major contributor to population declines in a long-distance migratory songbird. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **288**.
- Halupka L, Halupka K. **2017**. The effect of climate change on the duration of avian breeding seasons : a meta-analysis. *Proc Biol Sci* **284**.
- Herms DA. **2004**. Using Degree Days - Plant Phenology to predict pest emergence Dans : V.Krischik, Davidson J, éd. *IPM (Integrated Pest Management) of Midwest Landscapes*. Minnesota Agricultural Experiment Station Publication, 49-59.
- Horton KG, La Sorte FA, Sheldon D *et al.* **2020**. Phenology of nocturnal avian migration has shifted at the continental scale. *Nature Climate Change* **10** : 63-68.
- Hughes L. **2000**. Biological consequences of global warming : is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* **15** : 56-61.
- Hurlbert AH, Liang Z. **2012**. Spatiotemporal variation in avian migration phenology : citizen science reveals effects of climate change. *PLoS One* **7** : e31662.
- Ibarzabal J, Desrochers A. **2005**. Indicators of avian nest predation and parental activity in a managed boreal forest : an assessment at two spatial scales. *Canadian Journal of Forest Research* **35** : 374-382.
- IPCC. **2007**. *Climate Change 2007 : The Physical Science Basis*. Cambridge, United Kingdom; New York, NY, USA : Cambridge University Press.
- Jones T, Cresswell W. **2010**. The phenology mismatch hypothesis : are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of animal ecology* **79** : 98-108.
- Knight EC, Harrison A, Scarpignato AL *et al.* **2021**. Comprehensive estimation of spatial and temporal migratory connectivity across the annual cycle to direct conservation efforts. *Ecography* **44** : 665-679.

- Knudsen E, Linden A, Both C *et al.* **2011**. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol Rev Camb Philos Soc* **86** : 928-46.
- Laaksonen T, Ahola M, Eeva T, Väisänen RA, Lehikoinen E. **2006**. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the pied flycatcher. *Oikos* **114** : 277-290.
- Lambrechts MM, Prieur B, Caizergues A, Dehorter O, Galan M-J, Perret P. **2000**. Risk-taking restraints in a bird with reduced egg-hatching success. *The royal society* **267** : 333-338.
- Lampila P, Monkkonen M, Desrochers A. **2005**. Demographic Responses by Birds to Forest Fragmentation. *Conservation Biology* **19** : 1537-1546.
- Langham GM, Schuetz JG, Distler T, Soykan CU, Wilsey C. **2015**. Conservation Status of North American Birds in the Face of Future Climate Change. *PLoS One* **10** : e0135350.
- Langin KM, Norris DR, Kyser TK, Marra PP, Ratcliffe LM. **2006**. Capital versus income breeding in a migratory passerine bird : evidence from stable-carbon isotopes. *Canadian Journal of Zoology* **84** : 947-953.
- La Sorte FA, Thompson FR. **2007**. Poleward shifts in winter ranges of North American birds. *Ecology* **88** : 1803-1812.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR. **1992**. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : a unified approach with case studies. *Ecological monographs* **61** : 67-118.
- Machtans CS, Kardynal KJ, Smith PA. **2014**. How well do regional or national Breeding Bird Survey data predict songbird population trends at an intact boreal site? *Avian Conservation and Ecology* **9**.
- MacKenzie DI, Bailey LL. **2004**. Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **9** : 300-318.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA. **2002**. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* **83** : 2248-2255.
- Marra PP, Francis CM, Mulvihill RS, Moore FR. **2005**. The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* **142** : 307-15.
- Martin TE. **1993**. Nest predation and nest sites. *BioScience* **43** : 523-532.
- Martin TE, Geupel GR. **1993**. Nest-monitoring Plots : Methods for Locating Nests and Monitoring Success. *Journal of Field Ornithology* **64** : 507-519.
- Martin J-L, Joron M. **2003**. Nest predation in forest birds : influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos* **102** : 641-653.
- Matthysen E. **2005**. Density-Dependent Dispersal in Birds and Mammals. *Ecography* **28** : 403-416.
- Mayor SJ, Guralnick RP, Tingley MW *et al.* **2017**. Increasing phenological asynchrony between spring green-up and arrival of migratory birds. *Sci Rep* **7** : 1902.

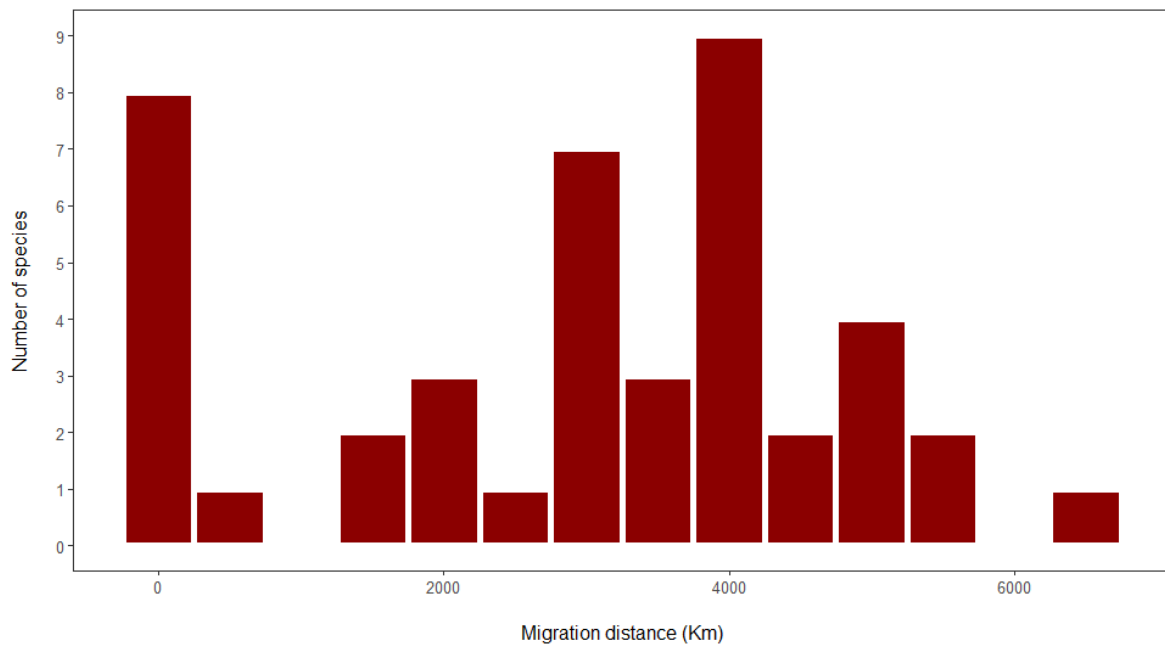
- Mazerolle MJ. **2020**. *Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*.
- McDermott ME, DeGroot LW. **2016**. Long-term climate impacts on breeding bird phenology in Pennsylvania, USA. *Glob Chang Biol* **22** : 3304-19.
- Morse DH. **1995**. Ecological aspects of adaptive radiation in birds. *Biological reviews* **50** : 167-214.
- Murphy-Klassen HM, Underwood TJ, Sealy SJ, Czyrnyj AA. **2005**. Long-term trends in spring arrival dates of migrants birds at Delta Marsh, Manitoba, in relation with climate change. *The Auk* **122** : 1130-1148.
- Newton I. **1989**. *Lifetime reproduction in birds*. San Diego : Academic Press.
- Newton I. **1998**. *Population Limitation in Birds*. London : Elsevier Academic press.
- Newton I. **2007**. Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis* **149** : 453-467.
- Niemi G, Hanowski J, Helle P *et al.* **1998**. Ecological Sustainability of Birds in Boreal Forests. *Conservation Ecology* **2**.
- Nooker JK, Dunn PO, Whittingham LA. **2005**. Effects of Food Abundance, Weather, and Female Condition on Reproduction in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* **122** : 1225-1238.
- Partridge L. **1989**. Lifetime reproductive success and life-history evolution Dans : Newton I, éd. *Lifetime reproduction in birds*. San Diego : Academic Press, 421-440.
- Pearce-Higgins JW, Green RE, Green R. **2014**. *Birds and climate change : impacts and conservation responses*. Cambridge, United Kingdom : Cambridge University Press.
- Peck GK, James RD. **1997**. Breeding Birds of Ontario : Nidology and Distribution Volume 2 : Passerines. *Ontario Birds* **15** : 95-107.
- Perrins CM. **1970**. the timing of bird's breeding seasons. *Ibis* **112** : 242-253.
- Philips CR, Herbert DA, Kuhar TP, Reisig DD, Roberts EA. **2012**. Using Degree-Days to Predict Cereal Leaf Beetle (Coleoptera : Chrysomelidae) Egg and Larval Population Peaks. *Environmental Entomology* **41** : 761-767.
- Pulliam HR. **1988**. Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist* **132** : 652-661.
- Rae LF, Whitaker DM, Warkentin IG. **2015**. Variable effect of playback of chickadee mobbing calls on detection probability of boreal forest birds. *Journal of Field Ornithology* **86** : 51-64.
- Rappole JH, McDonald MV. **1994**. Cause and effect in population declines of migratory birds. *The Auk* **111** : 652-660.
- Reale JA, Blair RB. **2005**. Nesting success and life history attributes of bird communities along an urbanization gradient. **3**.
- Robert M, Hachey M-H, Lepage D, Couturier AR. **2019**. *Deuxième atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Montréal : Regroupement QuébecOiseaux.

- Rosenberg KV, Dokter AM, Blancher PJ *et al.* **2019**. Decline of the North American Avifauna. *Science*.
- Rota CT, Fletcher Jr RJ, Dorazio RM, Betts MG. **2009**. Occupancy estimation and the closure assumption. *Journal of Applied Ecology*.
- Rousseu F, Drolet B. **2017**. La phénologie de nidification des oiseaux au Canada. : 330.
- Roy C, Michel NL, Handel CM *et al.* **2019**. Monitoring boreal avian populations : how can we estimate trends and trajectories from noisy data? *Avian Conservation and Ecology* **14**.
- Sergio F, Tavecchia G, Tanferna A, Blas J, Blanco G, Hiraldo F. **2019**. When and where mortality occurs throughout the annual cycle changes with age in a migratory bird : individual vs population implications. *Sci Rep* **9** : 17352.
- Settele J, Scholes R, Betts R *et al.* **2014**. Terrestrial and Inland Water Systems Dans : Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, éd. *Climate Change 2014 : Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A : Global and Sectoral Aspects. Working Group II Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK : Cambridge University Press, 271-359.
- Simmonds E. **2021**. Using IPMs to study the response of populations to a changing environment.
- Sockman J, Courter J. **2018**. The Impacts of Temperature, Precipitation, and Growing Degree-Days on First Egg Dates of Eastern Bluebird (*Sialia sialis*) and Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) in Ohio. *The American Midland Naturalist* **180** : 207-215.
- Stephens PA, Boyd IL, McNamara JM, Houston AI. **2009**. Capital breeding and income breeding : their meaning, measurement, and worth. *Ecology* **90** : 2057-2067.
- Streby HM, Refsnider JM, Andersen DE. **2014**. Redefining reproductive success in songbirds : Moving beyond the nest success paradigm. *The Auk* **131** : 718-726.
- Studds CE, Marra PP. **2007**. Linking fluctuations in rainfall to nonbreeding season performance in a long-distance migratory bird, *Setophaga ruticilla*. *Climate Research* **35** : 115-122.
- Sullivan BL, Wood CL, Iliff MJ, Bonney RE, Fink D, Kelling S. **2009**. eBird : a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation* **142** : 2282-2292.
- Team RC. **2019**. R : A language and environment for statistical computing.
- Thomas DW, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, Speakma JR. **2001**. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* **291** : 2598-2600.
- Thomas W. S, Johnson MD, Strong. AM. **2005**. Does winter food limit populations of migratory birds? Dans : Marra P, Greenberg R, éd. *Birds of two worlds : the ecology and evolution of migration*. Baltimore, Maryland, USA. : Johns Hopkins University Press, 414-425.
- Torti VM, Dunn PO. **2005**. Variable effects of climate change on six species of North American birds. *Oecologia* **145** : 486-95.
- Verhulst S, Nilsson JA. **2008**. The timing of birds' breeding seasons : a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **363** : 399-410.

- Vickery PD, Hunter ML, Wells JV. **1992**. Use of a new reproductive index to evaluate relationship between habitat quality and breeding success. *The Auk* **109** : 697-705.
- Villard M-A, Martin PR, Drummond CG. **1993**. Habitat fragmentation and pairing success in the Ovenbird (*Seiurus aurocapillus*). *The Auk* **110** : 759-768.
- Virkkala R. **2016**. Long-term decline of southern boreal forest birds : consequence of habitat alteration or climate change? *Biodiversity and Conservation* **25** : 151-167.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P. **2006**. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* **14** : 164-172.
- Visser ME, Marvelde L te, Lof ME. **2011**. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology* **153** : 75-84.
- Vitz AC, Rodewald AD. **2010**. Movements of Fledgling Ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) and Worm-eating Warblers (*Helminthos vermivorum*) within and beyond the Natal Home Range. *The Auk* **127** : 364-371.
- Weathers WW, Sullivan KA. **1989**. Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecological monographs* **59** : 223-246.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT. **2002**. Links between worlds : unraveling migratory connectivity. *TRENDS in Ecology & Evolution* **17** : 76-83.
- Wells J, Childs D, Reid F, Smith K, Darveau M, Courtois V. **2014**. *Les oiseaux boréaux ont besoin de la forêt : voici pourquoi il faut maintenir au moins la moitié de la crèche d'oiseaux de l'Amérique du Nord*.
- Wells J, Reid F, Darveau M, Childs D. **2013**. *Ten Cool Canadian Biodiversity Hotspots : How a New Understanding of Biodiversity Underscores the Global Significance of Canada's Boreal Forest*.
- Wikelski M, Martin LB, Scheuerlein A *et al.* **2008**. Avian circannual clocks : adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **363** : 411-23.
- Wyndham E. **1986**. length of birds' breeding seasons. *The American Naturalist* **128** : 155-164.
- Zaifman J, Shan D, Ay A, Jimenez AG. **2017**. Shifts in Bird Migration Timing in North American Long-Distance and Short-Distance Migrants Are Associated with Climate Change. *International Journal of Zoology* **2017** : 1-9.

Annexes

Appendix A : Forêt Montmorency bird species frequencies according to the distance between the centroid of their wintering grounds and Forêt Montmorency. Data source : eBird (Sullivan *et al.* 2009)



Ce document a été compilé et mis en forme par R Markdown, le 2021-11-19