



Université du Québec
à Rimouski

Influence des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la réponse numérique et les patrons de dispersion des parulines de tordeuse

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Jeanne Moisan Perrier**

Avril 2020

Composition du jury :

François Vézina, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Marc-André Villard, codirecteur de recherche, Mount Allison University

Daniel Kneeshaw, codirecteur de recherche, Université du Québec à Montréal

Louis Imbeau, examinateur externe, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Dépôt initial le 08 décembre 2019

Dépôt final le 16 avril 2020

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues, pour son support continu, sa grande disponibilité et son honnêteté. Merci de m'avoir fait grandir dans ce processus en me poussant toujours un peu plus loin. Ton amour de la science et ton implication dans tes projets de recherche m'auront certainement permis de développer les mêmes sentiments face à mon projet. Merci pour ta présence au quotidien et ta compréhension.

Je tiens également à remercier mes co-directeurs Marc-André et Dan. Merci, Marc-André, pour ta passion sans borne pour mon projet. Tes suggestions et commentaires m'ont très certainement permis de faire évoluer ma réflexion scientifique et ultimement, de m'améliorer. Merci, Dan, pour ta joie de vivre, ton positivisme et ta douceur. Tes commentaires ont toujours su relever quelque chose d'inattendu et de surprenant. Par ta vision tu m'as ouvert les yeux sur différents aspects de la science et tu m'as assurément permis de mieux saisir quel était mon objectif personnel dans ce processus. Merci encore pour ton support continu.

Mes directeurs ont grandement contribué à ma réussite, mais le bonheur que j'ai éprouvé tout au long de mon parcours à la maîtrise est, quant à lui, grandement dû à mes collègues. Merci à tous les membres du labo St-Laurent avec qui j'ai partagé ces années. Merci à Kim, Ève, Jérôme, Fred, Jean-François, Fabien et Rebecca. Merci à Alain Caron pour son enseignement et son support. Merci à Jessé pour son implication et sa rigueur dans la récolte des données sur le terrain.

De plus, je tiens à remercier spécialement Aurélie et Éliane sans qui ces longues heures de travail auraient été beaucoup plus difficiles. Merci pour les pauses brownies et pour le support sans fin. Un merci tout spécial à Louis pour son écoute, sa compréhension et ses yeux

rieurs. Merci de m'avoir rappelé que prendre une pause me permettait souvent de revenir à mon projet avec plus d'énergie. Je souhaite également remercier ma famille qui, même de loin, m'a toujours démontré un support inconditionnel. Merci d'avoir toujours cherché à comprendre ce que je faisais.

Finalement, je tiens à remercier les membres du jury qui ont fait l'évaluation d'une version préliminaire de mon mémoire, M. François Vézina (UQAR) et M. Louis Imbeau (UQAT).

RÉSUMÉ

Les infestations de tordeuse des bourgeons de l'épinette (ci-après TBE) ont des effets majeurs sur les forêts de l'est de l'Amérique du Nord et entraînent d'importantes modifications dans les assemblages d'oiseaux forestiers. Trois espèces de parulines, nommées « parulines de tordeuse », soit la paruline obscure (*Leiothlypis peregrina*, la paruline tigrée (*Setophaga tigrina*) et la paruline à poitrine baie (*S. castanea*), montrent des réponses numériques particulièrement importantes aux augmentations de larves de TBE et ce, avant même que les premiers signes de défoliation soient perceptibles par relevé aérien. L'association de ces parulines de tordeuse aux stades précoces des épidémies pourrait s'expliquer par la détection des nouveaux foyers d'infestation par les jeunes individus en dispersion. La présente étude avait donc comme objectifs (1) de déterminer si les stades précoces des épidémies de TBE pouvaient être détectés par l'observation de changements abrupts dans l'abondance des parulines de tordeuse; (2) d'examiner l'implication possible des mouvements de dispersion natale dans la détection des nouveaux foyers d'épidémies par les trois espèces de parulines de tordeuse; et (3) de déterminer si les parulines de tordeuse adultes sont fidèles à leur site de reproduction en période épidémique. Pour ce faire, nous avons étudié l'influence de la densité larvaire sur l'abondance des parulines de tordeuse, la proportion d'individus nichant pour la première fois et des individus plus âgés et sur le taux de retour des individus de ces trois espèces dans 75 sites d'étude représentant un gradient d'infestation. Nos résultats montrent que parmi les parulines de tordeuse, la paruline à poitrine baie semble être l'espèce ayant la réponse la plus forte aux augmentations de densité larvaire. Cette réponse varie par contre selon l'âge des individus. Les individus nichant pour la première fois étaient associés aux sites ayant de faibles densités larvaires, tandis que les individus expérimentés dominaient les sites à forte densité larvaire, mais ayant été moins défoliés. Nos données de baguage suggèrent toutefois que la dominance des individus expérimentés dans les sites de meilleure qualité n'était pas liée à la fidélité à leur site de reproduction de l'année précédente. Malgré cette absence de fidélité, les individus expérimentés semblent dominants et ont donc la capacité de suivre, avec précision, la propagation des épidémies de TBE de cette espèce pourrait être fonction de la détection des foyers d'infestation par les individus nichant pour la première fois.

Mots clés : oiseaux insectivores, paruline de tordeuse, tordeuse des bourgeons de l'épinette, réponse numérique, structure d'âge des populations, dispersion natale, fidélité au site de reproduction

ABSTRACT

Spruce budworm (hereafter SBW) outbreaks have major effects on forest ecosystems, including significant changes in insectivorous bird communities. Three species of passerine birds, referred to as “budworm-linked warblers”, i.e. the Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*), the Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*) and the Bay-breasted Warbler (*S. castanea*), show strong numerical responses to SBW increases, even before the first signs of defoliation are detectable through aerial surveys. The association of these warblers with early stages of SBW outbreaks could be explained by the detection of epicenters by natal dispersers. The objectives of this study were to (1) determine whether changes in budworm-linked warbler abundances could be used to detect early stages of SBW outbreaks, (2) investigate the potential role of natal dispersal movements in the detection of new epicenters, and (3) determine whether budworm-linked warblers are faithful to their breeding site during epidemic periods. To do so, we investigated the influence of larval density on budworm-linked warbler abundances, on age-specific probabilities of occurrence, and on the return rates of these species in 75 study plots along a spatial gradient in outbreak intensity. Our results showed that of all three species of budworm-linked warblers, the Bay-breasted Warbler appears to show the strongest and most consistent numerical response to larval increases. However, our results suggest that the response to SBW varied with age. First-time breeders were associated with plots with low SBW densities, whereas experienced breeders were dominant in plots with higher larval densities but low cumulative defoliation. However, such apparent despotic behaviour by experienced individuals was not induced by breeding site fidelity. Thus, Bay-breasted Warbler seems to have developed the ability to closely track the progression of SBW outbreaks.

Keywords: insectivorous birds, budworm-linked warblers, spruce budworm outbreaks, numerical responses, age structure, breeding dispersal, breeding site fidelity

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	x
TABLE DES MATIÈRES.....	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
LISTE DES FIGURES.....	xiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 Les parulines de tordeuse à titre d'indicateur des stades précoces des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	16
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	16
1.2 BUDWORM-LINKED WARBLERS AS EARLY INDICATORS OF DEFOLIATION BY SPRUCE BUDWORM.....	18
CHAPITRE 2 Infidélité au site de reproduction chez les parulines liées à la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	53
2.1 RESUME EN FRANÇAIS DU DEUXIEME ARTICLE.....	53
2.2 SITE INFIDELITY IN BUDWORM-LINKED WARBLERS AT THE EDGE OF AREAS DEFOLIATED BY OUTBREAKING SPRUCE BUDWORM.....	56
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	79
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	88

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1: Approches de détection et de suivi des épidémies de TBE principalement utilisés en Amérique du Nord.....	6
Table 2.1 : Description of independent variables included in candidate models.	44
Table 2.2 : Candidate models used to assess the effects of habitat characteristics on abundances of Tennessee Warbler, Cape May Warbler and Bay-breasted Warbler. Independent variables are described in the appendix 1. The “+” symbol represents the addition of a variable into the model while the “*” symbol represents an interaction between variables..	45
Table 2.3 : Candidate models used to assess the effects of habitat characteristics on the probability of occurrence of an ASY or SY birds of each budworm-linked warbler species.Independent variables are described in the appendix A. The “+” symbol represents the addition of a variable in the model while the “*” symbol represents an interaction between variables.	46
Table 2.4 : Summary of the most parsimonious GAMM models predicting the abundance of each species of budworm-linked warbler: Tennessee Warbler (TEWA), Cape May Warbler (CMWA) and Bay-breasted Warbler (BBWA). Significant effects are shown in bold.	47
Table 2.5 : Summary of the most parsimonious GAMM models predicting the probability of occurrence of budworm warblers of a given age class (SY: second-year; ASY: after second-year). Significant effects are shown in bold.	49
Table 3.1 : Description of independent variables included in candidate models..	74
Table 3.2 : Return rate of individuals for three species of budworm-linked warblers.....	75
Table 3.3 : Delta AICc and weight of each model used to assess the effects of habitat characteristics on the probability of return of a Bay-breasted Warbler. Independent	

variables are described in the appendix A. “+” symbol represents an addition and “+” symbol represents an addition and “*” symbol represents an interaction. The most parsimonious model is shown in bold.....76

Table 3.4 : Return probability of Bay-breasted Warbler as a function of the percentage of habitat within 8 km as modeled from the most parsimonious model (Table 2.2). Gray lines show the 95% confidence interval. The size of open circles is proportional to the number of overlapping observations.....77

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** : Relation théorique entre la réponse numérique d'une espèce indicatrice et la densité larvaire de TBE en fonction du seuil démographique d'Allee au-delà duquel le succès d'accouplement des populations de TBE est assez élevé pour permettre la croissance exponentielle des populations de TBE. La relation entre le succès d'accouplement de la TBE et les densités de leurs populations établies par Régnière *et al.*, (2013) a permis d'établir le seuil démographique d'Allee (c.-à-d. 4 larves/branches de 45cm, MacLean *et al.*, 2019)..... 8
- Figure 2.1**: Defoliation map based on aerial survey data (MFFP 2017b) and density of SBW larvae in each study plot. 43
- Figure 2.2** : Relationships (solid black line) between SBW larvae density and abundance of a) Bay-breasted Warbler, b) Cape May Warbler and c) Tennessee Warbler as modeled using the most parsimonious models for each species (Table 2.4). Gray lines represent 95% confidence interval. Circles illustrate observed data points, and circle size is proportional to the number of observations ($n=75$). The vertical dashed gray line represents the possible "Allee threshold" of budworm populations as suggested by Régnière *et al.*, (2013) and MacLean *et al.*, (2019)..... 48
- Figure 2.3** : Probability of occurrence of second year (a) and after second year (b) Bay-breasted Warblers as a function of density of SBW larvae according to the most parsimonious models (see Table 2.5 for details). Panel b) shows the probability of occurrence of an ASY Bay-breasted Warbler as a function of the density of SBW larvae and percent cumulative defoliation. Each black line shows the relationship with a different value of percent cumulative defoliation, solid lines show 5th quantile (20% of cumulative defoliation) and dashed lines show the 95th quantile (200% of cumulative defoliation). Gray lines represent the lower and upper bounds of the 95% confidence intervals for the predicted data. Circles in panel a) illustrate observed data, circle size being proportional to number of observations. 50
- Figure 3.1** : Defoliation map based on aerial survey data (MFFP 2017b) and density of SBW larvae at each study plot. 73

Figure 3.2 : Return probability of Bay-breasted Warbler as a function of the percentage of habitat within 8 km as modeled from the most parsimonious model (Table 2.2). Gray lines show the 95% confidence interval. The size of open circles is proportional to the number of overlapping observations.....78

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les perturbations naturelles sont d'importants agents de changement des écosystèmes forestiers qui influencent le développement, la structure et le fonctionnement des forêts (Attiwill, 1994). Ces perturbations modifient la composition et la succession des peuplements et, par leur récurrence dans le temps et dans l'espace, créent une mosaïque de peuplements diversifiés dans le paysage (Vaillancourt *et al.*, 2008). Bien que les feux soient généralement identifiés comme étant la perturbation dominante en forêt boréale (Bergeron *et al.*, 1998), les épidémies d'insectes sont d'importants agents de changement qui orientent la dynamique forestière à l'échelle régionale. Les épidémies d'insectes altèrent d'importantes superficies de forêt (Kneeshaw, 2001), mais diffèrent des autres perturbations naturelles par leur action dirigée vers un groupe d'espèces d'arbres (Kneeshaw *et al.*, 2015). Dans l'est de l'Amérique du Nord, les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (ci-après TBE) ont des effets non négligeables et altèrent d'importantes superficies de forêt (Fleming, 2000 ; Kneeshaw *et al.*, 2011).

TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE

La TBE s'attaque particulièrement aux peuplements matures de sapin baumier (*Abies balsamea*) et d'épinette blanche (*Picea glauca*) et, dans une moindre mesure, à ceux d'épinette rouge (*P. rubens*) et d'épinette noire (*P. mariana*) (Hennigar *et al.*, 2008). Les larves de TBE s'alimentent des aiguilles des bourgeons de l'année, engendrant ainsi une importante défoliation qui peut affecter la croissance et la survie des arbres. Lorsque les populations de TBE atteignent un niveau épidémique, la mortalité des arbres survient généralement après 4 à 5 ans de défoliation intense (MacLean, 1980). La perte de couvert arborescent liée à la mortalité des arbres matures favorise la croissance de la végétation

préétablie en sous-étage, principalement constituée de semis hôtes, et engendre le renouvellement naturel des peuplements. Baskerville, (1975) décrit la TBE comme étant un « super sylviculteur » puisque cette perturbation cyclique assure la présence de peuplements matures d'espèces hôtes pour les futures épidémies.

Parmi les facteurs influençant l'intensité de la défoliation, la composition des peuplements forestiers joue un important rôle dans la modulation des densités des populations de TBE (MacKinnon et MacLean, 2004). Puisque les peuplements mixtes sont colonisés par une plus grande diversité de parasites et parasitoïdes de la TBE, le contrôle par les ennemis naturels peut alors être plus fort (Legault et James, 2018 ; Zhang *et al.*, 2018). Ainsi, dans les peuplements à forte concentration d'espèces hôtes, l'importante disponibilité de la ressource pour la TBE et la plus faible diversité d'ennemis naturels entraînent une plus grande mortalité (Zhang *et al.*, 2018). La défoliation perdure généralement durant de nombreuses années et peut affecter de grands pans de territoire (Morin *et al.*, 2008). La TBE est à l'origine du renouvellement naturel des peuplements, mais engendre également d'importantes pertes financières pour l'industrie forestière, qui s'appuie sur l'exploitation de plusieurs espèces hôtes de la TBE. En s'appuyant sur un modèle généré par les épidémies précédentes, Hennigar et al. (2013) ont établi que, selon l'ampleur de la défoliation et la durée de l'épidémie, les pertes économiques cumulatives directes et indirectes pour l'industrie forestière estimées pour le Nouveau Brunswick (un territoire de 3 millions ha) variaient entre 10,8 et 15,3 milliards de dollars. Les plans de coupe de récupération et prévention permettent une diminution des pertes, mais l'impact des épidémies de TBE demeure tout de même notable (MFFP, 2015). La cohabitation de l'industrie forestière et de la TBE dans les peuplements boréaux repose notamment sur la compréhension des modes de développement et de propagation des épidémies de la TBE.

DÉVELOPPEMENT ET PROPAGATION DES ÉPIDÉMIES DE TBE

Malgré plusieurs années de recherche intensive et de nombreuses études publiées sur la TBE, la compréhension des processus écologiques qui modulent le développement des épidémies reste, à l'heure actuelle, à parfaire. Peu d'études ont effectué un suivi exhaustif de la dynamique des populations en début d'épidémie (Sturtevant *et al.*, 2015 ; Pureswaran *et al.*, 2016). Par contre, plusieurs cadres théoriques développés attribuent, en grande partie, le maintien de populations à faible densité au contrôle par les ennemis naturels (Morris, 1963 ; Royama *et al.*, 2005). Le taux de mortalité élevé généré par les ennemis naturels, tels que les parasites, les parasitoïdes et les prédateurs, empêcherait les populations de TBE de devenir épidémiques (Pureswaran *et al.*, 2016 ; Bouchard *et al.*, 2017 ; Royama *et al.*, 2017). Les facteurs permettant aux populations de surpasser le contrôle des ennemis naturels demeurent, quant à eux, une source de débats entre les chercheurs impliqués dans l'étude de ce phénomène. Selon l'hypothèse des équilibres multiples, le climat et la quantité de feuillage d'espèces hôtes seraient à l'origine du passage des populations à un niveau épidémique (Morris, 1963 ; Régnière *et al.*, 2013 ; Pureswaran *et al.*, 2016). À l'inverse, l'hypothèse oscillatoire explique le développement des épidémies par le déclin de l'impact ou de l'abondance des ennemis naturels (Williams et Liedhold, 2000a; 2000b; 2000 Royama, 2005).

Plus récemment, des études portant sur le développement des épidémies ont montré que le processus épidémique chez la TBE ne semble pas être une simple interaction synchronisée de type prédateur – proie (Régnière *et al.*, 2013 ; Bouchard *et al.*, 2018). En effet, dans les populations de TBE, le succès d'appariement et d'accouplement des papillons de TBE serait fortement dépendant de la densité de leurs populations (Régnière *et al.*, 2013). Ainsi, dans les populations à faible densité, les femelles semblent éprouver de la difficulté à attirer les mâles et, par le fait même, à trouver un partenaire sexuel. Un faible succès d'appariement et d'accouplement combiné à une mortalité élevée infligée par les ennemis naturels dans des populations de faible densité entraînerait donc un « effet d'Allee

démographique » (Régnière *et al.*, 2013, 2014) où, à faible densité, le taux d'accroissement de la population chuterait sous la barre de la stabilité (c.-à-d. $\lambda < 1$).

Ces informations ont d'importantes implications pour une stratégie d'intervention hâtive (Régnière *et al.*, 2014) puisque le maintien des populations en deçà de ce seuil d'Allee (défini par MacLean *et al.*, 2019 comme 7 larves de stade L2 par branche de 75 cm, ou encore 4 larves de stades L4 par branche de 45 cm) semble permettre d'éviter le développement de foyers d'infestation. Lorsque les populations dépassent ce seuil, la croissance de la population devient difficilement contrôlable et entraîne la création de foyers d'infestation (Régnière *et al.*, 2013). Ces foyers d'infestation, qui jouent alors le rôle de sources de dispersion de papillons, sont responsables de la transformation d'infestations locales en épidémies généralisées dans le paysage (Greenbank, 1957 ; Pureswaran *et al.*, 2016). Le développement d'une stratégie hâtive d'intervention, qui aurait pour objectif de maintenir les populations sous le seuil d'Allee, permettrait donc de réduire les effets des épidémies de TBE sur le paysage forestier (Régnière *et al.*, 2001 ; Raffa *et al.*, 2008 ; MacLean *et al.*, 2019). Le développement d'une telle stratégie d'intervention hâtive s'avère toutefois actuellement compromis par le manque d'informations relatives à la dynamique des stades précoces des épidémies ainsi que par la difficulté de détecter les premiers stades de croissance des populations de TBE (Pureswaran *et al.*, 2016 ; Bouchard *et al.*, 2018).

DÉTECTION DES STADES PRÉCOCES DES ÉPIDÉMIES DE TBE

De nombreux outils permettent d'obtenir de l'information sur les différents stades d'infestation des peuplements. Comme la fenêtre temporelle disponible pour suivre l'augmentation des populations de TBE est somme toute restreinte, ces outils ne permettent pas encore la détection précise des tout premiers signes d'infestation, c.-à-d. avant le dépassement du seuil d'Allee (Pureswaran *et al.*, 2016 ; Bouchard *et al.*, 2018 ; voir Tableau 1.1). L'ensemble des outils utilisés pour suivre ou détecter les infestations de TBE offre de nombreux avantages, mais il n'en demeure pas moins que la détection des premiers signes

d'infestation reste difficile avec la majorité d'entre eux (Tableau 1.1). Par conséquent, le développement de nouvelles approches favorisant la détection des stades précoces d'infestation est une priorité, tout comme l'amélioration des outils présentement utilisés pour suivre l'évolution des épidémies.

Tableau 1.1 : Approches de détection et de suivi des épidémies de TBE principalement utilisés en Amérique du Nord.

Outils	Avantages	Inconvénients	Références
Cartographie aérienne de la défoliation	Détection efficace des grandes surfaces défoliées	Pas de connaissance de la dynamique fine des épidémies. Pas de détection des premiers stades d'infestation	(MacLean et MacKinnon, 1996 ; Rahimzadeh-Bajgiran <i>et al.</i> , 2018)
Suivi de la défoliation par télé-détection	Détection efficace et rapide des grandes surfaces défoliées	Pas d'analyse de l'expansion et de l'identification des premiers stades d'infestation	(Fraser et Latifovic, 2005)
Décompte larvaire à partir de branches prélevées dans la canopée	Information très précise de l'état des populations de TBE	Nécessite beaucoup de manipulation. N'est pas applicable à large échelle. Prédiction seulement à court terme (maximum 6 mois)	(MacLean et MacKinnon, 1996)
Captures de papillons par piège à phéromones	Évaluation des mouvements de dispersion des papillons.	Information sur les mâles seulement. Identification très imprécise des stades précoces des épidémies	(Rhainds <i>et al.</i> , 2016)
Utilisation des radars météo	Suivi des mouvements de masse des papillons. Meilleure compréhension des déplacements de dispersion de la TBE	Pas de détection des stades précoces des épidémies. Pas de prédiction de la récurrence des événements de dispersion.	(Boulanger <i>et al.</i> , 2017)
Utilisation de ballon-sonde	Capture des papillons en dispersion. Meilleure compréhension des déplacements de dispersion de la TBE	Pas de détection des stades précoces des épidémies. Ne permet pas de prédire la récurrence des événements de dispersion.	(Boulanger <i>et al.</i> , 2019)

ESPÈCES INDICATRICES

L'utilisation d'espèces indicatrices pourrait s'avérer une alternative efficace permettant de pallier les lacunes dans le potentiel de détection des stades précoces des épidémies. Par définition, une espèce indicatrice est un organisme dont le statut reflète ou permet de prédire quelque chose, comme, par exemple, les conditions du milieu dans lequel on le retrouve (Burger, 2007 ; Caro, 2010). En effet, les espèces indicatrices sont utilisées afin de suivre l'évolution des conditions biophysiques d'un milieu, de témoigner des changements et de mesurer l'efficacité de différents aménagements (Carignan et Villard, 2002 ; Siddig *et al.*, 2017). Par un changement dans leur abondance, leur probabilité d'occurrence, leur taux de croissance ou leur succès reproducteur, les espèces indicatrices peuvent signaler un changement des conditions biophysiques dans leur milieu (Siddig *et al.*, 2017). Dans le contexte des épidémies de TBE, une espèce indicatrice pourrait permettre de détecter les changements dans la densité larvaire avant même que la survie et la croissance des arbres soient altérées. Idéalement, une espèce indicatrice de l'augmentation des populations de TBE permettrait de percevoir les changements dans les populations de TBE avant que ces dernières n'aient dépassé le seuil démographique d'Allee (Régnière *et al.*, 2013 ; Figure 1.1). L'utilisation d'espèces indicatrices permettrait alors l'implantation d'une stratégie hâtive d'intervention offrant un contrôle efficace des épidémies de TBE.

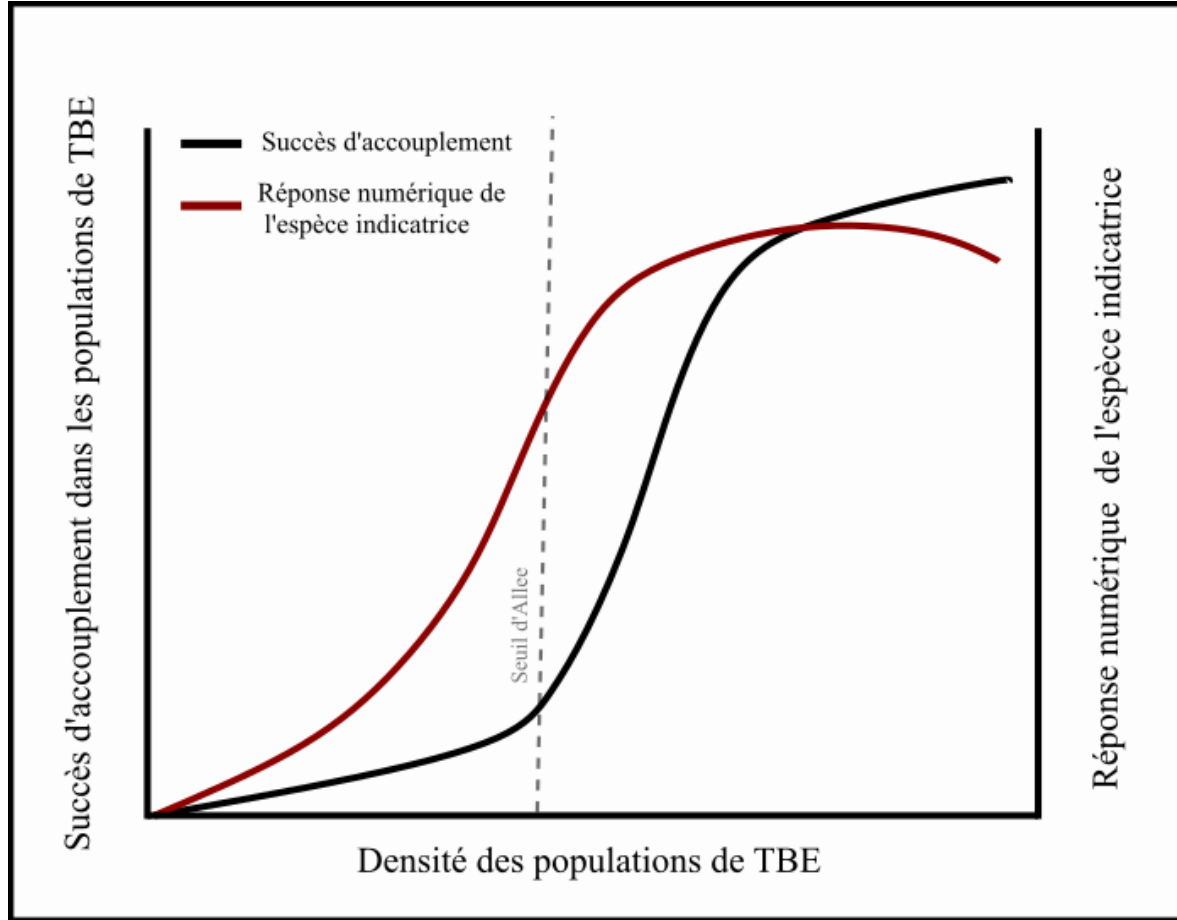


Figure 1.1 : Relation théorique entre la réponse numérique d'une espèce indicatrice et la densité larvaire de TBE en fonction du seuil démographique d'Allee au-delà duquel le succès d'accouplement des populations de TBE est assez élevé pour permettre la croissance exponentielle des populations de TBE. La relation entre le succès d'accouplement de la TBE et les densités de leurs populations établies par Régnière *et al.*, (2013) a permis d'établir le seuil démographique d'Allee (c.-à-d. 4 larves/branches de 45cm, MacLean *et al.*, 2019).

LES PARULINES DE TORDEUSE

Les épidémies de TBE ont un effet direct sur plusieurs organismes utilisant les peuplements hôtes (résineux) de la TBE (Morris *et al.*, 1958). En diminuant le couvert arborescent mature et en générant le renouvellement naturel des peuplements, les épidémies de TBE entraînent une altération de l'habitat de plusieurs espèces (Morris *et al.*, 1958 ;

Venier et Holmes, 2010). Bien que l'altération ou la perte du couvert résineux mature soient une résultante importante des épidémies de TBE, il demeure que ces épidémies représentent également une augmentation des ressources alimentaires disponibles pour plusieurs de ces espèces (Bolgiano, 2004 ; Morris *et al.*, 1958). Les oiseaux insectivores, d'importants consommateurs de lépidoptères, sont en mesure de bénéficier de l'augmentation de larves de TBE (Holmes *et al.*, 2009 ; Venier *et al.*, 2009). La surabondance de ressources alimentaires pour les oiseaux insectivores a un effet direct sur la densité des populations et sur la structure des communautés d'oiseaux insectivores (Venier et Holmes, 2010). Un suivi à long terme (1960-2000) de la communauté aviaire, couvrant une période épidémique, dans un site d'étude de 10,4 ha, a permis de constater que la hausse marquée de l'abondance de nourriture induite par l'épidémie de TBE engendrait une augmentation du nombre d'espèces d'oiseaux ainsi qu'une augmentation de leur densité (Holmes *et al.*, 2009). Durant ce suivi, la densité de territoires défendus était clairement plus élevée en période épidémique qu'en période endémique (c.-à-d. la période de faible densité larvaire de TBE entre deux épidémies subséquentes ; Holmes *et al.*, 2009 ; Venier *et al.*, 2009). Parmi les espèces d'oiseaux qui sont favorisées par les épidémies de TBE, plusieurs utilisent les peuplements hôtes de la TBE telles que le gros-bec errant (*Coccothraustes vespertinus*), la paruline à gorge orangée (*Setophaga fusca*), la sittelle à poitrine rousse (*Sitta canadensis*) et la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) (Crawford *et al.*, 1989 ; Bolgiano, 2004 ; Holmes *et al.*, 2009). Ces espèces montrent des réponses aux augmentations de TBE dans les peuplements, bien qu'il existe une importante variabilité dans l'amplitude de leur réponse (Venier et Holmes, 2010). Trois espèces de parulines, la paruline obscure (*Leiothlypis peregrina*), la paruline tigrée (*Setophaga tigrina*) et la paruline à poitrine baie (*S. castanea*), sont considérées comme étant plus spécifiquement liées à (ou spécialistes de) la TBE. Contrairement aux autres espèces favorisées par la TBE, ces espèces expriment des réponses numériques particulièrement marquées et constantes en période épidémique alors qu'elles sont relativement rares en période endémique (Venier et Holmes, 2010). En raison de telles réponses, Venier et Holmes (2010) ont nommé ces espèces « *budworm-linked warblers* ». Dans le présent mémoire,

j'utiliserai le vocable « parulines de tordeuse » comme traduction libre (lib.) de cette dénomination.

Au sein de la communauté d'oiseaux insectivores des peuplements hôtes de la TBE, les parulines de tordeuse semblent être en mesure de profiter de la surabondance de ressources alimentaires en augmentant substantiellement leur densité (Venier et Holmes, 2010). Bien que les trois espèces mentionnées ci-haut montrent d'importantes réponses numériques lorsque les densités de TBE commencent tout juste à augmenter, les patrons de réponses semblent différer entre elles (Holmes *et al.*, 2009, Drever *et al.*, 2018, Germain *et al.*, en révision). Ces différences pourraient s'expliquer par leur comportement de quête de nourriture (Holmes *et al.*, 2009 ; Venier et Holmes, 2010 ; Drever *et al.*, 2018). En effet, ces espèces de parulines de tordeuse s'alimentent toutes trois dans des zones affectées par la TBE, mais elles occupent différentes strates et adoptent différentes techniques de recherche alimentaire (MacArthur, 1958). Le sommet de la canopée est la première zone à être attaquée par la TBE; plus l'épidémie avance, plus les larves se dispersent vers le pied de l'arbre (MacLean, 1980). La paruline obscure et la paruline tigrée, qui s'alimentent au sommet des arbres (Baltz et Latta, 1998 ; Rimmer et McFarland, 2012), ont ainsi accès à des ressources abondantes dès le début de l'épidémie (Morse, 1978). À l'opposé, la paruline à poitrine baie, qui s'alimente à la mi-canopée, pourrait accéder à la TBE plus tardivement (Bolgiano, 2004 ; Venier et Holmes, 2010). Malgré un accès plus tardif à la TBE, la paruline à poitrine baie serait tout de même la première espèce à montrer une réponse numérique à l'augmentation de TBE (Holmes *et al.*, 2009, Venier *et al.*, 2009, Germain *et al.* en révision). Il s'agirait également de l'espèce qui persisterait le plus longtemps dans les peuplements infestés (Crawford et Jennings, 1989 ; Venier et Holmes, 2010). En s'alimentant à la mi-canopée des arbres, la paruline à poitrine baie profiterait d'un habitat où la végétation est consommée moins rapidement par la TBE (Venier et Holmes, 2010).

En plus de leurs niches d'habitat distinctes, la variabilité dans la taille de leurs couvées semble influencer la réponse numérique des parulines de tordeuse face aux infestations de TBE (MacArthur, 1958 ; Venier et Holmes, 2010). MacArthur (1958) a observé que parmi

ses espèces focales, la paruline à poitrine baie et la paruline tigrée avaient la taille de couvées la plus grande et la plus variable. Chez la paruline à poitrine baie, la taille des couvées semblait refléter les augmentations de densité larvaire tout au long du cycle épidémique, étant généralement plus grande en période épidémique qu'en période endémique (MacArthur, 1958). Une telle augmentation dans la taille de couvées des parulines de tordeuse pourrait être à l'origine de leurs importantes réponses numériques (Holmes *et al.*, 2009 ; Venier et Holmes, 2010).

L'ASSOCIATION DES PARULINES DE TORDEUSE AUX STADES PRÉCOCES DES ÉPIDÉMIES DE TBE

La variabilité dans la taille des couvées permet une réponse numérique significative, mais graduelle (MacArthur, 1958 ; Venier *et al.*, 2011), tandis que l'immigration de jeunes individus pourrait être responsable de la réponse locale très rapide aux stades précoces des épidémies. Ainsi, la dispersion natale vers les zones où l'épidémie ne fait que commencer pourrait être à l'origine des réponses numériques très soudaines. Chez la majorité des passereaux, ce type de mouvement effectué entre le site de naissance et le premier site de nidification couvre une plus grande distance que les mouvements subséquents (Greenwood, 1980 ; Greenwood et Harvey, 1982). Les individus sont alors à la recherche d'un premier site de nidification de qualité et libre de conspécifiques (Pärt *et al.*, 2011 ; Ponchon *et al.*, 2017). Chez les passereaux, on estime que la dispersion natale peut représenter un déplacement de plusieurs dizaines de kilomètres (Tittler *et al.*, 2009), tandis que la dispersion de reproduction (c.-à-d. le mouvement entre deux sites de reproduction subséquents ; Greenwood et Harvey, 1982) ne couvrirait généralement que quelques centaines de mètres tout au plus (Greenwood et Harvey, 1982; Dale *et al.*, 2006 ; Haché et Villard, 2010). La dispersion de reproduction est liée au succès reproducteur des individus (Haas, 1998 ; Sedláček *et al.*, 2008). En effet, les individus ayant connu un bon succès reproducteur vont tendre à être fidèles à leur précédent site de reproduction, tandis que les individus ayant connu un échec reproducteur vont tendre à se disperser (Greenwood et Harvey, 1982). La fidélité au site de reproduction

permet donc aux individus de sécuriser un site de reproduction où leur valeur adaptative est maximisée (Piper, 2011). En étant fidèles à leur site de reproduction, les individus expérimentés s'évitent les coûts substantiels liés à la dispersion de reproduction (Danchin et Cam, 2002 ; Bonte *et al.*, 2012) De plus, la fidélité à un site de reproduction augmente la familiarité de l'individu avec la distribution des ressources et des risques dans le territoire, ce qui procure de nombreux avantages. Les individus familiers avec leur site de reproduction seront alors avantagés dans les interactions et auront alors la capacité d'augmenter leur valeur adaptative (Piper, 2011).

La majorité des passereaux sont fidèles à leur site de reproduction (Howlett et Stutchbury, 2003 ; Hallworth *et al.*, 2008 ; Sherry *et al.*, 2016 ; Holmes *et al.*, 2017). Cette situation entraîne également une prédominance d'individus plus âgés, donc plus expérimentés, dans les sites dont la qualité est relativement stable dans le temps. Tel qu'énoncé par le modèle de distribution despotique, les individus dominants monopolisent les habitats de haute qualité en forçant les compétiteurs moins performants à s'installer dans des habitats de qualité plus faible (Fretwell et Lucas, 1968). L'établissement d'un individu plus jeune et moins expérimenté repose par conséquent sur la qualité du site, mais avant tout sur sa disponibilité et le caractère plus ou moins compétitif des occupants (Fretwell et Lucas, 1968 ; Sherry et Holmes, 1989). Ainsi, par leur fidélité au site de reproduction et leur expérience acquise durant les saisons précédentes, les individus plus âgés seraient plus susceptibles d'occuper les sites de meilleure qualité, forçant par conséquent les jeunes individus à s'éloigner et s'établir dans des sites de moindre qualité (Greenwood, 1980 ; Sedláček *et al.*, 2008 ; Thériault *et al.*, 2012).

À la lumière de ces informations, il est possible d'avancer que les sites à forte densité larvaire de TBE, par leur surabondance de ressources alimentaires, devraient être occupés de façon prépondérante par des individus expérimentés. Tel que supposé par MacArthur (1958), les sites à forte densité larvaire, où le taux de natalité augmente par le biais de couvées de forte taille, devraient faire office de « sources démographiques » chez les parulines de tordeuse. Les individus nichant pour la première fois qui sont ainsi recrutés devraient ensuite

aller coloniser des sites où l'épidémie ne fait que débiter, à savoir des sites de moindre qualité (c.-à-d. présentant une plus faible densité larvaire). Ce faisant, la dispersion natale de ces individus devrait permettre la détection des futurs épicentres d'infestation (c.-à-d. encore sous le seuil démographique d'Allee des populations de TBE) dans le paysage.

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET RÉSULTATS

L'objectif général de cette étude était de déterminer si les parulines de tordeuse peuvent agir comme indicateur de stades précoces d'épidémie de TBE, et de comprendre l'implication des mouvements de dispersion et de la fidélité au site de reproduction dans la détection des nouveaux foyers d'infestation de TBE. Plus spécifiquement, la présente étude visait à décrire 1) la réponse numérique des parulines de tordeuse face aux épidémies de TBE le long d'un gradient spatial de densité larvaire, 2) l'influence de la taille des populations de TBE sur la structure d'âge des populations de parulines de tordeuse afin de mieux comprendre le rôle joué par les mouvements de dispersion dans la détection des stades précoces des épidémies de TBE ainsi qu'à déterminer 3) si les parulines de tordeuse sont fidèles à leur site de reproduction où la densité larvaire devrait être élevée.

Relativement à l'objectif 1, nous avons émis l'hypothèse que parmi l'ensemble des facteurs influençant l'abondance des parulines de tordeuse, la densité larvaire jouerait un effet majeur sur l'abondance des parulines de tordeuse. Pour le second objectif, nous avons émis l'hypothèse que les individus nichant pour la première fois seraient responsables de la détection des nouveaux foyers d'infestation par l'intermédiaire de leur dispersion natale. Finalement, pour le troisième objectif, nous avons émis l'hypothèse que les parulines de tordeuse seraient, comme la majorité des passereaux migrateurs, fidèles à leur site de reproduction et que cette fidélité serait modulée par la densité de larves de TBE. Afin d'évaluer ces hypothèses, nous avons récolté des données dans 75 sites d'étude répartis le long d'un gradient de densité larvaire de TBE s'étalant de nulle à très élevée. Pour chacun de ces sites, nous avons estimé l'abondance des parulines de tordeuse et déterminé l'âge de

chaque individu capturé. De plus, nous avons évalué la fidélité au site de reproduction chez ces individus. La densité larvaire de chaque peuplement a été estimée par décompte larvaire. Différentes mesures de structure et de composition des peuplements et du paysage ont également été évaluées afin de contrôler l'effet d'autres variables d'habitat qui pourraient avoir une influence sur la dynamique des populations de parulines de tordeuse.

Nos résultats montrent que la densité de larves de TBE avait un effet positif sur l'abondance des parulines de tordeuse, mais que les réponses numériques de ces espèces n'étaient pas aussi rapides et fortes que celles rapportées dans d'autres études (p. ex. Holmes *et al.*, 2009, Venier *et al.*, 2009, Venier et Holmes 2010, Drever *et al.*, 2018). Nous avons toutefois été en mesure de confirmer que la paruline à poitrine baie était l'espèce qui, parmi les trois parulines de tordeuse, montrait la réponse la plus hâtive et la plus forte à une phase épidémique de TBE (Chapitre 1). De manière générale, la paruline à poitrine baie était plus abondante dans les peuplements où la densité larvaire variait de légère à modérée, et les individus qui se retrouvaient dans les sites à forte densité larvaire étaient plus âgés. Les individus plus jeunes, qui étaient principalement établis dans les sites à faible densité larvaire, semblaient quant à eux plus susceptibles de détecter des nouveaux foyers d'infestation. La réponse numérique et la prédominance de nouveaux nicheurs de cette espèce aux premiers stades d'infestation porte à croire qu'il s'agirait de la meilleure espèce indicatrice des stades précoces d'épidémie de TBE parmi les trois espèces étudiées (Chapitre 1). Contrairement à notre hypothèse, les parulines de tordeuse ne semblaient toutefois pas être fidèles à leur site de reproduction. Le taux de retour des individus était très faible comparativement à d'autres espèces de passereaux migrateurs néotropicaux et ce, malgré les densités larvaires élevées (c.-à-d. jusqu'à 55 larves de stade L4 par branche de 45 cm) notées dans certains sites. La fidélité au site de reproduction des parulines à poitrine baie diminuait dans les grands massifs d'habitats favorables, possiblement puisque la sélection de territoire de nidification des individus expérimentés serait davantage influencée par la densité larvaire (Chapitre 2). Les résultats obtenus suggèrent que la fidélité au site de reproduction ne serait pas essentielle pour que les parulines à poitrine baie expérimentées puissent s'accaparer les sites à forte

densité larvaire. Le despotisme des parulines à poitrine baie expérimentées ne reposerait donc pas seulement sur la connaissance du territoire qu'elles ont acquise.

CHAPITRE 1

LES PARULINES DE TORDEUSE À TITRE D'INDICATEUR DES STADES PRÉCOCES DES ÉPIDÉMIES DE TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (ci-après TBE) ont des effets particulièrement majeurs dans les forêts de l'est de l'Amérique du Nord. Les infestations de TBE génèrent d'importants changements dans les peuplements résineux, mais représentent également une source de nourriture surabondante pour de nombreuses espèces d'oiseaux insectivores. La paruline obscure (*Leiothlypis peregrina*), la paruline tigrée (*Setophaga. tigrina*) et la paruline à poitrine baie (*S. castanea*), des espèces fortement liées à la TBE, présentent de fortes réponses numériques à l'augmentation de la densité de TBE dans les peuplements et ce, avant même que la croissance et la survie des arbres ne soient compromises. L'association des parulines de tordeuse aux stades précoces des épidémies pourrait s'expliquer par la détection des nouveaux foyers d'infestation par les individus en dispersion natale. Les objectifs de cette étude étaient (1) de déterminer si la détection des stades précoces des épidémies de TBE pouvait se faire en observant les changements abrupts dans l'abondance des parulines de tordeuse, et (2) d'examiner la réponse aux caractéristiques d'habitat, tant à l'échelle local qu'à l'échelle du paysage, des parulines de tordeuse selon de leur âge afin d'évaluer le rôle possible des mouvements de dispersion dans la détection des nouveaux foyers d'infestation par ces trois espèces de parulines. Pour ce faire, nous avons relié l'abondance locale de chacune des espèces à la densité larvaire de TBE dans 75 sites d'étude représentant un gradient d'infestation de TBE. Nous avons également comparé la réponse à la densité larvaire des individus nichant pour la

première fois et des nicheurs expérimentés afin de tester l'hypothèse selon laquelle les individus nichant pour la première fois sont davantage susceptibles de détecter des nouveaux foyers d'infestation (31 paruline obscure capturées, 27 parulines tigrées capturées et 57 parulines à poitrine baie capturées). En utilisant des modèles additifs généralisés mixtes, nos résultats ont montré que l'abondance des trois espèces de parulines de tordeuse augmentait avec la densité de larves de TBE, mais que la paruline à poitrine baie était l'espèce qui montrait la réponse la plus hâtive. De plus, cette réponse variait selon l'âge des individus, suivant notre prédiction. En effet, les jeunes parulines à poitrine baie occupaient des peuplements où la densité larvaire était relativement faible, tandis que les individus expérimentés occupaient les peuplements où la densité larvaire était plus élevée et où la défoliation cumulative était faible. Ainsi, comme d'autres auteurs l'ont suggéré, nos résultats montrent que la paruline à poitrine baie est l'espèce qui semble la plus efficace pour exploiter des peuplements à faible densité larvaire.

J'ai rédigé ce premier article, intitulé « *Budworm-linked warblers as early indicators of defoliation by spruce budworm* », en collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski et mes co-directeurs Marc-André Villard, professeur en biologie à Mount Allison University, précédemment professeur à l'Université de Moncton et Daniel Kneeshaw, professeur en écologie forestière à l'Université du Québec à Montréal. Il sera soumis sous peu à *Ecological Indicators*, une revue internationale à comité de révision par les pairs. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail couvrait l'organisation de la récolte des données, l'essentiel des analyses statistiques et géomatiques et la rédaction de l'article scientifique en découlant. Mes co-auteurs ont contribué à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, et particulièrement à l'idée originale, à l'établissement des objectifs et au financement de l'ensemble des étapes du projet.

1.2 BUDWORM-LINKED WARBLERS AS EARLY INDICATORS OF DEFOLIATION BY SPRUCE BUDWORM

ABSTRACT

Outbreaks of eastern spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) (hereafter SBW) are a major natural disturbance in coniferous forests of eastern North America. Yet, these outbreaks provide a superabundant source of food for insectivorous birds. Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*), Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*), Bay-breasted Warbler (*S. castanea*), three species known as budworm-linked warblers, exhibit strong positive numerical responses to early increases of SBW densities. These responses may occur even before defoliation is visible from aerial surveys and they may reflect natal dispersal movements, i.e. those of first-time breeders (second year – SY individuals), as those movements are typically much more extensive than those of older (after second year – ASY) individuals. Our main objectives were thus to (1) determine whether changes in the abundance of budworm-linked warblers could be used to detect early stages of SBW outbreaks, and (2) examine age-specific responses of budworm-linked warblers to local and landscape-level habitat characteristics to investigate the potential role of dispersal movements in the detection of new epicenters. To do so, we estimated the abundance of budworm-linked warblers in 75 study plots representing a gradient of SBW density. We also compared the responses of SY and ASY individuals to habitat variables at different spatial scales. We captured 31 Tennessee Warblers, 27 Cape May Warblers and 57 Bay-breasted Warblers. Results from generalized additive mixed models suggest that the abundance of all three budworm-linked warblers was positively influenced by SBW larval density, but that the numerical response by Bay-breasted Warbler to SBW was initiated earlier. The response of Bay-breasted Warblers to SBW also varied with bird age. SY individuals tended to be associated with stands supporting lower larval densities than ASY individuals. Thus, as suggested by other authors, our results indicate that Bay-breasted Warblers are more efficient at exploiting SBW larvae at low density

1.3 INTRODUCTION

Among the natural disturbances occurring in the boreal forest, insect outbreaks such as those of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) (hereafter SBW) are one of the major forces driving forest dynamics (Kneeshaw et al., 2015). The SBW is a native defoliating insect that periodically reaches such high densities that it causes extensive mortality to its host tree species, balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and to a lesser extent, red spruce (*P. rubens*) and black spruce (*P. mariana*) (Hennigar et al., 2008). Recent research suggests that the progression of outbreaks could be impeded if small populations are controlled before they grow (Régnière et al., 2014, 2013). During endemic periods, a mate-finding Allee effect is thought to maintain SBW densities at a level where larvae populations cannot escape mortality by natural enemies (Régnière et al., 2013). Hence, an early intervention strategy aiming to maintain budworm densities below a putative “Allee threshold” (i.e. 4 larvae/branch of 45cm, MacLean et al., 2019) could be an avenue to control SBW outbreaks (Régnière et al., 2001; MacLean et al., 2019). Although detection of this key transition from low to rising populations at broad spatial scales is challenging with current techniques (Pureswaran et al., 2016; Bouchard et al., 2018), it is essential for successful implementation of an early intervention strategy (MacLean et al., 2019).

Many predators of Lepidoptera benefit from SBW outbreaks (Morris et al., 1958; Venier and Holmes, 2010). For example, 2- to 5-fold increases in densities of forest songbirds have been reported during SBW outbreaks in response to high food availability (Kendeigh, 1947; Sanders, 1970; Holmes et al., 2009). Most studies that have investigated the relationship between birds and SBW suggest that some species respond more consistently and strongly to increases in SBW larval densities than others. Indeed, three species have been labeled “budworm-linked warblers”, namely the Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*), the Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*) and the Bay-breasted Warbler (*S. castanea*), and (Venier and Holmes, 2010). Although all three species show numerical increases when SBW densities are rising, the shape of these responses varies (Holmes et al., 2009; Drever et al., 2018; Germain et al., in review). Bay-breasted Warbler has been reported to respond earlier

than the two other warbler species (Holmes et al. 2009; Germain et al., in review), while Cape May Warbler and Tennessee Warbler have shown later, but more rapid, increases in their densities (Venier and Holmes, 2010). In spite of these findings, a finer understanding of the numerical responses of budworm-linked warblers to the first stages of SBW outbreaks is necessary before we can use these bird species as early indicators of the progression of an outbreak, both spatially and over time.

Although the numerical response of budworm-linked warblers to SBW outbreaks may reflect the plasticity in clutch size observed in these species (MacArthur, 1958), local increases in abundance in the early stages of outbreaks are more likely the result of immigration. In most passerine birds, the bulk of dispersal occurs during the first year of life (Greenwood, 1980; Greenwood and Harvey 1982). Natal dispersal, the movement performed by an individual from its natal site to its first breeding site (Greenwood and Harvey, 1982), might allow first-time breeders to detect areas where budworm populations are rising. Natal dispersal movements allow individuals to prospect for new territories (e.g. Pärt et al. 2011; Ponchon et al. 2017). After their first breeding season, individuals may use personal information (i.e. experience acquired during their previous breeding attempt) to disperse (e.g. after reproductive failure) or to return to their previous breeding site (e.g. after successful reproduction; Greenwood and Harvey, 1982; Sedláček et al., 2008; Thériault et al., 2012). Owing to their extensive movements, we would expect natal dispersers to be more likely to detect new epicentres of SBW outbreaks, whereas older birds would be expected to return to their breeding sites, especially if they were successful. Thus, older individuals should dominate populations at higher budworm densities (i.e. stands that have potentially already exceeded the “Allee threshold”), whereas first-time breeders should dominate sites experiencing the early stages of a SBW outbreak.

Previous studies have shown that the abundance of budworm-linked warblers increased at both stand and landscape levels during a SBW outbreak (Holmes et al., 2009; Drever et al., 2018; Germain et al., in review). However, the detailed demographic processes through which budworm-linked warblers respond to spatial variation in the density of SBW

larvae have yet to be elucidated. Our first objective was to determine whether budworm-linked warblers could be used as indicators of early stages of SBW outbreaks. We hypothesized that the density of SBW larvae should have the strongest influence on the abundance of budworm-linked warblers, because it will be positively related to clutch sizes and possibly to immigration. Hence, we predicted that the abundance of all three species of budworm-linked warblers would increase during the rising phase of SBW outbreaks (i.e. before reaching the “Allee threshold”), but that the Bay-breasted Warbler would respond earlier than the others, as reported by Holmes et al. (2009) and Germain et al. (in review).

Considering that information on the relative influence of immigration on variation in local abundance of budworm-linked warblers is scarce, our second objective was to investigate age-specific patterns in habitat use to make inferences about dispersal. As natal dispersers perform long-distance movements and older individuals are relatively faithful to their previous breeding site (Greenwood, 1980; Hallworth et al., 2008), especially when they have bred successfully (Pärt and Gustafsson, 1989; Thériault et al., 2012), we hypothesized that natal dispersers (i.e. first-time breeders) will be more likely to detect new epicenters of SBW infestation and that previous breeding experience will influence the selection of good quality nest sites. Hence, we predicted that SY individuals will occupy stands with lower SBW larval density than ASY individuals.

1.4 METHODS

1.4.1 Study area

The study was conducted in the Gaspésie and Bas-Saint-Laurent regions of eastern Québec, Canada (Figure 2.1). The study area falls within the balsam fir – yellow birch and the balsam fir – white birch forest regions (Robitaille and Saucier, 1998). Forest stands were dominated by balsam fir and white spruce, with white birch (*Betula papyrifera*) or yellow birch (*Betula alleghaniensis*) as subdominant species. The study area is characterized by

extensive plateaus with a maximum elevation of 500 m, dissected by broad valleys (Robitaille and Saucier, 1998). Since 2006, populations of spruce budworm have increased steadily in the Québec province, especially on the north shore of the St. Lawrence River and north-east of the Lac St-Jean region (Figure 2.1). This outbreak started unusually far north, reaching the southern shore of the St. Lawrence River in 2010 (MFFP, 2017a). Because our project mainly focused on the early or rising stages of SBW outbreaks, we surveyed regions where SBW densities were low but still increasing in 2017.

We selected 75 study plots as a function of the presence of SBW host tree species, and then along a gradient of density of SBW larvae. We used 1:20 000 ecoforest maps published by the *Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs* (hereafter MFFP) to select plots with a high proportion of SBW host trees (i.e., >50% of basal area of balsam fir, white spruce and black spruce combined). To estimate SBW densities, we used both (1) SBW density estimates derived from fall 2nd instar larvae ground surveys conducted by the *Société de protection des forêts contre les insectes et les maladies* (SOPFIM, 2017a, 2017b) and (2) aerial survey data from MFFP (MFFP, 2017b). Information from these two surveys allowed us to estimate SBW density at both local and regional scales and, thus, to select study plots along a gradient of density of SBW larvae, from null to high values. For logistical purposes, study plots were clustered in groups of 3 to 6, and plots within a cluster separated by a minimum distance of 250 m.

1.4.2 Bird surveys

From June 7 to July 4 2017, we surveyed budworm-linked warblers using the point count method (Bibby et al., 2000). Each of the 75 study plots was sampled once between sunrise and 10 AM. Each count lasted 10 min, split into two 5-min periods (Ralph et al., 1993). The location of each individual of each focal species (Tennessee Warbler, Cape May Warbler and Bay-breasted Warbler) detected by sight or sound was recorded and its distance from the plot center was estimated using the following distance classes: 0-50 m, 50-75 m,

75-100 m and >100 m (Thompson III et al., 2002). The abundance of each species was then estimated as the maximum number of pair equivalents recorded within 100 m during either of the two 5-min counts (Bibby et al., 2000). Point counts were performed by three experienced observers. We calibrated our distance estimation before undertaking the survey to minimize observer effects. All counts were performed under favorable weather conditions (i.e. low wind and no rain).

We attempted to capture at least one individual of each budworm-linked warbler species present in each plot using a 6-m mist net and playbacks of conspecific vocalizations. All individuals were captured between June 7 and July 16 2017. The capture and manipulation protocols were approved by Université de Moncton's Animal Care Committee (certificate #CPA-17-06). In 12 (i.e. ~15%) of the 75 plots, we captured more than one individual. For each bird captured, we measured wing chord, tarsus length, and body mass, and we photographed one open wing, the open tail and the bird's profile. All individuals were then aged on the basis of photographs by a co-investigator (P. Pyle) who did not participate in field work. Birds were classified according to molt patterns into two age classes, i.e. second-year (SY) and after second-year (ASY) (Pyle, 1997).

1.4.3 Explanatory variables

1.4.3.1 Stand characteristics

We characterized stand composition and structure using estimates of basal area of SBW host tree species (balsam fir, white spruce, and black spruce), percentage of basal area of deciduous trees, and canopy depth (distance between the first branch with foliage and the top of the tree). The basal area of SBW host trees and the percentage of deciduous trees were measured at four points within a 50-m radius buffer around the plot center. Canopy depth (i.e. crown length) was estimated at plot centers for three representative SBW host trees.

To account for the influence of host tree density on SBW abundance (Bognounou et al., 2017), we included the basal area of SBW host trees in each model. Because the basal area of balsam fir was correlated to that of all SBW host trees combined (Pearson correlation coefficient $r_p = 0.61$, $P = 0.01$), we used the basal area of SBW host trees because it performed best according to Akaike's information Criterion corrected for small samples (hereafter AIC_c) (Burnham and Anderson, 2002).

1.4.3.2 Landscape characteristics

We classified forest polygons on 1:20 000 ecoforest maps published by MFFP as “habitat” and “non-habitat” for budworm–linked warblers according to habitat descriptions published in Birds of North America species accounts (Baltz and Latta, 1998; Rimmer and McFarland, 2012; Venier et al., 2011). Budworm-linked warblers are associated with stands dominated by balsam fir and spruces with a minimum canopy height of 7 m. In the absence of these stand characteristics, polygons were considered to represent “non-habitat”. Polygons were then converted into 25 x 25 m pixels to calculate habitat amount within the following radii: 100 m, 250 m, 500 m, 1 km, 2.5 km, 5 km, 8 km, 10 km, 12 km, and 15 km. Following Lesmerises et al. (2018), we used AIC_c to select the most appropriate buffer size for each dependent variable. The elevation (in m) of each plot was extracted from a digital elevation model. In the statistical analyses, we used mean elevation in a 500-m radius buffer zone centered on the study plot.

1.4.3.3 Spruce budworm sampling

In each study plot, we sampled 4th instar SBW larvae using extendable pole pruners. We clipped two 45-cm branch tips from the mid-crown of three SBW host trees (i.e. balsam fir or white spruce) following Morris (1955). All branches sampled were bagged and taken to the laboratory, where we counted SBW larvae. 4th instar larvae (L4) are often reported in

the literature as the first larval stage consumed by insectivorous birds (Venier and Holmes, 2010). Sampling 4th instar larvae is also a standardized approach in entomological research (Morris, 1955). Hence, we used the software BioSIM 11 to predict the dates at which larvae would reach L4 stage (Régnière et al., 2017). Budworms were sampled between June 14 and 28, 2017.

The sampled branches were also used to estimate cumulative defoliation. For each shoot, we estimated the percentage of needles removed by SBW using Fette's defoliation categories (Fette, 1950). As SBW defoliates almost exclusively current year growth, defoliation estimates can be made for current and preceding years based on the number of internodes from the current year. Percent defoliation was determined by averaging the midpoint of defoliation categories for each shoot of a given year on a given branch (Dorais and Hardy, 1976). Because it reflects canopy openness and probability of survival of trees, we estimated percent cumulative defoliation by summing percentages of defoliation of the three previous years (2016-2015-2014) and thus estimates ranged from a minimum of 0% to a maximum of 300%.

1.4.4 Statistical analyses

1.4.4.1 Numerical response of budworm-linked warblers

To determine whether the abundance of budworm-linked warblers was a reliable indicator of the early stages of SBW outbreaks, we combined explanatory variables (see Table 2.1 and the section above for a description) into candidate models (Table 2.2). The set of candidate models was built hierarchically, i.e. most models included the same SBW-related variables but stand and landscape variables differed. Because we suspected that relationships between dependent variables and predictors would be nonlinear, we used generalized additive mixed models (GAMMs) (*gam* function in R from *mgcv* package) (Wood, 2016, 2017) to model the abundance of each warbler species. In a GAMM

framework, the relationship is modeled as the sum of smoother functions of covariates, allowing the relationship to follow any smooth curve rather than being constrained to a parametric curve (Wood, 2017). However, parametric relationships (such as linear relationships) can also be modeled using GAMMs. Smoothing parameter estimations were performed using the residual maximum marginal likelihood (REML) method (Wood, 2011). The GAMM structure allowed to account for observer effects, as well as count date and hour, which were included as random factors. The abundance of each species of budworm-linked warbler was modeled as a Poisson-distributed response variable. In all cases, we tested for spatial autocorrelation in response variables using Moran's I (Moran, 1948). Because some spatial autocorrelation was detected, we used principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) to account for the observed spatial structure (Dray et al., 2006). When PCNMs had a significant independent effect on dependent variables, they were forced into all subsequent candidate models following Leblond et al. (2015). Models were ranked using AIC_c to identify the most parsimonious model (Burnham and Anderson, 2002) (Appendix 2).

1.4.4.2 Age-specific patterns in occurrence of budworm-linked warblers

Using the same approach as in 1.4.4.1, a set of candidate models was developed using combinations of explanatory variables (see Table 2.1 and the section below for a description) to determine whether study plots with high SBW larval density were dominated by ASY individuals (Table 2.3). To do so, we compared the set of candidate models for each age class of each species and ranked them using AIC_c to identify the most parsimonious model (Burnham and Anderson, 2002). Binomial GAMMs with logit-link functions were used to model the probability of occurrence of an ASY or a SY individual by contrasting sample plots where an ASY (or SY) was captured (presence, coded 1) with those where none were detected nor captured (absence, coded 0). Because the inclusion of multiple capture events at a single study plot had no qualitative influence on the results, all captured individuals were included in the analysis. Again, we entered significant PCNMs into all subsequent models to account for spatial autocorrelation. There was no evidence of multicollinearity among

independent variables in each set of models ($VIF < 3.5$; below the threshold proposed by Graham, 2003). All statistical analyses were performed using R 3.5.1 (R Core Team, 2019).

1.5 RESULTS

Bay-breasted Warbler was the most abundant species in our study area, with up to 6 individuals per study plot. It was followed by Cape May Warbler (0 to 4 individuals per plot), while Tennessee Warbler was the least abundant (0 to 2 individuals per plot) (Table 2.1). Bay-breasted Warbler was also the most frequently captured species (49 males and 5 females). Of these, 25 were classified as ASY and 29 as SY. Tennessee Warbler was second (30 males and 1 female). Of these, 15 were aged as ASY and 16 as SY. Cape May Warbler ranked third (26 males, 1 female), including 12 ASY and 15 SY individuals. It should be noted that we could not always capture all budworm-linked warblers present at a given study plot, because some individuals did not attack the speaker.

As expected, we found a large variation in the density of SBW larvae and percent cumulative defoliation among study plots. SBW density varied from 0 to 53.5 larvae per 45-cm branch ($0 - 3.99 \log(\text{budworm/branch} + 1)$) and 3-year cumulative defoliation varied from 17.1% to 211.0% (Table 2.1). Even though cumulative defoliation is directly caused by SBW, current year larval density and cumulative defoliation were not significantly correlated (Pearson correlation coefficient = 0.36, $p = 0.23$).

1.5.1 Numerical response of budworm-linked warblers

As predicted, the density of SBW larvae had a significant positive effect on the abundance of the three warbler species in each of the most parsimonious models (Table 2.4). Model ranking showed little difference in AIC_c between some of the candidate models. For each species, ~ 6 models had a $\Delta AIC_c < 2$ (Appendix 2). Nevertheless, we always selected the model with the lowest AIC_c value as the most parsimonious model and we did not conduct

model averaging because the set of candidate models was built hierarchically (Arnold, 2010). Thus, little difference was expected among those models, especially when density of SBW larvae had a significant effect. However, as predicted, the magnitude of responses of budworm-linked warblers to density of SBW larvae varied among species (Figure 2.2).

Bay-breasted Warbler abundance varied with the density of SBW larvae in a nonlinear, non-monotonic fashion (Figure 2.2a). When the density of SBW larvae was relatively low, Bay-breasted Warbler abundance increased slightly but started to decline with further increases in the density of SBW larvae (Figure 2.2a). The most parsimonious model explained 39.4% of the deviance and the density of SBW larvae appeared to explain an important proportion, although there was also a significant observer effect (Table 2.4). As budworm density increased, the abundance of Cape May Warbler also increased slightly (Figure 2.2b). In contrast with Bay-breasted Warbler, Cape May Warbler abundance continued to increase even at high or very high SBW densities (Figure 2.2b). For the Cape May Warbler, the most parsimonious model explained 40.2% of the deviance, with density of SBW larvae and landscape structure (Table 2.4) explaining most of the deviance. Although variation in Tennessee Warbler abundance was low, it increased slightly with the density of SBW larvae (Figure 2.2c). Its response to SBW larval density appeared to be slow but consistent. The most parsimonious model explained 25.2% of the deviance. Bay-breasted Warbler thus appeared to respond slightly earlier to an increase in the density of SBW larvae than either Cape May Warbler or Tennessee Warbler.

1.5.2 Age-specific patterns in occurrence of budworm-linked warblers

The probability of occurrence of SY Bay-breasted Warbler was negatively related to the density of SBW larvae (Table 2.5, Figure 2.3a). These individuals also appeared to settle in study plots with a lower proportion of habitat within a 250-m radius (Table 2.5). However, the most parsimonious model explaining variation in the probability of occurrence of SY individuals received moderate support (deviance explained: 17.9%). For ASY Bay-breasted

Warblers, the most parsimonious model included an interaction between density of SBW larvae and cumulative defoliation (Table 2.5, Figure 2.3b). The probability of occurrence of ASY was positively related to the density of SBW when cumulative defoliation was low or moderate, whereas the same relationship became negative when cumulative defoliation was high (Figure 2.3b). The most parsimonious model for ASY Bay-breasted Warblers performed well, explaining 33.2% of the deviance.

Density of SBW larvae was not included in the most parsimonious models explaining variations in the probability of occurrence of ASY and SY Cape May Warblers. In fact, only elevation had a significant effect on the occurrence of SY Cape May Warblers (Table 2.4). With respect to SYs, the most parsimonious model explained 19.6% of the deviance, whereas this proportion was only 4.2% for the most parsimonious model explaining the probability of occurrence of ASY birds.

The probability of occurrence of SY Tennessee Warblers was not related to any of the variables included in candidate models but probability of occurrence values were spatially autocorrelated. For ASYs, the most parsimonious model included only cumulative defoliation; as cumulative defoliation increased, so did the probability of occurrence of an ASY Tennessee Warbler (Table 2.5). Deviance explained by the most parsimonious model reached 32.4%. Thus, Bay-breasted Warbler was the only species for which there was a clear response to the density of SBW larvae, although this response varied with the age of individuals. Cape May Warbler and Tennessee Warbler did not respond to density of budworm larvae, irrespective of the age of individuals.

1.6 DISCUSSION

Our study confirms the influence of SBW outbreaks on the abundance of budworm-linked warblers, but highlights that Bay-breasted Warbler might be more efficient to exploit SBW larvae at low densities, as suggested by MacArthur (1958). We also found age-specific differences in the response of this species to the density of SBW larvae.

1.6.1 Numerical response of budworm-linked warblers

Budworm-linked Warblers showed numerical responses to increases in density of SBW larvae, but those responses were not as strong as predicted. These weaker responses might reflect geographical variations in the mode of propagation of SBW outbreaks. Budworm outbreaks occur at very large spatial scales, with large variations in frequency, extent, duration, and amplitude (Candau et al., 1998; Robert et al., 2012, 2018). Both stand and landscape configuration differ among geographic regions undergoing by SBW outbreaks, as well as forest management intensity and the overall intensity of outbreaks (Blais, 1968; Sturtevant et al., 2015). Indeed, Drever et al. (2018) observed differences in budworm-linked warbler responses to the degree of defoliation among geographic regions. In the Gaspésie region (i.e. our study area), warbler responses to defoliation were poor or null at both regional and local scales (see stratum Quebec-14 in Drever et al. 2018), while responses observed in Ontario were much stronger (see stratum Ontario-12 in Drever et al. 2018). At large spatial and temporal scales, budworm defoliation can be used as a proxy of SBW density. However, at finer temporal and spatial scales, SBW density can differ from the degree of defoliation. In our study area, we suspected that some plots not yet heavily defoliated were highly infested by budworm due to moth dispersal movements. A major moth dispersal event estimated to comprise trillions of individuals was observed by radar in 2016, resulting in a large immigration of SBW across most of our study area (Canadian Forest Service, 2018). The low correlation between budworm density and cumulative defoliation observed in our study area could reflect the influence of this event. Moth dispersal can generate large changes in the density of SBW larvae in a stand (i.e. from null to high in a single year) (Greenback et al., 1980), which might result in a time-lagged response by budworm-linked warblers. Thus, low response to budworm density by budworm-linked warblers that we observed could reflect geographical variations but also propagation and dispersal of this SBW outbreak in the Gaspésie region.

We hypothesized that each budworm-linked warbler species would have a different numerical response to the SBW outbreak. However, responses were weaker than expected

and, therefore, interspecific differences in response patterns were also more subtle than expected. These results might reflect the fact that we performed a single point count per sampling point. Repeated visits would have allowed us to reduce biases associated with variable detectability among the three species of budworm-linked warblers. Bay-breasted Warbler reached higher abundances than either Cape May Warbler or Tennessee Warbler. A slower response by Cape May Warbler and Tennessee Warbler was also observed by Holmes et al. (2009) as well as Venier and Holmes (2010). The latter authors showed that Bay-breasted Warbler abundance increased three years before those of Cape May Warbler and Tennessee Warbler. The late response of Cape May Warbler and the lack of response by Tennessee Warbler suggest that these species might not be as efficient at exploiting SBW larvae at low densities, making them less attractive as indicators of early stages of SBW outbreaks. Germain et al. (in review) also found that Cape May Warblers and Tennessee Warblers responded in the same year that defoliation was detected in aerial surveys, whereas Bay-breasted Warbler abundance increased 3-4 years before defoliation became visible from the air.

Although Bay-breasted Warbler's numerical response to the density of budworm larvae was not as strong as predicted, our results are consistent with the hypothesis that this species is most strongly associated with the early stages of SBW outbreaks. Its ability to exploit budworm at low densities can be explained by its feeding behaviour, which MacArthur qualified as "deliberate" (MacArthur, 1958). The Bay-breasted Warbler spends more time feeding on a specific branch and moves more slowly while foraging than other budworm-linked warbler species (MacArthur, 1958). Hence, Bay-breasted Warbler might be a more efficient forager when larvae are at low densities. Its broader foraging zone (MacArthur, 1958) might also favor Bay-breasted Warbler. While Cape May Warbler forages mostly on the upper and outer branches of spruces and firs (Baltz and Latta, 1998) and Tennessee Warbler gleans insects from the outer foliage of trees and shrubs (Rimmer and McFarland, 2012), Bay-breasted Warbler forages over a broader range of heights with less restriction on tree and branch sections (MacArthur, 1958; Venier et al., 2011). The less restricted foraging zones combined with the "deliberate" searching method might allow the

Bay-breasted Warbler to perform better at lower budworm densities. Holmes et al. (2009) observed a similar pattern, with an increase in Bay-breasted Warbler density in a 10.4 ha study plot when budworm density was still low. Germain et al. (in review) also reported a similar pattern, with the probability of Bay-breasted Warbler occurrence increasing over an order of magnitude 4 years before major defoliation could be detected through aerial surveys.

1.6.2 Age-specific patterns in occurrence of budworm-linked warblers

The increase we observed in Bay-breasted Warbler abundance in response to a local increase in the density of SBW larvae could be interpreted as a function of dispersal patterns. As predicted and as reported in other birds species (Huot and Ibarzabal, 2006; Siegle et al., 2016), SY individuals occupied either territories with low densities of SBW larvae or territories relatively isolated from nearby habitat, whereas ASY individuals occupied stands with higher densities of SBW larvae and low cumulative defoliation. These results suggest that first-time breeders (SY) are more likely to detect and colonize plots at early stages of SBW infestation and that older (ASY) individuals dominate in high quality habitat, either as a result of breeding site fidelity by ASY individuals, despotic behaviour by ASY, or a combination of both processes.

During a SBW outbreak, areas supporting lower densities of SBW larvae represent suboptimal habitat for budworm-linked warblers, but study plots showing high cumulative defoliation are also suboptimal for more complex reasons. Even if the highest cumulative defoliation that we observed was not sufficient to lead to tree mortality (i.e. tree mortality normally occurs after 4 or 5 years of severe defoliation; MacLean, 1980), it appeared to influence the perception of habitat quality by ASY Bay-breasted Warblers. Other authors also observed the influence of habitat change on budworm-linked warblers. For example, Holmes et al. (2009), found that habitat change caused by defoliation led to a decline in the abundance of of budworm-linked warbler. In our study area, cumulative defoliation did not lead to major habitat change nor did it influence Bay-breasted Warbler abundances.

However, the negative effect of SBW density on the probability of occurrence of ASY Bay-breasted Warblers when cumulative defoliation was high suggests that experienced individuals tended to disperse under those conditions. SY Bay-breasted Warbler might be able to detect new epicenters during their natal dispersal.

There was no evidence that bird age influenced the responses of Cape May Warbler or Tennessee Warbler to SBW larval density or other habitat variables. The absence of age-specificity in the probability of occurrence of both Cape May Warbler and Tennessee Warbler suggests that intraspecific despotic behaviour might not be an important driver of the age structure in these species. It may also explain the low numerical responses of Cape May Warbler and Tennessee Warbler to increases in SBW larval density.

1.7 CONCLUSION

Our results suggest that Bay-breasted Warbler might be more efficient at exploiting budworm larvae at lower densities than other budworm-linked warblers, but that the response to SBW varies as a function of bird age. Generally, Bay-breasted Warblers were more abundant in areas with low to moderate densities of SBW larvae and areas with high SBW larvae densities were dominated by older birds. Even though we did not identify a threshold value of budworm density at which budworm-linked warblers responded, our results support the hypothesis that Bay-breasted Warbler might be an efficient indicator or sentinel species to identify rising SBW populations. Many aspects of SBW outbreaks are well understood but our results highlight that outbreak dispersal and differences in outbreak magnitude between regions might influence budworm-linked warbler responses. The influence of regional characteristics, SBW outbreak intensity and propagation mode on budworm-linked warbler responses should be considered as major sources of variability in warbler responses to SBW, especially when considering that with climate change, outbreaks may occur in regions where they were not observed in the past (Pureswaran et al. 2016). Future studies should focus on extending the spatial gradient for which the relationship between budworm-linked warbler

abundance and density of SBW larvae could be investigated with a special attention to outbreak history/propagation in each area.

1.8 REFERENCES

- Arnold, T.W., 2010. Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. *J. Wildl. Manage.* 74, 1175–1178. <https://doi.org/10.2193/2009-367>
- Baltz, M., Latta, S., 1998. Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F. Poole and F.B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology. Cornell Lab Ornithol. Cornell Lab Ornithol.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D., Hill, D.A., Mustoe, S., 2000. *Bird census techniques*, Elsevier. ed.
- Blais, J.R., 1968. Regional Variation in Susceptibility of Eastern North American Forests to Budworm Attack Based on History of Outbreaks. *For. Chron.* 44, 17–23. <https://doi.org/10.5558/tfc44017-3>
- Bognounou, F., De Grandpré, L., Pureswaran, D.S., Kneeshaw, D., 2017. Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere* 8, 1–15. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1759>
- Bouchard, M., Martel, V., Régnière, J., Therrien, P., Correia, D.L.P., 2018. Do natural enemies explain fluctuations in low-density spruce budworm populations? *Ecology* 99, 2047–2057. <https://doi.org/10.1002/ecy.2417>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference : A practical Information - Theoretic Approach*, 2nd edn., Springer. ed. New York, NY, USA. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004>
- Canadian Forest Service, 2018. *Atlantic Forestry Centre – Making a Difference - Spruce budworm dispersal*. Natural Resources Canada.
- Candau, J.-N., Fleming, R.A., Hopkin, A., 1998. Spatiotemporal patterns of large-scale

- defoliation caused by the spruce budworm in Ontario since 1941. *Can. J. For. Res.* 28, 1733–1741. <https://doi.org/10.1139/cjfr-28-11-1733>
- Dorais, L.G., Hardy, Y.J., 1976. Méthode d'évaluation de la protection accordée au sapin baumier pas les pulvérisation aériennes contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. *Can. J. For. Res.* 6, 86–92.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol. Modell.* 196, 483–493. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>
- Drever, M.C., Maclean, D.A., Smith, A.C., Venier, L.A., Sleep, D.J.H., 2018. Scale effects of spruce budworm outbreaks on boreal warblers in eastern Canada. *Ecol. Evol.* 8, 7334–7345. <https://doi.org/10.1002/ece3.4244>
- Fette, J.J., 1950. Investigations of sampling techniques for population studies of the spruce balsam fir in Ontario. University of Toronto, Sault Ste-Marie.
- Germain, M., De Grandpré, L., Desrochers, M., Patrick, J., Vepakomma, U., Poulin, J.-F., Kneeshaw, D., Villard, M.-A., In review. Insectivorous songbirds as early indicators of future defoliation by spruce budworm.
- Graham, H.M., 2003. Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecol. Soc. America* 84, 2809–2815. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/02-3114>
- Greenback, D.O., Schaefer, G.W., Rainey, F.R., 1980. Spruce budworm (Lepidoptera : Tortricidae) Moth flight and dispersal : New understanding from canopy observations, radar and aircraft. *Mem. Entomol. Soc. Canada*, 110,1–49. 110, 1–49. <https://doi.org/https://doi.org/10.4039/entm112110fv>
- Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28, 1140–1162. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5)

- Greenwood, P.J., Harvey, P.H., 1982. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 1–21.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>
- Hallworth, M., Ueland, A., Anderson, Er., Lambert, J.D., Reitsma, L., 2008. Habitat selection and site fidelity of Canada warblers (*Wilsonia Canadensis*) in central New Hampshire. *Auk* 11, 125–139. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07115>
- Hennigar, C.R., Maclean, D.A., Quiring, D.T., Kershaw, J.A., 2008. Differences in Spruce budworm defoliation among Balsam Fir and White, Red, and black spruce. *For. Sci.* 54. <https://doi.org/10.1093/forestscience/54.2.158>
- Holmes, S.B., Sanders, C.J., Fillman, D.R., Welsh, D.A., 2009. Changes in a Forest Bird Community During an Outbreak Cycle of the Spruce Budworm in Northwestern Ontario. *Bird Popul.* 13–28.
- Huot, M., Ibarzabal, J. 2006. A comparison of the age-class structure of black-backed woodpeckers found in recently burned and unburned boreal coniferous forests in eastern Canada. *Ann. Zool. Fennici* 43, 131-136.
- Kendeigh, S.C., 1947. Bird population studies in the coniferous forest biome during a SBW outbreak, Department. ed. Department of Lands and Forest.
- Kneeshaw, D., Sturtevant, B.R., Cook, B., Work, T., Pureswaran, D.S., De Grandpré, L., Maclean, D.A., 2015. Insect disturbances in forest ecosystems, In: *Rootledge Handbook of Forest Ecology*. p. 652. <https://doi.org/10.1145/2505515.2507827>
- Leblond, M., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2015. Low-density spruce plantations increase foraging by moose in a northeastern temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 347, 228–236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.034>
- Lesmerises, F., Johnson, C.J., St-Laurent, M.-H., 2018. Landscape knowledge is an important driver of the fission dynamics of an alpine ungulate. *Anim. Behav.* 39–47.

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.03.014>

MacArthur, R.H., 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology* 39, 599–619. <https://doi.org/10.2307/1931600>

MacLean, D.A., 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: A review and discussion. *For. Chron.* 56, 213–221. <https://doi.org/10.5558/tfc56213-5>

MacLean, D.A., Amirault, P., Amos-Binks, L., Carleton, D., Hennigar, C., Johns, R., Régnière, J., 2019. Positive results of an early intervention strategy to suppress a spruce budworm outbreak after five years of trials. *Forests* 10. <https://doi.org/10.3390/f10050448>

MFFP, 2017a. Insectes, maladies et feux dans les forêts du Québec en 2016. Ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs. Québec.

MFFP, 2017b. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2017-version1.0. Ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs. Québec.

Moran, P.A.P., 1948. The interpretation of statistical maps. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* 10, 243–251. <https://doi.org/jstor.org/stable/2983777>

Morris, R., 1955. The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference to the spruce budworm. *Can. J. Zool.* 33. <https://doi.org/10.1002/ejoc.201200111>

Morris, R., Cheshire, W.F., Miller, C.A., Mott, D.G., 1958. The numerical Response of avian and mammalian predator during a gradation of the spruce budworm. *Ecology* 39, 487–494. <https://doi.org/10.2307/1931758>

Pärt, T., Arlt, D., Doligez, B., Low, M., Qvarnström, A., 2011. Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. *J. Anim. Ecol.* 80, 1227–1235. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2656.2011.01854.x

- Pärt, T., Gustafsson, L., 1989. Breeding Dispersal in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*): Possible Causes and Reproductive Consequences. *J. Anim. Ecol.* 58, 305–320. <https://doi.org/10.2307/5002>
- Ponchon, A., Iliszko, L., Grémillet, D., Tveraa, T., Boulinier, T., 2017. Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. *Anim. Behav.* 124, 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.12.017>
- Pureswaran, D.S., Johns, R., Heard, S.B., Quiring, D., 2016. Paradigms in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) population ecology: A century of debate. *Environ. Entomol.* 45, 1333–1342. <https://doi.org/10.1093/ee/nvw103>
- Pyle, P., 1997. Identification Guide to North American Birds, Part1 : Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Bolinas, CA.
- R coreTeam, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. *R Found. Stat. Comput.*
- Ralph, J.C., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F., 1993. Handbook of Field Methods for Monitoring Landbirds, USDA Fores. ed, UNL Faculty Publications. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.029>
- Régnière, J., Béchard, A., Delisle, J., Johns, R., Labrecque, A., Martel, V., Pureswaran, D.S., Royer, L., Thompson, D., VanFrankenhuyzen, K., 2014. Les fondements d’une stratégie d’intervention hâtive contre la tordeuse des bourgeons de l’épinette, in: Acte Du Colloque : Tordeuse Des Bourgeons de l’épinette, Faire Face à La Nouvelle Épidémie.
- Régnière, J., Delisle, J., Bauce, E., Dupont, A., Therrien, P., Kettela, E.G., Cadogan, L., Retnakaran, A., VanFrankenhuyzen, K., 2001. Understanding of Spruce Budworm Population Dynamics: Development of Early Intervention Strategies, In:Boreal Odyssey: Proceedings of the North American Forest Insect Work Conference.

Edmonton, pp. 55–68.

Régnière, J., Delisle, J., Pureswaran, D.S., Trudel, R., 2013. Mate-finding allee effect in spruce budworm population dynamics. *Entomol. Exp. Appl.* 146, 112–122. <https://doi.org/10.1111/eea.12019>

Régnière, J., Saint-Amant, R., Béchard, A., Moutaoufik, A., 2017. *BioSIM 11 User's Manual*. Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre.

Rimmer, C.C., McFarland, K.P., 2012. Tennessee Warbler (*Oreothlypis peregrina*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F.Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology Cornell Lab Ornithol. URL:<https://birdsna.org/Species-account/bna/species/tenwar/introduction>

Robert, L.-E., Kneeshaw, D., Sturtevant, B.R., 2012. Effects of forest management legacies on spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks. *Can. J. For. Res.* 42, 463–475. <https://doi.org/10.1139/x2012-005>

Robert, L.E., Sturtevant, B.R., Cooke, B.J., James, P.M.A., Fortin, M.J., Townsend, P.A., Wolter, P.T., Kneeshaw, D., 2018. Landscape host abundance and configuration regulate periodic outbreak behavior in spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecography (Cop.)*. 41, 1556–1571. <https://doi.org/10.1111/ecog.03553>

Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*, Les public. ed. Québec, Canada.

Sanders, C.J., 1970. Populations of breeding birds in the spruce-fir forest of northwestern Ontario. *Can. Field-naturalist* 84, 131–135.

Sedláček, O., Fuchs, R., Sedláček, O., Fuchs, R., 2008. Breeding Site Fidelity in Urban Common Redstarts *Phoenicurus phoenicurus*. *Ardea* 96, 261–269. <https://doi.org/10.5253/078.096.0211>

Siegel, R.B., Tingley, M.W., Wilkerson, R.L., Howell, C.A., Johnson, M., Pyle, P. 2016. Age

- structure of black-backed woodpecker populations in burned forests. *The Auk*. 133, 69-78. <https://doi.org/10.1642/AUK-15-137.1>
- SOPFIM, 2017a. Tordeuse des bourgeons de l'épinette 2017-Niveaux de population / dommage annuels anticipés. Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine. La société de la protection des forêts contre les insectes et maladies.
- SOPFIM, 2017b. Tordeuse des bourgeons de l'épinette 2017- Niveaux de population / dommage annuels anticipés. Bas-Saint-Laurent.
- Sturtevant, B.R., Cooke, B.J., Kneeshaw, D.D., Maclean, D.A., 2015. Modeling Insect Disturbance Across Forested Landscapes : Insights from the Spruce Budworm, In: Simulation Modeling of Forest Landscape Disturbances. pp. 93–126.
- Thériault, S., Villard, M.-A., Haché, S., 2012. Habitat selection in site-faithful ovenbirds and recruits in the absence of experimental attraction. *Behav. Ecol.* 23, 1289–1295. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars119>
- Thompson III, F.R., Burhans, D.E., Root, B., 2002. Effects of Point Count Protocol on Bird Abundance and Variability Estimates and Power to Detect Population Trends. *J. F. Ornithol.* 73, 141–150. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-73.2.141>
- Venier, L.A., Holmes, S.B., 2010. A review of the interaction between forest birds and eastern spruce budworm. *Environ. Rev.* 18, 191–207. <https://doi.org/10.1139/A10-009>
- Venier, L.A., Holmes, S.B., Williams, J.M., 2011. Bay-breasted Warbler (*Setophaga castanea*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology Cornell Lab Ornithol. URL: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/babwar/introduction>
- Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: an introduction with R*, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Wood, S.N., 2016. Package “mgcv”. R coreTeam. Available from : <https://cran.r->

project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf.

Wood, S.N., 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* 73, 3–36. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x>

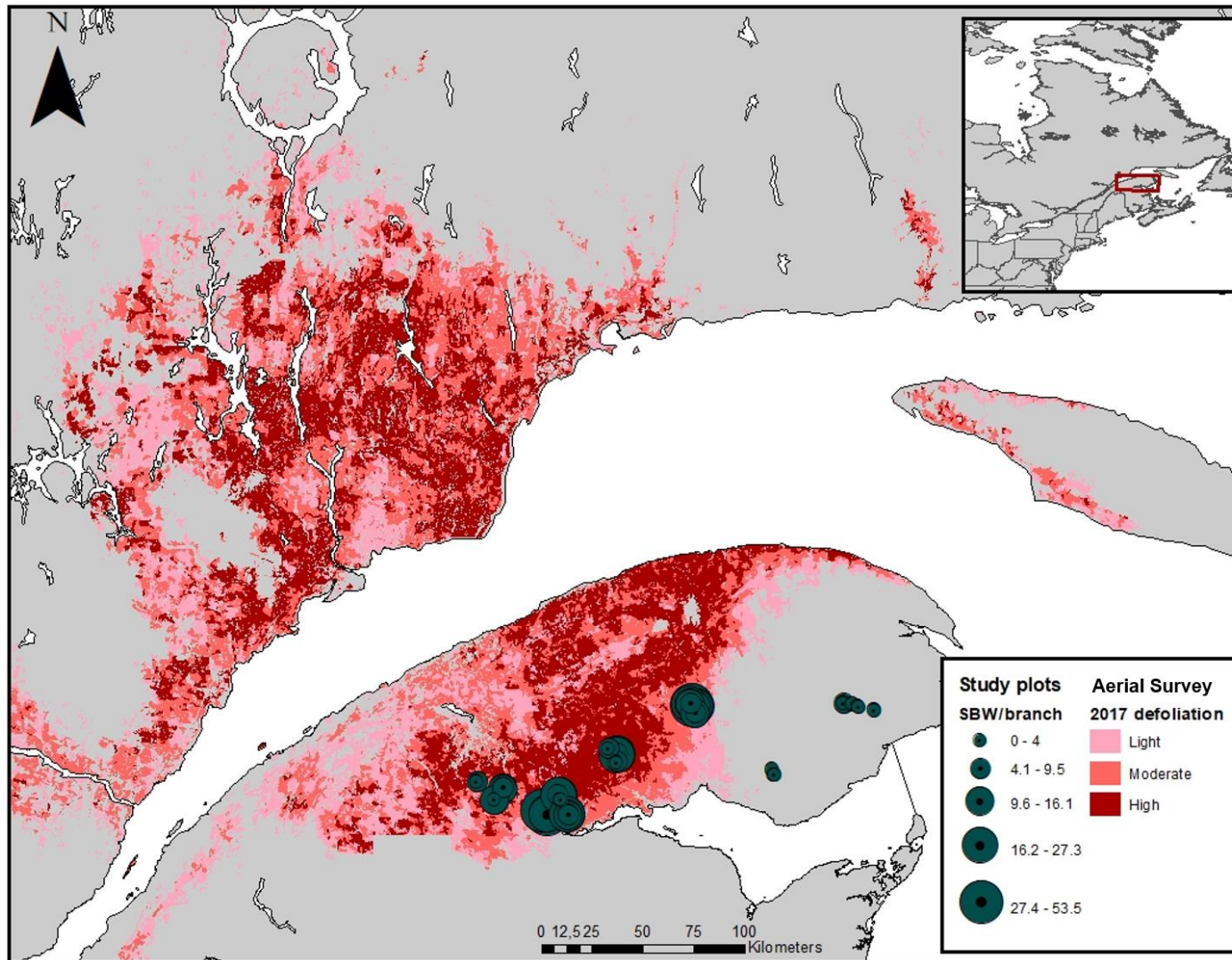


Figure 2.1: Defoliation map based on aerial survey data (MFFP 2017b) and density of SBW larvae in each study plot.

Table 2.1: Description of independent variables included in candidate models.

Variables	Description	Mean \pm SD	Min-max
Abundance of each species of budworm-linked warbler	Abundance of species estimates by point count		
	Abundance of BBWA	1.8 \pm 1.53	0 - 6
	Abundance of CMWA	1.01 \pm 1.13	0 - 4
	Abundance of TEWA	0.38 \pm 0.61	0 - 2
Basal area of SBW host tree	Plot level basal area of SBW host tree (m ² /ha)	39.71 \pm 9.59	17 - 59
Canopy thickness	Distance between the first branch with foliage and the top of the tree (m)	9.44 \pm 2.33	4.9 - 16.3
% of cumulative defoliation	Percent cumulative defoliation of the past three years	83.07 \pm 61.81	17.09 - 211.01
Elevation	Mean elevation in a buffer zone of 500m radius (m)	399.89 \pm 97.07	230.70/566.69
Proportion of deciduous tree	Proportion of basal area of deciduous trees	0.12 \pm 0.12	0 - 0.44
Proportion of habitat	Proportion of habitat in a buffer zone of different radius		
	Radius of 100 m	0.83 \pm 0.25	0.11 - 1
	Radius of 250 m	0.77 \pm 0.21	0.28 - 1
	Radius of 500 m	0.70 \pm 0.19	0.32 - 1
	Radius of 1 km	0.64 \pm 0.18	0.33 - 0.95
	Radius of 5 km	0.51 \pm 0.15	0.22 - 0.76
	Radius of 15 km	0.48 \pm 0.10	0.28 - 0.65
SBW	Log(budworm larvae/ branch tip +1)	1.88 \pm 1.13	0 - 3.99

Table 2.2: Candidate models used to assess the effects of habitat characteristics on abundances of Tennessee Warbler, Cape May Warbler and Bay-breasted Warbler. Independent variables are described in the appendix 1. The “+” symbol represents the addition of a variable into the model while the “*” symbol represents an interaction between variables.

Model ID	Hypothesis family	Model structure
M1	SBW	SBW + Basal area of SBW host trees
M2		SBW + % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees
M3		SBW * % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees
M4	SBW, strand	M1 + canopy depth + % of deciduous trees
M5	structure and	M2 + canopy depth + % of deciduous trees
M6	composition	M3 + canopy depth + % of deciduous trees
M7	SBW, stand	M4 + % of habitat + elevation
M8	structure and	M5 + % of habitat + elevation
M9	composition	M6 + % of habitat + elevation
M10	and landscape structure	SBW * % of habitat + elevation + canopy depth + % of deciduous trees
M11	SBW and	M1 + % of habitat + elevation
M12	landscape	M2 + % of habitat + elevation
M13	structure	M3 + % of habitat + elevation
M14		SBW * % of habitat + basal area of SBW host trees + elevation
M15	No SBW	canopy depth + basal area of SBW host trees + % of deciduous trees
M16	influence	% of habitat + elevation
M17		M15 + % of habitat + elevation

Table 2.3: Candidate models used to assess the effects of habitat characteristics on the probability of occurrence of an ASY or SY birds of each budworm-linked warbler species. Independent variables are described in the appendix A. The “+” symbol represents the addition of a variable in the model while the “*” symbol represents an interaction between variables.

Model ID	Hypothesis family	Model structure
M1	SBW	SBW + Basal area of SBW host trees
M2		SBW + % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees
M3		SBW * % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees
M4	SBW, strand structure and composition	M1 + canopy depth + % of deciduous trees
M5		M2 + canopy depth + % of deciduous trees
M6		M3 + canopy depth + % of deciduous trees
M7	SBW, stand structure and composition	M4 + % of habitat + elevation
M8		M5 + % of habitat + elevation
M9		M6 + % of habitat + elevation
M10	and landscape structure	SBW * % of habitat + elevation + canopy depth + % of deciduous trees
M11	SBW and landscape structure	M1 + % of habitat + elevation
M12		M2 + % of habitat + elevation
M13		M3 + % of habitat + elevation
M14		SBW * % of habitat + basal area of SBW host trees + elevation
M15	SBW and conspecific attraction	M1 + abundance of the species
M16		M2 + abundance of the species
M17		M3 + abundance of the species
M18	No SBW influence	canopy depth + basal area of SBW host trees + % of deciduous trees
M19		% of habitat + elevation
M20		M18 + % of habitat + elevation

Table 2.4: Summary of the most parsimonious GAMM models predicting the abundance of each species of budworm-linked warbler: Tennessee Warbler (TEWA), Cape May Warbler (CMWA) and Bay-breasted Warbler (BBWA). Significant effects are shown in bold.

Species	Variables	Effective degrees of freedom	X^2	P value	
BBWA	Log SBW	2.045	7.453	0.025*	
	Basal area of SBW host trees	4.488e ⁻⁰⁴	0.00	0.354	
	% of cumulative defoliation	3.187e ⁻⁰⁵	0.00	0.999	
	Canopy depth	2.104e ⁻⁰⁵	0.00	0.999	
	% of deciduous trees	1.429	4.668	0.076	
	PCNM X2	1.121e ⁻⁰⁵	0.00	0.849	
	<i>Random effects</i>				
	Observers	1.654	8.738	<0.001***	
	Date of point count	6.402e ⁻⁰⁶	0.000	0.349	
	Hour of point count	0.792	3.947	0.065	
CMWA	Log SBW	1.644	15.082	<0.001**	
	Basal area of SBW host trees	6.599e ⁻⁰⁵	0.00	0.700	
	% of habitat^a	1.310	5.533	0.008*	
	Elevation	5.570	1.057	0.129	
	PCNM X3	8.190e ⁻⁰⁵	2.804	0.0512	
	<i>Random effects</i>				
	Observers	1.463	4.971	0.033*	
	Date of point count	0.372	0.602	0.195	
Hour of point count	7.933e ⁻⁰⁶	0.00	0.753		
TEWA	Log SBW	0.964	3.829	0.027*	
	Basal area of SBW host trees	0.469	0.882	0.162	
	% of habitat ^b	2.283e ⁻⁰⁴	0.000	0.885	
	Elevation	1.660	3.440	0.103	
	PCNM X1	8.241	2.379	0.071	
	<i>Random effects</i>				
	Observers	1.609e ⁻⁰⁶	0.000	0.942	
	Date of point count	2.282e ⁻⁰⁷	0.000	0.613	
Hour of point count	3.628e ⁻⁰⁷	0.000	0.720		

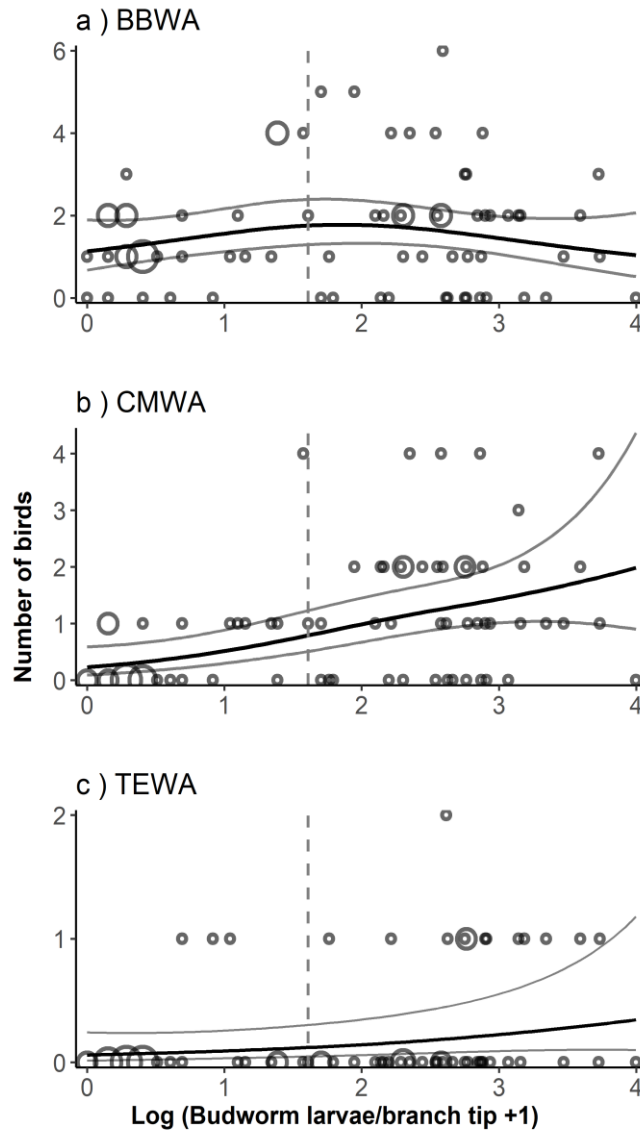


Figure 2.2: Relationships (solid black line) between SBW larvae density and abundance of a) Bay-breasted Warbler, b) Cape May Warbler and c) Tennessee Warbler as modeled using the most parsimonious models for each species (Table 2.4). Gray lines represent 95% confidence interval. Circles illustrate observed data points, and circle size is proportional to the number of observations ($n=75$). The vertical dashed gray line represents the possible “Allee threshold” of budworm populations as suggested by Régnière et al., (2013) and MacLean et al., (2019).

Table 2.5: Summary of the most parsimonious GAMM models predicting the probability of occurrence of budworm warblers of a given age class (SY: second-year; ASY: after second-year). Significant effects are shown in bold.

Species - age classes	Variables	Effective degrees of freedom	X^2	P -value
BBWA - SY	Log SBW	0.943	3.731	0.033*
	Basal area of SBW host trees	1.982e ⁻⁰⁵	0.00	0.858
	% of habitat^a	0.832	3.196	0.041*
	Elevation	2.660e ⁻⁰⁵	0.00	0.834
BBWA -ASY	Log SBW * % of cumulative defoliation	4.727	11.445	0.055*
	Basal area of SBW host trees	2.131e ⁻⁰⁵	0.000	0.739
	Canopy depth	0.147	0.169	0.272
	% of deciduous trees	1.244	3.408	0.059.
	% of habitat ^b	1.116e ⁻⁰⁵	0.000	0.611
	Elevation	1.901	9.000	<0.001**
CMWA - SY	% of habitat ^a	9.483e ⁻⁰⁵	0.000	0.423
	Elevation	4.006	10.260	0.025*
CMWA-ASY	% of habitat ^b	0.713	1.932	0.091.
	Elevation	2.793e ⁻⁰⁵	0.000	0.808
TEWA – SY	Log SBW * cumulative defoliation	0.755	10.562	0.253
	Basal area of SBW host trees	1.261e ⁻⁰⁵	0.000	0.792
	Canopy depth	0.923	3.051	0.050
	% of deciduous trees	0.874	2.133	0.092
	PCNM X1	1.171	7.384	0.002*
TEWA -ASY	Los SBW	4.686e ⁻⁰⁵	0.000	0.573
	% of cumulative defoliation	0.965	3.285	0.041*
	Basal area of SBW host trees	0.643	1.062	0.183
	% of habitat^b	2.572	11.363	0.002**
	Elevation	9.473e ⁻⁰⁶	0.000	0.632
	PCNM X4	0.661	1.342	0.131

^a Percentage of habitat measured in buffer zone of 250-m in radius

^b Percentage of habitat measured in buffer zones of 5-km in radius

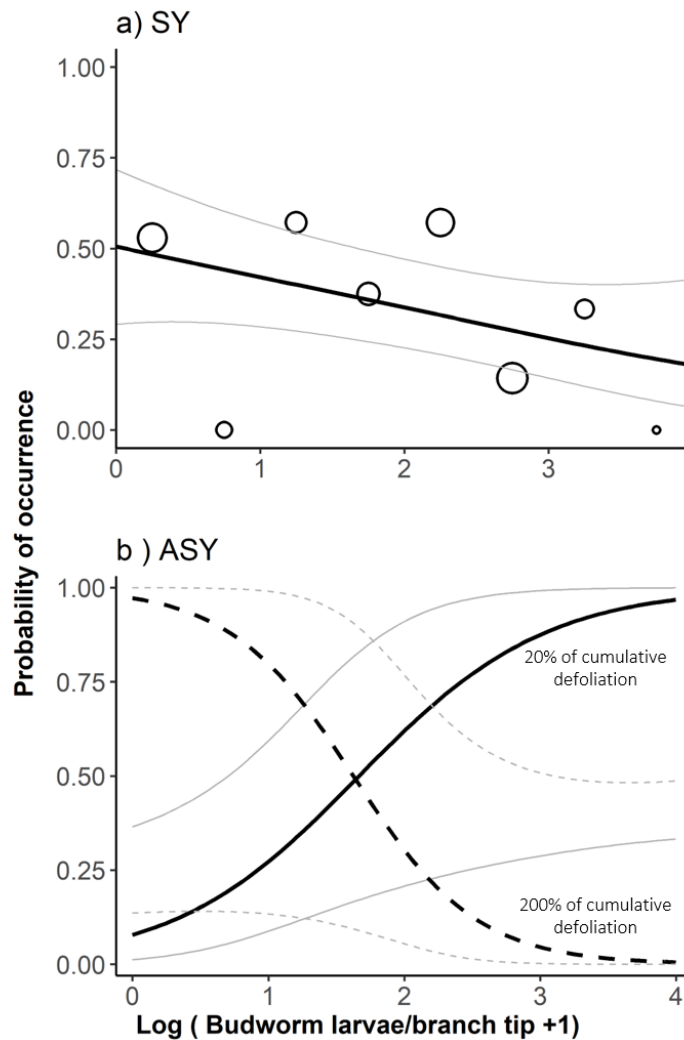


Figure 2.3: Probability of occurrence of second year (a) and after second year (b) Bay-breasted Warblers as a function of density of SBW larvae according to the most parsimonious models (see Table 2.5 for details). Panel b) shows the probability of occurrence of an ASY Bay-breasted Warbler as a function of the density of SBW larvae and percent cumulative defoliation. Each black line shows the relationship with a different value of percent cumulative defoliation, solid lines show 5th quantile (20% of cumulative defoliation) and dashed lines show the 95th quantile (200% of cumulative defoliation). Gray lines represent the lower and upper bounds of the 95% confidence intervals for the predicted data. Circles in panel a) illustrate observed data, circle size being proportional to number of observations.

Appendix 1: Delta AIC_c and variables with significant effects on the abundance of each species of budworm-linked warbler.

The model with the lowest AIC_c value is shown in bold.

Hypothesis family	M	BBWA		CMWA		TEWA	
		ΔAIC _c	Variables with significant effects	ΔAIC _c	Variables with significant effects	ΔAIC _c	Variables with significant effects
SBW	M1	0.9119	SBW	1.0771	SBW	0.6514	SBW
	M2	0.9116	SBW	1.0769	SBW	0.5817	SBW, % of cumulative defoliation
	M3	5.3901	None	5.8165	SBW*% cumulative defoliation	0.1749	SBW * % of cumulative defoliation
SBW, strand structure and composition	M4	0.0001	SBW	1.6924	SBW	0.9011	SBW
	M5	0.0000	SBW	1.6926	SBW	0.6898	SBW, % of cumulative defoliation
	M6	6.0445	None	6.5009	SBW*% cumulative defoliation, % of deciduous trees	0.6457	SBW
SBW, stand structure and composition and landscape structure	M7	0.6089	SBW	1.0272	SBW	0.9009	SBW
	M8	0.6086	SBW	1.0269	SBW, % of habitat	0.6898	SBW, % of cumulative defoliation
	M9	4.7103	None	1.7286	SBW * % of cumulative defoliation, % of habitat, elevation	0.6476	SBW * % of cumulative defoliation
	M10	4.6915	SBW *% of habitat	7.225	%cumulative defoliation, % of deciduous trees, % of habitat, PCNM X3	0.2162	SBW * % of habitat
SBW and landscape structure	M11	1.2962	SBW	0.0000	SBW, % of habitat	0.0000	SBW
	M12	1.5954	SBW	0.2818	SBW,% of habitat	0.2162	SBW, % of cumulative defoliation
	M13	4.7048	None	0.2816	SBW * % of cumulative defoliation, % of habitat, elevation	0.1749	SBW * % of cumulative defoliation
	M14	2.6116	SBW	3.8707	SBW*% of habitat, elevation	3.060	SBW * % habitat
No SBW influence	M15	6.3299	None	16.6187	% of deciduous trees	9.4977	None
	M16	4.3061	% of suitable habitat	9.4765	% of habitat, PCNM X3	5.7367	% of habitat
	M17	3.1835	Basal area of SBW host trees, % of habitat	9.3801	% of deciduous trees, % of habitat, PCNM X3	5.7366	% of habitat

Appendix 2: Delta AIC_c and variables with significant effects on the probability of occurrence of second year and after second year Bay-breasted Warblers, Cape May Warblers and Tennessee Warblers. The model with the lowest AIC_c value is shown in bold.

Hypothesis family	Model ID	BBWA-SY	BBWA-ASY	CMWA-SY	CMWA-ASY	TEWA-SY	TEWA-ASY
SBW	M1	1.8514	8.2414	4.0441	0.3589	8.4071	8.1177
	M2	0.5209	8.2412	4.0424	0.3589	9.0513	8.1178
	M3	1.6203	10.4380	1.6203	5.7288	7.8377	8.8897
SBW, stand structure and composition	M4	1.9423	8.2413	0.8636	0.8281	7.4515	8.5403
	M5	0.9479	8.2413	0.8636	0.8280	6.0296	8.5403
	M6	1.6727	10.4377	4.2935	6.3163	0.000	8.5403
SBW, stand structure and composition and landscape structure	M7	0.1795	0.7628	0.8636	0.9295	7.8325	1.9572
	M8	0.7033	0.7329	0.8636	0.7329	6.9296	0.7954
	M9	0.1096	0.0000	5.4408	6.3165	6.8118	4.6467
	M10	1.2410	7.8532	2.2684	2.8048	358.6843	1.6019
SBW and landscape structure	M11	0.0000	0.7630	4.0425	0.5412	8.4071	3.7785
	M12	0.3893	0.7629	4.0423	0.5412	9.0511	0.000
	M13	0.1094	0.4722	5.0947	5.7229	7.8377	4.1882
	M14	0.5944	7.8505	2.1712	2.3665	7.2246	1.4648
SBW and conspecific attraction	M15	2.2163	8.2414	1.4499	0.7727	8.5400	6.0558
	M16	0.5415	8.2413	1.4507	0.7727	9.0516	6.0558
	M17	1.6202	10.4377	4.7397	5.7287	8.3667	7.2686
No SBW influence	M18	2.0959	10.0095	0.5292	0.7363	8.0377	8.5404
	M19	1.2262	0.7329	0.5293	0.6499	8.0392	1.9570
	M20	2.2328	0.3672	0.000	0.0000	10.4542	0.7034

CHAPITRE 2

INFIDÉLITÉ AU SITE DE REPRODUCTION CHEZ LES PARULINES LIÉES À LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE

2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

La fidélité au site de reproduction est un phénomène particulièrement commun chez les passereaux migrateurs, surtout après un succès reproducteur. Toutefois, l'association à des sources de nourriture dynamiques dans l'espace et dans le temps peut mener les individus à adopter des stratégies plus flexibles. Durant une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (ci-après TBE), certaines espèces d'oiseaux insectivores montrent d'importantes réponses numériques à l'augmentation des densités de larves de TBE. La paruline obscure (*Leiothlypis peregrina*), la paruline tigrée (*Setophaga tigrina*) et la paruline à poitrine baie (*S. castanea*) sont désignées comme étant des espèces fortement liées à la TBE des « parulines de tordeuse ». La surabondance temporaire de nourriture durant les épidémies de TBE pourrait conduire à des taux de reproduction élevés qui favoriseraient une fidélité élevée au site de reproduction. Quant aux individus nichant pour la première fois, ils auraient tendance à établir un territoire dans des zones où l'épidémie de TBE ne fait que commencer puisque le despotisme qu'ils subiraient des individus expérimentés les y repousserait. L'objectif de cette étude était donc de déterminer si (1) les parulines liées à la TBE étaient fidèles à leur site de reproduction, et si (2) cette fidélité éventuelle au site de reproduction était influencée par les conditions locales (densité larvaire de TBE, structure de la végétation) et les caractéristiques du paysage. Nous avons émis les hypothèses suivantes : (1) la majorité des individus retourneront à leur site de reproduction de l'année précédente et (2) le taux de retour des individus sera plus élevé dans les sites caractérisés par une forte densité larvaire de TBE. Pour ce faire, nous avons quantifié le taux

de retour de 117 individus des trois espèces de parulines de tordeuse baguées en 2017 dans 75 sites de capture distribués le long d'un gradient d'infestation de TBE. Nous avons capturé un total de 117 individus (94% de mâle). Nous avons également évalué l'influence de différentes caractéristiques de l'habitat et du paysage sur le taux de retour des individus. Contrairement à notre première hypothèse, le taux de retour des parulines liées à la TBE était très faible (entre 0% et 10%). Cette infidélité au site de reproduction des individus porte à croire que les parulines de tordeuse effectuent d'importants mouvements de dispersion de reproduction. De plus, parmi les caractéristiques d'habitat testées, seul le pourcentage d'habitat dans un rayon de 8 km avait un effet (négatif) sur le taux de retour chez la paruline à poitrine baie, ce qui suggère que cette espèce est plus fidèle aux sites de reproduction qui sont relativement isolés des autres parcelles d'habitat. Ainsi, nos résultats suggèrent que la dispersion de reproduction effectuée par les parulines de tordeuse pourrait leur permettre de suivre plus précisément l'évolution des épidémies de TBE, et de contribuer ainsi à l'importante réponse numérique observée chez ces espèces lors d'épidémies de TBE. Plus encore, nos résultats démontrent que les parulines de tordeuse ont des patrons de dispersion complètement différents de ceux des autres espèces de parulines forestières.

J'ai rédigé ce deuxième article, intitulé « *Site-infidelity in budworm-linked warblers at the edge of areas defoliated by outbreaking spruce budworm* », en collaboration avec mon directeur de recherche Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski et mes co-directeurs Marc-André Villard, professeur en biologie à Mount Allison University, précédemment professeur à l'Université de Moncton, Daniel Kneeshaw, professeur en écologie forestière à l'Université du Québec à Montréal, ainsi qu'avec le biologiste Peter Pyle de l' *Institute of Bird Populations*, Californie, États-Unis. Il sera soumis sous peu au journal scientifique *Avian Conservation and Ecology*, une revue internationale à comité de révision par les pairs. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail couvrait la cueillette de données, l'essentiel des analyses statistiques et géomatiques et la rédaction de l'article scientifique en découlant. Mes co-auteurs ont contribué à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, et particulièrement à l'idée originale,

à l'établissement des objectifs, au financement de l'ensemble des étapes du projet ainsi qu'à la relecture et la révision des différentes versions de cet article.

2.2 SITE INFIDELITY IN BUDWORM-LINKED WARBLERS AT THE EDGE OF AREAS DEFOLIATED BY OUTBREAKING SPRUCE BUDWORM

ABSTRACT

Breeding site fidelity is particularly common among neotropical migrant passerine birds, especially after a successful breeding attempt. However, when food availability varies in time and space, individuals might adopt more flexible strategies. During a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) (hereafter SBW) outbreak, some species of insectivorous birds have shown numerical responses to increased populations of SBW. For that reason, Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*), Cape May Warbler (*Setophaga trigrina*), and Bay-breasted Warbler (*S. castanea*) have been labeled “budworm-linked warblers.” The superabundance of food resources during SBW outbreaks should lead to high breeding productivity and could, in turn, promote high breeding site fidelity in these budworm-linked warblers. First-time breeders (second-year males) are expected to settle in areas where SBW outbreaks are at their early stage, being forced to disperse there through the despotic behaviour of more experienced males. The objectives of this study were therefore to determine (1) whether budworm-linked warblers were faithful to their previous year’s breeding site, and (2) whether breeding site fidelity was influenced by local habitat characteristics such as food availability, stand structure, and landscape structure. We hypothesized (1) that the return rate of budworm-linked warblers will be high, as reported in other species of wood-warblers, and that, among habitat characteristics, (2) larval density will positively influence return rate of those species. To test these hypotheses, we determined the return rate of 117 budworm-linked warblers banded in 2017 in 75 study plots distributed along a gradient of SBW density. We also assessed the influence of habitat and landscape characteristics on the return rate of budworm-linked warblers. We captured a total of 117 individuals (94 % males). Contrary to with our first hypothesis, budworm-linked warbler return rate was very low (0-10%). This “infidelity” suggests high between-year dispersal of budworm-linked warblers. Among habitat characteristics, only the percentage of habitat

within an 8-km radius (one of 10 radii analyzed) had an effect (negative) on the return rate of Bay-breasted Warbler, suggesting that this species is more faithful to breeding sites that are relatively isolated from other habitat patches. Thus, our results suggest that budworm-linked warblers perform long-distance breeding dispersal movements to track SBW outbreaks. As such, budworm-linked warblers exhibit breeding dispersal patterns contrast with those of other species of wood-warblers.

2.3 INTRODUCTION

Dispersal movements play a key role in the survival and reproductive success of many species of animals (Bowler and Benton 2005), as well as in population structure and dynamics (Clobert et al. 2009). Among birds, natal dispersal, the movement of individuals between their natal site and their first breeding site, has been shown to be much more extensive than the movements between successive breeding sites (breeding dispersal) in a majority of species (Greenwood 1980; Greenwood and Harvey 1982), albeit with exceptions (Dale et al. 2004). In passerine birds, natal dispersal distances may range from tens to hundreds of km (Tittler et al. 2009), while breeding dispersal distances normally range between 50 m and 500 m (Greenwood and Harvey 1982, Tittler et al. 2009). Prospecting for a future breeding site is energetically expensive (Danchin and Cam 2002; Bonte et al. 2012) and potentially risky, whereas site fidelity allows individuals to develop a familiarity with their territory, procuring advantages such as greater success in dominance interactions, better knowledge of food sources and refuges from predators, and thus, higher fitness (Piper 2011). Thus, returning to a previous breeding site can be an effective life-history strategy (Greenwood and Harvey 1982; Dale et al. 2004; Brown et al. 2017). Furthermore, a “win-stay and lose-switch” strategy has been proposed, suggesting that individuals show breeding site fidelity to locations where they bred successfully but disperse after reproductive failure (Greenwood and Harvey 1982; Haas 1998; Hoover 2003; Chalfoun and Martin 2010). In turn, site fidelity often leads to competitive exclusion of less experienced conspecifics from favorable breeding territories through despotic behaviour (Sherry and Holmes 1989; Burke and Nol 2001; Haché and Villard 2010; Pyle et al. in review).

Territorial species, such as wood-warblers (Parulidae), often exhibit strong breeding site fidelity. For example, in the Black-throated Blue Warbler (*Setophaga caeruleascens*), 66% of males and 46% of females returned close (~150 m of the centroid) to their previous year’s territory (Holmes et al. 2017), while in a population of American Redstart (*S. ruticilla*), most individuals (85.6%) returned to their previous year’s territory, regardless of age or sex (Rushing et al. 2015; Sherry et al. 2016). In eastern Canada, 69.1% of Ovenbird (*Seiurus*

aurocapilla) returned to the 25-ha plot they occupied the previous year, but this proportion reached 82% in one plot (Haché and Villard 2010). Canada Warbler (*Cardellina canadensis*) had an average return rate of 52%, and this proportion varied with habitat characteristics (Hallworth et al. 2008). Male return rates were higher in sites with dense subcanopy vegetation, which is known to be prime breeding habitat for the species. Thus, the breeding site fidelity of Canada Warbler might reflect the use of the “win-stay vs. loss-switch” strategy (Hallworth et al. 2008). However, no data are available on breeding site fidelity in budworm-linked species of wood-warblers, such as Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*) (Rimmer and McFarland 2012), Cape May Warbler (*S. trigrina*) (Baltz and Latta 1998) and Bay-breasted Warbler (*S. castanea*) (Venier et al. 2011).

Tennessee, Cape May and Bay-breasted Warblers show a strong numerical response to larval density during Spruce Budworm (*Choristoneura fumiferana*; hereafter SBW) outbreaks. For this reason, they have been labeled “budworm-linked warblers” (Venier and Holmes 2010). Their strong numerical response suggests that these species have developed strategies that allow them to closely track SBW larvae. In these species, natal dispersers may also be particularly efficient at locating new SBW outbreak epicenters, whereas, as mentioned above, experienced breeders could be expected to be site faithful due to high fitness during outbreaks. Hence, efficient tracking of SBW outbreaks through spatially extensive natal dispersal, combined with high fecundity, might explain the high densities reached by budworm-linked warblers in new SBW epicenters (Venier et al. 2009). However, as indicated above, no data exist on the spatial extent of breeding dispersal in these budworm-linked warbler species.

Here, we wanted to determine whether breeding site fidelity plays an important role in the strong responses of budworm-linked warblers to SBW outbreaks. We hypothesized that experienced budworm-linked warblers (after second year) would be faithful to their previous year’s breeding site, as reported in other wood-warbler species. Thus, we predicted that a high proportion of banded individuals would be re-sighted in the vicinity of their capture site the following year. We also hypothesized that, as reported for other wood-warbler species

(Hallworth et al. 2008, Pyle et al. in review), habitat characteristics would influence return rates of budworm-linked warblers. Hence, we predicted that SBW density would have a positive influence on breeding site fidelity.

2.4 METHODS

2.4.1 Study area

The study was conducted in the Gaspésie and Bas-Saint-Laurent regions of eastern Québec, Canada (Figure 3.1) where a SBW outbreak has been occurring for 8 years (MFFP 2017a). Surveys were conducted in the balsam fir – yellow birch and the balsam fir – white birch forest domains. The forests are dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) the two main tree hosts of the SBW, with white birch (*Betula papyrifera*) or yellow birch (*Betula alleghaniensis*) as subdominant species. The study area is characterized by extensive plateaus with a maximum elevation of 500 m dissected by broad valleys (Robitaille and Saucier 1998). We selected 75 study plots along gradients of larval density and according to their stand composition and landscape configuration. To estimate the SBW gradient density, we used SBW density estimates derived from ground (SOPFIM 2017a, 2017b) and aerial surveys (MFFP 2017b). Information of these two surveys combined allowed us to have an estimated of SBW density at both local and regional scale and thus selected study plots that were along a gradient of SBW density. To ease sampling, study plots were clustered in group of 3 to 6 plots. Plots within a cluster were separated by a minimum distance of 250 m.

2.4.2 Bird survey

From 7 June to 16 July 2017, we captured and banded Tennessee, Cape May and Bay-breasted Warblers. We used a 6-m mist net and playbacks of conspecific vocalizations of

each warbler species to capture individuals. The field protocols were approved by Université de Moncton's Animal Care Committee (certificate #CPA-17-06). In some cases, more than one individual was caught at the same location (12/75 study sites, i.e. ~15%). Following each capture, we fitted each bird with a numbered metal band from the Canadian Wildlife Service on the right leg and we measured wing chord, tarsal length, as well as body mass (± 0.01 g). We also photographed one open wing, the open tail and the bird's profile. All birds were then aged based on the criteria listed in Pyle (1997) and ages were verified through examination of photographs by a coauthor (P. Pyle) who did not participate in the field work. Birds were classified as based on plumage and molt patterns as either second-year (SY; one-year-olds) and after second-year (ASY; two or more years old).

From 4 to 17 June, 2018, we returned to each capture site to relocate birds that were banded in 2017. We used playbacks of conspecific vocalizations to attract as many individuals as possible of each focal species to determine whether individuals banded the previous year had returned to the vicinity (50-m radius) of their capture site. We used binoculars to determine the presence of bands and classified each individual of the focal species as banded, unbanded (i.e. birds for which we saw the right leg that did not wear a band), or unknown (i.e. birds whose right leg could not be seen). At each 2017 capture site, we searched for banded individuals during 30 min within a 50-m radius. Because we only used metal rings in 2017, identification of actual individuals was only possible upon recapture. Thus, each time a banded bird was observed, we attempted to capture it to read its band number.

2.4.3 Explanatory variables

2.4.3.1 Spruce budworm sampling

At each study plot, we sampled SBW larvae using extendable pole pruners in 2017. We clipped two 45-cm long branch tips from the mid-crowns of three SBW host trees (i.e. balsam

fir or white spruce) following Morris (1955). The sampled branches were also used to estimate cumulative defoliation by summing percentages of defoliation of the three previous years (i.e. 2016, 2015 and 2014). As SBW defoliate almost exclusively current year growth, defoliation estimates can be made for current and preceding years based on the number of internodes from the current year (Dorais and Hardy 1976).

2.4.3.2 Stand and landscape characteristics

Stand characteristics were estimated within a 50-m radius buffer centered on the middle of each study plot. We characterized stand composition and structure using estimates of basal area of SBW host tree species (i.e. balsam fir, white spruce, and black spruce), percentage of basal area of deciduous trees, and canopy depth (i.e. distance between the first branch with foliage and the top of the tree). To account for the influence of host tree density on SBW abundance (Bognounou et al. 2017), we included the basal area of SBW host trees in each model.

Budworm-linked warblers are associated with stands dominated by balsam fir and spruces with a minimum canopy height of 7 m (Baltz and Latta 1998; Venier et al. 2011; Rimmer and McFarland 2012). Thus, to estimate landscape characteristics, we classified forest polygons on the 1: 20,000 ecoforest maps published by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (hereafter referred to as MFFP) as “habitat” and “non-habitat” for budworm-linked warblers. Polygons were then converted into 25 X 25 m pixels to calculate habitat amount within the following radii: 100 m, 250 m, 500 m, 1 km, 2.5 km, 5 km, 8 km, 10 km, 12 km, and 15 km. Following Lesmerises et al. (2018), we used Akaike’s information Criterion corrected for small samples (hereafter AIC_c) to select the most appropriate buffer size for each species. Thus, only the buffer size with the lowest AIC_c was included in model selection of each species. The elevation (in m) of each plot was extracted from a digital elevation model. We used mean elevation in a 500-m radius buffer zone centered on the study plot.

2.4.4 Statistical analyses

2.4.4.1 Return rate

The return rate of each species was estimated based on the number of individuals that were classified as banded in 2018 vs. the number of individuals banded in 2017. We used the percentage of individuals whose banding status could be determined (right leg seen) over the total number of individuals observed to estimate sampling effort.

2.4.4.2 Influence of habitat characteristics on breeding site fidelity

To determine whether SBW density influences breeding site fidelity of budworm-linked warblers, we combined explanatory variables (see Table 3.1 and the section above for a description) into candidate models (Table 3.3). The set of candidate models was built hierarchically, i.e. most models included the same SBW-related variables but stand and landscape variables differed. Each variable was included because we suspected a possible effect on breeding-site selection resulting in an effect on breeding-site fidelity. We modelled the probability that an individual would return using binomial generalized linear mixed models (GLMMs) for each warbler species separately, contrasting capture sites where a banded individual was detected in 2018 (presence, coded 1) with those where no banded bird was seen (absence, coded 0). The structure of GLMMs made it possible to account for the number of birds banded at each capture site in 2018, which was included as a random factor in each model. We found no evidence for multicollinearity among independent variables in each model ($VIF < 3.5$; below the threshold proposed by Graham 2003). The most parsimonious model was selected using the AIC_c (Burnham and Anderson 2002). All statistical analyses were performed using R 3.5.1 (R CoreTeam 2019).

2.5 RESULTS

2.5.1 Return rate

In 2017, we captured 32 Tennessee Warblers in 32 plots. Of these, 15 were aged as ASY and 17 as SY. We also captured 28 Cape May Warblers in 28 plots, including 12 ASY and 16 SY individuals. Bay-breasted Warbler was the most frequently captured species, 57 individuals. Of these, 25 were classified as ASY and 32 as SY individuals (Table 3.2). Among individuals captured, only 7% were females. Bay-breasted Warbler had also the highest return rate (10.5%) (Table 3.2), followed by Cape May Warbler (7.2%). No banded Tennessee Warbler was resighted (Table 3.2). However, sampling effort varied among species: 247% for Bay-breasted Warbler, 186% for Cape May Warbler, and 128% for Tennessee Warbler. Of all returning birds observed, we only recaptured a single Cape May Warbler male. This individual, aged as ASY in 2017, returned to its capture site in 2018.

One banded Bay-breasted Warbler male was seen in 2018 at a study plot where no individual of this species was banded in 2017. That individual was probably banded in 2017 at a nearby capture site (distance: minimum 250 m), but the stand between these two study plots was partially harvested in 2018. We were unable to recapture that individual but, to our knowledge, no other banding study was conducted in the region, the closest banding station being 185 km away (in Rimouski, Québec, Canada). Therefore, we assumed that this individual had returned to or near its capture site.

2.5.2 Influence of habitat characteristics on breeding site fidelity

In our study area, variation in density of SBW larvae and percent cumulative defoliation were large among study plots. SBW density varied from 0 to 53.5 larvae per 45-cm branch ($0 - 3.99 \log(\text{budworm/branch} + 1)$) and 3-year cumulative defoliation varied from 17.1% to 211.0% (Table 3.1). Even though cumulative defoliation is directly caused by

SBW, current year larval density and cumulative defoliation were not significantly correlated in our study (Pearson correlation coefficient $r_p = 0.36$, $P = 0.23$). The proportion of habitat in a buffer zone of 8 km was relatively low (0.51 ± 0.14).

Model selection was only conducted for the Bay-breasted Warbler, because return rates of the Cape May Warbler and the Tennessee Warbler were too low to assess the influence of habitat characteristics on site fidelity. Among all habitat characteristics tested, the most parsimonious model included the percentage of habitat within an 8-km radius, which was the most appropriate buffer size for Bay-breasted Warbler return rate, and the elevation, but only the percentage of habitat within an 8-km radius had a significant effect on Bay-breasted Warblers return rate. The most parsimonious model yielded good support (AUC=0.79) for the probability of return of Bay-breasted Warbler appeared to be negatively related to the percentage of habitat within an 8-km radius of the capture site (Figure 3.1, Table 3.4).

2.6 DISCUSSION

2.6.1 Return rate

In contrast with our first hypothesis, budworm-linked warblers were remarkably unfaithful to their capture sites, suggesting that ASY males track SBW larvae abundance. Even for the most frequently captured species (Bay-breasted Warbler), return rate was very low compared to other wood-warbler species, despite similar sample sizes (Rushing et al. 2015; Sherry et al. 2016; Haché and Villard 2010 and Hallworth et al. 2008). It seems unlikely that this dispersal tendency could be attributed to reproductive failure as the abundance of SBW larvae should have led to high reproductive success in most of our study plots (MacArthur 1958; Venier and Holmes 2010). Thus, the low return rate that we observed is more likely to reflect resource tracking by breeding dispersers.

2.6.2 Influence of habitat characteristics on breeding site fidelity

We hypothesized that breeding site fidelity of Bay-breasted Warblers would increase with habitat quality and that SBW larvae density would be a key factor. However, the only tendency observed was a decrease in resighting probability with an increase in the proportion of habitat within an 8-km radius. Habitat heterogeneity is known to be inversely related to site fidelity, as individuals usually disperse farther as the heterogeneity in territory quality increases (Switzer 1993). Here, the return rate was relatively low compared to other wood-warblers and, hence, although an effect of habitat heterogeneity in the landscape was detected, its importance remained moderate. Because infidelity was predominant in our study area, it remains difficult to conclude with certainty about the influence of landscape on breeding site fidelity.

The fact that the density of SBW larvae did not influence the return rate of budworm-linked warblers suggests that, not only SY Bay-breasted Warbler but also, ASY Bay-breasted Warblers disperse as a function of density of SBW larvae. During SBW outbreaks, the quality of nesting territories changes rapidly, which can affect breeding site selection (Fourcade et al. 2018). The capacity of experienced Bay-breasted Warblers to track budworm density and settle in a habitat of high quality might explain why the Bay-breasted Warbler is associated with the early stages of SBW outbreaks. In the same study area, we noted that ASY Bay-breasted Warblers breed in high quality habitat such as stands supporting high densities of SBW larvae but that featured low-cumulative defoliation while SY Bay-breasted Warblers were associated with stands supporting low densities of SBW. These results suggest that ASY Bay-breasted Warblers used a finer territory-selection process and could indeed be early sentinels of increasing budworm populations (Chapter I).

On the other hand, both Cape May and Tennessee Warblers showed peaks in abundance only one year prior to defoliation (Germain et al. en révision). Hence, as they seem to be associated with later stages of outbreaks, we would have expected these species to have shown higher return rates (i.e. looser tracking of SBW outbreaks) than Bay-breasted Warbler.

The relatively small sample size used to evaluate Cape May and Tennessee Warbler return rates might influence our description of the level of fidelity detected for these species.

2.7 CONCLUSION

Our results strongly suggest that budworm-linked warblers disperse between successive breeding seasons, as they exhibited very low breeding site fidelity. Such infidelity reflects breeding dispersal movements that are much more extensive than what has often been reported in other species of wood-warblers. The capacity to track food availability by adjusting their dispersal movement to the density of SBW larvae might be an important reason why budworm-linked warblers exhibit strong responses to SBW outbreaks. Even though we do not have direct evidence of long-distance breeding dispersal by budworm-linked warblers, their infidelity suggests that they exhibit different dispersal patterns than other wood-warblers. Thus, there is a need for more research about budworm-linked warblers, especially to determine whether SBW outbreaks are the main driver of such infidelity to their breeding sites.

Although natal dispersal accounts for the bulk of dispersal movement in passerine birds (Greenwood 1980; Greenwood and Harvey 1982), long-distance breeding dispersal has been reported in some species (Newton 2001; Dale et al. 2004). Dale et al. (2004) reported that breeding dispersal distance was more than four times as long as natal dispersal distance in Ortolan bunting (*Emberiza hortulana*). They concluded that short natal dispersal followed by longer breeding dispersal might be an optimal dispersal strategy to adapt in patchy landscape. Although we did not collect data on natal dispersal movements, our results indicate low breeding dispersal suggest that it is not just natal dispersal that accounts for higher densities among shifting SBW phenology at the landscape level.

2.8 REFERENCES

- Baltz M. and Latta S. 1998. Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F. Poole and F.B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology. *Cornell Lab of Ornithology*, Cornell Lab Ornithol. In <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/camwar/introduction>
- Bognounou, F., L. De Grandpré, D.S. Pureswaran and D. Kneeshaw. 2017. Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere* 8, 1–15.
- Bonte, D., H. Van Dyck, J.M. Bullock, A. Coulon, M. Delgado, M. Gibbs, V. Lehouck, E. Matthysen, K. Mustin, M. Saastamoinen, N. Schtickzelle, V.M. Stevens, S. Vandewoestijne, M. Baguette, K. Barton, T.G. Benton, A. Chaput-Bardy, J. Clobert, C. Dytham, T. Hovestadt, C.M. Meier, S.C.F. Palmer, C. Turlure and J.M.J. Travis. 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87:290–312.
- Bowler, D.E. and T.G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80:205–225.
- Brown, C.R., E. A. Roche, and M.B. Brown. 2017. Why come back home? Breeding-site fidelity varies with group size and parasite load in a colonial bird. *Animal Behaviour* 132:167–180.
- Burke, D., and E. Nol. 2001. Age ratios and return rates of adult male ovenbirds in contiguous and fragmented forests. *Journal of Field Ornithology* 72:433–438.
- Burnham, K.P., and D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical Information - Theoretic Approach*, 2nd edn., Springer. ed. New York, NY, USA.
- Chalfoun, A.D., and T.E. Martin. 2010. Facultative nest patch shifts in response to nest

- predation risk in the Brewer's sparrow: A "win-stay, lose-switch" strategy? *Oecologia* 163:885–892.
- Clobert, J., J.-F. Le Galliard, J. Cote, S. Meylan, and M. Massot. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters* 12:197–209.
- Dale, S., A. Lunde, and Ø. Steifetten. 2004. Longer breeding dispersal than natal dispersal in the Ortolan bunting. *Behavioral Ecology* 16:20–24.
- Danchin, E., and E. Cam. 2002. Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51:153–163.
- Dorais, L.G., and Y.J. Hardy. 1976. Méthode d'évaluation de la protection accordée au sapin baumier pas les pulvérisation aériennes contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. *Canadian Journal of Forestry*. 6, 86–92.
- Drever, M.C., D.A. Maclean, A.C. Smith, L.A. Venier, and D.J.H. Sleep. 2018. Scale effects of spruce budworm outbreaks on boreal warblers in eastern Canada. *Ecol. Evol.* 8, 7334–7345.
- Fourcade, Y., A.G Besnard, E. Eslot, S. Hennique, G. Mourgaud, G. Berdin, and J. Secondi. 2018. Habitat selection in a dynamic seasonal environment: Vegetation composition drives the choices of the breeding habitat for the community of passerine in flood plain grasslands. *Biological Conservation*. 228: 301-309
- Germain, M., L. De Grandpré, M. Desrochers, J. Patrick, U. Vepakomma, J.-F. Poulin, D. Kneeshaw, and M.-A. Villard. In review. Insectivorous songbirds as early indicators of future defoliation by spruce budworm.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P.J., and P.H. Harvey. 1982. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual*

- Review of Ecology and Systematics 13:1–21.
- Haas, C.A. 1998. Effects of Prior Nesting Success on Site Fidelity and Breeding Dispersal : An Experimental Approach. *The Auk* 115:929–936.
- Haché, S., and M.-A. Villard. 2010. Age-specific response of a migratory bird to an experimental alteration of its habitat. *Journal of Animal Ecology* 79:897–905.
- Hallworth, M., A. Ueland, Er. Anderson, J.D. Lambert, and L. Reitsma. 2008. Habitat selection and site fidelity of Canada Warblers (*Wilsonia Canadensis*) in central New Hampshire. *The Auk* 11:125–139.
- Holmes, R.T., S.A. Kaiser, N.L. Rodenhouse, T.S. Sillett, M.S. Webster, P. Pyle, and M.A. Patten. 2017. Black-throated Blue Warbler (*Setophaga caerulescens*), version 3.0. In *The Birds of North America* (P.G. Rodewald, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bna.btbwar.03>.
- Hoover, J.P. 2003. Decision Rules for Site Fidelity in a Migratory Bird, the Prothonotary Warbler. *Ecology* 84:416–430.
- Lesmerises, F., C.J. Johnson, and M.-H. St-Laurent. 2018. Landscape knowledge is an important driver of the fission dynamics of an alpine ungulate. *Animal Behaviour*:39–47.
- MacArthur, R.H. 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology* 39:599–619.
- MFFP, 2017a. Insectes, maladies et feux dans les forêts du Québec en 2016. Ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs. Québec.
- MFFP. 2017b. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2017-version1.0. Québec.
- Morris, R. 1955. The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with

- particular reference to the spruce budworm. *Canadian Journal of Zoologie*. 33.
- Newton, I. 2001. Causes and consequences of breeding dispersal in the sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Ardea* 89:143–154.
- Piper, W.H. 2011. Making habitat selection more “familiar”: A review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1329–1351.
- Pyle, P. 1997. *Identification Guide to North American Birds, Part1: Columbidae to Ploceidae*. Slate Creek Press, Bolinas, CA.
- R CoreTeam. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rimmer, C.C., and K.P. McFarland. 2012. Tennessee Warbler (*Leiothlypis peregrina*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F.Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, NY.
- Robitaille, A., and J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Publications du Québec. Québec, Canada.
- Rushing, C.S., M.R. Dudash, C.E. Studds, and P.P. Marra. 2015. Annual variation in long-distance dispersal driven by breeding and non-breeding season climatic conditions in a migratory bird. *Ecography* 38:1006–1014.
- Sherry, T.W., P. Holmes, P. Pyle, and M.A. Patten. 2016. American Redstart (*Setophaga ruticilla*), version 3.0. In *The Birds of North America* (P.G.Rodewald Editor). <https://doi.org/10.2173/bna.amered.03>.
- Sherry, T.W., and R.T. Holmes. 1989. Age-Specific Social-Dominance Affects Habitat Use by Breeding American Redstarts (*Setophaga-Ruticilla*) - a Removal Experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:327–333.
- SOPFIM. 2017a. Tordeuse des bourgeons de l’épinette 2017-Niveaux de population /

- dommage annuels anticipés. Gaspésie- Îles-de-la-Madeleine. La société de la protection des forêts contre les insectes et maladies 1.
- SOPFIM. 2017b. Tordeuse des bourgeons de l'épinette 2017- Niveaux de population / dommage annuels anticipés. Bas-Saint-Laurent 1.
- Switzer, P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* 7:533–555.
- Tittler, R., M.-A.Villard, and L. Fahrig. 2009. How far do songbirds disperse? *Ecography*, 32 (6), 1051-1061.
- Venier, L.A., and S.B. Holmes. 2010. A review of the interaction between forest birds and eastern spruce budworm. *Environmental Reviews* 18:191–207.
- Venier, L.A., S.B. Holmes, and J. M. Williams. 2011. Bay-breasted Warbler (*Setophaga castanea*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, NY.
- Venier, L.A., J.L. Pearce, D.R. Fillman, D.K. McNicol, and D.A.Welsh. 2009. Effects of Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreaks on boreal mixed-wood bird communities. *Avian Conservation and Ecology*, 4 (1), 3.

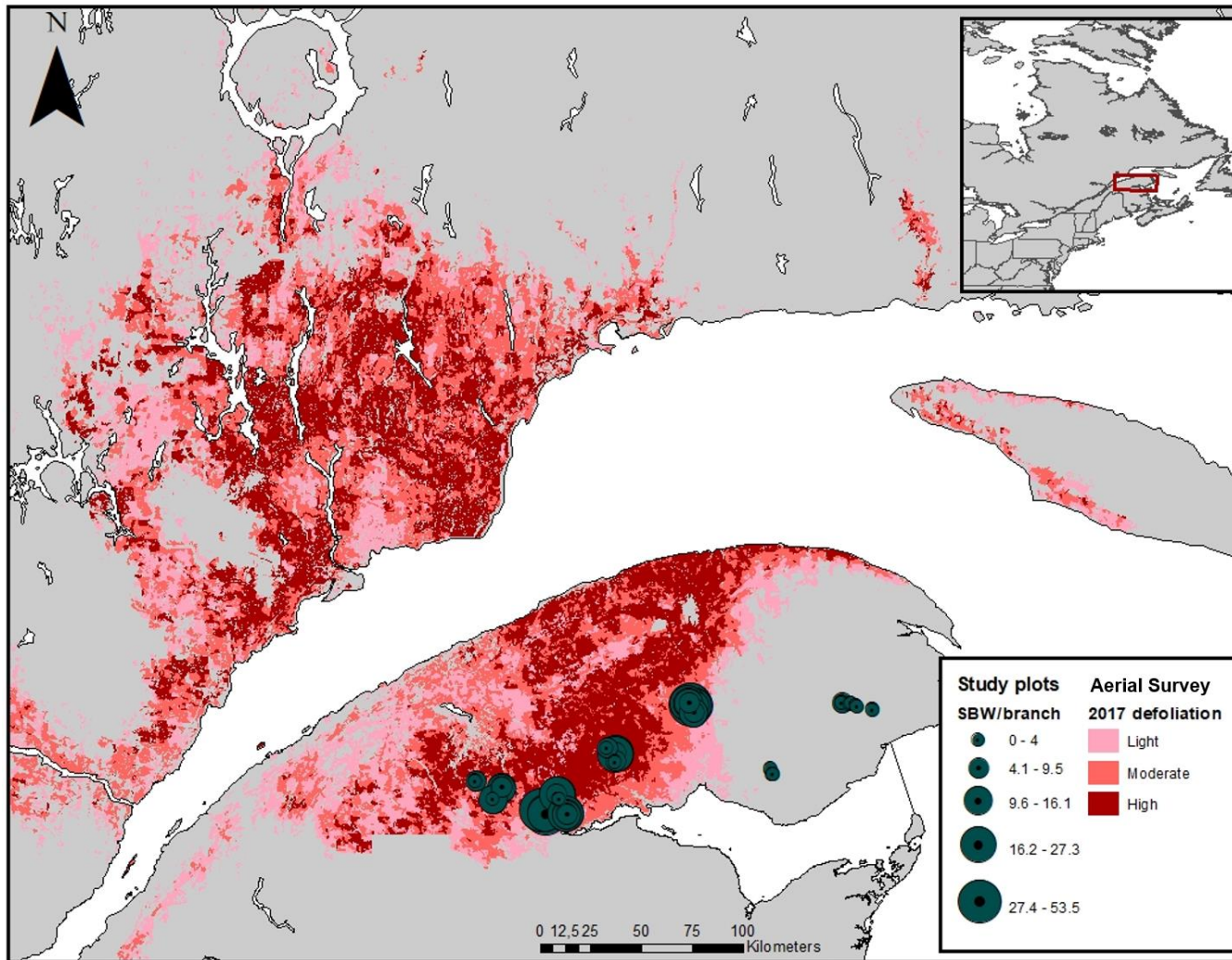


Figure 3.1: Defoliation map based on aerial survey data (MFFP 2017b) and density of SBW larvae at each study plot.

Table 3.1: Description of independent variables included in candidate models.

Variables	Description	Mean \pm SD	Min-max
Basal area of SBW host tree	Plot level basal area of SBW host tree (m ² /ha)	39.71 \pm 9.59	17 - 59
Canopy thickness	Distance between the first branch with foliage and the top of the tree (m)	9.44 \pm 2.33	4.9 - 16.3
% of cumulative defoliation	Percentage of cumulative of the past three years	83.07 \pm 61.81	17.09 - 211.01
Elevation	Mean elevation in a buffer zone of 500m radius (m)	399.89 \pm 97.07	230.70-566.69
Proportion of deciduous tree	Proportion of basal area of deciduous trees	0.12 \pm 0.12	0 - 0.44
Proportion of suitable habitat	Proportion of suitable habitat in a buffer zone of 8km	0.51 \pm 0.14	0.23 - 0.75
SBW	Log (budworm larvae/ branch tip +1)	1.88 \pm 1.13	0 - 3.99

Table 3.2: Return rate of individuals for three species of budworm-linked warblers.

Species of budworm-linked warbler	No. banded in 2017	No. returned in 2018	Return rate (%)	Sample size
Bay-breasted	57	6	10.5	141
Cape May	28	2	7.2	52
Tennessee	32	0	0	41
Total	117	8	5.98	249

Table 3.3 : Delta AICc and weight of each model used to assess the effects of habitat characteristics on the probability of return of a Bay-breasted Warbler. Independent variables are described in the appendix A. “+” symbol represents an addition and “*” symbol represents an addition and “*” symbol represents an interaction. The most parsimonious model is shown in bold.

Hypothesis family	Model ID	Independent variables	ΔAIC_c	weight
SBW	M1	SBW+ Basal area of SBW host trees	5.70	0.036
	M2	SBW + % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees	8.24	0.010
	M3	SBW * % of cumulative defoliation + Basal area of SBW host trees	10.89	0.003
SBW, stand structure and composition	M4	M1 + canopy depth + % of deciduous trees	5.02	0.050
	M5	M2 + canopy depth + % of deciduous trees	7.81	0.012
	M6	M3 + canopy depth + % of deciduous trees	10.57	0.003
SBW and landscape structure	M7	M1 + % of habitat + elevation	4.90	0.053
	M8	M2 + % of habitat + elevation	7.30	0.016
	M9	M3 % of habitat + elevation	10.24	0.003
	M10	SBW * % of habitat + elevation	7.21	0.016
Stand structure and composition	M11	Canopy depth + % deciduous trees + Basal area of SBW host trees	3.81	0.091
Landscape structure	M12	% of habitat + elevation	0.00	0.618
Conspecific attraction	M13	Abundance of BBWA	3.94	0.086

Table 3.4: Summary of the most parsimonious model predicting the return probability of Bay-breasted Warbler. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero are shown in bold.

Variables	β	Standard error	95% CI [lower: upper]	AUC value
% of habitat in – 8 km radius	-13.34	7.92	[-36.13: -2.18]	0.794
Elevation	1.13	1.09	[-0.55: 4.22]	

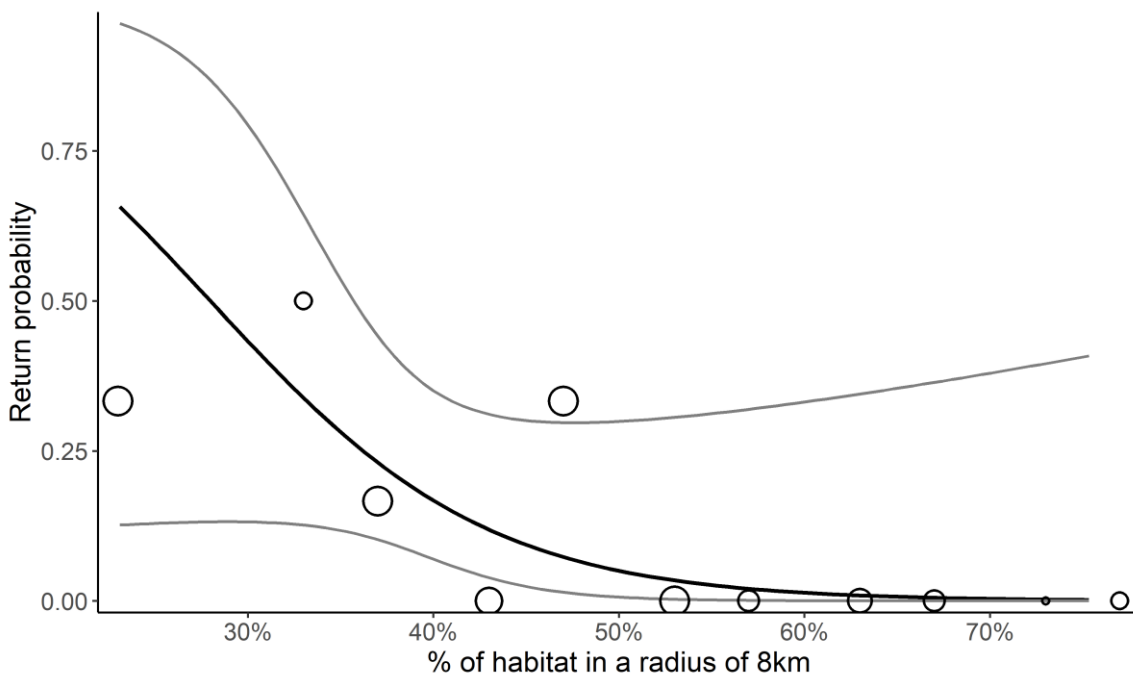


Figure 3.2: Return probability of Bay-breasted Warbler as a function of the percentage of habitat within 8 km as modeled from the most parsimonious model (Table 2.2). Gray lines show the 95% confidence interval. The size of open circles is proportional to the number of overlapping observations.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LE CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Les épidémies de TBE entraînent d'importants changements dans la structure des communautés d'oiseaux insectivores (Holmes *et al.*, 2009). Parmi les espèces favorisées par les épidémies de TBE, les parulines de tordeuse, soit la paruline obscure, la paruline tigrée et la paruline à poitrine baie sont les plus aptes à profiter de l'augmentation larvaire durant les épidémies de TBE (MacArthur, 1958 ; Venier et Holmes, 2010). Contrairement à l'industrie forestière qui est négativement affecté par les épidémies de TBE puisqu'elles affectent la croissance et la survie des espèces d'arbres les plus récoltées, les populations de parulines de tordeuse se retrouvent favorisées. La réponse numérique des parulines de tordeuse est particulièrement impressionnante par son ampleur, mais également pas la vitesse à laquelle ces espèces sont en mesure de détecter les augmentations de densité larvaire. Dès les tout premiers signes d'infestation, le nombre d'individus de paruline de tordeuse augmente de manière importante (Holmes *et al.*, 2009 ; Germain *et al.*, en révision).

De nombreuses années de recherches et de nombreuses études publiées ont permis le développement d'outils permettant le suivi de la progression des épidémies de TBE. Par contre, la détection des stades précoces des épidémies de TBE demeure difficile. La détection de l'accroissement d'une population de TBE endémique pour devenir une population épidémique n'est toujours pas aisé à l'échelle du paysage (Pureswaran *et al.*, 2016 ; Bouchard *et al.*, 2018 ; voir Introduction générale, Tableau 1.1). Peu d'outils permettent une détection à large échelle précise et efficace des premiers stades d'infestation (Pureswaran *et al.*, 2016) et ce, malgré que la détection des premiers stades d'infestation soit primordiale à l'implantation d'un système d'intervention hâtive (MacLean *et al.*, 2019). Il s'avérait donc

essentiel d'investiguer le potentiel des parulines de tordeuse comme espèces indicatrices des stades précoces des épidémies de TBE.

De plus, malgré le fait que l'interaction écologique entre les oiseaux insectivores et les épidémies de TBE intéresse depuis longtemps les écologistes, la compréhension des processus écologiques permettant aux parulines de tordeuse de détecter les tout premiers stades d'infestation de TBE demeurait limitée (Venier et Holmes, 2010 ; Germain *et al.*, en révision). Les mouvements de dispersion jouent très certainement un rôle dans la détection des stades précoces d'infestation par les parulines de tordeuse, mais peu d'information est disponible quant aux distances parcourues lors des mouvements de dispersion des parulines de tordeuse (dispersion natale et dispersion de reproduction), ainsi qu'à propos de leur fidélité au site de reproduction (Baltz et Latta, 1998 ; Venier *et al.*, 2011 ; Rimmer et McFarland, 2012). De manière générale, chez les passereaux migrateurs, les distances parcourues lors de la dispersion natale sont de plus grande envergure que celles parcourues lors de la dispersion de reproduction, mais il demeure qu'aucune information ne permettait jusqu'ici de vérifier si les mouvements de dispersion des parulines de tordeuse suivaient ce patron de mouvements (Baltz et Latta, 1998 ; Venier *et al.*, 2011 ; Rimmer et McFarland, 2012). Il était donc plausible que la détection des stades précoces d'infestation soit principalement réalisée par les jeunes individus lors de leur dispersion natale, mais il importait de vérifier cette hypothèse.

Les objectifs de cette étude étaient par conséquent de déterminer si les parulines de tordeuse sont de bonnes espèces indicatrices des stades précoces d'épidémie de TBE, et de comprendre comment les mouvements de dispersion permettraient aux parulines de tordeuses de détecter les nouveaux foyers d'infestation. Notre étude a non seulement permis d'améliorer les connaissances sur la réponse numérique des parulines de tordeuse aux augmentations de densité larvaire, mais a également permis d'identifier l'espèce, parmi les parulines de tordeuse étudiées, qui semblait avoir la plus grande la capacité d'exploiter les peuplements à faible densité larvaire. Dans un deuxième temps, notre étude a permis d'apporter de nombreuses précisions quant aux mouvements de dispersion de ces espèces en

période épidémique et nous avons également mis en lumière plusieurs mécanismes permettant aux parulines de tordeuse de suivre les épidémies avec autant de précision.

RÉPONSE NUMÉRIQUE DES PARULINES DE TORDEUSE AUX ÉPIDÉMIES DE TBE

L'un des objectifs du premier chapitre de mon étude était de vérifier si les parulines de tordeuses pouvaient être utilisées comme espèces indicatrices des stades précoces des épidémies de TBE en évaluant l'influence de la densité larvaire sur leur abondance. Plusieurs études ont permis de mettre en lumière que ces trois espèces ont des réponses numériques particulièrement importantes aux augmentations de densité larvaire. Par contre, aucune étude, à notre connaissance, n'avait examiné l'influence de la densité larvaire sur l'abondance des parulines de tordeuse le long d'un gradient de densité larvaire. Malgré que les variations dans l'abondance de parulines à poitrine baie observées n'étaient pas très marquées, les résultats du premier chapitre concordent avec ceux d'autres auteurs (Drever *et al.*, 2018 ; Germain *et al.*, en révision) voulant que la paruline à poitrine baie soit l'espèce de paruline de tordeuse ayant la réponse numérique la plus hâtive face aux augmentations de densité larvaire. Les résultats du premier chapitre ont mis en lumière que l'influence de la densité larvaire sur l'abondance de cette paruline est plus importante lorsque les densités larvaires passent de très faibles à modérées, ce qui suggère que la paruline à poitrine baie pourrait détecter les stades précoces des épidémies de TBE. Des comportements de recherche alimentaire plus parcimonieux de recherche alimentaire permettraient à la paruline à poitrine baie de profiter de la disponibilité de larves même à faible densité (MacArthur, 1958). Nos résultats s'arriment donc à ceux qui suggèrent que la paruline à poitrine baie est l'espèce ayant le plus de potentiel à titre d'espèce indicatrice parmi les parulines de tordeuses. De plus, nous avons observé que la réponse numérique de la paruline à poitrine baie avait lieu bien avant que les populations de TBE aient dépassé le seuil démographique d'Allee, c.-à-d. la densité larvaire à partir de laquelle les populations de TBE tendent à devenir épidémiques (Régnière *et al.*, 2013 ; MacLean *et al.*, 2019).

La stratégie d'intervention hâtive des épidémies de TBE repose sur ce seuil d'Allee (Régnière *et al.*, 2013 ; MacLean *et al.*, 2019). L'observation des changements dans la densité des populations de paruline à poitrine baie pourrait éventuellement permettre la détection des stades précoces des épidémies de TBE nécessaires à l'application de cette stratégie. En contrepartie, bien que la réponse de la paruline à poitrine baie à l'augmentation de densité larvaire était la plus hâtive, il demeure que l'ampleur des réponses numériques des trois espèces était beaucoup plus faible qu'anticipée. L'importance des réponses numériques observées dans de précédentes études (MacArthur, 1958 ; Holmes *et al.*, 2009 ; Venier *et al.*, 2009 ; Venier et Holmes, 2010) portait à croire que l'ampleur des réponses numériques seraient tous autant importante dans notre aire d'étude. Néanmoins, les parulines de tordeuse ont des réponses numériques impressionnantes aux augmentations de densité larvaire, mais, tel que noté par Drever *et al.* (2018), les patrons de réponses diffèrent d'une région à l'autre et sont fortement influencés par les modes de propagation des épidémies. Nos résultats concordent avec ceux qui suggèrent que les parulines de tordeuses ont la capacité de détecter des stades précoces des épidémies (Germain *et al.*, en révision) bien que les parulines de tordeuse ne semblent pas être toujours en mesure de bénéficier au maximum des très hautes densités larvaires.

DÉTECTION DES STADES PRÉCOCES DES ÉPIDÉMIES

Le second objectif du premier chapitre était de déterminer si la détection des stades précoces des épidémies de TBE par les parulines de tordeuse est principalement réalisée par les individus nichant pour la première fois durant leur dispersion natale. Tel que nous l'avions prédit, nos résultats suggèrent les mouvements de dispersion natale des parulines à poitrine baie permettent aux individus nichant pour la première de détecter les sites de nidification où l'épidémie ne fait que commencer. Nos résultats montrent que les individus expérimentés sont dominants dans les sites de haute qualité, soit ceux ayant une forte densité larvaire, mais ayant subi peu d'années consécutives de défoliation. Ainsi, les individus nichant pour la première fois sont relégués dans les sites de moins bonne qualité, soit ayant une plus faible

densité larvaire, probablement en raison des comportements despotiques des individus expérimentés. Toutefois, la dominance des individus expérimentés dans les sites de meilleure qualité ne serait pas liée à leur fidélité à leur site de reproduction (voir le Chapitre 2). En effet, les taux de retour des individus à leur site de capture étaient particulièrement faibles en période de reproduction suggérant qu'en période épidémique, les individus expérimentés sont infidèles à leur site de reproduction. Bien que nous n'ayons pas directement mesuré la distance de dispersion des parulines de tordeuse, nos résultats suggèrent que les adultes se dispersent sur de longues distances, mais que l'expérience leur permet d'optimiser la sélection de sites de nidification.

LIMITES DE L'ÉTUDE

Bien que la méthode utilisée pour estimer l'abondance de passereaux par point d'écoute soit couramment utilisée (Bibby *et al.*, 2000 ; Thompson III *et al.*, 2002), nous ne pouvons pas écarter la possibilité que la différence de détection entre les observateurs ait influencé l'amplitude des changements d'abondance. L'expérience de chaque observateur étant variable, une calibration de l'estimation des distances a été réalisée avant de débiter les inventaires, mais il demeure que la perception de l'abondance des parulines de tordeuse pourrait avoir été influencée par l'observateur ayant réalisé le point d'écoute. Cependant, la probabilité que cet effet altère drastiquement l'influence détectée de la densité de TBE sur l'abondance de paruline de tordeuse semble très faible étant donné les précautions prises à ce niveau dans nos analyses (c.-à-d. l'intégration d'un effet aléatoire identifiant l'observateur). Ainsi, l'influence de la variabilité entre les trois observateurs n'aurait eu qu'un effet très mineur sur les résultats obtenus.

Dans un deuxième temps, bien que la méthode utilisée pour évaluer les taux de retour des individus ait pu être plus précise, l'influence d'une épidémie de TBE sur les paramètres démographiques des oiseaux (c.-à-d. des taux de survie et de reproduction élevés) permet de croire que les effets de l'incertitude de cette méthode sur nos résultats sont minimes. La forte

densité de ressources alimentaires pour les parulines de tordeuse permet d'exclure, avec confiance, des taux de retour faibles qui seraient liés à de forts taux de mortalité. L'utilisation de bagues de couleurs ou la réalisation de plusieurs passages pour faire la recherche des individus bagués au même site auraient pu augmenter les probabilités de détection des individus, mais les très faibles taux de retour observés portent à croire que malgré une amélioration des techniques utilisées, les résultats auraient été similaires. Finalement, notre étude n'a pas documenté de véritables mouvements de dispersion ni de taux de succès de reproduction des individus, ce qui aurait nécessité davantage de ressources logistiques. Toutefois, l'utilisation de la structure d'âge des populations de paruline de tordeuse était l'approche la plus robuste et efficace pour supposer avec confiance l'implication des mouvements de dispersion dans la détection des stades précoces d'épidémie par les parulines de tordeuse.

IMPLICATIONS POUR LA DÉTECTION DES STADES PRÉCOCES DES ÉPIDÉMIES DE TBE

Mon projet de maîtrise a comme principale contribution appliquée en écologie l'amélioration des connaissances sous-jacentes à l'utilisation des parulines de tordeuse comme espèces indicatrices des stades précoces des épidémies de TBE. L'application de la stratégie hâtive d'intervention pour le contrôle des épidémies de TBE repose sur la détection des stades précoces des infestations (MacLean *et al.*, 2019). L'utilisation d'espèces indicatrices pourrait simplifier le processus de détection des stades précoces d'épidémie de TBE. Nos résultats ont permis de constater que la paruline à poitrine baie semble être l'espèce ayant le plus de potentiel pour faire office d'espèce indicatrice. La paruline à poitrine baie semble avoir la capacité de suivre les épidémies, mais il est par contre difficile pour l'instant d'établir un seuil d'abondance pour cette espèce qui traduirait un changement dans la densité larvaire vers la phase épidémique. Les variations dans l'abondance de parulines à poitrine baie observées n'étant pas très marquées, la création d'un outil de détection est pour l'instant compromise. Davantage de connaissances sont nécessaires relativement à l'influence de la densité larvaire sur la paruline à poitrine baie et, plus spécifiquement, à l'influence de

l'historique de l'épidémie sur l'abondance de parulines à poitrine baie. Néanmoins, nos résultats concordent avec ceux d'autres études (Drever *et al.*, 2018 ; Germain *et al.*, en révision) et valident l'idée selon laquelle la paruline à poitrine baie puisse être une espèce indicatrice des stades précoces des épidémies de TBE.

IMPLICATIONS THÉORIQUES DE L'ÉTUDE

Les parulines forestières représentent un important groupe d'oiseaux pour lequel les informations connues sur la biologie et l'écologie sont souvent généralisées d'une espèce à l'autre. L'histoire naturelle des différentes espèces de ce groupe n'étant pas toujours bien connue, l'extrapolation à partir d'informations obtenues sur d'autres espèces est commune et permet souvent le développement d'hypothèses là où les connaissances sont limitées. Par contre, nos résultats montrent que ce type de généralisation n'est pas toujours adéquat. Les patrons de dispersion de la paruline à poitrine baie, de la paruline tigrée et de la paruline obscure en période épidémique sont différents de ceux de la majorité des parulines forestières (Greenwood et Harvey, 1982 ; Hallworth *et al.*, 2008 ; Tittler *et al.*, 2009). Nos résultats ont permis de mettre en lumière que la fidélité au site de reproduction n'est peut-être pas toujours la stratégie la plus appropriée, et ce même lorsque les conditions environnementales sont adéquates. L'infidélité au site de reproduction ou domaine vitaux a été démontré chez plusieurs espèces (Lafontaine *et al.*, 2017 ; Lepage *et al.*, 1996), souvent lorsque la compétition devient trop forte (Tryjanowski *et al.*, 2007), mais également lorsque la distribution des ressources varie dans le temps et l'espace (Edwards *et al.*, 2009). Lorsque la distribution des ressources varie ainsi (p.ex., durant une épidémie de TBE), l'hétérogénéité du territoire peut favoriser l'expression de l'infidélité au site de reproduction à titre de stratégie adaptative (Edwards *et al.*, 2009 ; Lafontaine *et al.*, 2017).

Nos résultats ont également permis de mettre en lumière un mécanisme important de la détection des stades précoces des épidémies de TBE par les parulines de tordeuse. La variabilité dans la taille des couvées expliquerait pourquoi les populations de parulines de

tordeuse peuvent augmenter rapidement durant une épidémie de TBE (MacArthur, 1958 ; Venier et Holmes, 2010), mais les mouvements de dispersion permettraient aussi la détection des tout premiers stades d'infestation et la concentration d'individus dans les sites optimaux. Les faibles taux de retour observés chez les parulines de tordeuse en période épidémique en dépit d'une recherche intensive d'individus bagués constituent une contribution majeure de cette étude pour nos connaissances à la fois théoriques et appliquées sur ce système. La dominance des parulines à poitrine baie expérimentées suggérée par nos résultats concorde avec l'observation de ce phénomène chez d'autres espèces de parulines (Pärt, 2001 ; Sherry et Holmes, 1989), mais peu d'études avaient supposé un tel comportement despotique des individus expérimentés en territoire leur étant inconnu. Ainsi, bien que le phénomène de « *win stay – lose switch* » a été rapporté dans plusieurs situations, soit l'influence du succès reproducteur sur la fidélité au site de reproduction des individus (Hoover, 2003 ; Schlossberg, 2009), notre étude suggère qu'elle ne s'applique pas en période épidémique chez les parulines de tordeuse.

PERSPECTIVES

En conclusion, notre étude traitant de l'influence des épidémies de TBE sur les parulines de tordeuse a permis de mettre en lumière l'importance de la densité larvaire dans le processus de sélection de sites de nidification des parulines à poitrine baie durant une épidémie de TBE. Nos résultats suggèrent que la paruline à poitrine baie est l'espèce la mieux adaptée aux épidémies de TBE parmi les trois espèces étudiées, mais que le type de réponse face aux changements de densité larvaire varie avec l'âge des individus. Nos résultats permettent d'améliorer la compréhension d'un des mécanismes favorisant la détection des stades précoces d'infestation par les parulines à poitrine baie, mais surtout d'améliorer la stratégie d'utilisation d'espèces indicatrice dans la détection des stades précoces d'épidémie de TBE. Considérant que l'observation des changements dans l'abondance de paruline à poitrine baie pourrait éventuellement permettre la détection des stades précoces des épidémies de TBE, mais permettrait également d'approfondir les connaissances sur

l'influence des épidémies de TBE sur cette espèce et plusieurs autres, le développement d'un outil précis testant clairement l'utilisation de cette espèce comme espèce indicatrice est primordial. De futures études devraient porter une attention particulière sur l'influence du développement et du mode de dispersion des épidémies sur l'abondance des parulines de tordeuse. Pour ce faire, l'étude de l'influence de la densité larvaire sur les parulines de tordeuse devrait être faite dans un gradient spatial plus large et en considérant la variation épidémique géographique. Il pourrait également être intéressant d'observer l'influence des épidémies de TBE sur les populations d'oiseau là où la paruline à poitrine baie n'est pas actuellement présente. Dans un contexte de changements climatiques, si les épidémies de TBE tendent à atteindre des peuplements plus nordiques, les espèces pouvant éventuellement jouer le rôle d'indicateur pourrait être des espèces différentes. Ainsi, le suivi de l'influence des épidémies de TBE sur les parulines de tordeuse, et les autres espèces d'oiseau forestier, est donc primordial et permettra le développement de meilleure stratégie d'aménagement forestier cohabitant avec les épidémies de TBE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATTIWILL, P. M. (1994). The Disturbance of Forest Ecosystems - The Ecological Basis For Conservation Management. *Forest Ecology and Management*, 63 (2-3), 247-300. doi: 10.1016/0378-1127(94)90114-7
- BALTZ, M. et LATTA, S. (1998). Cape May Warbler (*Setophaga tigrina*), version 2.0. In The Birds of North America (A.F. Poole and F.B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology. *Cornell Lab of Ornithology*, Cornell Lab Ornithol. Récupéré de <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/camwar/introduction>
- BASKERVILLE, G.L. (1975). Spruce budworm: super silviculturist. *The Forestry Chronicle*, (4), 138-140. doi: 10.5558/tfc51138-4
- BERGERON, Y., ENGELMARK, O., HARVEY, B., MORIN, H. et SIROIS, L. (1998). Key issues in disturbance dynamics in boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9 (4), 464-468. doi: 10.1111/j.1654-1103.1998.tb00931.x
- BIBBY, C.J., BURGESS, N. D., HILL, D. A. et MUSTOE, S. (2000). *Bird census techniques* (Elsevier).
- BOLGIANO, N.C. (2004). Changes in Boreal bird irruptions in Eastern North America relative to the 1970s spruce budworm infestation. *American Birds*, 54, 26-33.
- BONTE, D., VAN DYCK, H., BULLOCK, J.M., COULON, A., DELGADO, M., GIBBS, M. et TRAVIS, J.M.J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87 (2), 290-312. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x
- BOUCHARD, M., MARTEL, V., REGNIERE, J., THERRIEN, P. et CORREIA, D.L.P. (2018). Do natural enemies explain fluctuations in low-density spruce budworm

- populations? *Ecology*, 99 (9), 2047-2057. doi: 10.1002/ecy.2417
- BOUCHARD, M., RÉGNIÈRE, J. et THERRIEN, P. (2017). Bottom-up factors contribute to large-scale synchrony in spruce budworm populations. *Canadian Journal of Forest Research*, 48, 277-284. doi: 10.1139/cjfr-2017-0051
- BOULANGER, Y., DELISLE, J., RHAINDS, M., ST-AMANT, R., RÉGNIÈRE, J. et BÉCHARD, A. (2019). The use of large helicopter-towed nets to sample mass-dispersing spruce budworm moths. Dans *SERG International 2019 Workshop Proceedings*. doi: 10.1139/x03-269
- BOULANGER, Y., FABRY, F., KILAMBI, A., PURESWARAN, D.S., STURTEVANT, B.R. et SAINT-AMANT, R. (2017). The use of weather surveillance radar and high-resolution three dimensional weather data to monitor a spruce budworm mass exodus flight. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234-235, 127-135. doi: 10.1016/j.agrformet.2016.12.018
- BURGER, J. (2007). Bioindicators: Types, Development, and Use in Ecological Assessment and Research. *Environmental Bioindicators*, 1 (1), 22-39. doi: 10.1080/15555270590966483
- CARIGNAN, V. et VILLARD, M.-A. (2002). Selectin indicator species to monitor ecological integrity : A review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78 (1), 45-61. doi: 10.1023/A:1016136723584
- CARO, T. (2010). *Conservation by Proxy: Indicator, Umbrella, Keystone, Flagship, and Other Surrogate Species*. Island (Island Pre).
- CRAWFORD, H.S. et JENNINGS, D.T. (1989). Predation by Birds on Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana* : Functional , Numerical , and Total Responses. *Ecology*, 70 (1), 152-163.
- DALE, S., LUNDE, A. et STEIFETTEN, Ø. (2004). Longer breeding dispersal than natal

- dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral Ecology*, 16 (1), 20-24. doi: 10.1093/beheco/arh129
- DALE, S., STEIFETTEN, O., OSIEJUK, T.S., LOSAK, K. et CYGAN, J.P. (2006). How do birds search for breeding at the landscape level? Interpatch movements of male ortolan buntings. *Ecography*, 6, 886-898.
- DANCHIN, E. et CAM, E. (2002). Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51 (2), 153-163. doi: 10.1007/s00265-001-0423-5
- DREVER, M.C., MACLEAN, D.A., SMITH, A.C., VENIER, L.A. et SLEEP, D.J.H. (2018). Scale effects of spruce budworm outbreaks on boreal warblers in eastern Canada. *Ecology and Evolution*, 8 (0), 7334-7345. doi: 10.1002/ece3.4244
- EDWARDS, M.A., NAGY, J.A. et DEROCHE, A.E. (2009). Low site fidelity and home range drift in a wide-ranging, large Arctic omnivore. *Animal Behaviour*, 77 (1), 23-28. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.09.025
- FLEMING, R.A. (2000). Climate change and insect disturbance regimes in Canada's boreal forest. *World Resource Review*, 12 (3).
- FRASER, R.H. et LATIFOVIC, R. (2005). Mapping insect-induced tree defoliation and mortality using coarse spatial resolution satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 26 (1), 193-200. doi: 10.1080/01431160410001716923
- FRETWELL, S.D. et LUCAS, H.L.J. (1968). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*.
- GERMAIN, M., DE GRANDPRÉ, L., DESROCHERS, M., PATRICK, J., VEPAKOMMA, U., POULIN, J.-F., et VILLARD, M.-A. (en révision). Insectivorous songbirds as early indicators of future defoliation by spruce budworm.

- GREENBANK, D.O. (1957). The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. *Can. Ent.*, 97 (331), 1077-1089.
- GREENWOOD, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28 (1960), 1140-1162. doi: [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5)
- GREENWOOD, P.J. et HARVEY, P.H. (1982). The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 1-21. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>
- HAAS, C.A. (1998). Effects of Prior Nesting Success on Site Fidelity and Breeding Dispersal : An Experimental Approach. *The Auk*, 115 (4), 929-936.
- HACHÉ, S. et VILLARD, M.-A. (2010). Age-specific response of a migratory bird to an experimental alteration of its habitat. *Journal of Animal Ecology*, 79 (4), 897-905. doi: [10.1111/j.1365-2656.2010.01694.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01694.x)
- HALLWORTH, M., UELAND, A., ANDERSON, E.R., LAMBER, J.D. et REITSMA, L. (2008). Habitat selection and site fidelity of Canada warblers (*Wilsonia Canadensis*) in central New Hampshire. *The Auk*, 11 (1), 125-139. doi: [10.1525/auk.2008.07115](https://doi.org/10.1525/auk.2008.07115)
- HENNIGAR, C.R., ERDLE, T.A., GULLISON, J.J. et MACLEAN, D.A. (2013). Re-examining wood supply in light of future spruce budworm outbreaks: A case study in New Brunswick. *Forestry Chronicle*, 89 (1), 42-53. doi: [10.5558/tfc2013-010](https://doi.org/10.5558/tfc2013-010)
- HENNIGAR, C.R., MACLEAN, D.A., QUIRING, D.T. et KERSHAW, J.A. (2008). Differences in Spruce budworm defoliation among Balsam Fir and White, Red, and black spruce. *Forest science*, 54 (2). doi: <https://doi.org/10.1093/forestscience/54.2.158>
- HOLMES, R.T., KAISER, S.A., RODENHOUSE, N.L., SILLETT, T.S., WEBSTER, M.S., PYLE, P. et PATTEN, M.A. (2017). Black-throated Blue Warbler (*Setophaga caerulescens*), version 3.0. In *The Birds of North America* (P.G. Rodewald, Editor).

- Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. Dans *In The Birds of North America* (P.G. Rodewald, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. Récupéré de <https://doi.org/10.2173/bna.btbwar.03>
- HOLMES, S.B., SANDERS, C.J., FILLMAN, D.R. et WELSH, D.A. (2009). Changes in a Forest Bird Community During an Outbreak Cycle of the Spruce Budworm in Northwestern Ontario. *Bird population*, (9), 13-28.
- HOOVER, J.P. (2003). Decision Rules for Site Fidelity in a Migratory Bird , the Prothonotary Warbler. *Ecology*, 84 (2), 416-430.
- HOWLETT, J.S. et STUTCHBURY, B.J.M. (2003). Determinants of between-season site, territory and mate fidelity in Hooded warblers (*Wilsonia citrina*). *The Auk*, 120 (2), 457-465.
- KNEESHAW, D. (2001). Are non-fire disturbances important to boreal forest dynamics? *Recent research developements in ecology*, 43-58.
- KNEESHAW, D., HARVEY, B.D., REYES, G.P., CARON, M.N. et BARLOW, S. (2011). Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology and Management*, 262 (3), 482-490. doi: 10.1016/j.foreco.2011.04.014
- KNEESHAW, D., STURTEVANT, B.R., COOK, B., WORK, T., PURESWARAN, D.S., DE GRANDPRÉ, L. et MACLEAN, D.A. (2015). Insect disturbances in forest ecosystems. Dans *Rootledge Handbook of forest ecology* (vol. 1, p. 652). doi: 10.1145/2505515.2507827
- LAFONTAINE, A., DRAPEAU, P., FORTIN, D. et ST-LAURENT, M.-H. (2017). Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology*, 86 (3), 624-633. doi: 10.1111/1365-2656.12645
- LEGAULT, S. et JAMES, P.M.A. (2018). Parasitism rates of spruce budworm larvae:

- Testing the enemy hypothesis along a gradient of forest diversity measured at different spatial scales. *Environmental Entomology*, 47 (5), 1083-1095. doi: 10.1093/ee/nvy113
- LEPAGE, D., GAUTHIER, G. et REED, A. (1996). Breeding-site infidelity in greater snow geese: A consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology*, 74 (10), 1866-1875. doi: 10.1139/z96-210
- MACARTHUR, R.H. (1958). Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39 (4), 599-619. doi: 10.2307/1931600
- MACKINNON, W.E. et MACLEAN, D.A. (2004). Effects of surrounding forest and site conditions on growth reduction of balsam fir and spruce caused by spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 2351-2362. doi: 10.1139/x04-115
- MACLEAN, D.A. (1980). Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: A review and discussion. *The Forestry Chronicle*, 56 (October), 213-221. doi: 10.5558/tfc56213-5
- MACLEAN, D.A., AMIRAUT, P., AMOS-BINKS, L., CARLETON, D., HENNIGAR, C., JOHNS, R. et RÉGNIÈRE, J. (2019). Positive results of an early intervention strategy to suppress a spruce budworm outbreak after five years of trials. *Forests*, 10 (5). doi: 10.3390/f10050448
- MACLEAN, D.A et MACKINNON, W.E. (1996). Accuracy of aerial sketch-mapping estimates of spruce budworm defoliation in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research*, 26 (2099-2108).
- MFFP. (2015). *L'aménagement forestier dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette : Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts privées*. Ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs.
- MORIN, H., LAPRISE, D., SIMARD, A.-A. et AMOUCHE, S. (2008). Régime des épidémies

de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (chap. Chapitre 7, p. 165-192). Québec, Canada : Presses de l'Université du Québec.

MORRIS, R. ., CHESHIRE, W.F., MILLER, C.A. et MOTT, D.G. (1958). The numerical Response of avian and mammalian predator during a gradation of the spruce budworm. *Ecology*, 39 (23), 487-494. doi: <https://doi.org/10.2307/1931758>

MORRIS, R.F. (1963). The Dynamics of Epidemic Spruce Budworm Populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 95 (S31), 1-12. doi: 10.4039/entm9531fv

MORSE, D.H. (1978). Populations of Bay-breasted and Cape May Warblers during an outbreak of the spruce budworm. *The Wilson Bulletin*, 90 (3), 404-413.

PÄRT, T. (2001). The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Animal Behaviour*, 62 (2), 379-388. doi: 10.1006/anbe.2001.1754

PÄRT, T., ARLT, D., DOLIGEZ, B., LOW, M. et QVARNSTRÖM, A. (2011). Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. *Journal of Animal Ecology*, 80 (6), 1227-1235. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01854.x

PIPER, W.H. (2011). Making habitat selection more « familiar »: A review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 (7), 1329-1351. doi: 10.1007/s00265-011-1195-1

PONCHON, A., ILISZKO, L., GRÉMILLET, D., TVERAA, T. et BOULINIER, T. (2017). Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. *Animal Behaviour*, 124, 183-191. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.12.017

PURESWARAN, D.S., JOHNS, R., HEARD, S.B. et QUIRING, D. (2016). Paradigms in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) population ecology: A century of debate. *Environmental Entomology*, 45 (6), 1333-1342. doi: 10.1093/ee/nvw103

- RAFFA, K.F., AUKEMA, B.H., BENTZ, B.J., CARROLL, A.L., HICKE, J.A., TURNER, M.G. et ROMME, W.H. (2008). Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 58 (6), 501-517. doi: 10.1641/B580607
- RAHIMZADEH-BAJGIRAN, P., WEISKITTEL, A.R., KNEESHAW, D. et MACLEAN, D.A. (2018). Detection of annual spruce budworm defoliation and severity classification using Landsat imagery. *Forests*, 9 (6), 1-17. doi: 10.3390/f9060357
- RÉGNIÈRE, J., BECHARD, A., DELISLE, J., JOHNS, R., LABRECQUE, A., MARTEL, V. et VANFRANKENHUYZEN, K. (2014). Les fondements d'une stratégie d'intervention hâtive contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Dans *Acte du colloque : Tordeuse des bourgeons de l'épinette, Faire face à la nouvelle épidémie*.
- RÉGNIÈRE, J., DELISLE, J., BAUCE, E., DUPONT, A., THERRIEN, P., KETTELA, E. G. et VANFRANKENHUYZEN, K. (2001). Understanding of Spruce Budworm Population Dynamics : Development of Early Intervention Strategies. Dans *Boreal odyssey : Proceedings of the North American Forest Insect Work Conference* (p. 55-68). Edmonton.
- RÉGNIÈRE, J., DELISLE, J., PURESWARAN, D.S. et TRUDEL, R. (2013). Mate-finding allee effect in spruce budworm population dynamics. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146 (1), 112-122. doi: 10.1111/eea.12019
- RHAINDS, M., THERRIEN, P. et MORNEAU, L. (2016). Pheromone-based monitoring of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae in relation to trap position. *Journal of Economic Entomology*, 109 (2), 717-723. doi: 10.1093/jee/tov393
- RIMMER, C.C. et MCFARLAND, K.P. (2012). Tennessee Warbler (*Oreothlypis peregrina*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F.Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology. Dans *Cornell Lab of Ornithology*. Ithaca, NY. Récupéré de <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/tenwar/introduction>

- ROYAMA, A.T., MACKINNON, W.E., KETTELA, E.G., et CARTER, N.E. (2005). Analysis of Spruce Budworm Outbreak Cycles in New Brunswick , Canada , Since 1952. *Ecology*, 86 (5), 1212-1224.
- ROYAMA, T. (2005). Moran Effect on Nonlinear Population Processes. *Ecological Monographs*, 75 (2), 277-293.
- ROYAMA, T., EVELEIGH, E.S., MORIN, J.R.B., POLLOCK, S.J., MCCARTHY, P.C., MCDOUGALL, G.A. et LUCAROTTI, C.J. (2017). Mechanisms underlying spruce budworm outbreak processes as elucidated by a 14-year study in New Brunswick, Canada. *Ecological Monographs*, 87 (4), 600-631. doi: 10.1002/ecm.1270
- SCHLOSSBERG, S. (2009). Site Fidelity of Shrubland and Forest Birds. *The Condor*, 111 (2), 238-246. doi: 10.1525/cond.2009.080087
- SEDLÁČEK, O., FUCHS, R., SEDLÁČEK, O. et FUCHS, R. (2008). Breeding Site Fidelity in Urban Common Redstarts *Phoenicurus phoenicurus*. *Ardea*, 96 (2), 261-269. doi: 10.5253/078.096.0211
- SHERRY, T.W., HOLMES, P., PYLE, P. et PATTEN, M.A. (2016). American Redstart (*Setophaga ruticilla*), version 3.0. In *The Birds of North America* (P.G.Rodewald Editor). Dans *Cornell Lab of Ornithology*. Récupéré de <https://doi.org/10.2173/bna.amered.03>
- SHERRY, T.W. et HOLMES, R.T. (1989). Age-Specific Social-Dominance Affects Habitat Use by Breeding American Redstarts (*Setophaga-Ruticilla*) - a Removal Experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25 (5), 327-333.
- SIDDIG, A.A.H., ELLISON, A.M., OCHS, A., VILLAR-LEEMAN, C. et LAU, M.K. (2017). How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change ? *Ecological Indicators*, 60, 223-230. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.06.036
- STURTEVANT, B.R., COOKE, B.J., KNEESHAW, D. et MACLEAN, D.A. (2015).

Modeling Insect Disturbance Across Forested Landscapes : Insights from the Spruce Budworm. Dans *Simulation Modeling of Forest Landscape Disturbances* (p. 93-126).

THÉRIAULT, S., VILLARD, M.-A. et HACHE, S. (2012). Habitat selection in site-faithful ovenbirds and recruits in the absence of experimental attraction. *Behavioral Ecology*, 23 (6), 1289-1295. doi: 10.1093/beheco/ars119

THOMPSON III, F.R., BURHANS, D.E. et ROOT, B. (2002). Effects of Point Count Protocol on Bird Abundance and Variability Estimates and Power to Detect Population Trends. *Journal of Field Ornithology*, 73 (2), 141-150. doi: 10.1648/0273-8570-73.2.141

TITTLER, R., VILLARD, M.-A. et FAHRIG, L. (2009). How far do songbirds disperse? *Ecography*, 32 (6), 1051-1061.

TRYJANOWSKI, P., GOŁAWSKI, A., KUŹNIAK, S., MOKWA, T. et ANTCZAK, M. (2007). Disperse or Stay? Exceptionally High Breeding-Site Infidelity in the Red-Backed Shrike *Lanius collurio*. *Ardea*, 95 (2), 316-320. doi: 10.5253/078.095.0214

VAILLANCOURT, M.-A., DE GRANDPRE, L., GAUTHIER, S., LEDUC, A., KNEESHAW, D., CLAVEAU, Y. et BERGERON, Y. (2008). Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (chap. Chapter 2, p. 41-59). Québec : Presses de l'Université du Québec.

VENIER, L.A. et HOLMES, S.B. (2010). A review of the interaction between forest birds and eastern spruce budworm. *Environmental Reviews*, 18, 191-207. doi: 10.1139/A10-009

VENIER, L.A., HOLMES, S.B. et WILLIAMS, J.M. (2011). Bay-breasted Warbler (*Setophaga castanea*), version 2.0. In *The Birds of North America* (A.F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology. Dans *Cornell Lab of Ornithology*. Ithaca, NY. Récupéré de <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/babwar/introduction>

- VENIER, L.A., PEARCE, J.L., FILLMAN, D.R., MCNICOL, D.K. et WELSH, D.A. (2009). Effects of Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreaks on boreal mixed-wood bird communities. *Avian Conservation and Ecology*, 4 (1), 3. doi: 3
- WILLIAMS, D.W. et LIEBHOLD, A.M. (2000a). Spatial scale and the detection of density dependence in spruce budworm outbreaks in eastern North America. *Oecologia*, 124 (4), 544-552. doi: 10.1007/s004420000412
- WILLIAMS, D.W., et LIEBHOLD, A.M. (2000b). Spatial synchrony of spruce budworm outbreaks in eastern North America. *Ecology*, 81 (10), 2753-2766.
- ZHANG, B., MACLEAN, D.A., JOHNS, R.C. et EVELEIGH, E.S. (2018). Effects of hardwood content on balsam fir defoliation during the building phase of a spruce budworm outbreak. *Forests*, 9 (9), 1-15. doi: 10.3390/f9090530

