

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**EFFETS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LA
PHÉNOLOGIE PRINTANIÈRE DE L'AVIFAUNE DU
QUÉBEC**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats (profil
recherche) en vue de l'obtention du grade de maître en sciences

PAR

© XAVIER W. FRANCOEUR

Mai 2012

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.

Composition du jury :

Pr. Joël Bêty, président du jury, UQAR

Pr. Dominique Berteaux, directeur de recherche, UQAR

Pr. Louis Imbeau, examinateur externe, UQAT

Dépôt initial le 16 janvier 2012

Dépôt final le 14 mai 2012

À la Nature, qui se laisse
découvrir pour qui veut bien la
regarder...

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier Dominique Berteaux, sans qui cette aventure n'aurait été possible. Un homme d'une grande vision, qui sait guider sans forcer, inspirer sans imposer, échanger sans monologuer, motiver sans opprimer. Témoin du bachelier devenant maître, il sait respecter l'évolution de l'étudiant au travers des différentes étapes de notre apprentissage scientifique, mais aussi humain.

J'aimerais aussi remercier les personnes suivantes. Nicolas Casajus, qui fut un précieux allié, qui a participé à toutes les étapes du projet, qui a été de toutes les tempêtes de cerveaux et qui a rendu possible l'analyse d'ÉPOQ au travers de centaines de lignes de code. Tu m'as été indispensable pour tes connaissances scientifiques, mais c'est pour ton être et ta philosophie que je t'ai apprécié. Jacques Larivée, qui nous a donné de bon cœur la clef d'ÉPOQ, mais aussi de l'encyclopédie de ses connaissances. Un grand homme, qui m'a marqué par sa générosité et son écoute. À chaque trouvaille, à chaque doute, à chaque interrogation, il a été là pour moi, partageant son savoir, son expérience et sa perspective autant sur la science que sur la vie et le monde. Jacques Francoeur, qui m'a donné le recul sur les événements, la force de me tenir droit et la volonté de partager avec la société, pour la changer pour le mieux, et ce, malgré les obstacles. Manon Denicourt, qui m'a donné l'indépendance d'esprit, mais surtout une imagination plus que fertile. Je sais très bien que ces deux traits me suivent et constituent le château fort de mes succès. Ensemble, mes parents m'ont offert cette précieuse curiosité, le goût de comprendre le monde et l'envie d'explorer, d'aller vers l'inconnu. J'aimerais remercier spécialement et chaleureusement Benoit Laliberté pour avoir exploré et défriché avec autant d'efficacité et d'élégance le potentiel phénologique d'ÉPOQ. Merci à Alain Caron pour sa rigueur scientifique, pour m'avoir fait progresser comme écologue et pour son aide dans les analyses. Merci à tous les

membres de CC-Bio pour leurs idées et les bons moments partagés, pour l'effervescence d'un groupe de scientifiques ayant un but commun. Merci au Lab Bêty-Berteaux pour les conseils et les idées partagées. J'aimerais de plus remercier EnviroNord et le Fonds commémoratif Orville Erickson et l'UQAR pour le soutien financier. Merci au Regroupement Québec oiseaux, pour son ouverture et son implication envers le projet CC-Bio, et conséquemment pour mon projet. Un remerciement tout spécial pour les membres du Jury, Joël et Louis, pour avoir substantiellement amélioré la qualité du travail par leurs commentaires et suggestions.

Je remercie la vie d'avoir mis Malie sur mon chemin. Cette maîtrise se voulait principalement un travail d'ordinateur pour un jeune aventurier en mal d'aventures et d'exploration. Malie a été une source de bonheur, d'aventure et de moments forts, une partenaire de Nature comme pour le reste de la vie. Elle a su me garder près de mes rêves, de l'important, de l'essentiel.

Enfin, je réserve ces dernières lignes pour remercier chacun des milliers d'ornithologues, naturalistes et coordonnateurs régionaux qui ont contribué à ÉPOQ. Non seulement sans vous ce projet n'aurait jamais pu exister, mais il rend possible la réponse à des centaines de questions scientifiques. Votre contribution, aussi vaste ou modeste soit-elle, permet et continuera à permettre de repousser les limites de la connaissance scientifique, mais rend aussi possible d'effectuer un suivi des populations qui est capital pour la conservation des oiseaux et du monde aviaire dans son ensemble. Bien que ce mémoire traite d'ÉPOQ avec la froideur, la rigueur et le détachement impersonnel de la méthode scientifique, chaque feuillet possède son histoire propre et personnelle, l'histoire d'un endroit et d'un moment précis où la Nature a été observée par un œil intéressé. Chaque histoire a un auteur, un amoureux du monde naturel en chair, en os et en explorations...

... Et j'ai eu l'honneur, l'instant d'un moment, d'avoir ce recueil d'histoires naturelles en ma possession.

AVANT-PROPOS

D'aussi longtemps que je puisse me rappeler, la Nature a fait partie de ma vie. Une enfance à la Rousseau à explorer les forêts, à attraper des écrevisses, à me baigner dans les lacs et rivières du Québec, à regarder pendant des heures la petite vie d'une souche retournée, à grimper aux arbres et à observer un millier d'autres choses encore. Quelques années plus tard, fort d'une curiosité insatiable sur le monde, j'ai alors entrepris des études en sciences, puis en Écologie. Je savais dès lors que je passerais ma vie à essayer de connaître et comprendre la vie. Que de cette curiosité qui m'habite, je pouvais en faire un métier et une vie. De l'étudiant enthousiaste et passionné que j'étais, je finis mon baccalauréat plus assoiffé de connaissances que jamais.

Généraliste et de par mes intérêts multiples et multidisciplinaires, la biogéographie, l'étude de la biodiversité et les changements climatiques avaient semé de fertiles graines dans mon esprit. Entre deux cours, lors de mes escapades en nature ou dans le confort de mon modeste appartement, ces concepts faisaient leur chemin, les hypothèses émergeaient et même certains détails méthodologiques d'un plan d'échantillonnage potentiel se structuraient autour d'une idée, d'un projet. C'était clair, sans trop savoir où, ni comment, je voulais être témoin des effets des changements climatiques sur la biodiversité et les organismes du Québec, les décrire et les documenter. Cette idée m'habitait.

Puis, lors d'un inventaire de hiboux en pleine nuit d'un hiver rigoureux, une collègue me parla d'une offre de maîtrise sur les changements climatiques et les oiseaux...

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article rédigé en anglais destiné à être soumis à la revue scientifique *Ecology*, accompagné d'une introduction et d'une conclusion générale écrites en français, fournissant au lecteur un complément d'information sur le sujet

d'étude. Les coauteurs de l'article (Dominique Berteaux, Nicolas Casajus et Jacques Larivée) ont contribué à l'élaboration de l'étude et ont révisé le manuscrit. Cependant, celui-ci doit être considéré comme le mémoire de l'étudiant.

Cette étude s'inscrit dans le volet phénologique du Projet CC-Bio (Projet sur les effets des changements climatiques sur la biodiversité du Québec) (Berteaux et *al.* 2010)¹. L'objectif de CC-Bio est de prédire les effets potentiels des changements climatiques sur la répartition et l'abondance d'une grande panoplie d'espèces animales et végétales du Québec. CC-Bio a pour but d'alimenter les stratégies régionales d'adaptation au changement climatique en ce qui concerne la conservation de la biodiversité. Nous avons utilisé les meilleures données disponibles et des techniques statistiques hautement raffinées pour créer des modèles quantitatifs représentant les relations complexes qui existent entre la répartition des espèces et leur environnement. Nous avons suivi trois étapes :

1) Nous avons évalué comment la phénologie (le moment de l'année où les espèces migrent, fleurissent, etc.) et la répartition des espèces ont été affectées par les changements climatiques récents.

2) Nous avons construit, à partir des variables climatiques et environnementales qui influencent la répartition des espèces, des modèles de niche écologique pour une grande variété de plantes et d'animaux parmi lesquels des arbres, autres plantes vasculaires, amphibiens, reptiles, et oiseaux. Nous avons combiné cette information avec des modèles climatiques régionaux pour projeter les futures répartitions des espèces.

3) En nous basant sur les résultats des deux étapes précédentes, nous nous sommes concentrés sur des espèces et des régions du Québec particulièrement sensibles au changement climatique, afin de développer des stratégies de conservation de la biodiversité adaptées à l'incontournable réalité des changements climatiques.

¹ Voir aussi www.cc-bio.uqar.ca pour plus d'informations sur la mission, la structure et les publications du projet de recherche.

Le projet CC-Bio est le premier projet en matière de biodiversité et changements climatiques supporté par le consortium Ouranos. Le projet a obtenu une subvention du programme de projets stratégiques du CRSNG et est administré par l'Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada.

RÉSUMÉ

Durant les 50 dernières années, le climat s'est globalement réchauffé. Cette tendance a aussi été remarquée au Québec alors que la température annuelle moyenne a augmenté de 1.3 °C en 45 ans. Ces changements ont affecté les écosystèmes et leurs organismes, notamment par des changements biogéographiques et phénologiques. Or, les oiseaux sont des ambassadeurs clés pour comprendre l'effet de ces changements sur la biodiversité. L'objectif de cette étude est de décrire les changements dans la phénologie printanière de l'avifaune au Québec, de les relier aux changements climatiques observés et d'explorer certaines hypothèses expliquant la diversité des réponses spécifiques. Nous avons utilisé les données d'ÉPOQ (Étude des populations d'oiseaux du Québec) pour quantifier la tendance temporelle de l'arrivée printanière de 113 espèces migratrices, en utilisant 9 marqueurs phénologiques différents, entre 1969-2008 pour le Québec méridional. Les oiseaux ont globalement devancé leur arrivée au printemps, et ce, peu importe le choix du marqueur phénologique. Nous avons aussi pu montrer qu'il y avait de fortes différences d'amplitude de la réponse phénologique selon le marqueur employé. Ainsi, les méthodes de premières mentions montrent un signal deux fois plus important que les autres méthodes, ce qui supporte l'idée qu'ils sont fortement affectés par les biais d'effort et de démographie des populations. Nous avons aussi pu relier significativement le devancement avec la température printanière moyenne, les espèces montrant un devancement de 0.95 jour pour chaque degré Celsius d'augmentation. Le devancement était aussi relié aux indices de l'Oscillation nord-atlantique et d'El Niño, le devancement étant plus important pour les valeurs correspondant à un printemps chaud et sec. De plus, nous avons trouvé que la réponse phénologique interspécifique était variable et que cette variabilité peut être expliquée par les traits écologiques et biodémographiques, soient la distance de migration, l'habitat et l'alimentation des espèces. Nous avons trouvé que les carnivores terrestres, les végétariens, les espèces d'habitats mixtes et les migrateurs partiels et sur courtes distances montraient un devancement phénologique plus marqué, appuyant l'hypothèse de la disponibilité des ressources comme facteur structurant de la réponse phénologique. Ces résultats soulèvent de nouvelles hypothèses quant aux mécanismes reliant le réchauffement climatique, la phénologie de migration et l'écologie des espèces.

Mots clés : Phénologie, oiseaux, Québec, marqueur phénologique, hypothèse de la disponibilité des ressources, changements climatiques, traits, ÉPOQ, variable climatique à grande échelle.

ABSTRACT

Climate is globally warming since the last 50 years. This trend was also observed in Quebec, Canada, as the mean annual temperature increased by 1.3°C in 45 years. These climate modifications induced numerous and globally observed changes at the ecosystem, community and organism levels. In that context, birds are key ambassadors to understand the effects of climate changes on biodiversity as they could respond biogeographically, morphologically and phenologically. The aim of this study is 1) to describe changes in the spring phenology of Quebec's avifauna, 2) to correlate birds' response to climate variables and 3) to explore if bird traits could explain the interspecific diversity in the response. We use the EPOQ (Étude des Populations d'Oiseaux du Québec) checklist-type database to quantify the spring migration phenology of 113 bird species, using 9 different phenological estimators (PEs), between 1969 and 2008 for Southern Quebec. Our results showed that birds have generally advanced their spring phenology, no matter the PE used. We also found that there is great disparity in the response between PEs. First arrival date (FAD) PEs showed the greatest phenological advance, almost doubling other PEs' advance. This result supports the idea that FADs methods are strongly influenced by effort and birds' demography biases. Furthermore, we found that phenological advance was significantly related to Average Spring Temperature (AST), as birds arrived 0.95 day earlier for each degree Celsius increase. The phenological advance was also related to the North Atlantic and El niño Oscillations, for values reflecting dry and warm conditions in North America. Moreover, we found that, as expected, there was variability in the interspecific response which could be explained by bird traits, namely migration distance, habitat and diet. Terrestrial carnivores, vegetarians, mixed-habitat dwellers and short and partial migrants showed the greatest advances. These results support the Resources Availability Hypothesis as a structuring factor of phenological response to climate change. Overall, our results bring new hypotheses and insights regarding of mechanisms linking climate changes, migration phenology and species' ecology.

Keywords: Bird, phenology, climate change, resource availability hypothesis, phenological estimator, trait, Quebec, broad scale climate indexes, EPOQ.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	IX
AVANT-PROPOS	XI
RÉSUMÉ.....	XV
ABSTRACT	XVII
TABLE DES MATIÈRES	XIX
LISTE DES TABLEAUX	XXI
LISTE DES FIGURES.....	XXIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES	1
Situation globale	1
Situation au Québec	1
IMPLICATIONS BIOLOGIQUES : UN SURVOL.....	4
Végétaux	5
Animaux	6
LES EFFETS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES OISEAUX	6
Les conséquences biogéographiques.....	7
Les conséquences morphologiques	8
Les conséquences phénologiques.....	9
PERTINENCE DE L'ÉTUDE	11
OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	13
CHAPITRE 1.....	15
PATRONS DANS LES CHANGEMENTS PHENOLOGIQUES PRINTANIERS CHEZ LES OISEAUX DU QUEBEC	15

RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	15
Abstract.....	21
Introduction.....	22
Material and Methods	26
Results	35
Discussion	43
CONCLUSION	53
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	57
ANNEXE 1.....	70

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Ecological traits of the 113 species of breeding birds studied from 1969–2008 in southern Quebec, Canada. Classification of species into categories is available in Appendix 1.31

Table 2: Name, abbreviation, and definition of the 9 phenological estimators used to approximate the date of spring arrival for the 113 species of breeding birds studied from 1969–2008 in southern Quebec, Canada.33

Table 3: Pearson correlation coefficients between temporal trends in spring arrival date based on the nine phenological estimators. The correlation coefficients are based on 113 independent sampling units (species). Numbers in bold are significant (Pearson correlation test with $\alpha= 0.05$).....39

Table 4: Multiple linear mixed effects model of spring arrival dates (estimated with the 25th percentile approach) in relation to local and large scale climatic variables accounting for 113 species (random effect) in southern Quebec, Canada.40

Table 5: Analysis of deviance of the phenological change rate (estimated with 25th percentile approach) in relation with species traits, accounting for phylogeny signal genus nested in family nested in order as a structured random effect). Due to pseudo replication between habitat and diet (a) and migration distance (b), we analysed them separately using the same method.41

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Changements climatiques observés au Québec entre 1961 et 2005 (Casajus et Logan 2010). Cartes des disparités spatiales dans a) les tendances temporelles de la Température Annuelle Moyenne et dans b) la significativité des pentes. c) Tendence temporelle de la Température Annuelle Moyenne pour le Québec. La ligne rouge représente la droite de régression (pente=0.028°C/année, $p < 0.01$, $R^2=0.14$). Cartographie et tendances issues de l'extrapolation des mesures de stations météorologiques par le logiciel ANUSPLIN.....3
- Figure 3:** Spatiotemporal synthesis of the EPOQ (*Étude des population d'oiseaux du Québec*) database and the data filtering process. Data come from checklists produced by volunteer bird watchers who record observed birds, location date and observation effort. Then, regional coordinators and database software review and filter for potential erroneous sightings, and finally data is integrated to the database. a) and b) summarise the spatial distribution of observation effort latitudinally and longitudinally, respectively, and marks the chosen limits of study area (Southern Quebec). c) shows the number of checklists produced each year between 1969 and 2008 (grey) and number of checklists retained after filtering process (black). d) the filtering process used and number of species before and after filtering.29
- Figure 4:** Change in the spring arrival date for 113 breeding birds species in southern Quebec, Canada, from 1969-2008. a) Rate of change (days per decade) of spring arrival date estimated through 9 phenological estimators (see Table 2 for definitions of estimators). Boxplots give median and dispersion of trends values for the 113 species. Negative values indicate an advancing spring phenology. b) Number of species showing a non significant advanced spring phenology (light dotted), a significant advanced spring phenology (dark dotted), a non significant

delayed spring phenology (light hatched), and a significant delayed spring phenology (dark hatched)..... 36

Figure 5: Temporal trend of the spring arrival Julian date (estimated with the 25th percentile method) for the 113 migrant bird species (included as a random effect in multiple linear mixed effects model). Dashed lines represent standard error around the mean. 38

Figure 6: Phenological response (days per year) in relation to ecological and life history traits. Due to pseudo replication and correlation between Distance of migration (B) and Habitat/Diet factors, distance of migration has been tested separately from Habitat (A) and Diet (C). Significance of difference has been evaluated with post-hoc Tukey's HSD test after multifactor analysis of variance. Letters highlight significant intergroup differences for p -value > 0.05 42

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AST	Température moyenne annuelle du printemps (Average Spring Temperature).
DAI	Indice d'abondance corrigé par l'effet de l'année (Detrended abundance index)
MEI	Indice mensuel multivarié de l'oscillation australe El Niño (Multivariate ENSO Index).
NAO	Oscillation Nord Atlantique (North Atlantic Oscillation).
PE	Marqueur phénologique (Phenological Estimator)
SCED	Date de fin du couvert nival (Snow Cover End Date)

INTRODUCTION GÉNÉRALE

LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Situation globale

La température de surface moyenne globale a augmenté de 0,74 degré Celsius durant le siècle dernier (GIEC 2007). Le réchauffement observé est plus prononcé dans le Nord et sur les continents comparativement aux océans (GIEC 2007). Il est aussi montré que le régime de précipitations est affecté par le réchauffement, notamment par l'augmentation de la quantité de précipitations totales dans l'est de l'Amérique du Nord (GIEC 2007). La superficie moyenne couverte de neige de l'hémisphère nord a diminué de 10 % et la tendance s'accroîtra au cours du siècle (GIEC 2007). De plus, le réchauffement actuel affecte le niveau moyen des océans, celui-ci ayant augmenté de 3.1 mm par année pour l'intervalle 1993-2003 (GIEC 2007). Enfin, les changements climatiques ont amené une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes, tels que les cyclones, les épisodes de pluie diluvienne et les vagues de chaleur (GIEC 2007).

Situation au Québec

Les changements climatiques globaux ont été observés à l'échelle régionale au Québec (Fig. 1). Yagouti et *al.* (2008) ont montré que le Québec méridional a connu un réchauffement de la température moyenne annuelle. L'intensité du réchauffement est de l'ordre de 1,2 °C d'augmentation entre 1960 et 2003. Des résultats similaires ont aussi été trouvés par Casajus et Logan (2010), alors que le réchauffement observé pour le Québec est de 1.26 °C entre 1961 et 2005. Les précipitations au Québec ont aussi subi des modifications (Yagouti et *al.* 2008, Casajus et Logan 2010). Casajus et Logan (2010) ont

montré que les précipitations ont augmenté de 18.4 mm/décennie entre 1961 et 2005. Zhang et *al.* (2000) ont, quant à eux, estimé que la quantité totale de précipitations avait augmenté de 5 à 35 % pour la période allant de 1900 à 1998. Durant la même période, la proportion de précipitations nivales par rapport aux précipitations totales a diminué (Zhang et *al.* 2000). Enfin, l'étude des extrêmes climatiques ne démontre aucun changement notable (Zhang et *al.* 2000).

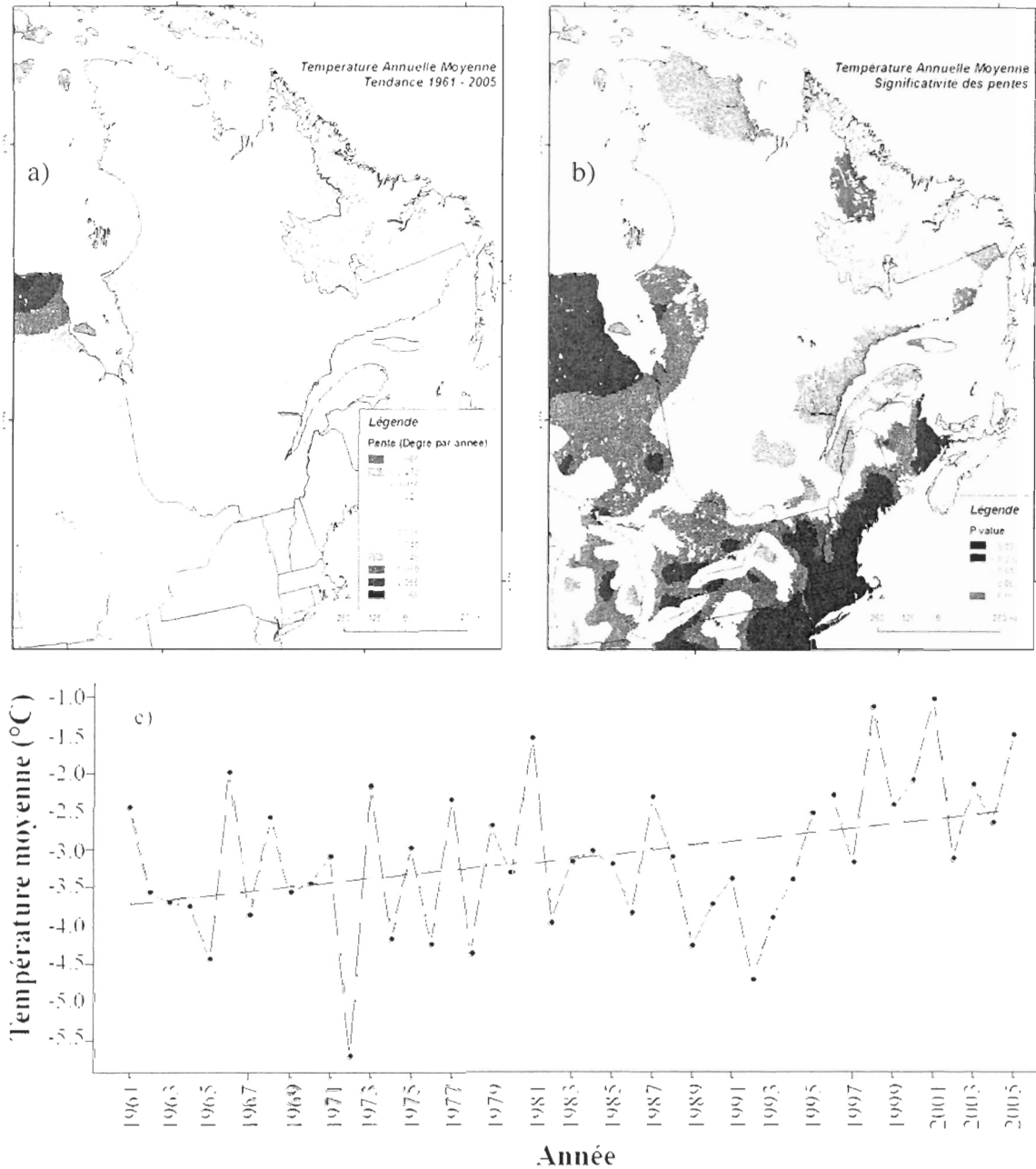


Figure 1: Changements climatiques observés au Québec entre 1961 et 2005 (Casajus et Logan 2010). Cartes des disparités spatiales dans a) les tendances temporelles de la Température Annuelle Moyenne et dans b) la significativité des pentes. c) Tendence temporelle de la Température Annuelle Moyenne pour le Québec. La ligne rouge représente la droite de régression (pente=0.028°C/année, $p < 0.01$, $R^2=0.14$). Cartographie et tendances issues de l'extrapolation des mesures de stations météorologiques par le logiciel ANUSPLIN.

En plus d'avoir révélé les tendances générales de température et de précipitation, l'étude de Yagouti *et al.* (2008) a montré que plusieurs autres variables climatiques affichaient aussi des changements notables pour la période 1960-2003. Nous présentons ici les principaux résultats pertinents obtenus. D'abord, le réchauffement observé pour le Sud du Québec varie selon les saisons. Ainsi, l'hiver montre le réchauffement moyen le plus important, suivi de l'été, du printemps et de l'automne, les deux derniers n'affichant que peu de différences significatives dans la tendance de la température moyenne. L'hiver montre, en plus du réchauffement de ses températures maximales et minimales, une diminution de la longueur des vagues de froid et une diminution de la longueur de la saison de gel. L'été présente une augmentation marquée des températures quotidiennes minimales comparativement aux températures quotidiennes maximales et montre une diminution de l'écart entre les températures du jour et de la nuit. Toutes régions confondues, le Québec méridional montre une augmentation moyenne de 9,5 % du cumul de degrés jours au-dessus de 5 °C, soit les degrés jours utiles à la croissance végétale. À l'inverse, le cumul de degrés jours sous zéro a diminué de manière significative pour la même période dans le Québec méridional.

En résumé, la tendance observée dans le Québec méridional consiste en un réchauffement et en une augmentation de la quantité totale de précipitations, sans changements importants dans les extrêmes climatiques.

IMPLICATIONS BIOLOGIQUES : UN SURVOL

Le climat est un facteur déterminant pour la structure des écosystèmes et les processus écologiques (Whittaker 1975). Les changements du climat impliqueraient donc une réponse des écosystèmes, de leurs composantes et de leurs processus. En effet, le GIEC a montré qu'en Amérique du Nord, 455 changements biologiques ont été observés, desquels 92 % étaient cohérents avec les changements climatiques (GIEC 2007). Plus spécifiquement, Parmesan (2006) a montré que les changements climatiques avaient entraîné des conséquences biogéographiques, écologiques, évolutives et physiologiques pour les espèces

terrestres et marines du monde entier. Ainsi, Parmesan et Yohe (2003), lors d'une méta-analyse réalisée sur plus de 1700 espèces, ont observé un avancement généralisé de la phénologie printanière de 2,3 jours par décennie et un déplacement des aires de répartition des espèces vers les pôles de 6,1 km par décennie.

Végétaux

Des changements ont été observés dans la phénologie printanière des végétaux (Walther et *al.* 2002, Parmesan et Yohe 2003). En Amérique du Nord, on note un avancement du débourrement des bourgeons et de la floraison entre 1,2 et 2,0 jours par décennie pour les derniers 35 à 65 ans (Walther et *al.* 2002). De plus, on constate une augmentation de la longueur de la période de croissance annuelle des végétaux (Menzel et Fabian 1999). Des changements sont aussi notés dans la répartition des espèces (Parmesan et Yohe 2003). Parce que le réchauffement actuel est récent et que le pouvoir de dispersion général des plantes est faible, on a jugé que l'assemblage et les aires de répartition des espèces n'ont pas connu de changement drastique au Québec (Bourque et Simonet 2007). Toutefois, les travaux en cours du groupe de recherche CC-Bio montrent qu'il y a déjà des changements de répartition et d'abondance parmi des espèces végétales du Québec (Boisvert-March 2010) (voir Berteaux et *al.* (2010) pour une description exhaustive du Projet CC-Bio). À l'échelle écosystémique, les changements climatiques ont entraîné une augmentation de la productivité primaire nette de 6,6 % entre 1982 et 1999 entre le 47,5^{ème} et le 90^{ème} degré de latitude nord (Nemani et *al.* 2003). Les changements climatiques peuvent aussi avoir eu un effet sur le régime des perturbations naturelles des écosystèmes nordiques. Bien que les modélisations prédictives des feux de forêt suggèrent, avec controverse, une augmentation des occurrences (Wotton et Flannigan 1993, Flannigan et *al.* 2001, 2003, Bergeron et *al.* 2004) la tendance actuelle montre une diminution de l'impact des feux de forêt au Québec (Bergeron et *al.* 2006). L'impact historique des changements climatiques sur la fréquence et l'intensité des épidémies d'insectes est peu documenté dans la littérature (voir Bourque et Simonet (2007) pour une revue). Pour l'échelle de temps pertinente à cette étude, soit

environ quarante ans, aucun changement notable n'est considéré pour ce type de perturbation naturelle.

Animaux

Des changements chez plusieurs taxons dans le règne animal ont aussi été observés. Les effets des changements climatiques sur les animaux peuvent toucher, entre autres, leurs traits biodémographiques (Walther et *al.* 2002; Parmesan et Yohe 2003), leur abondance (Hodkinson et *al.* 1998), leur physiologie (Walther et *al.* 2002), leur répartition (Parmesan et Yohe 2003), leurs interactions écologiques (Tylianakis et *al.* 2008) et leur évolution (Parmesan 2006). La méta-analyse de Parmesan et Yohe (2003) indique un changement phénologique dans la direction attendue chez 47 % des 217 espèces animales considérées dans l'étude contrairement à 46 % des espèces qui n'ont montré aucun changement et 6 % qui ont montré un changement contraire aux attentes. Parmesan et Yohe (2003) montrent aussi que la plus grande proportion des espèces animales considérées présente un changement de répartition dans la direction attendue, comparativement à celles qui montrent un changement dans la direction opposée ou aucun changement.

LES EFFETS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES OISEAUX

Les effets des changements climatiques sur les oiseaux sont multiples et sont observés partout dans le monde (Wormworth et Mallon 2006). Les oiseaux, par leur mobilité et leur sensibilité au climat, représentent un groupe qui a un des plus grands potentiels de réponse aux changements climatiques (Møller et *al.* 2004). De plus, l'avifaune a été un des groupes d'animaux les plus suivis et étudiés en Europe et Amérique du Nord, permettant la création de banques de données riches sur de longues périodes de temps (Lehikoinen et *al.* 2004, Greenwood 2007). Ces caractéristiques font des oiseaux un modèle idéal pour l'étude de l'impact des changements climatiques sur la biodiversité (Crick 2004, Berteaux et *al.* 2010). La sensibilité des oiseaux au climat soulève aussi des questions quant aux impacts des changements climatiques sur les populations d'oiseaux. Bien que des études montrent

déjà un lien entre la tendance climatique actuelle et la démographie des espèces (Newton 2007, Saino et *al.* 2010), il est crucial et nécessaire, dans une optique de pérennité des espèces, 1) d'identifier et de décrire les conséquences réelles des changements climatiques sur les oiseaux et 2) d'identifier les mécanismes liant le climat à l'écologie des espèces avifauniques et leur démographie (Lehikoinen et *al.* 2004). Dans ce contexte, voici l'état de la connaissance concernant les conséquences observées des changements climatiques sur les oiseaux. Lorsque possible, l'emphase sera mise sur le contexte nord-américain et le Québec étant donné les objectifs de cette recherche.

Les conséquences biogéographiques

La biodiversité, incluant les oiseaux, suit un gradient latitudinal décroissant vers le Nord. Or, ce gradient est fortement structuré par le climat (Berteaux et *al.* 2010). Comme le climat s'est réchauffé, les isothermes de température annuelle moyenne se sont déplacées vers le Nord (Berteaux et *al.* 2010). Une des stratégies auxquelles les espèces aviaires ont recours pour « suivre » le déplacement de leur enveloppe climatique consiste donc à modifier leur répartition, notamment vers le Nord et en altitude. Plusieurs études se sont penchées sur les changements biogéographiques de l'avifaune. Parmi celles-ci, Thomas et Lennon (1999), Matthews et *al.* (2004) et Huntley et *al.* (2006) se sont attardés aux marges des aires de répartition et ont effectivement trouvé un déplacement vers le Nord. Ce déplacement a été estimé à 3,58 km pour les 129 espèces d'oiseaux étudiées dans l'état de New York, entre 1980-85 et 2000-2005 (Zuckerberg et *al.* 2009). De plus, Hitch et Leberg (2007) ont trouvé un déplacement vers le nord de 2,35 km par année des espèces du Sud lors d'une étude sur 55 espèces dans l'Est de l'Amérique du Nord. Des changements ont aussi été détectés par l'approche de l'indice thermique des communautés d'oiseaux, développée par Devictor et *al.* (2008). Leurs résultats montrent un déplacement nordique des communautés aviaires d'Europe de 91 km, alors que l'équivalent du déplacement de la température a été de 273 km vers le Nord pour la même période. Cette étude fut la première à mettre l'emphase sur les changements à l'intérieur de l'aire de répartition des oiseaux, et à

montrer que ceux-ci sont plus importants que les changements détectés à la marge des aires de répartition (Parmesan et Yohe 2003, Shoo et *al.* 2006, Devictor et *al.* 2008). Peu après, en Amérique du Nord, le rapport de la Société Nationale d'Audubon a montré que 179 espèces d'oiseaux sur 305 s'étaient significativement déplacées vers le Nord en utilisant les données du Christmas Bird Count (Niven et Butcher 2009). Ils ont notamment montré que les oiseaux s'étaient, en moyenne, déplacés d'environ 56 km vers le Nord. Au Québec, DesGranges et Morneau (2010) ont montré que pour 65 espèces d'oiseaux, le climat était un facteur déterminant dans la répartition et qu'on devait s'attendre à un déplacement nordique de plusieurs espèces, de même qu'à l'arrivée de nouvelles espèces provenant du Sud. D'autre part, quelques études se sont intéressées aux changements altitudinaux dans la répartition des espèces. Ces études ont trouvé une augmentation en élévation moyenne (Pounds et *al.* 1999, Tryjanowski et *al.* 2005). Ces derniers résultats sont cohérents avec les observations de déplacement nordique au sens où un déplacement plus haut en altitude est l'équivalent écologique d'un déplacement plus au nord en latitude. Des tentatives de prédictions de changements en répartition ont été tentées (Matthews et *al.* 2004, Huntley et *al.* 2006) et celles-ci prévoient un fort déplacement vers le Nord si les espèces rejoignent leur niche climatique potentielle future.

Les conséquences morphologiques

Les changements climatiques auraient aussi eu des répercussions sur le phénotype des oiseaux. Quoique peu de littérature existe sur le sujet, la plupart des articles se rapportent aux règles biogéographiques de Bergmann et d'Allen. La première veut que les espèces ou individus de climat plus froid, donc plus haut en altitude et en latitude, présentent une masse corporelle plus importante. La seconde règle veut que les espèces qui vivent en climat froid présentent des membres et protubérances corporelles plus petites dans une optique de thermorégulation. Le réchauffement climatique devrait alors servir de contexte à une diminution de la masse corporelle et à l'augmentation de la longueur des ailes. Yom-Tov (2001), Ashton (2002), Guillemain et *al.* (2005), Yom-Tov et *al.* (2006), Teplitsky et

al. (2008) et Van Buskirk et *al.* (2010) ont effectivement observé une diminution de la masse corporelle qui concorde avec les prédictions en lien avec les changements climatiques. De même manière, Guillemain et *al.* (2005), Yom-Tov et *al.* (2006), Monahan (2008) ont décelé une augmentation de la longueur des ailes, bien que cette tendance soit moins claire (Van Buskirk et *al.* 2010). Même si toutes ces études relient les changements morphologiques aux changements climatiques, quelques biais potentiels sont à considérer. Premièrement, ces approches sont corrélatives, avec toutes les limites qu'il leur incombe (Berteaux et *al.* 2006). Deuxièmement, elles ne prennent pas en compte d'autres facteurs pouvant causer les mêmes pressions de sélection, notamment les changements d'utilisation du territoire et du paysage (Desrochers 2010). Enfin, bien que plusieurs changements morphologiques observés aient été attribués à la plasticité phénotypique des espèces (Przybylo et *al.* 2000, Teplitsky et *al.* 2008, Van Buskirk et *al.* 2010), les changements climatiques récents constituent une pression de sélection tangible et observable chez les oiseaux, provoquant chez eux des changements génétiques et microévolutifs (Karell et *al.* 2011).

Les conséquences phénologiques

L'étude de la phénologie est une approche clef pour la description et la compréhension des effets des changements climatiques sur les oiseaux, mais aussi, plus généralement, sur l'ensemble des organismes des écosystèmes nordiques. Premièrement, l'étude de la phénologie offre un indicateur de la réponse des espèces aux changements du climat. Plus particulièrement, elle permet de suivre la tendance temporelle d'un événement du cycle biologique annuel d'une espèce pour une période donnée. En d'autres termes, l'étude de la phénologie permet de concrétiser, visualiser et quantifier la réponse d'une espèce aux changements du climat en offrant une série de métriques, soient les marqueurs phénologiques, qui peuvent être suivis année après année. L'étude de la phénologie permet souvent d'estimer cette réponse sur une plus longue série temporelle, sur plus d'espèces et à

moindre coût qu'en suivant, par exemple, les modifications génétiques et morphologiques reliées aux changements du climat.

Deuxièmement, l'étude de la réponse phénologique permet une meilleure compréhension des conséquences du climat sur les espèces, mais surtout de relier ces conséquences à la démographie des espèces et au fonctionnement des écosystèmes via le concept de synchronie espèce-ressource. Les espèces calquent leur phénologie sur leurs ressources pour optimiser les bénéfices en termes de survie, reproduction, etc. Ainsi, les espèces synchronisent précisément leur arrivée ou la date de ponte de sorte que l'élevage des oisillons coïncide avec le pic d'abondance de ressource alimentaire, par exemple, l'émergence de chenilles (Bourgault 2008). Or, si les changements climatiques bouleversaient cette synchronie multitrophique, il en résulterait des conséquences sur la survie et la reproduction qui, à leur tour, affecteraient la démographie des populations d'oiseaux. Par exemple, une ponte trop précoce pourrait entraîner l'échec de la nidification suite à un apport alimentaire insuffisant aux oisillons. Ainsi, Thackeray et *al.* (2010) ont montré qu'il y avait une forte disparité dans la réponse phénologique de 726 espèces de différents taxa au Royaume-Uni, appuyant les inquiétudes quant à la discordance phénologique multi trophique et leur conséquences sur les populations. De même manière, la revue de littérature de Visser et Both (2005) a montré majoritairement que les espèces sur lesquelles l'information adéquate était disponible n'étaient plus synchrones avec leurs ressources. Les liens mécanistiques entre la phénologie et la démographie des espèces, notamment démontrés par Saino et *al.* (2010), sont aussi d'une valeur certaine en termes de gestion et conservation, quoique peu exploités. À titre d'exemple, l'incapacité de répondre phénologiquement aux changements du climat a été identifiée comme un facteur contribuant au déclin majeur des migrateurs néotropicaux (Knudsen et *al.* 2011).

Or, il a été montré que la date d'arrivée des oiseaux au printemps a été devancée pour la majorité des espèces en Europe (voir Lehikoinen et *al.* (2004) pour une revue de littérature détaillée). Ceux-ci ont trouvé que la moyenne d'avancement de la date de la première mention pour toutes espèces et tous sites confondus en Europe est de 0,373 jour/année et de

0,100 jour/année pour la date médiane. En Amérique du Nord, beaucoup moins d'études ont été réalisées et les tendances ne sont pas aussi claires (Brown 1999, Butler 2003, Ledneva et al. 2004, Marra et al. 2005, Mills 2005, Murphy-Klassen et al. 2005, MacMynowski et Root 2007, Macmynowski et al. 2007, Wilson 2007, 2009, Miller-Rushing et al. 2008a, 2008b, Van Buskirk et al. 2009). Les quelques études réalisées ont toutes été faites à des latitudes inférieures à celle du Québec, souvent à des latitudes ne correspondant pas aux aires de reproduction des espèces. En plus des disparités géographiques, les types de données utilisées, le nombre d'espèces, la superficie des aires d'études et les méthodes employées varient considérablement entre les études. Malgré ces faits, la tendance générale est au devancement. La majorité des espèces étudiées étaient des passereaux et autres espèces d'insectivores de petite taille. Au Québec, les travaux exploratoires de Laliberté (2009) ont montré un devancement de la date d'arrivée des oiseaux de 3,55 jours par décennie pour 41 espèces migratrices entre 1975 et 2006. Par ailleurs, cette étude a aussi montré qu'il y avait un allongement général de la durée de séjour des espèces et que ce prolongement était parfois très marqué (p.ex. +30,0 jours pour le fou de Bassan, +29,0 jours pour l'oriole de Baltimore, +27,2 pour le pic flamboyant). Enfin, en regroupant les espèces par leur distance de migration, soit la distance semi-qualitative entre les aires de reproduction et d'hivernage, l'étude a montré que les migrateurs sur courte distance présentaient un devancement phénologique plus fort que les migrateurs sur longue distance.

PERTINENCE DE L'ÉTUDE

Les travaux exploratoires de Laliberté (2009) ont permis de montrer l'ampleur du potentiel d'ÉPOQ pour l'étude des changements phénologiques avifauniques au Québec. Nous voulions donc approfondir les connaissances sur cette problématique, particulièrement dans le contexte nord-américain. En effet, la majorité des études phénologiques sur l'avifaune

proviennent de l'Europe (Gordo 2007). Parmi les études conduites en Amérique du Nord, la réponse phénologique aviaire n'a pas été clairement établie, les études réalisées étant éparpillées et effectuées selon différentes méthodes, laissant des « vides » géographiques et limitant le potentiel de comparaison. De plus, la zone d'intérêt de cette étude est, pour la phénologie aviaire, la plus nordique en Amérique du Nord. Par ailleurs, elle correspond à l'aire de reproduction d'un grand nombre des espèces contrairement aux autres études, qui ont été réalisées plus au Sud.

Basés sur ÉPOQ, nos travaux présentent la plus grande couverture spatiale, soit plus de 110 250 km², et le plus grand nombre d'observations, soit plus de 894 000 mentions, en Amérique du Nord. De par sa couverture et le nombre de marqueurs phénologiques utilisés (voir Chapitre 2), cette étude constitue une base de comparaison cruciale pour 1) discerner la réponse phénologique des oiseaux pour tout le Québec méridional 2) permettre la comparaison avec les autres travaux en Amérique du Nord et ailleurs dans le monde et 3) juger de la cohérence entre les marqueurs phénologiques et de leur sensibilité potentielle aux différents biais.

Ainsi, tel que mentionné ci-haut, identifier, décrire et quantifier les modifications phénologiques est crucial pour comprendre les conséquences des changements climatiques observés sur les oiseaux, mais aussi pour avoir un aperçu de leurs effets sur la biodiversité du Québec. Comme ÉPOQ ouvre la porte à une approche multi espèces, étudier la réponse par espèce permet de contraster les espèces qui montrent un fort ajustement phénologique par rapport à celles qui présentent une faible réponse. Enquêter sur ces différences interspécifiques permet d'explorer les patrons dans les réponses phénologiques et d'en tirer des hypothèses mécanistiques reliant les changements climatiques à la phénologie et à la biodémographie des oiseaux. D'un autre côté, une telle approche permet aussi d'identifier les espèces potentiellement plus vulnérables aux changements climatiques, pour ainsi aider les gestionnaires et acteurs de la conservation à avoir un portrait plus précis de la situation et prendre des décisions de gestion plus éclairées.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Ainsi, dans l'optique de documenter l'effet des changements climatiques sur la biodiversité, l'objectif général de la présente recherche est de décrire les changements passés observés chez l'avifaune au Québec. Dans ce cadre les objectifs spécifiques de cette étude sont :

- 1) Décrire les changements phénologiques printaniers chez les espèces avifauniques migratrices au Québec entre 1969 et 2008.
- 2) Décrire les corrélations entre les changements phénologiques et les variations climatiques.
- 3) Explorer la présence de patrons liés aux caractéristiques écologiques et traits biodémographiques dans la réponse phénologique de l'avifaune.

CHAPITRE 1

PATRONS DANS LES CHANGEMENTS PHÉNOLOGIQUES PRINTANIER S CHEZ
LES OISEAUX DU QUÉBEC**RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE**

Le devancement phénologique des oiseaux en lien avec les changements climatiques est bien documenté en Europe. Bien qu'il existe plusieurs études similaires en Amérique du Nord, leur portée est limitée par les jeux de données disponibles. Or, au Québec, une aire de 110 000km² rassemble près de 894 000 observations sur 40 ans, ce qui se démarque de tout ce qui est publié jusqu'à ce jour en Amérique du Nord. L'objectif de cette étude est de décrire les changements dans la phénologie printanière de l'avifaune au Québec, de les relier aux changements climatiques observés et d'explorer certaines hypothèses expliquant la diversité des réponses spécifiques. Nous avons utilisé cette base de données, soit ÉPOQ (Étude des populations d'oiseaux du Québec) pour quantifier la tendance temporelle de l'arrivée printanière de 113 espèces migratrices, en utilisant 9 marqueurs phénologiques (PE), entre 1969 et 2008 pour le Québec méridional. Les oiseaux ont globalement devancé leur arrivée au printemps. Par contre, il y a de fortes différences d'amplitude dans la réponse phénologique selon le marqueur employé. Ainsi, les méthodes de premières mentions (FAD) montrent un signal deux fois plus important que les autres PE, ce qui supporte l'idée qu'ils sont fortement affectés par les biais d'effort et de démographie des populations. Nous avons aussi pu relier le devancement avec la température printanière moyenne, les espèces montrant un devancement de -0.95 jour pour chaque degré Celsius d'augmentation. Le devancement était aussi relié aux indices de l'Oscillation Nord-Atlantique et d'El Niño, le devancement étant plus important pour les valeurs correspondant à un printemps chaud et sec. De plus, nous avons trouvé que la réponse phénologique interspécifique était variable et que cette variabilité peut être expliquée par les traits écologiques et biodémographiques des oiseaux, soient la distance de migration,

l'habitat et l'alimentation des espèces. Ainsi, les carnivores terrestres, les végétariens, les espèces d'habitats mixte et les migrateurs partiels et sur courte distance ont montré un devancement plus marqué, appuyant l'hypothèse de la disponibilité des ressources comme facteur structurant de la réponse phénologique. En perspective, nos résultats suggèrent d'être prudents quant à l'interprétation quantitative des études basées sur les marqueurs FAD. Ces résultats soulèvent de nouvelles hypothèses quant aux mécanismes reliant le réchauffement climatique, la phénologie, l'écologie et la démographie des espèces.

Mots clefs : Phénologie, oiseaux, Québec, marqueur phénologique, hypothèse de la disponibilité des ressources, changements climatiques, traits, ÉPOQ, indice climatiques à grande échelle, science citoyenne.

Cet article, intitulé « *Patterns of change in bird spring phenology in southern Quebec, Canada* », fut corédigé par moi-même ainsi que par le professeur Dominique Berteaux, par Nicolas Casajus, professionnel de recherche au laboratoire de Dominique Berteaux, et par Jacques Larivée, créateur et coordonnateur d'ÉPOQ. La soumission de ce manuscrit à la revue *Ecology* est prévue pour l'hiver 2012. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche sur l'état de l'art, le développement de la méthode, l'exécution des tests et analyses et la rédaction de l'article. Le professeur Dominique Berteaux, dernier auteur, a fourni l'idée originale. Il a aussi participé au développement de la méthode ainsi qu'à la rédaction et la révision de l'article. Nicolas Casajus a contribué au développement de la méthode, à l'exploitation des données, aux analyses et à la révision de l'article. Jacques Larivée a donné accès aux données compilées dans ÉPOQ et a contribué au développement de la méthode et à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée aux conférences suivantes : *Les changements phénologiques des oiseaux du Québec* présenté au *Colloque Climat et Biodiversité: une ère de changements* à Montréal (Canada) le 4 novembre 2010 ; *Les changements phénologiques des oiseaux du Québec* présenté au *35e Congrès annuel de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQEBC)* à Sainte-Anne de Bellevue (Canada) le 7 novembre 2010 ; *Les changements climatiques et les oiseaux : Comment ont-ils réagi?* présenté au groupe de recherche *Evolutionary Community Ecology* de l'Université de Montpellier (France), le 22 février 2011.

Title:

Patterns of change in bird spring phenology in southern Quebec, Canada

Authors:

Xavier W. Francoeur¹, Nicolas Casajus¹, Jacques Larivée² and Dominique Berteaux¹

Addresses:

¹ Canada Research Chair in Conservation of Northern Ecosystems and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada.

² Regroupement Québec Oiseaux, 4545 avenue Pierre-De Coubertin, C.P. 1000, succursale M, Montréal, QC, H1V 3R2, Canada.

Corresponding author: Xavier W. Francoeur

Email: Xavier.francoeur@uqar.qc.ca

Abstract

Trends in birds' phenology have been heavily studied in Europe in the context of climate change. Although such studies exist in North America, their reach is limited by the available data sets. In Quebec, an area covering over 110,000km² harbours nearly 894,000 bird records over 40 years, a coverage that contrasts with that of all previously published phenological studies in North America. We used this checklist type dataset, named ÉPOQ (Étude des Population d'Oiseaux du Québec) to study the changes in spring phenology for 113 migrant birds over southern Quebec for the period 1969-2008, in relation to climate change. Spring phenology can be measured via different phenological estimators (PE), some thought to be sensitive to bias but at unknown extent. We therefore used nine different PE to reveal temporal trends. Then, we regressed spring phenology against local and broad scale climate variables (spring average temperature, snow cover end date, NAO and Multivariate ENSO Index). Moreover, we conducted post-hoc analysis to identify the patterns in phenological response using five bird biological traits: migration distance, habitat, diet, body mass, and number of brood per year. We found that birds have generally advanced their spring migration no matter the PE used. However, we found great disparities between considered PE, suggesting a non-negligible sensitivity to bias for first arrival date PE. Using mixed effect linear models, we showed overall significant effect between phenological shift and all climate variables, but the snow cover end date. The local spring temperature revealed the greatest effects (0.97 day advance for each °C increase). We also highlighted high interspecific variability in phenological response which could be explained by bird biological traits. After we accounted for phylogeny, short distance migrants, mixed habitat dwellers, plant eaters and carnivores exposed greater advances compared to other groups. Long distance migrants and insectivores showed the smallest phenological response. Our results support the Resources Availability Hypothesis as a structuring factor of phenological response to climate change. Since First arrival date PE show an overestimation in general phenological advance of populations, we suggest being cautious with quantitative interpretation of previous studies and meta-analyses using this

approach. Finally, as we could not relate birds' phenological response to population dynamics and demography, we encourage further integrative mechanistic investigations to be performed, notably via the multitrophic synchrony approaches.

Keywords: Migratory bird, phenology, climate change, resource availability hypothesis, phenological estimator, trait, Quebec, large scale climate index, EPOQ, citizen science.

Introduction

Changes in phenology and distribution are the two most universal biological responses to climate change (Walther *et al.* 2002, Parmesan and Yohe 2003, Lehikoinen *et al.* 2004, Parmesan 2006). However, responses to climate change vary considerably between species (Wilson 2007), regions (Gordo 2007), and methods used to assess the studied variables (Lehikoinen *et al.* 2004). Understanding the causes of these variations, notably by using biological traits, is critical to fully assess the long-term consequences of climate change on biodiversity and ecosystem functioning (Crick 2004, Jiguet *et al.* 2007, Vandewalle *et al.* 2010, Diamond *et al.* 2010). Given that experiments testing broad-scale or long-term mechanisms are difficult (Crick 2004, Greenwood 2007, Knudsen *et al.* 2011), pattern description involving multiple species, large geographical areas, and long study periods represents one key approach of climate change biology (Lehikoinen *et al.* 2004, Knudsen *et al.* 2011). Southern Quebec allows such an approach because of its large biological dataset over an area where climate has warmed during the last 45 years (Yagouti *et al.* 2008).

Spring phenological changes have been much described in birds (Lehikoinen *et al.* 2004) and plants (Bertin 2008) because naturalists have long been active describing bird arrival, plant emergence, and flower booming following the relative inactivity of winter months (Parmesan and Yohe 2003, Lehikoinen *et al.* 2004). Therefore, changes in spring bird and plant phenology offer a considerable potential to decipher some of the mechanisms involved in the biological responses of organisms to climate change. In that sense, naturalists' work, or citizen science, allows the assessment of such hypotheses because of the sheer volume of the data involved and its broad temporal and spatial coerture (Droege *et al.* 1998, Greenwood 2007, Devictor *et al.* 2010).

The ÉPOQ (Étude des Populations d'Oiseaux du Québec) dataset contains over 7 million bird observations from about 500 species and subspecies, collected on more than 7,800 sites by 20,000 observers between 1833 and 2008. This is North America's longest running and second largest (508,145 checklists as of 5 May 2009) bird checklist compilation program (Dunn *et al.* 1996). Quebec has a highly seasonal environment, so many bird species only come to Quebec for breeding and their spring migration results in an abrupt burst of avian activity. Bird observations have been largely conducted in the southern part of the province, where most birders live. This is also where a good network of meteorological stations offers detailed climatic data. We used the last 40-year slice of this extensive dataset to test predictions about the links between climate change, phenology, and life history traits of organisms.

The main objectives of this study were thus 1- to assess phenological changes over a 40-year period in multiple bird species from southern Quebec, using a multimethod approach,

2- to test hypotheses relating climate to bird phenology, and 3- to test hypotheses linking bird life history and bird phenology in a context of climate change.

First, bird spring phenology has generally been assessed in previous literature using first arrival date as phenological estimator (PE) (983 of 1205 studies, Lehikoinen *et al.* (2004)) whereas it is now demonstrated that measures of first arrival date strongly depend on population size (Miller-Rushing *et al.* 2008a) and observation effort (Moussus *et al.* 2010). We thus used a large series of PEs to assess changes in the phenology of Quebec migratory birds. We predicted that bird spring phenology has advanced through time and that choice of PE influenced our assessment of this advancement. We then selected the best suited PE to further research correlates of bird spring phenology.

Second, we evaluated whether available climatic variables explained some of the observed phenological changes. Based on previous literature, notably Miller-Rushing *et al.* (2008) and MacMynowski and Root (2007), we selected variables indicative of local spring climate (spring temperature and snow cover end date), as well as variables indicative of more general climatic systems (climatic oscillations). More specifically, we predicted that warm springs, less snowy springs, and warm phases of the Northern Atlantic and El Niño Southern Oscillations over Northeastern America induced the earliest bird spring arrivals. Few studies already showed that snow cover was related to bird spring phenology (Meltotte *et al.* 2007, Dickey *et al.* 2008, Jakubas and Wojczulanis-Jakubas 2011). As most of the evidence comes from the high Arctic context, there is a need to assess the relation between snow cover and birds' phenology at mid latitudes (Carey 2009). Third, we evaluated the extent to which ecological and life history traits of species explained changes in bird spring

phenology. We generated four predictions. Short distant migrants adjust more strongly their phenology to climate change than long distance migrants (reviewed in Knudsen *et al.* (2011)), which has been related to the population declines observed in many neotropical migrants (Saino *et al.* 2010). It is possible that the contrast between short and long distance migrants is explained by differences in migration starting cues or possibility to perceive climate on breeding grounds (Knudsen *et al.* 2011). Our first prediction was thus that short distant migrants should advance more quickly their spring arrival than long distance migrants.

Habitat and diet explain between-species differences in bird response to environmental change (Jiguet *et al.* 2007) and have already been used to explain species population declines (Robbins 1989, Reif *et al.* 2008). However, habitat and diet have been poorly assessed in phenological studies (Lehikoinen *et al.* 2004). Butler *et al.* (2003) found in Northeastern USA that grassland species, followed by shrubland and aquatic species, have more advanced their spring arrival compared to forest and aerial species. Wilson (2009) found that diet partly explained interspecific variability in phenological response of birds in Maine, USA. Resource availability differs according to habitat and prey type and can affect the timing of spring bird arrival, because synchrony between food availability and energetic needs of breeding birds is a critical component of their fitness (Visser and Both 2005, Martin 2007, Parmesan 2007). Our second prediction was thus that species using early available habitats and foods should more strongly advance their arrival than other groups. In that regard, vegetarians, terrestrial carnivores and mixed habitat dwellers should more strongly advance their spring arrival than species relying on other diets or habitats, because

their food (mostly small mammals and seeds/fruits from the preceding year) is generally available very early on breeding sites.

The yearly number of broods could also explain variability between species, because multibrooded species might incur more benefits from advancing their spring phenology than single brooded (Jenni and Kery 2003). Although the literature is contradictory, with reports supporting this hypothesis (Jiguet *et al.* 2007) and others refuting it (Van Buskirk *et al.* 2009), our third prediction was that multi brooded species would advance more their spring phenology than single brooded species.

Body mass is a significant predictor of interspecific differences in breeding bird population trends (Møller 2008). We hypothesized that body mass could also be a significant predictor of changes in spring phenology. In northern environments, bigger birds could adjust more quickly than smaller birds their spring phenology to the warming climate for two reasons: first, the risks of arriving too early and suffering bad weather should decrease with higher body mass due to the allometry of thermoregulation costs (Gill 1990) and fasting endurance (Ashton 2002); second, the benefits of arriving early should increase with body mass due to the longer time needed by large birds to raise their chicks.

Material and Methods

Bird species records

ÉPOQ compiles observations from the bird watchers of Quebec. Each checklist corresponds to a single day's visit at a single locality and contains records for one or more species. Localities are defined to the nearest minute of latitude and longitude and each

record contains the number of birds seen or heard. Spring trends in abundance and frequency of detection were significantly correlated between ÉPOQ and the Breeding Bird Survey (BBS) data sets (Dunn *et al.* 1996) during the 1971-1992 interval. ÉPOQ covers mainly southern Quebec, between 45°N and 52°N and between 64° W and 79°30'W (Fig.3). About 90 % of the data are collected by 10 % of the observers, called “expert observers”.

Since bird watchers collect observations without following standard protocols, we filtered the ÉPOQ data to minimize temporal and spatial biases. We used four consecutive filters (Fig.3). First (temporal filter), we retained only data collected during the period 1969-2008 and during the spring period defined here as 1 March – 31 May. However, we shifted the spring period to 16 March – 15 June for 33 species (reported in Appendix1) arriving later to their breeding grounds and starting egg laying in the last week of May or later. This shift enabled us to capture most of the migration for these late arriving species, meanwhile avoiding breeding season records for other species. Second (spatial filter), we retained only data collected in the area located between 45°N and 47°N and between 69°42'W and 79°21'W. The longitude and southern latitude boundaries correspond roughly to the geographic limits of the Quebec province. The northern latitude boundary was decided to minimize regional spatiotemporal bias after exhaustive data exploration. In fact, observation effort was much less constant for areas north of the chosen boundaries. This resulted in a 110,250 km² study area that measured about 740 km from West to East and 220 km from South to North. Third (ecological filter), we removed all records from non-migratory species. We defined migratory species as all those not wintering in the study

area. Fourth (sample size filter), we only retained checklists resulting from ≥ 30 minutes of observing effort, because this eliminates most checklists provided by occasional birders, who may be more likely to introduce errors in the database. Of this dataset, we selected the migratory species for which ≥ 20 consecutive years of good-quality data (i.e. with ≥ 40 records per year) were available, starting backward from 2008. To avoid losing too much valuable information, we did tolerate some species-years with < 40 records, but only when there were no more than 2 consecutive years in that situation. This rule led us to include 127 species-years with < 40 records (of 3,596 species-years included in the analysed dataset). This corresponded to 1.1 ± 0.1 year with < 40 records tolerated per species. None of these tolerated years had zero record.

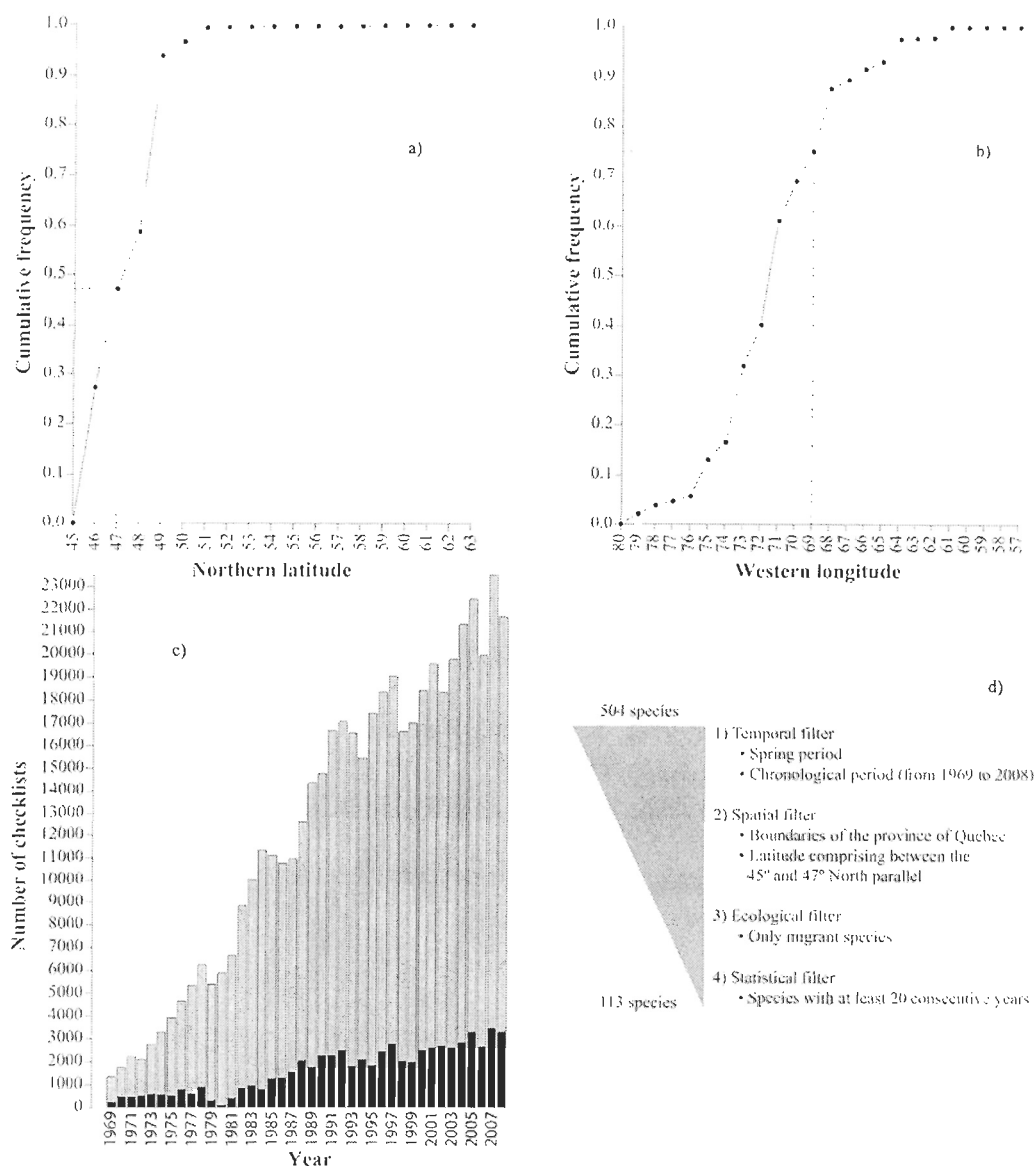


Figure 2: Spatiotemporal synthesis of the EPOQ (*Étude des population d'oiseaux du Québec*) database and the data filtering process. Data come from checklists produced by volunteer bird watchers who record observed birds, location date and observation effort. Then, regional coordinators and database software review and filter for potential erroneous sightings, and finally data is integrated to the database. a) and b) summarise the spatial distribution of observation effort latitudinally and longitudinally, respectively, and marks the chosen limits of study area (Southern Quebec). c) shows the number of checklists produced each year between 1969 and 2008 (grey) and number of checklists retained after filtering process (black). d) the filtering process used and number of species before and after filtering.

Overall, the four filters retained 113 species from 79,540 checklists and 894,358 records. Selected species were the most common ones in southern Quebec, whereas selected checklists and records were largely from the most experienced birders. This considerably decreased the risks of detecting patterns generated by erroneous or biased observations (Devictor *et al.* 2010).

Ecological and life history traits

We assigned values to ecological and life history traits (migration distance, habitat, diet, potential number of broods per year, body mass) of all species using information from Birds of North America Online (<http://bna.birds.cornell.edu/bna/>) (Poole 2005) and Quebec Breeding Bird Atlas (Gauthier *et al.* 1995). We describe in Table 1 all the trait categories that we used in analyses.

Table 1: Ecological traits of the 113 species of breeding birds studied from 1969–2008 in southern Quebec, Canada. Classification of species into categories is available in Appendix 1.

Ecological traits	Categories (number of species)	Definition
Migration distance	Long distance (37)	Winters in central America or more to the South
	Medium distance (40)	Winters potentially both in North America and more to the South
	Short distance (19)	Winters entirely in North America
	Partial migrants (17)	Winters in North America, with some individuals wintering in southern Quebec
Habitat	Forest (36)	Mostly found in forests
	Mixed (23)	Species using at least two habitats or a broad landscape matrix
	Open (19)	Uses mostly open habitats (bare soil, fields, prairies)
	Water related (35)	Uses marshes, lakes, ponds, rivers or any water related habitat
Diet	Aquatic carnivores (17)	Feeds on aquatic animals (fish, molluscs, arthropods)
	Insectivore (49)	Eats mostly terrestrial or aerial insects
	Omnivore (17)	Eats at least 30% or more of two distinct categories
	Terrestrial carnivore (8)	Eats above water animal matter
	Vegetarian (22)	Eats plant materials (seeds, fruits, leaves)
Brood number	Monobrooded (61)	One brood per year
	Multibrooded (52)	More than one brood per year
Body mass	Very small (43)	< 25 g
	Small (25)	≥ 25 g and < 75 g
	Medium (17)	≥ 75 g and < 750 g
	Large (28)	≥ 750 g

Climate variables

We defined average spring temperature (AST) as the average of the March, April, and May monthly mean temperatures. We calculated AST between 1969 and 2005 for our study area through interpolation of station-based observations from 1961-2005 produced by Anusplin thin-plate splines on a 10 km x 10 km cell grid (McKenney *et al.* 2006). We quantified local spring snow cover using snow cover end date (SCED) between 1969 and 2005

obtained from Brown and Braaten (1998) updated to 2005 (Brown 2010). SCED adds valuable information to temperature data in that snow cover strongly influences habitat and food availability for many birds (Newton 2007). We used spring station-based Northern Atlantic Oscillation (NAO) to reflect temperature, precipitation and wind at continental scale over the Northern hemisphere. This variable affects (although unclearly) bird migration in North America (Marra *et al.* 2005, MacMynowski and Root 2007). We used spring values of the Multivariate El Niño Southern Oscillation Index (MEI) to reflect variations in the Southern hemisphere climate, which can affect spring migration phenology of North American long distance migrants (Miller-Rushing *et al.* 2008a, 2008b). We obtained NAO and MEI indexes from www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.data.html#naostatseas and www.cdc.noaa.gov/people/klaus.wolter/MEI/mei.html, respectively.

Phenological estimators

Moussus *et al.* (2010) used simulated data to estimate the efficiency of ten phenological estimators (several first appearance dates, mean dates of arrival, different percentiles arrival dates, and a smoothing method based on spline functions). They found that first appearance dates were inaccurate and biased estimators, whereas mean dates and estimates calculated using the smoothing method provided the most accurate estimates of phenological shifts. These last two metrics were also the most robust to variation in sample sizes and to imperfect detectability. Considering Moussus and *al* (2010)'s work and to ease comparison of our results with literature, we estimated bird spring phenology using nine phenological estimators (PE): the first arrival date (FAD), the ten first arrival dates (10 FAD), six

different percentile arrival dates (1st, 5th, 10th, 25th, 50th, and 75th percentiles) which reflect phenology for various segments of the populations, and a random sampling-based approach (Sample). Our random sampling-based approach consisted in determining the first arrival date among ten randomly sampled records. We repeated this random selection of ten records 999 times and averaged first arrival dates to produce a univocal one. These nine PE were calculated for each species and for each year of the time period 1969-2008. We give a more detailed description of estimators in Table 2.

Table 2: Name, abbreviation, and definition of the 9 phenological estimators used to approximate the date of spring arrival for the 113 species of breeding birds studied from 1969–2008 in southern Quebec, Canada.

Phenological estimator (abbreviation)	Definition
First arrival date (FAD)	Date of first spring observation
10 first arrival dates (10 FADs)	Mean date of the ten first spring observations
1 st percentile (1%)	Date when 1% of the spring observations have been achieved
5 th percentile (5%)	Date when 5% of the spring observations have been achieved
10 th percentile (10%)	Date when 10% of the spring observations have been achieved
25 th percentile (25%)	Date when 25% of the spring observations have been achieved
50 th percentile (50%)	Date when 50% of the spring observations have been achieved
75 th percentile (75%)	Date when 75% of the spring observations have been achieved
Random sampling (Sample) ¹	First arrival date of ten randomly sampled records

Notes: ¹ This random sampling-based approach consisted in determining the first arrival date among ten randomly sampled records. We repeated this random selection of ten records 999 times and averaged first arrival dates to produce a univocal one.

Temporal trend in spring arrival date

We performed multiple linear models to assess the temporal trend in spring arrival date for each species and each PE. We related spring arrival date (dependent variable) to the year (independent variable). Since a species whose population increases will tend to be detected

earlier by observers (Lehikoinen *et al.* 2004, Miller-Rushing *et al.* 2008a), we included changes in abundance as a covariate (Lehikoinen *et al.* 2004) to account for potential biases due to changing population sizes. More specifically, we included the detrended abundance index (DAI), which consist of the residuals from the linear regression between abundance index, calculated by dividing species yearly abundance by yearly number of checklists, and the variable Year. Yearly abundance consists of the number of records for a given species multiplied by the average number of individuals of that species per record. We used residuals in order to avoid a colinearity confounding effect. As we adjusted 1,017 models (113 species x 9 PE) and as it was impossible to verify all the conditions of application of linear models, we assessed significance of model coefficients using a permutation test with 999 iterations. In order to visualize the general bird temporal phenological response, we performed a multiple linear mixed effects model (Pinheiro and Bates 2000). We used spring arrival date estimated by the 25th percentile method as the dependent variable, year as independent variable, and the species as a random effect. Data are reported as means \pm SD.

Effects of climate variables on spring phenology trends

We performed a multiple linear mixed effects model (Pinheiro and Bates 2000) with spring arrival date estimated by the 25th percentile method as the dependent variable, the four climate variables (NAO, MEI, SCED, AST) as independent variables, and the species as a random effect. We assumed a normal distribution of errors. We performed this analysis

using the *nlme* package developed for the R statistical software (R Development Core Team 2011).

Explaining variability in phenological trends

We used the five ecological and life history traits (Table 1) to explain the interspecific variability in the phenological response (measured for each species as the estimate of the temporal trend). To remove potential biases due to phylogeny bias (Saino *et al.* 2010), we performed a multiple linear mixed effects model using genus nested in family nested in order as structured random effect. We therefore performed an analysis of deviance using simple fixed effects where variability in phenological trends was related to the five categorical factors. Because some groups of the following factor shared almost the exact same species, we decided to treat distance of migration and habitat/diet separately to avoid collinearity. We thus performed two analyses of deviance. To measure effects of different levels within significant factors, we performed a post-hoc Tukey's Honestly Significant Difference test (Yandell 1997). All the analyses were performed using the R statistical software (R Development Core Team, 2011).

Results

Temporal trend in spring arrival date

Whatever the PE used, a majority of birds showed an advance in their spring arrival date (from 79 to 112 species, mean = 90 ± 11 species; Fig.4). The temporal trend, estimated

with the 25th percentile accounting for species as random effect, showed a general advance of spring bird phenology of 0.134 day/year ($t = -15.29$, $SE = 0.0088$, $df = 3482$, $P < 0.001$; Fig.5). However, some birds showed a trend toward delay (from 1 to 34 species, mean = 23 ± 11 species). Permutation tests indicated that $40\% \pm 19\%$ of the 113 species showed a significant advance in spring phenology against $4\% \pm 4\%$ showing a significant delay (Fig.4).

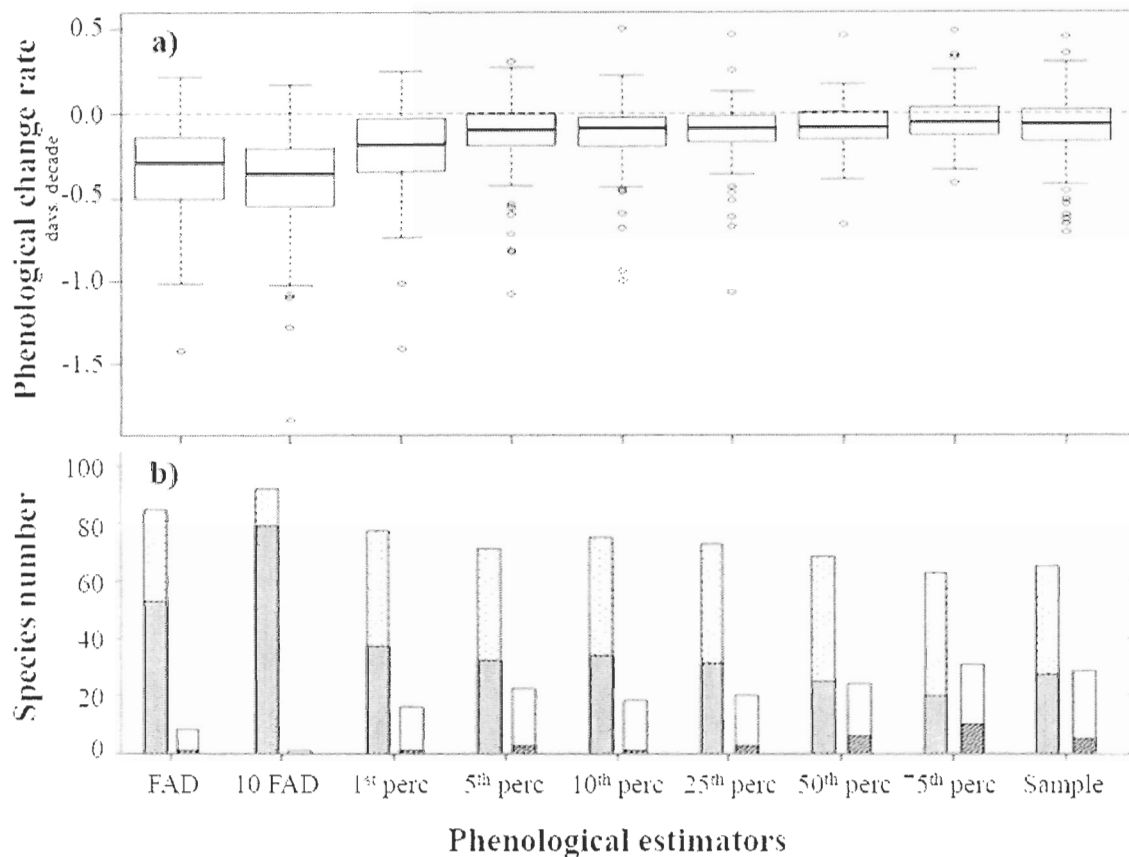


Figure 3: Change in the spring arrival date for 113 breeding birds species in southern Quebec, Canada, from 1969-2008. a) Rate of change (days per decade) of spring arrival date estimated through 9 phenological estimators (see Table 2 for definitions of estimators). Boxplots give median and dispersion of trends values for the 113 species. Negative values indicate an advancing spring phenology. b) Number of species showing a non significant advanced spring phenology (light dotted), a significant advanced spring phenology (dark

dotted), a non significant delayed spring phenology (light hatched), and a significant delayed spring phenology (dark hatched).

The 75th percentile was the PE method that showed the smallest overall response. It indicates that 76 species showed an advancement trend ($P < 0.05$ for 24 species) whereas 37 species showed a delay trend ($P < 0.05$ for 12 species). The 10 FADs approach showed the most contrasted results (Fig.4) with 112 species showing an advancement trend ($P < 0.05$ for 96 species) and only one species showing a (non-significant) delay trend.

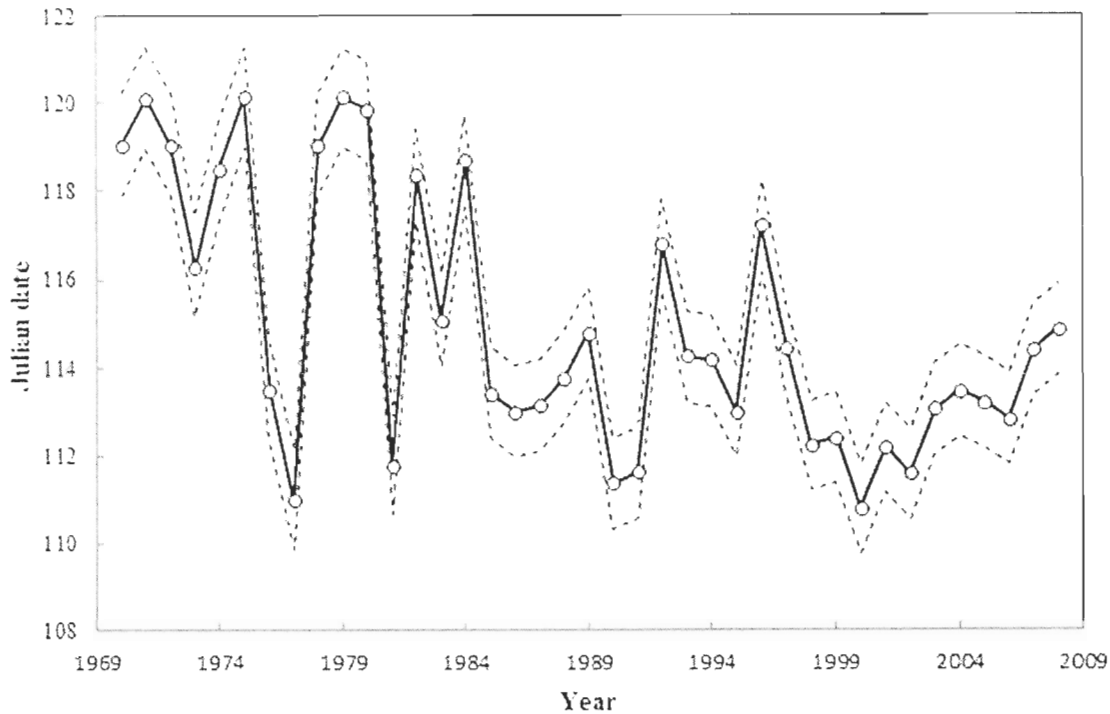


Figure 4: Temporal trend of the spring arrival Julian date (estimated with the 25th percentile method) for the 113 migrant bird species (included as a random effect in multiple linear mixed effects model). Dashed lines represent standard error around the mean.

Differences in phenological estimators

Pearson correlation coefficients calculated on temporal trends estimated under each of the nine PE indicate that all PE are positively correlated (Table 3), but correlations between the percentile approaches and other PE weaken as percentiles increase. The 75th percentile yielded the smallest estimate of spring advancement, although it still indicated that a majority of species showed a trend toward earliness (Fig.4). Results from the Sample approach were in general very similar to those obtained with the 75th percentile. All the percentiles results are consistent, differing somewhat in the estimated effect size. Indeed,

the lower the percentile, the higher the number of species showing a trend for advancement. Correlations between methods were highest when percentiles were closest (Table 3). The FAD and 10 FADs showed the strongest overall trends, and the greatest number of species showing a significant advancement, and the smallest number of species showing a significant delay. The 10 FADs showed higher effect sizes than the FAD.

Table 3: Pearson correlation coefficients between temporal trends in spring arrival date based on the nine phenological estimators. The correlation coefficients are based on 113 independent sampling units (species). Numbers in bold are significant (Pearson correlation test, $P < 0.05$)

	FAD	10 FAD	1 st perc.	5 th perc.	10 th perc.	25 th perc.	50 th perc.	75 th perc.
FAD								
10 FAD	0.71							
1 st perc.	0.86	0.70						
5 th perc.	0.62	0.83	0.68					
10 th perc.	0.58	0.87	0.61	0.89				
25 th perc.	0.47	0.85	0.46	0.80	0.87			
50 th perc.	0.33	0.67	0.32	0.59	0.69	0.82		
75 th perc.	0.08	0.30	0.16	0.32	0.41	0.43	0.65	
Sampling	0.73	0.66	0.81	0.80	0.70	0.56	0.42	0.24

Effects of climate variables on spring phenology

The climatic trends, estimated with the 25th percentile accounting for species as random effect, gave the following results. Spring mean temperature was the predominant climatic factor associated with the changes in spring arrival date (Table 4). For every 1°C increase, birds arrived 0.95 day earlier. MEI also had a significant effect on spring arrival date, as for every MEI unit increase, birds arrived 0.38 days later. NAO also had a significant effect on spring arrival date: for every NAO unit increase, birds arrived 0.11 day earlier. Snow cover end date had only a minor effect (though almost significant, Table 4). Climate variables

were not or only weakly correlated as Pearson's correlation coefficient never exceeded 0.30 ($t = 1.89$, $df = 35$, $p = 0.07$)

Table 4: Multiple linear mixed effects model of spring arrival dates (estimated with the 25th percentile approach) in relation to local and large scale climatic variables accounting for 113 species (random effect) in southern Quebec, Canada.

	Estimate	Unit	Std error	Df	t-value	p-value
Intercept	111.314	Day	3.4201	1916	32.55	<0.0001
NAO¹	-0.113	Day/NAO unit change	0.0512	1916	-2.21	0.03
MEI²	0.380	Day/MEI unit change	0.1053	1916	1.76	0.003
SCED³	0.020	Day/Day	0.0116	1916	3.61	0.08
AST⁴	-0.947	Day/°C	0.0818	1916	-11.58	<0.0001

Notes: ¹ Station-based North Oscillation Index for the spring months March, April, May; ² Multivariate ENSO Index for the months of March and April; ³ Snow Cover End Date. ⁴ Average Spring (March, April and May) Temperature.

Explaining variability in phenological trends

Trait analysis indicated that 34% (adjusted r-squared) of the variance among species in phenological change rate could be explained by traits ($F = 6.279$, $df = 11, 101$, $P < 0.001$). Analysis of deviance (type 3) showed that habitat ($\text{Chi}^2 = 27.004$, $df = 3$, $P < 0.001$) and diet ($\text{Chi}^2 = 15.895$, $df = 4$, $P = 0.003$) significantly explained some of this variance (Table 5; Fig 6). No effect was found with regards to body mass and brood number. Based on the $\alpha < 0.05$ criterion, Post hoc Tukey's HSD tests revealed that for migration distance, long distance migrants showed significantly smallest responses compared to other groups

(Fig.6B). For the habitat trait, mixed habitat dwellers showed a significantly highest phenological response compared to other groups (Fig.6A). For the diet trait, vegetarians and terrestrial carnivores showed significant highest response compared to other groups, especially insectivores (Fig.6C).

Table 5: Analysis of deviance of the phenological change rate (estimated with 25th percentile approach) in relation with species traits, accounting for phylogeny signal genus nested in family nested in order as a structured random effect). Due to pseudo replication between habitat and diet (a) and migration distance (b), we analysed them separately using the same method.

a)	Df	Chi²	p-value
Intercept	1	3.33	0.07
Habitat	3	22.53	<0.0001
Diet	4	12.52	0.01
Body mass	3	3.07	0.38
Brood number	1	0.08	0.78

b)	Df	Chi²	p-value
Intercept	1	13.74	0.0002
Mig. Distance	3	21.71	<0.0001
Body mass	3	2.57	0.46
Brood number	1	1.12	0.29

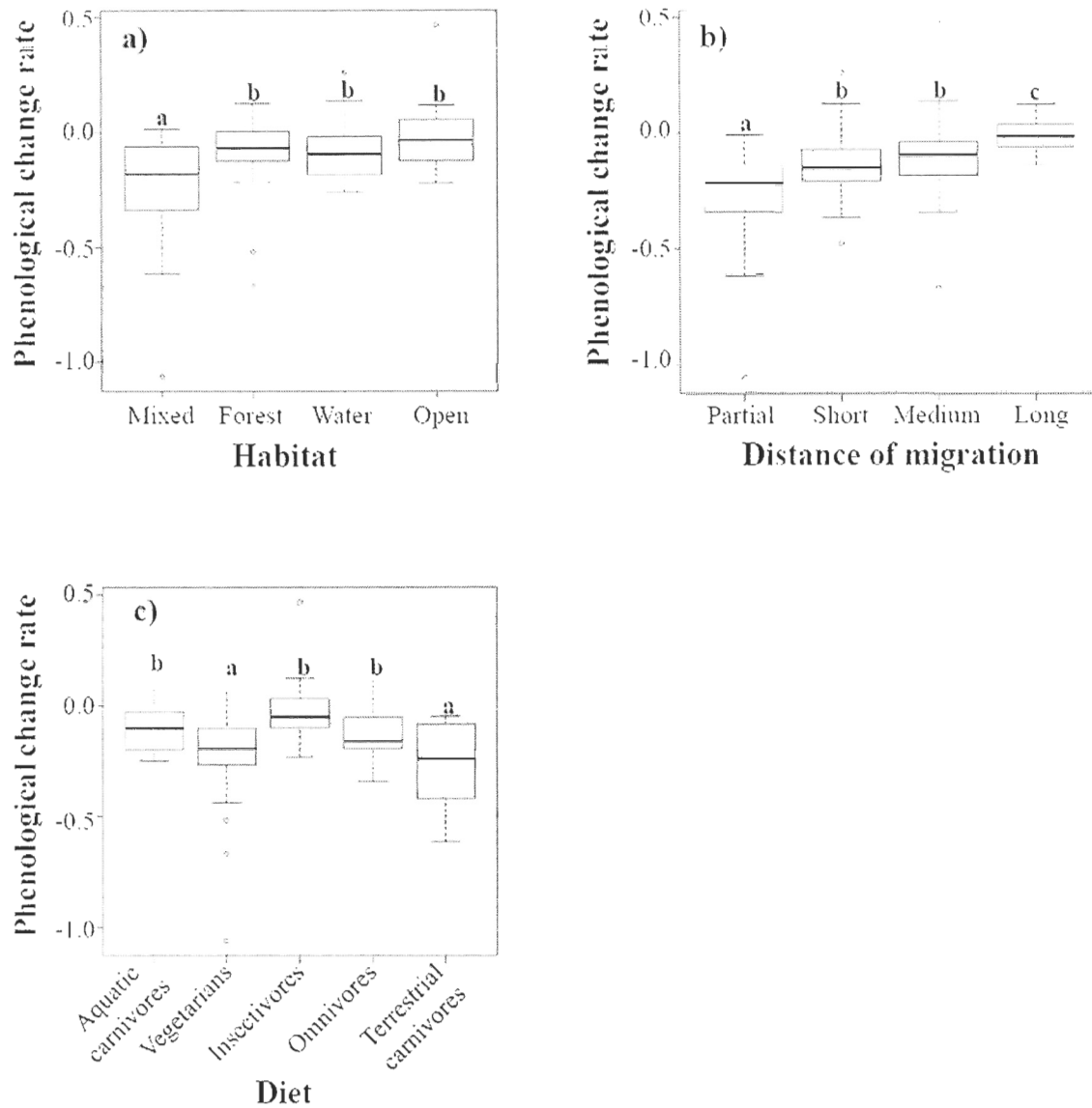


Figure 5: Phenological response (days per year) in relation to ecological and life history traits. Due to pseudo replication and correlation between Distance of migration (B) and Habitat/Diet factors, distance of migration has been tested separately from Habitat (A) and Diet (C). Significance of difference has been evaluated with post-hoc Tukey's HSD test after multifactor analysis of variance. Letters highlight significant intergroup differences for p -value > 0.05.

Discussion

The analyzed dataset supported our general predictions that spring phenology of birds migrating to Quebec should have advanced through time, that the choice of phenological estimator would influence our assessment of this advancement, and that dates of spring arrivals would be linked to climate and bird life history traits. We now discuss each prediction more specifically, and expose the technical and biological conclusions to be derived from our tests.

Temporal trend in spring arrival date

The observed trend in the spring phenological response of birds is coherent with the rise in mean surface temperature measured for southern Quebec in the second half of the twentieth century (Yagouti *et al.* 2008). This temperature increase varied geographically within the province and can be expressed through many different variables, thus cannot be summarized by a single number. However, Yagouti *et al.* (2008) examined surface air temperature in southern Québec over 1960–2005 and reported that significant annual mean temperature trends ranged from 0.8° to 1.6°C, according to location.

The average phenological change found in our study (-0.36 Day/Year for FAD, -0.10 Day/Year for percentiles PE) is very similar to literature (-0.37 and -0.10 Day/Year, respectively; reviewed in Lehikoinen *et al.* 2004). However, most of these studies were done in Europe (Gordo 2007). North American studies show large disparities in dataset types, methodological approaches, type of analysis, and number of species studied. In addition, most of them were made at locations south of 45°N, which is south of many

species' breeding grounds. When comparing our results with those from other North American studies, we found similar results as Brown (1999), Butler (2003), Ledneva *et al.* (2004), Mills (2005), Murphy-Klassen *et al.* (2005) and MacMynowski *et al.* (2007), but different results from Marra *et al.* (2005), MacMynowski and Root (2007), Wilson (2007) and Miller-Rushing *et al.* (2008a), (2008b). These latter studies found no or little shift over time. Differences could be due to geographical disparities, as climate trends are weaker in southern study areas, or to differences in the studied species. As a matter of fact, most studies focused on small, mostly insectivorous passerines, especially when based on bird banding databases, whereas we showed that these birds show relatively small to no phenological advance. It is noteworthy that in addition to being performed where most species breed, our study covered $> 110\,250\text{ km}^2$ and was based on $> 894\,000$ records. No previous study on the shift of bird migration phenology in North America had such a large geographical coverage and was based on such a high volume of records. This makes our work a solid base for comparisons, especially given that we used a large range of phenological estimators.

Differences in phenological estimators

All nine PEs showed a mean advancement of bird spring arrival but the effect size varied. When comparing only the percentile PE, we found that most of birds' population, i.e. first vs late individuals to arrive, show similar trend in advance, except for the 1st percentile PE. We are thus confident that the observed advances honestly represent the overall response for bird population. The fact that the earliest bird individuals, e.g. 1st percentile, show greater

advance support the idea that their response differs from the overall whole population's response (MacMynowski and Root 2007, Van Buskirk *et al.* 2009). We thus suggest being cautious with studies using only first arrivers because response might be overestimated. However, correlations between all PEs showed that even if there might be a non-negligible advancement overestimation, the response sign remains fairly correct. As we had predicted and in good agreement with the literature (Moussus *et al.* 2010, Lehikoinen *et al.* 2004), PEs based on first arrival dates yielded larger estimates of phenological shift than other PEs. This difference in estimates could be rather considerable. For example, the method based on the 10 first arrival dates suggested a phenological shift more than twice that based on most other estimators. Our empirical results thus confirm those of Moussus and *al* (2010) based on simulated data. This obviously raises questions as to our interpretation of results from meta-analyses of migration dates when different PEs are used across studies. It remains that the vast majority of phenological studies are based on first arrival dates (Lehikoinen *et al.* 2004, Parmesan and Yohe 2003, Walther *et al.* 2000), which reflects available data. We only kept the percentile 25 PE to run climate association and species traits analyses. We believe percentile 25 is the most appropriate PE because it should represent the general trend for the population, it minimizes biases and it allows comparison with other studies. As our results and the literature show, FADs tend to overestimate the trends. Percentiles 1, 5, and 10 percentiles might not represent the overall population but only first arriving individuals. Percentiles 50 and 75 have also been discarded because of the potential pseudo replication, as many observations might have been reported for a single settled individual, thus making observations not independent from each other. We

also think that these percentiles might fall into the breeding season, which is out of the scope of this paper. The Random sampling method has been discarded because of its singularity, thus lack of potential comparability with other works (although it may represent the less biased PE). Finally, FAD showed overall smaller responses compared to 10FAD, although we expected FAD to show the strongest responses. This could be explained by a methodological artefact related to the spring definition used. For some species and for some years, some arrival dates were before March 1st and these years' arrival dates were therefore set to March 1st. As this potential artifact underestimates the temporal trends, we assume it has a conservative bias for a few early migrant species.

Effects of climate variables on spring phenology

We predicted that warm springs, less snowy springs, and warm phases of the Northern Atlantic and El Niño Southern Oscillations over Northeastern America induced the earliest bird spring arrivals. As expected, local air temperature was the main factor influencing spring bird phenology. Our obtained effect size (-0.95 day/°C) was in the same range as that obtained in Lehtikoinen *et al.* (2004)'s meta analysis (-1.76 day/°C). Other studies on North American birds found advancements of spring arrival ranging around 1 day/°C (Marra *et al.* 2005, Murphy-Klassen *et al.* 2005, Miller-Rushing *et al.* 2008a, Van Buskirk *et al.* 2009).

The relative importance of the continental scale climate variables NAOI and MEI was higher than expected. Regarding NAO, this could potentially be explained by the more northeastern geographical location of our study area compared to that of other similar

studies conducted elsewhere in North America. Indeed, The North Atlantic Oscillation should have stronger effects in Quebec than in locations more to the South or to the West. MEI was the second most important factor in our results, which may appear surprising given that El Niño is mostly a South American climatic phenomenon whereas we assessed bird phenology in Northeastern North America. Two mechanisms may have been at work. First, ENSO has a direct impact in Northeastern North American climates due to El Niño teleconnections (Bush 2002). Second, MEI could affect bird ecology on their South American wintering grounds and thus indirectly influence spring arrival dates on breeding grounds. As Gordo *et al.* (2005), Gordo and Sanz (2007) and Robson and Barriocanal (2011) have shown, climate in the wintering areas might influence spring migration phenology. Overall, even though local temperature seems to be the predominant factor correlated with spring phenology, our results confirmed that indirect effects of climate can be complex. It is also possible that different factors affected different groups of species and that our global analysis on 113 species lacked the resolution needed to identify which climatic factors affected which species.

Explaining variability in phenological trends

The changes observed in spring arrival dates varied among species. This is consistent with results from previous studies (Butler 2003, Murphy-Klassen *et al.* 2005, Saino *et al.* 2010). We found that 34% of this variability was explained by the bird life history traits we had included in our analyses. The most important interspecific differences were related to

distance of migration, diet and habitat. Potential number of broods and body mass showed no (or very small) direct effects. We thus discuss only the three first variables.

Distance of migration

We had predicted that short distant migrants should advance more quickly their spring arrival than long distance migrants. We found that neotropical migrants showed very little phenological advance compared to short distance migrants. This result fits those from previous studies (Butler 2003; Lehikoinen *et al.* 2004; Van Buskirk *et al.* 2009). As neotropical migrants have been shown to be in decline over North America (Møller 2008, Saino *et al.* 2010), our results strengthen the hypothesis according to which the difficulty to adjust migration dates to climate change could potentially explain this decline (Møller 2008, Storde 2003, Thaxter *et al.* 2010, but see Marra *et al.* 2005). The mechanism linking the lack of phenological shift to demography could involve trophic mismatches (Knudsen *et al.* 2011). On the other hand, short distance migrants strongly adjusted their spring migration phenology. This result, combined to delayed fall departures (Mills 2005; Laliberté 2009) might lead to increased residency in formerly migrant species (Pulido *et al.* 2010).

Habitat and diet

We had predicted that species using early available habitats and foods should more strongly advance their spring arrival than other groups. In that regard, vegetarians, terrestrial carnivores and forest dwellers should more strongly advance their spring arrival than species relying on other diets or habitats, because their food (mostly small mammals, seeds and fruits from the preceding year) is generally available very early on breeding sites.

Mixed habitat dwellers showed a strongest advancement rate compared to water, forest, and open habitat dwellers. Meanwhile, vegetarians and terrestrial carnivores showed strongest rates of advancement than omnivores (intermediary response), aquatic carnivores and insectivores. With regards to these results, we suggest the “Resource Availability Hypothesis” as a structuring factor explaining interspecific phenological responses to climate change. Species that feed on resources that are already available on breeding grounds or which availability has strongly and consistently advanced are more likely to advance their spring migration because there are less costs (metabolic, survival, reproduction) and more benefits (better territories, more time to grow chicks) to do so. Species depending on resources unavailable incur fewer benefits (or more costs) from arriving earlier (Newton 2007). Terrestrial carnivores and vegetarians could therefore have a better incentive to advance their migration. This hypothesis also implies that a lower phenological advance would not necessarily mean a stronger trophic mismatch (see Dunn *et al.* 2011). It is possible that a species has in fact perfectly tuned its arrival to the availability of its preferred resources, even if phenology has changed little. We suggest that to identify species that are the most vulnerable to climate changes, a strong focus is needed on the match between resource availability and resource needs, rather than simply on the degree of phenological shift through time.

Limitations of our study design

Our study has two potential weaknesses. First, it is based on observations rather than experiments, so that our tests are all based on correlations. It is always possible that we did not include the best explaining factors in our analyses, or that some of the significant

factors emerging from our analyses are actually not involved in ecological mechanisms at play, but are simply correlated to some other, unknown explaining factors (Berteaux *et al.* 2006). Second, the observations forming our analysed dataset were not generated from a sampling protocol designed to fit our needs, but were collected by volunteer birders who did have only few sampling constraints. Therefore some biases might have existed in the data set that could have affected our tests.

A first bias might have resulted from spatial and temporal variations in observation effort. If more observations were performed in the northern parts of the study area during the early years of the study and then more in the southern parts, the apparent advancement in spring phenology might rather be due to a shift through time of observations toward those areas where birds arrive earlier. However, we strongly limited the likelihood of such spatial bias by restricting the study area to an area of 2 degrees of latitude (220 km) within which little variation exists between dates of spring arrival. In addition, preliminary tests did not detect any obvious change through time in the latitudinal origin of observations for this area. Another potential source of bias was the temporal variation in observation effort. As bird watching gained in popularity, observing effort has increased which also increased the detectability of early individual birds. This could have generated an apparent shift in migration date. We avoided this bias in two ways. First, we partially corrected for it by using daily sightings divided by effort instead of raw sightings. Second, we used PE which partially corrected for this bias, namely percentiles and random sampling PE. Percentiles PE do so because yearly arrival distribution is standardized through transformation into a percentage, therefore is less affected by changes in effort. Sample PE uses a constant

number of records for all years, thus it almost eliminates totally this bias. One more potential source of bias originates from changes in population size. When a population increases in size, the first observed arrival dates shift forward simply because early birds become more numerous and thus more likely to be detected, even if the average date of arrivals remains unchanged. This was suggested by Miller-Rushing *et al.* (2008) and Lehikoinen *et al.* (2004). We avoided this problem by including the detrended abundance index (DAI) in our models, thus partly removing this bias from our results. We encourage further studies to do the same since species' abundance significantly affected arrival date in 18 ± 4 (mean \pm SD for all PE) species out of 113 (see appendix 1).

Citizen science

Although citizen science data has been pointed out as a powerful tool regarding global change questions (Devictor *et al.* 2010, Berteaux *et al.* 2010), researchers have been reluctant to use checklist datasets because the lack of standardization in data collection might generate some biases such as those outlined above. We agree that these “noisy” data generate multiple challenges for robust hypothesis testing. However, as pointed out by Droege *et al.* (1998), they do contain vast amounts of information that also provide unique opportunities due their volume which make them simply impossible to replicate through standard sampling methods. Numerical ecology is a highly dynamic field that benefits from continuous technological developments so that it becomes more and more possible to extract unbiased information from noisy datasets (e.g. using random sampling methods). But a priori assessment and then proper handling of potential biases is needed. We went

through many steps from the raw data set, for example when filtering data, to be able to test predictions.

Albeit its challenges, we showed how valuable “citizen science” programs such as *Étude des Populations d’Oiseaux du Québec* (ÉPOQ) are and we hope to have revealed some of its tremendous potential in regard of climate change biology questions. As other programs are emerging, such as eBird (described in Sullivan *et al.*(2009)), we hope that further progress in analytical skills will allow scientific knowledge to fully benefit from them.

Perspective

Futur studies are needed concerning the Ressources Availability Hypothesis as an important phenology and phenological response structuring factor. As a matter of fact, similar insight is beginning to emerge (Kaňuščák *et al.* 2004). Moreover, we would like to draw further study attention on the link between phenology and species demography (see Saino *et al.* (2010)). In addition, to further test generated hypotheses, more mechanistic and phenological studies are needed, especially via the multi trophic synchrony approach. As a matter of fact, even though we showed that there is great disparity in the species’ phenological responses, we cannot decipher whether one species’ lack of phenological response implies increased vulnerability of populations. However, by showing differences between trait-based groups, we hope to draw attention on next priority focus to deepen the understanding of species’ phenology in a context of climate changes. In that sense, a special concern should be given to long distance migrants and on insectivores, as both show little phenological response.

CHAPITRE 2

CONCLUSION

Dans le but d'étudier les effets des changements climatiques sur l'avifaune au Québec, nous avons analysé la réponse phénologique printanière de 113 espèces d'oiseaux migrateurs entre 1969 et 2008 dans le sud du Québec, soit entre le 45^e et le 47^e parallèle Nord. Nous avons trouvé un devancement général de la phénologie printanière de l'avifaune étudiée, et ce peu importe le marqueur phénologique utilisé. Ce résultat est cohérent avec le réchauffement climatique observé au Québec. Nous avons cependant noté des différences considérables dans la réponse phénologique selon le marqueur phénologique utilisé. En effet, les méthodes par premières mentions (FAD et 10FAD) présentaient une réponse phénologique d'amplitude presque deux fois supérieure aux autres marqueurs phénologiques. Ce résultat renforce l'idée que ces marqueurs sont fortement affectés par les biais d'effort d'observation et de changement d'abondance des espèces. Conséquemment, nous recommandons d'être extrêmement prudent quant à l'utilisation future de ces méthodes, ainsi que dans l'interprétation quantitative des méta-analyses sur le sujet, considérant qu'une grande majorité des études réalisées ont utilisé des méthodes potentiellement fortement biaisées à la hausse. Soulignons toutefois que la direction des changements obtenus avec de tels marqueurs était cohérente avec les autres et, à notre connaissance, correcte.

Par la suite, nous avons relié la réponse phénologique de l'avifaune du Québec au climat en utilisant deux variables du climat régional et deux autres indices représentant le climat à l'échelle hémisphérique. Nous avons montré que la température moyenne du printemps au sud du Québec, à raison d'un devancement de 0,95 jour/°C d'augmentation, était la variable la plus fortement associée à la réponse phénologique, le NAO et le MEI étant aussi significativement associés à cette réponse, quoique moindrement. La date de fin

du couvert nival n'a pas eu d'effet significatif même si une légère tendance semble être présente. Ces résultats suggèrent que la température printanière au niveau régional semble être le facteur prépondérant affectant la phénologie de la migration des oiseaux. La significativité des autres variables suggère toutefois que l'action du climat sur les espèces est complexe et encore méconnue.

Troisièmement, nous avons tenté d'expliquer la variabilité interspécifique dans la réponse phénologique des espèces en utilisant leurs caractéristiques écologiques et traits biodémographiques. Bien que nous n'ayons pu analyser la distance de migration en même temps que l'alimentation et l'habitat, nous avons trouvé que ces trois traits expliquaient une grande proportion de la variabilité observée. Ainsi, les migrateurs partiels et sur courtes distances montrent un devancement plus important par rapport aux migrateurs sur longues distances. Les végétariens, les carnivores terrestres et les espèces d'habitats mixtes montrent le plus fort devancement par rapport aux autres groupes, les insectivores montrant la plus faible réponse phénologique. Ces résultats appuient l'hypothèse de la disponibilité des ressources comme facteur structurant la phénologie et la réponse phénologique des espèces. Cette hypothèse veut que les espèces dont les ressources sur l'aire de reproduction sont disponibles aient un avantage certain à devancer leur phénologie (ce qui pourrait se traduire en une pression de sélection en ce sens). Ces résultats montrent que les changements climatiques affectent les oiseaux migrateurs de manières différentes et que les espèces, selon leur stratégie de vie, réagissent plus ou moins aux changements du climat.

Enfin, nos résultats montrent l'étendue et la richesse de la base de données ÉPOQ pour des études à grande échelle et sur de longues séries temporelles. Le processus de saisie de données, la quantité de données et la facilité de les extraire font d'ÉPOQ un outil puissant pour répondre à des questions à l'échelle des espèces, mais aussi de l'ensemble de la biodiversité aviaire. Les sciences citoyennes, malgré leurs défis, démontrent un potentiel scientifique considérable en offrant des données d'une couverture spatiale et temporelle qu'il serait très difficile et onéreux d'obtenir autrement.

Limites de l'étude

Malgré la rigueur de notre démarche, certaines limites méthodologiques et conceptuelles sont à considérer. Premièrement, bien que nous ayons utilisé toute une gamme d'instruments méthodologiques pour identifier et prendre en compte les biais spatio-temporels, notamment d'effort d'observation, nous ne pouvons nous affranchir complètement de ceux-ci dans un contexte où les données n'ont pas été prises selon un protocole standard. De plus, il est à noter que notre approche est corrélative, et donc présente toutes les limites reliées à une telle approche. Ainsi, même si les variables choisies l'ont été sur la base des connaissances disponibles au moment de l'étude, il se peut que ces variables testées n'aient pas de liens causaux avec la réponse phénologique ou que nous ayons omis d'inclure des facteurs d'importance inconnus. Troisièmement, nos résultats ne nous permettent pas de faire d'inférence sur les conséquences populationnelles des réponses phénologiques observées. Autrement dit, nous ne pouvons juger si les changements observés chez les espèces sont positifs ou négatifs en regard de leur gestion ou leur conservation. Nous ne pouvons nous prononcer sur le fait que la réponse observée est suffisante, en termes de synchronie, pour pallier aux changements climatiques réels, tels que vécus par les espèces. Pourtant, le seul fait que nous ayons décelé une réponse, peu importe son ampleur, est par contre encourageant puisqu'il nous montre qu'un ajustement ou une adaptation aux changements climatiques est possible et est déjà observée.

Perspectives

Dans une optique académique, alors que les tendances générales sont de plus en plus établies, il y a un besoin criant d'approfondir les connaissances sur les mécanismes reliant climat, phénologie et conséquences populationnelles et écosystémiques. Les futurs travaux en phénologie devront en effet trouver les liens causaux via une approche intégratrice, multitrophique et considérant les traits écologiques, fonctionnels et biodémographiques des espèces, notamment via le concept de synchronie. Une telle approche permettrait de faire les liens avec l'abondance et la répartition des espèces, en plus d'offrir les bases nécessaires pour juger si les conséquences des changements

climatiques sont bénéfiques ou délétères pour les espèces ou groupes d'espèces, qu'ils soient aviaires ou autres. Cette approche intégratrice propulserait notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes et de leurs communautés et organismes, mais permettrait aussi d'identifier les espèces particulièrement vulnérables et nécessitant des mesures de protection. Enfin, nous encourageons l'utilisation des données issues de sciences citoyennes dans le cadre d'études scientifiques. Plus particulièrement, nos travaux ont montré la richesse et la valeur d'ÉPOQ lorsqu'utilisé selon un cadre de référence précis et rigoureux. Avec la montée de popularité du programme eBird, l'horizon des possibilités ne cesse de s'élargir.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography* 11:505-523. doi: 10.1046/j.1466-822X.2002.00313.x.
- Bergeron, Y., D. Cyr, C. R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, È. Lauzon, A. Leduc, H. L. Goff, D. Lesieur, et K. Logan. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research* 36:2737-2744. doi: 10.1139/x06-177.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan, et V. Kafka. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85:1916-1932. doi: 10.1890/02-0716.
- Berteaux, D., S. de Blois, J.-F. Angers, J. Bonin, N. Casajus, M. Darveau, F. Fournier, M. M. Humphries, B. McGill, J. Larivée, T. Logan, P. Nantel, C. Périé, F. Poisson, D. Rodrigue, S. Rouleau, R. Siron, W. Thuiller, et L. Vescovi. 2010. The CC-Bio Project: Studying the Effects of Climate Change on Quebec Biodiversity. *Diversity* 2:1181-1204. doi: 10.3390/d2111181.
- Berteaux, D., M. Humphries, C. Krebs, M. Lima, A. McAdam, N. Pettorelli, D. Réale, T. Saitoh, E. Tkadlec, R. Weladji, et N. Stenseth. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research* 32:151-158. doi: 10.3354/cr032151.
- Bertin, R. I. 2008. Plant Phenology And Distribution In Relation To Recent Climate Change. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 135:126-146. doi: 10.3159/07-RP-035R.1.
- Boisvert-March, L. 2010. Do patterns of occupancy and abundance translate into range shifts? An example using *Acer rubrum*. personal communication, November 2nd 2010, Montréal, Québec, Canada.

- Bourgault, P. 2008. Variation phénotypique de l'époque de reproduction chez la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) en région méditerranéenne. Pages 202. Thèses de l'Université de Sherbrooke - Sciences - Biologie. Sherbrooke, Canada.
- Bourque, A., et G. Simonet. 2007. « Québec » dans *Vivre avec les changements climatiques au Canada*: édition 2007, D.S. Lemmen, F.J. Warren, J. Lacroix et E. Bush (éditeurs), Gouvernement du Canada, Ottawa (Ontario) 2008, pp. 171-226.
- Brown, J. L. 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: A response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:5565-5569. doi: 10.1073/pnas.96.10.5565.
- Brown, J. L. 2010. Date de disparition du couvert nival. Personnel communication, December 10th 2010.
- Brown, R., et R. Braaten. 1998. Spatial and temporal variability of Canadian monthly snow depths, 1946-1995. *Atmosphere-Ocean* 36:37-54.
- Bush, M. B. 2002. *Ecology of a Changing Planet*, Pages 477, 3^e édition. Benjamin Cummings.
- Butler, C. 2003. The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis* 145:484-495.
- Carey, C. 2009. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transaction of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:3321-3330. doi: 10.1098/rstb.2009.0182.
- Casajus, N., et T. Logan. 2010. Climat historique du Québec. Unpublished report.
- Crick, H. Q. P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* 146:48-56. doi: 10.1111/j.1474-919X.2004.00327.x.

- DesGranges, J.-L., et F. Morneau. 2010. Potential Sensitivity of Québec's Breeding Birds to Climate Change. *Avian Conservation and Ecology* 5. doi: 10.5751/ACE-00410-050205.
- Desrochers, A. 2010. Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. *Ecology* 91:1577-1582. doi: 10.1890/09-2202.1.
- Devictor, V., R. Julliard, D. Couvet, et F. Jiguet. 2008. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2743-2748. doi: 10.1098/rspb.2008.0878.
- Devictor, V., R. Whittaker, et C. Beltrame. 2010. Beyond scarcity: citizen science programmes as useful tools for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16:354-362. doi: 10.1111/j.1472-4642.2009.00615.x.
- Diamond, S., A. Frame, R. Martin, et L. Buckley. 2010. Species' traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology* 92:1005-1012. doi: 10.1890/10-1594.1.
- Dickey, M.-H., G. Gauthier, et M.-C. Cadieux. 2008. Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology* 14:1973-1985. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01622.x.
- Droege, S., A. Cyr, et J. Larivée. 1998. Checklists: An Under-Used Tool for the Inventory and Monitoring of Plants and Animals. *Conservation Biology* 12:1134-1138. doi: 10.1046/j.1523-1739.1998.96402.x.
- Dunn, E., Larivee, J., et Cyr, A. 1996. Can checklist programs be used to monitor populations of birds recorded during the migration season? *Wilson Bulletin* 108:540-549.
- Dunn, P. O., D. W. Winkler, L. A. Whittingham, S. J. Hannon, et R. J. Robertson. 2011. A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology* 92:450-461. doi: 10.1890/10-0478.1.

- Flannigan, M., I. Campbell, M. Wotton, C. Carcaillet, P. Richard, et Y. Bergeron. 2001. Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model - regional climate model simulations. *Canadian Journal of Forest Research* 31:854-864. doi: 10.1139/cjfr-31-5-854.
- Flannigan, M., B. Stocks, et M. Weber. 2003. Fire Regimes and Climatic Change in Canadian Forests. Pages 97-119 *dans* T. T. Veblen, W. L. Baker, G. Montenegro, et T. W. Swetnam, éditeurs. *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer-Verlag, New York.
- Gauthier, J., Y. Aubry, Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, et Service canadien de la faune. Région du Québec. 1995. *Les Oiseaux nicheurs du Québec : atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Association québécoise des groupes d'ornithologues; Montréal, Canada.
- GIEC. 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Page 103. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'expert intergouvernemental sur l'évolution du climat. Genève, Suisse.
- Gill, F. B. 1990. *Ornithology*. Pages 766. W.H. Freeman, New York.
- Gordo, O. 2007. Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35:37-58. doi: 10.3354/cr00713.
- Gordo, O., L. Brotons, X. Ferrer, et P. Comas. 2005. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology* 11:12-21. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00875.x.
- Gordo, O., et J. J. Sanz. 2007. The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *Journal of Ornithology* 149:199-210. doi: 10.1007/s10336-007-0260-z.

- Greenwood, J. J. D. 2007. Citizens, science and bird conservation. *Journal of Ornithology* 148:77-124. doi: 10.1007/s10336-007-0239-9.
- Guillemain, M., J.-Y. Mondain-Monval, A. R. Johnson, et G. Simon. 2005. Long-term climatic trend and body size variation in teal *Anas crecca*. *Wildlife Biology* 11:81-88. doi: 10.2981/0909-6396(2005)11[81:LCTABS]2.0.CO;2.
- Hitch, A. T., et P. L. Leberg. 2007. Breeding Distributions of North American Bird Species Moving North as a Result of Climate Change. *Conservation Biology* 21:534-539. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00609.x.
- Hodkinson, I. D., N. R. Webb, J. S. Bale, W. Block, S. J. Coulson, et A. T. Strathdee. 1998. Global Change and Arctic Ecosystems: Conclusions and redictions from Experiments with Terrestrial Invertebrates on Spitsbergen. *Arctic and Alpine Research* 30:306-313.
- Huntley, B., Y. C. Collingham, R. E. Green, G. M. Hilton, C. Rahbek, et S. G. Willis. 2006. Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds. *Ibis* 148:8-28. doi: 10.1111/j.1474-919X.2006.00523.x.
- Jakubas, D., et K. Wojczulanis-Jakubas. 2011. Subcolony variation in phenology and breeding parameters in little auk *Alle alle*. *Polar Biology* 34:31-39. doi: 10.1007/s00300-010-0856-2.
- Jenni, L., et M. Kery. 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270:1467-1471. doi: 10.1098/rspb.2003.2394.
- Jiguet, F., A. Gadot, R. Julliard, S. Newson, et D. Couvet. 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13:1672-1684. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x.

- Kaňuščák, P., M. Hromada, P. Tryjanowski, et T. Sparks. 2004. Does climate at different scales influence the phenology and phenotype of the River Warbler *Locustella fluviatilis*? *Oecologia* 141:158-163. doi: 10.1007/s00442-004-1646-8.
- Karell, P., K. Ahola, T. Karstinen, J. Valkama, et J. E. Brommer. 2011. Climate change drives microevolution in a wild bird. *Nature Communications* 2:208. doi: 10.1038/ncomms1213.
- Knudsen, E., A. Lindén, C. Both, N. Jonzén, F. Pulido, N. Saino, W. J. Sutherland, L. A. Bach, T. Coppack, T. Ergon, P. Gienapp, J. A. Gill, O. Gordo, A. Hedenström, E. Lehikoinen, P. P. Marra, A. P. Møller, A. L. K. Nilsson, G. Péron, E. Ranta, D. Rubolini, T. H. Sparks, F. Spina, C. E. Studds, S. A. Saether, P. Tryjanowski, et N. C. Stenseth. 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews* 86:928-946. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00179.x.
- Laliberté, B. 2009. Impact des changements climatiques sur les oiseaux : étude de cas sur la phénologie des oiseaux migrateurs du Québec. Essai (M. Env) Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Canada.
- Ledneva, A., A. J. Miller-Rushing, R. B. Primack, et C. Imbres. 2004. Climate change as reflected in a naturalist's diary, Middleborough, Massachusetts. *The Wilson Bulletin* 116:224-231. doi: 10.1676/04-016.
- Lehikoinen, E., T. H. Sparks, et M. Zalakevicius. 2004. Arrival and Departure Dates. Pages 1-31 *Advances in Ecological Research*. Elsevier.
- MacMynowski, D., et T. Root. 2007. Climate and the complexity of migratory phenology: sexes, migratory distance, and arrival distributions. *International journal of biometeorology* 51:361-373. doi: 10.1007/s00484-006-0084-1.
- MacMynowski, D., T. Root, G. Ballard, et G. Geupel. 2007. Changes in spring arrival of Nearctic-Neotropical migrants attributed to multiscalar climate. *Global Change Biology* 13:2239-2251.

- Marra, P. P., C. M. Francis, R. S. Mulvihill, et F. R. Moore. 2005. The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* 142:307-315. doi: 10.1007/s00442-004-1725-x.
- Martin, T. 2007. Climate correlates of 20 years of trophic changes in a high-elevation riparian system. *Ecology* 88:367-380.
- Matthews, S., R. J. O'Connor, L. R. Iverson, et A. M. Prasad. 2004. Atlas of climate change effects in 150 bird species of the Eastern United States. Pages 340. U.S. Dept. of Agriculture Forest Service Northeastern Research Station, Newtown Square PA.
- McKenney, D. W., J. H. Pedlar, P. Papadopol, et M. F. Hutchinson. 2006. The development of 1901–2000 historical monthly climate models for Canada and the United States. *Agricultural and Forest Meteorology* 138:69-81. doi: 10.1016/j.agrformet.2006.03.012.
- Menzel, A., et P. Fabian. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* 397:659. doi: 10.1038/17709.
- Meltofte, H., T. T. Høye, N. M. Schmidt, et M. C. Forchhammer. 2007. Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biology* 30:601–606. doi: 10.1007/s00300-006-0219-1.
- Miller-Rushing, A. J., T. L. Lloyd-Evans, R. B. Primack, et P. Satzinger. 2008a. Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Global Change Biology* 14:1959-1972. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01619.x.
- Miller-Rushing, A. J., R. B. Primack, et R. Styrmeist. 2008b. Interpreting variation in bird migration times as observed by volunteers. *The Auk* 125:565-573. doi: 10.1525/auk.2008.07005.

- Mills, A. M. 2005. Changes in the timing of spring and autumn migration in North American migrant passerines during a period of global warming. *Ibis* 147:259-269. doi: 10.1111/j.1474-919X.2005.00380.x.
- Møller, A. P. 2008. Flight distance and population trends in European breeding birds. *Behavioral Ecology* 19:1095-1102. doi: 10.1093/beheco/arn103.
- Møller, A. P., W. Fiedler, et L. Yiqi (Éd.). 2004. *Birds and Climate Change*, Volume 35, 1^{er} édition. Academic Press.
- Monahan, W. B. 2008. Wing microevolution in the house sparrow predicted by model of optimized wing loading. *The Condor* 110:161-166. doi: 10.1525/cond.2008.110.1.161.
- Moussus, J.-P., R. Julliard, et F. Jiguet. 2010. Featuring 10 phenological estimators using simulated data. *Methods in Ecology and Evolution* 1:140-150. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00020.x.
- Murphy-Klassen, H., T. Underwood, S. Sealy, et A. Czyrnyj. 2005. Long-term trends in spring arrival dates of migrant birds at Delta Marsh, Manitoba, in relation to climate change. *Auk* 122:1130-1148.
- Nemani, R. R., C. D. Keeling, H. Hashimoto, W. M. Jolly, S. C. Piper, C. J. Tucker, R. B. Myneni, et S. W. Running. 2003. Climate-Driven Increases in Global Terrestrial Net Primary Production from 1982 to 1999. *Science* 300:1560 -1563. doi: 10.1126/science.1082750.
- Newton, I. 2007. Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis* 149:453-467. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00704.x.
- Niven, D. K., et G. S. Butcher. 2009. Northward Shifts in the Abundance of North American Birds in Early Winter: A Response to Warmer Winter Temperatures? Page 32. National Audubon Society, 225 Varick Street, New York, NY 10014.

- Parmesan, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
- Parmesan, C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13:1860-1872. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Parmesan, C., et G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42. doi: 10.1038/nature01286.
- Pinheiro, J. C., et D. M. Bates. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Pages 530. Springer.
- Poole, A. 2005. *The Birds of North America Online*: <http://bna.birds.cornell.edu/BNA/>. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Pounds, J. A., M. P. L. Fogden, et J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615. doi: 10.1038/19297.
- Przybylo, R., B. C. Sheldon, et J. Merila. 2000. Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* 69:395-403. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00401.x.
- Pulido, F., et P. Berthold. 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:7341-7346. doi: 10.1073/pnas.0910361107.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.

- Reif, J., D. Storch, P. Voříšek, K. Šťastný, et V. Bejček. 2008. Bird-habitat associations predict population trends in central European forest and farmland birds. *Biodiversity and Conservation* 17:3307-3319. doi: 10.1007/s10531-008-9430-4.
- Robbins, C. S. 1989. Population Declines in North American Birds that Migrate to the Neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86:7658-7662. doi: 10.1073/pnas.86.19.7658.
- Robson, D., et C. Barriocanal. 2011. Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 80:320-331. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01772.x.
- Saino, N., R. Ambrosini, D. Rubolini, J. von Hardenberg, A. Provenzale, K. Huppopp, O. Huppopp, A. Lehikoinen, E. Lehikoinen, K. Rainio, M. Romano, et L. Sokolov. 2010. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:835-842. doi: 10.1098/rspb.2010.1778.
- Shoo, L. P., S. E. Williams, et J. Hero. 2006. Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? *Austral Ecology* 31:22-29. doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01539.x.
- Sullivan, B. L., C. L. Wood, M. J. Iliff, R. E. Bonney, D. Fink, et S. Kelling. 2009. eBird: A citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological Conservation* 142:2282-2292. doi: 10.1016/j.biocon.2009.05.006.
- Teplitsky, C., J. A. Mills, J. S. Alho, J. W. Yarrall, et J. Merila. 2008. Bergmann's rule and climate change revisited: Disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:13492-13496. doi: 10.1073/pnas.0800999105.
- Thackeray, S. J., T. H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P. J. Bacon, J. R. Bell, M. S. Botham, T. M. Brereton, P. W. Bright, L. Carvalho, T. Clutton-Brock, A. Dawson, M. Edwards, J. M. Elliott, R. Harrington, D. Johns, I. D. Jones, J. T. Jones, D. I. Leech, D. B. Roy, W. A. Scott, M. Smith, R. J. Smithers, I. J. Winfield, et S.

- Wanless. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16:3304-3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x.
- Thaxter, C., A. Joys, R. Gregory, S. Baillie, et D. Noble. 2010. Hypotheses to explain patterns of population change among breeding bird species in England. *Biological conservation* 143:2006-2019. doi: 10.1016/j.biocon.2010.05.004.
- Thomas, C. D., et J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 299:213.
- Tryjanowski, P., T. H. Sparks, et P. Profus. 2005. Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. *Diversity and Distributions* 11:219-223. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00140.x.
- Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte, et D. A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.
- Van Buskirk, J., R. S. Mulvihill, et R. C. Leberman. 2009. Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change. *Global Change Biology* 15:760-771. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01751.x.
- Van Buskirk, J., R. S. Mulvihill, et R. C. Leberman. 2010. Declining body sizes in North American birds associated with climate change. *Oikos* 119:1047-1055. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18349.x.
- Vandewalle, M., F. de Bello, M. Berg, T. Bolger, S. Doledec, F. Dubs, C. Feld, R. Harrington, P. Harrison, S. Lavorel, P. da Silva, M. Moretti, J. Niemela, P. Santos, T. Sattler, J. Sousa, M. Sykes, A. Vanbergen, et B. Woodcock. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19:2921-2947. doi: 10.1007/s10531-010-9798-9.

- Visser, M. E., et C. Both. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:2561-2569. doi: 10.1098/rspb.2005.3356.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, et F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395. doi: 10.1038/416389a.
- Whittaker, R. 1975. *Communities and ecosystems*, 2^e édition. Pages 352. Macmillan, New York.
- Wilson, W. H. 2007. Spring arrival dates of migratory breeding birds in Maine: Sensitivity to climate change. *The Wilson Journal of Ornithology* 119:665-677. doi: 10.1676/06-044.1.
- Wilson, W. H. 2009. Variability of Arrival Dates of Maine Migratory Breeding Birds: Implications for Detecting Climate Change. *Northeastern Naturalist* 16:443-454. doi: 10.1656/045.016.n311.
- Wormworth, J., et K. Mallon. 2006. *Bird Species and Climate Change: The Global Status Report: A synthesis of current scientific understanding of anthropogenic climate change impacts on global bird species now, and projected future effects*. WWF, Fairlight, Australia. NSW 2094.
- Wotton, B. M., et M. D. Flannigan. 1993. Length of the fire season in a changing climate. *The Forestry Chronicle* 69:187-192.
- Yagouti, A., G. Boulet, L. Vincent, L. Vescovi, et É. Mekis. 2008. Observed Changes in Daily Temperature and Precipitation Indices for Southern Québec, 1960-2005. *Atmosphere-Ocean* 46:243-256. doi: 10.3137/ao.460204.
- Yandell, B. S. 1997. *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. Pages 437. Chapman & Hall.

- Yom-Tov, Y. 2001. Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268:947-952. doi: 10.1098/rspb.2001.1592.
- Yom-Tov, Y., S. Yom-Tov, J. Wright, C. J. R. Thorne, et R. Du Feu. 2006. Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. *Oikos* 112:91-101. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14183.x.
- Zhang, X., L. A. Vincent, W. D. Hogg, et A. Niitsoo. 2000. Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. *Atmosphere-Ocean* 38:395-429.
- Zuckerberg, B., A. M. Woods, et W. F. Porter. 2009. Poleward shifts in breeding bird distributions in New York State. *Global Change Biology* 15:1866-1883. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01878.x.

ANNEXE 1

Coefficients de régressions linéaires multiples de l'effet de l'année (year) et de la tendance populationnelle corrigée par l'année (Detrended Abundance Index, DAI) sur la date d'arrivée des oiseaux au printemps, estimée selon 9 marqueurs phénologiques différents (voir tableau 2) pour 113 espèces entre 1969 et 2008 pour le Québec méridional. Les traits biologiques des espèces, soient la distance de migration (Mig. : partiel (p), courte(c), moyenne(m), longue(l)), l'habitat (Hab. : habitats-mixtes(m), forêts(f), milieux humides(w), prairies(o)), l'alimentation (Diet : carnivore terrestre(t), végétarien(v), omnivore(o), insectivore(i), carnivore aquatique(a)), le nombre de couvées potentielles par année (Brood : une(1), plusieurs(2)), et la masse corporelle (B. mass : très léger(a), léger(b), moyen(c), lourd(d)), sont indiqués. Il est également indiqué si la période printanière utilisée fut décalée (nom vernaculaire en gras). Dans le tableau, les lettres correspondent à la première lettre du groupe de chaque trait qui caractérise l'espèce. Les coefficients (year et DAI) en gras sont significatifs au seuil de $p < 0,05$ selon un test par permutation (voir la section Materials and Methods du chapitre 2). Cette annexe sera soumise en même temps que l'article et le texte apparaît donc en anglais.

Species	M i g .	H a .	D i t	B. M a s	B r o s d	Esti- mate name	Phenological Estimator								
							FAD	10FAD	1st	5th	10th	25th	50th	75th	Sample
Alder Flycatcher	l	w	i	a	1	year	-0.058	-0.124	0.252	0.307	0.094	0.032	-0.017	-0.105	0.284
<i>Empidonax alnorum</i>						DAI	90.582	29.414	80.567	26.622	35.052	-0.525	-6.366	-3.524	66.048
American Bittern	m	w	a	d	1	year	-0.343	-0.384	-0.343	-0.121	-0.145	-0.025	-0.17	0.029	-0.113
<i>Botaurus lentiginosus</i>						DAI	-19.09	-8.814	-19.09	-26.08	-43.35	-72.01	-34.93	-33.48	-2.039
American Black Duck	p	w	o	d	1	year	-0.26	-0.635	-0.21	-0.239	-0.221	-0.157	-0.199	-0.152	-0.168
<i>Anas rubripes</i>						DAI	-0.102	0.38	0.044	1.131	1.183	0.783	0.364	0.124	0.952
American Goldfinch	p	m	v	a	2	year	-0.474	-1.273	-0.448	-0.824	-0.941	-1.06	-0.659	-0.341	-0.537
<i>Carduelis tristis</i>						DAI	-1.126	-4.233	-1.438	-4.66	-6.566	-8.527	-6.138	-4.064	-3
American Kestrel	m	o	t	c	2	year	-0.265	-0.411	-0.152	-0.053	0.086	-0.045	-0.036	-0.107	-0.067
<i>Falco sparverius</i>						DAI	-5.419	-3.885	-9.757	-16.79	-9.143	-13.49	-5.043	-5.3	-17.99
American Redstart	l	f	i	a	1	year	-0.134	-0.244	-0.029	-0.021	-0.048	-0.046	-0.02	-0.042	0.03
<i>Setophaga ruticilla</i>						DAI	5.966	6.851	6.645	2.16	0.879	6.923	8.06	7.935	1.947
American Robin	p	m	o	c	2	year	-0.215	-0.704	-0.15	-0.367	-0.195	-0.339	-0.282	-0.096	-0.146
<i>Turdus migratorius</i>						DAI	-1.551	-2.182	-1.723	-0.161	0.108	0.305	0.115	-1.007	-0.065
American Tree Sparrow	p	m	v	a	1	year	-0.216	-0.93	-0.197	-0.183	-0.458	-0.438	-0.389	-0.315	-0.141
<i>Spizella arborea</i>						DAI	-3.328	-2.573	-3.203	-2.78	2.872	1.976	2.376	2.034	-0.303
American Wigeon	m	w	o	d	1	year	-0.701	-0.457	-0.701	-0.205	-0.146	-0.091	-0.128	-0.167	-0.306
<i>Anas americana</i>						DAI	4.094	-4.998	4.094	-5.35	-3.155	-5.494	-3.092	-3.562	0.077
American Woodcock	s	f	i	c	1	year	0.048	-0.103	0.048	0.143	0.135	0.058	0	0.145	0.11
<i>Scolopax minor</i>						DAI	-8.234	-21.36	-8.234	-65.11	-44.18	-56.22	-14.13	-33.53	6.315
Baltimore Oriole	m	m	i	b	1	year	-0.527	-0.257	-0.129	-0.05	-0.094	-0.054	-0.012	0.015	-0.075
<i>Icterus galbula</i>						DAI	-24.81	-2.942	2.813	-1.482	1.371	-1.213	-3.157	3.431	-5.734
Bank Swallow	l	w	i	a	1	year	0.129	-0.156	0.129	0.121	0.089	0.021	-0.02	-0.105	0.173
<i>Riparia riparia</i>						DAI	-1.087	0.139	-1.087	-3.061	-1.545	-0.266	0.354	0.243	0.451
Barn Swallow	l	o	i	a	2	year	-0.103	-0.24	-0.022	-0.058	-0.083	-0.037	0.039	0.117	0.011
<i>Hirundo rustica</i>						DAI	0.62	-0.323	0.527	-1.864	-1.766	-1.729	0.312	0.185	1.401
Bay-breasted Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.142	-0.128	-0.142	-0.059	-0.056	-0.062	-0.072	-0.114	0.021
<i>Dendroica castanea</i>						DAI	-37.30	-31.95	-37.30	-31.24	-16.34	-6.088	-8.539	-9.66	-9.089
Belted Kingfisher	m	w	a	c	1	year	-0.47	-0.411	-0.13	-0.043	-0.039	-0.069	-0.039	0.064	-0.069

<i>Ceryle alcyon</i>					DAI	28.256	16.36	65.016	28.038	5.654	7.076	-7.622	-22.28	40.2
Black-and-white Warbler	m	f	i	a	2	year	-0.337	-0.306	-0.168	-0.077	-0.079	-0.079	-0.04	-0.079
<i>Mniotilta varia</i>						DAI	-5.494	0.812	-2.838	-8.246	-8.76	16.195	21.033	20.067
Blackburnian Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.152	-0.223	-0.137	-0.2	-0.083	0.004	0.039	-0.177
<i>Dendroica fusca</i>						DAI	-6.151	-35.28	0.095	-25.51	-35.38	-19.43	-21.71	-33.02
Black-thr. Blue Warbler	l	f	i	a	2	year	-0.268	-0.189	-0.039	-0.054	-0.029	-0.071	-0.053	-0.219
<i>Dendroica caerulescens</i>						DAI	14.317	2.014	3.065	7.318	7.119	14.7	9.476	-1.612
Black-thr. Gre. Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.381	-0.358	-0.193	-0.099	-0.13	-0.121	-0.062	-0.007
<i>Dendroica virens</i>						DAI	-6.771	-4.146	-0.08	-5.343	-4.003	-2.034	-2.791	-5.75
Blue-headed Vireo	m	f	i	a	2	year	-0.603	-0.486	-0.471	-0.132	-0.086	-0.07	-0.131	-0.109
<i>Vireo solitarius</i>						DAI	-83.69	3.059	-30.96	36.047	37.596	31.573	11.174	46.741
Blue-winged Teal	l	w	v	c	1	year	-0.134	-0.09	-0.134	-0.044	0.099	0.061	-0.059	-0.055
<i>Anas discors</i>						DAI	-4.229	-1.71	-4.229	4.481	2.402	1.732	-5.047	-9.52
Bobolink	l	o	v	b	2	year	-0.023	-0.145	0.081	0.105	0.05	0	0.017	-0.044
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>						DAI	2.174	1.962	1.541	1.211	0.66	1.117	2.259	2.78
Broad-winged Hawk	l	m	t	c	1	year	-0.191	-0.147	-0.191	0.271	0.137	-0.065	0.075	0.166
<i>Buteo platypterus</i>						DAI	-5.196	-7.92	-5.196	-6.268	-4.369	-2.353	-0.306	-1.537
Brown Creeper	p	f	i	a	2	year	-0.04	-0.53	0.007	0.046	0.029	-0.092	-0.169	-0.14
<i>Certhia americana</i>						DAI	-23.72	-84.04	-13.45	-13.88	-57.71	-53.63	-13.61	-34.46
Brown Thrasher	s	f	o	b	2	year	-0.64	-0.52	-0.626	-0.194	-0.29	-0.21	-0.159	0.013
<i>Toxostoma rufum</i>						DAI	-39.36	-58.10	-35.86	-4.265	-33.61	-77.24	-34.06	-8.639
Brown-headed Cowbird	m	m	v	b	2	year	-0.352	-0.452	-0.214	-0.013	-0.101	-0.103	-0.109	-0.108
<i>Molothrus ater</i>						DAI	-0.243	-0.472	-0.371	-0.23	-0.166	-0.306	-0.475	-0.383
Bufflehead	s	w	a	c	1	year	-0.536	-0.694	-0.536	-0.309	-0.234	-0.205	-0.142	-0.233
<i>Bucephala albeola</i>						DAI	-4.208	-4.081	-4.208	4.295	0.6	1.09	6.973	7.25
Canada Goose	p	m	v	d	1	year	-0.525	-0.575	-0.333	-0.148	-0.091	-0.219	-0.107	-0.046
<i>Branta canadensis</i>						DAI	-0.006	-0.013	-0.016	-0.001	0.007	0.009	-0.003	-0.014
Canada Warbler	l	f	i	a	1	year	0.096	-0.08	0.096	0.011	-0.032	-0.046	-0.096	-0.234
<i>Wilsonia canadensis</i>						DAI	-32.82	11.176	-32.82	23.277	46.097	57.474	31.626	26.234
Cedar Waxwing	m	f	v	b	2	year	-1.412	-1.832	-1.396	-1.071	-0.997	-0.668	-0.122	0.035
<i>Bombycilla cedrorum</i>						DAI	-17.89	-31.92	-16.70	-18.55	-19.91	-40.28	-28.51	-4.362
Chestnut-sided Warbler	l	m	i	a	2	year	-0.262	-0.25	-0.03	-0.014	-0.024	-0.062	-0.127	-0.261

<i>Dendroica</i>					DAI	3.822	4.279	-2.885	-3.697	-5.72	4.981	18.604	5.886	-3.147	
<i>pennsylvanica</i>															
Chimney Swift	l	o	i	a	1	year	0.113	-0.186	0.113	0.065	0.018	0.063	0.129	-0.095	0.23
<i>Chaetura pelagica</i>						DAI	1.351	0.292	1.351	0.583	-0.001	-1.747	-1.017	-1.409	0.672
Chipping Sparrow	m	m	v	a	2	year	-0.586	-0.675	-0.104	-0.19	-0.221	-0.253	-0.192	-0.024	-0.022
<i>Spizella passerina</i>						DAI	2.594	6.9	1.603	0.027	1.658	-1.822	5.205	0.206	12.62
Cliff Swallow	l	o	i	a	2	year	-0.213	-0.121	-0.213	-0.155	-0.007	-0.104	-0.014	0.057	-0.165
<i>Petrochelidon</i>						DAI	4.489	2.182	4.489	8.561	4.838	2.877	0.063	-0.08	6.656
<i>pyrrhonota</i>															
Common Goldeneye	p	w	a	d	1	year	-0.145	-0.403	-0.133	-0.145	-0.108	-0.114	-0.175	-0.143	-0.131
<i>Bucephala clangula</i>						DAI	-0.298	-0.125	-0.284	-0.288	-0.151	0.117	0.19	0.389	-0.262
Common Grackle	s	m	o	c	2	year	-0.249	-0.479	-0.058	-0.201	-0.22	-0.216	-0.138	-0.052	-0.077
<i>Quiscalus quiscula</i>						DAI	-0.399	-0.488	-0.329	-0.547	-0.252	-0.352	-0.494	-0.305	-0.462
Common Loon	s	w	a	d	1	year	-0.245	-0.456	-0.245	-0.166	-0.165	-0.14	-0.032	0.19	0.095
<i>Gavia immer</i>						DAI	-107.3	-40.62	-107.3	-22.38	48.425	2.319	-62.88	-113.8	20.754
Common Merganser	p	w	a	d	1	year	-0.124	-0.496	-0.089	-0.1	-0.033	-0.014	-0.053	-0.118	-0.041
<i>Mergus merganser</i>						DAI	-1.779	-1.497	-1.868	-1.618	-1.144	-1.442	0.309	1.968	-1.51
Common Yellowthroat	m	m	i	a	2	year	-0.445	-0.282	-0.143	-0.047	-0.025	-0.04	-0.066	-0.108	-0.064
<i>Geothlypis trichas</i>						DAI	1.082	3.918	2.328	0.463	0.756	5.799	8.408	4.141	-0.396
Dark-eyed Junco	p	f	v	a	2	year	-0.659	-1.083	-0.634	-0.813	-0.68	-0.518	-0.397	-0.415	-0.603
<i>Junco hyemalis</i>						DAI	1.153	0.845	1.166	0.484	1.004	0.874	0.614	0.062	1.574
Double-cr. Cormorant	m	w	a	d	1	year	-0.108	-0.332	-0.108	-0.115	-0.076	0.134	0.064	-0.013	0.015
<i>Phalacrocorax auritus</i>						DAI	-3.084	1.051	-3.084	3.189	4.879	1.898	-0.488	-7.455	2.817
Eastern Bluebird	m	o	i	b	2	year	-0.359	0.174	-0.359	0.229	0.503	0.467	0.458	0.329	-0.097
<i>Sialia sialis</i>						DAI	3.228	-20.15	3.228	-7.988	4.672	33.427	23.799	10.226	17.97
Eastern Kingbird	l	o	i	b	1	year	-0.195	-0.201	0.157	-0.057	-0.053	0.045	0.068	0.118	0.207
<i>Tyrannus tyrannus</i>						DAI	-3.034	-10.93	16.008	-1.928	-3.744	-0.035	-13.86	-13.09	16.804
Eastern Meadowlark	s	o	i	c	2	year	0.151	-0.062	0.151	0.122	0.08	0.089	0.138	0.189	0.128
<i>Sturnella magna</i>						DAI	-8.601	-8.988	-8.601	-14.67	-15.34	-7.752	-13.16	-9.44	-6.802
Eastern Phoebe	m	f	i	a	2	year	-0.243	-0.351	-0.02	-0.12	-0.087	-0.043	-0.024	0.14	-0.074
<i>Sayornis phoebe</i>						DAI	-9.337	1.652	7.996	28.551	20.779	-1.789	-4.102	-0.613	16.538
Eastern Wood-Pewee	l	f	i	a	2	year	0.094	-0.184	0.122	0.128	0.086	-0.029	-0.057	-0.021	0.355
<i>Contopus virens</i>						DAI	46.875	24.064	48.153	32.107	21.436	12.401	10.269	6.853	32.195
Fox Sparrow	s	m	o	b	2	year	-0.5	-0.664	-0.5	0.098	-0.317	-0.155	-0.214	-0.321	-0.066
<i>Passerella iliaca</i>						DAI	18.208	-22.50	18.208	40.274	7.247	-15.74	-24.6	-14.02	31.67
Gadwall	m	m	v	d	1	year	-1.018	-0.874	-1.018	-0.599	-0.438	-0.342	-0.326	-0.096	-0.629
<i>Anas strepera</i>						DAI	-5.09	1.923	-5.09	0.949	2.254	1.522	-2.269	2.341	3.575
Golden-crowned	s	f	i	a	2	year	-0.097	-0.227	-0.013	0.236	0.228	0.123	0.061	0.343	0.303

Kinglet															
<i>Regulus satrapa</i>						DAI	-13.58	-12.16	-11.93	3.991	6.037	0.903	1.545	0.415	2.436
Gray Catbird	m	m	v	b	2	year	-0.642	-0.248	-0.512	0.053	-0.037	0.012	0.007	0.015	-0.053
<i>Dumetella carolinensis</i>						DAI	-136.2	-37.84	-108.5	-37.91	-0.989	-6.87	2.875	1.621	-51.79
Great Black-backed Gull	p	w	a	d	1	year	-0.272	-0.604	-0.272	-0.416	-0.443	-0.245	-0.178	-0.23	-0.341
<i>Larus marinus</i>						DAI	-2.143	-5.386	-2.143	-3.603	-3.954	-3.438	-1.871	-2.544	-2.423
Great Blue Heron	m	w	a	d	1	year	-0.571	-0.663	-0.408	-0.307	-0.277	-0.237	-0.104	0.02	-0.189
<i>Ardea herodias</i>						DAI	-19.12	-5.624	-14.80	-10.36	-9.918	-6.329	-13.88	-9.539	-3.654
Great Crested	l	f	i	b	1	year	-0.338	-0.423	-0.089	0.045	-0.069	-0.142	-0.106	-0.088	-0.023
Flycatcher															
<i>Myiarchus crinitus</i>						DAI	44.106	29.44	48.327	19.809	34.428	28.524	16.231	25.916	33.141
Greater Scaup	s	w	o	d	1	year	-0.634	-0.573	-0.634	-0.56	-0.299	-0.182	0.057	0.053	-0.462
<i>Aythya marila</i>						DAI	-1.56	0.808	-1.56	2.399	2.727	2.453	2.715	2.199	0.108
Greater Yellowlegs	m	w	a	c	1	year	0.048	-0.253	0.048	0.111	-0.023	-0.031	0.032	-0.103	0.45
<i>Tringa melanoleuca</i>						DAI	-31.71	-9.995	-31.71	1.741	-1.265	0.258	0.21	-1.102	4.122
Green-winged Teal	m	w	v	c	1	year	-0.462	-0.476	-0.448	-0.286	-0.251	-0.203	-0.192	-0.201	-0.278
<i>Anas crecca</i>						DAI	1.126	1.345	1.214	1.935	1.156	2.616	1.142	-0.152	1.597
Hermit Thrush	m	f	i	b	2	year	-0.598	-0.526	-0.272	-0.278	-0.203	-0.182	-0.047	0.041	-0.274
<i>Catharus guttatus</i>						DAI	-8.693	-5.777	-4.282	1.038	-5.792	6.067	-17.57	-9.348	8.773
Herring Gull	m	w	a	d	1	year	-0.363	-0.551	-0.35	-0.326	-0.222	-0.209	-0.226	-0.257	-0.302
<i>Larus argentatus</i>						DAI	0.323	0.669	0.323	0.639	0.815	0.604	0.107	-0.074	0.432
Hooded Merganser	s	w	a	d	1	year	-0.803	-0.76	-0.632	-0.431	-0.221	-0.19	-0.12	0.017	-0.37
<i>Lophodytes cucullatus</i>						DAI	6.368	-2.061	16.475	4.122	5.217	4.649	5.997	0.903	6.925
Horned Lark	p	o	v	b	2	year	-0.086	-0.205	-0.086	-0.034	-0.105	-0.142	-0.177	-0.217	-0.078
<i>Eremophila alpestris</i>						DAI	0.709	1.049	0.709	1.509	2.002	1.452	-1.707	-1.831	1.309
Killdeer	m	o	v	c	2	year	-0.077	-0.201	0.073	-0.005	-0.047	-0.168	-0.125	-0.022	-0.005
<i>Charadrius vociferus</i>						DAI	-3.116	-3.821	-3.388	1.306	0.441	-0.569	-0.331	-2.035	0.235
Least Flycatcher	l	f	i	a	1	year	-0.09	-0.164	0.055	0.001	-0.035	-0.022	0.047	0.063	0.042
<i>Empidonax minimus</i>						DAI	10.411	3.649	12.336	13.176	6.198	3.58	5.701	3.194	10.982
Lesser Scaup	m	m	a	d	2	year	-0.54	-0.438	-0.54	-0.253	-0.181	-0.074	0.049	-0.015	-0.316
<i>Aythya affinis</i>						DAI	-0.043	-0.551	-0.043	-0.934	-1.309	-0.337	-0.189	-0.102	-0.596
Magnolia Warbler	l	f	i	a	2	year	-0.376	-0.227	0.017	-0.042	-0.009	0.048	0.036	-0.143	0.06
<i>Dendroica magnolia</i>						DAI	-10.80	-1.806	-15.78	8.977	2.958	6.373	0.079	4.982	4.919
Mallard	p	m	o	d	1	year	-0.374	-0.931	-0.314	-0.2	-0.106	-0.171	-0.086	0.105	-0.106
<i>Anas platyrhynchos</i>						DAI	0.081	-1.17	-0.509	-1.449	-1.069	0.629	1.351	-0.419	-0.675
Mourning Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.26	-0.1	-0.26	-0.018	0.108	0.052	-0.082	-0.061	-0.291

<i>Oporornis philadelphia</i>					DAI	28.206	-19.47	28.206	56.582	7.36	4.939	8.335	25.256	34.412	
Nashville Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.206	-0.282	-0.129	-0.088	-0.109	-0.093	-0.042	-0.021	-0.015
<i>Vermivora ruficapilla</i>						DAI	-2.161	-4.598	-2.984	-7.286	-7.315	-7.919	2.525	6.906	-2.602
Northern Flicker	m	m	i	c	1	year	-0.775	-0.658	-0.384	-0.14	-0.113	-0.182	-0.22	-0.047	-0.135
<i>Colaptes auratus</i>						DAI	5.12	2.002	3.427	1.387	4.878	2.713	0.854	0.941	6.633
Northern Harrier	m	o	t	c	1	year	-0.336	-0.468	-0.244	-0.002	-0.038	-0.087	-0.103	-0.069	-0.025
<i>Circus cyaneus</i>						DAI	-19.60	-34.23	-19.20	-27.86	-22.74	-25.03	-11.44	-0.265	-14.05
Northern Parula	l	f	i	a	2	year	-0.27	-0.348	-0.27	-0.126	-0.067	-0.048	-0.003	-0.006	0.045
<i>Parula americana</i>						DAI	-71.45	-27.11	-71.45	3.923	5.917	27.292	31.267	4.565	-4.419
Northern Pintail	m	w	v	d	1	year	-0.474	-0.528	-0.474	-0.199	-0.177	-0.263	-0.218	-0.249	-0.22
<i>Anas acuta</i>						DAI	-0.179	-0.222	-0.179	-0.152	-0.176	-0.131	-0.107	0.026	-0.163
Northern Rough-winged Swallow	l	o	i	a	2	year	-0.736	-0.543	-0.736	-0.17	-0.326	0.06	-0.108	-0.11	-0.704
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>						DAI	-31.96	-82.59	-31.96	-24.11	-21.11	27.51	11.932	-26.29	-52.34
Northern Shoveler	m	w	a	d	1	year	-0.292	-0.313	-0.292	-0.154	-0.049	-0.096	-0.132	-0.096	-0.098
<i>Anas clypeata</i>						DAI	6.466	3.818	6.466	5.316	5.724	-0.454	-7.449	0.861	8.158
Northern Waterthrush	l	m	i	a	1	year	-0.332	-0.347	-0.269	-0.13	-0.184	-0.064	0.032	-0.202	-0.176
<i>Seiurus noveboracensis</i>						DAI	19.033	-4.292	21.647	13.456	2.138	-4.438	7.651	8.776	19.785
Osprey	l	w	a	d	1	year	0.015	-0.059	0.094	0.162	0.059	0.056	0.098	0.059	0.107
<i>Pandion haliaetus</i>						DAI	19.908	0.994	20.413	8.527	14.447	13.453	8.512	27.425	14.151
Ovenbird	m	f	i	a	2	year	-0.264	-0.304	-0.023	-0.083	-0.094	-0.107	-0.064	-0.068	-0.02
<i>Seiurus aurocapilla</i>						DAI	0.539	8.783	3.686	3.529	2.501	10.967	8.978	4.532	-2.297
Pied-billed Grebe	m	w	a	c	2	year	-0.292	-0.548	-0.292	0.01	-0.084	-0.001	-0.124	-0.091	0.299
<i>Podilymbus podiceps</i>						DAI	40.686	0.805	40.686	16.602	-3.757	-20.97	-24.50	-18.19	70.623
Purple Martin	l	o	i	b	2	year	0.221	-0.036	0.221	-0.111	-0.072	-0.008	-0.153	0.044	0.176
<i>Progne subis</i>						DAI	-21.33	-16.09	-21.33	1.037	-3.698	-9.144	-10.23	-8.541	5.063
Red-breasted Merganser	s	w	a	d	1	year	-0.506	-0.488	-0.506	-0.174	-0.195	-0.136	0.177	0.487	-0.427
<i>Mergus serrator</i>						DAI	-55.87	-19.32	-55.87	-68.17	-24.70	4.526	7.818	19.848	-26.59
Red-eyed Vireo	l	f	i	a	2	year	-0.455	-0.391	-0.267	-0.002	-0.015	-0.083	-0.186	-0.137	-0.032
<i>Vireo olivaceus</i>						DAI	4.127	9.303	5.63	8.002	5.921	6.312	5.179	4.874	5.42
Red-shouldered Hawk	s	m	t	d	1	year	-0.242	-0.607	-0.242	-0.326	-0.251	-0.365	-0.333	-0.255	-0.107
<i>Buteo lineatus</i>						DAI	-151.3	-172.3	-151.3	-183.0	-129.8	-54.78	5.038	78.447	-163.5
Red-tailed Hawk	p	m	t	d	1	year	-0.691	-1.024	-0.645	-0.538	-0.469	-0.323	-0.208	-0.141	-0.377
<i>Buteo jamaicensis</i>						DAI	-0.342	-3.997	-0.537	-2.141	-3.824	-6.002	0.228	-1.935	0.018
Red-winged Blackbird	s	o	v	b	2	year	-0.359	-0.468	-0.189	-0.175	-0.21	-0.172	-0.174	-0.04	-0.135
<i>Agelaius phoeniceus</i>						DAI	-0.076	-0.12	-0.089	-0.106	-0.13	-0.086	-0.115	-0.057	-0.113
Ring-billed Gull	p	w	o	d	1	year	-0.466	-0.794	-0.37	-0.313	-0.309	-0.257	-0.227	-0.088	-0.293

<i>Larus delawarensis</i>					DAI	-0.125	-0.293	-0.097	-0.07	-0.002	-0.031	-0.106	-0.14	-0.105	
Ring-necked Duck	m	w	o	d	1	year	-0.327	-0.479	-0.175	-0.064	-0.205	-0.146	-0.091	-0.221	-0.131
<i>Aythya collaris</i>						DAI	-0.308	-0.114	-0.634	0.214	0.344	0.553	0.658	-2.321	0.051
Rose-breasted Grosbeak	l	f	o	b	2	year	-0.251	-0.283	0.248	-0.161	-0.131	-0.101	-0.028	0.049	-0.032
<i>Pheucticus ludovicianus</i>						DAI	-48.21	-2.732	-11.67	0.553	0.812	6.507	15.731	6.371	-10.19
Rough-legged Hawk	p	o	t	d	1	year	-0.511	-0.525	-0.511	-0.263	-0.231	-0.145	-0.142	-0.127	-0.239
<i>Buteo lagopus</i>						DAI	2.329	-41.72	2.329	-2.138	-9.768	3.418	-0.753	-6.993	-5.857
Ruby-crowned Kinglet	m	f	i	a	1	year	-0.319	-0.341	-0.056	-0.142	-0.161	-0.166	-0.167	-0.13	-0.037
<i>Regulus calendula</i>						DAI	-4.094	-3.636	-0.472	-1.583	-2.533	-3.184	-2.686	-1.382	-1.36
Ruby-thr.	l	m	o	a	2	year	-0.292	-0.28	-0.031	-0.163	-0.133	-0.013	0.054	-0.065	-0.069
Hummingbird															
<i>Archilochus colubris</i>						DAI	30.048	-24.39	16.921	-22.96	-24.66	-39.72	-31.02	-34.17	-8.774
Rusty Blackbird	s	w	i	b	1	year	-0.437	-0.06	-0.437	0.046	0.11	0.256	0.015	-0.117	-0.003
<i>Euphagus carolinus</i>						DAI	-29.62	-11.11	-29.62	3.992	2.555	-0.038	2.669	1.803	-1.144
Savannah Sparrow	m	o	v	a	2	year	-0.219	-0.153	-0.119	0.109	0.074	0.115	0.13	0.254	0.003
<i>Passerculus sandwichensis</i>						DAI	-0.99	-2.286	0.613	-0.697	1.066	0.566	0.308	-2.293	1.498
Scarlet Tanager	l	f	i	b	1	year	0.101	-0.018	0.101	0.059	0.097	0.081	0.112	-0.067	0.203
<i>Piranga olivacea</i>						DAI	55.812	1.696	55.812	-2.179	-10.43	-40.22	-29.73	-72.52	38.297
Sharp-shinned Hawk	p	m	t	c	1	year	-0.551	-1.099	-0.543	-0.716	-0.596	-0.614	-0.364	-0.218	-0.512
<i>Accipiter striatus</i>						DAI	-2.071	-12.29	-0.784	6.975	-33.56	-17.56	-8.244	-33.79	9.542
Snow Bunting	p	o	v	b	2	year	-0.065	-0.144	-0.065	-0.055	-0.017	-0.021	-0.226	-0.269	-0.069
<i>Plectrophenax nivalis</i>						DAI	0.092	0.048	0.092	0.183	0.2	0.219	0.159	0.528	0.132
Snow Goose	s	m	v	d	1	year	-0.595	-0.574	-0.576	-0.322	-0.169	-0.096	-0.005	-0.045	-0.271
<i>Chen caerulescens</i>						DAI	-0.003	0	-0.003	0.001	-0.001	-0.001	-0.001	0	0.001
Song Sparrow	m	m	v	a	2	year	-0.464	-0.557	-0.212	-0.108	-0.115	-0.217	-0.216	-0.064	-0.095
<i>Melospiza melodia</i>						DAI	-2.017	-3.519	-3.04	-1.603	-2.511	-1.853	-1.258	-0.474	-1.669
Spotted Sandpiper	m	w	i	b	2	year	-0.062	-0.168	-0.009	0.106	0.02	0.038	0.092	0.062	0.072
<i>Actitis macularius</i>						DAI	-27.22	-8.369	-22.02	-12.66	-7.83	-6.984	-1.265	0.336	-9.478
Swainson's Thrush	l	f	o	b	1	year	-0.283	-0.166	-0.283	0.037	-0.057	0.001	-0.005	-0.226	0.109
<i>Catharus ustulatus</i>						DAI	-8.263	-3.639	-8.263	9.983	8.015	9.061	4.888	-7.725	9.108
Swamp Sparrow	m	w	i	a	2	year	-0.313	-0.416	0.191	-0.151	-0.12	-0.134	-0.147	0.053	0.165
<i>Melospiza georgiana</i>						DAI	13.362	3.389	13.892	-0.06	-1.148	0.364	2.567	1.881	9.224
Tennessee Warbler	l	f	i	a	1	year	-0.083	-0.062	-0.083	-0.045	-0.043	0.007	0.046	-0.052	-0.013
<i>Vermivora peregrina</i>						DAI	5.693	5.147	5.693	9.088	11.972	19.039	16.519	13.095	16.096
Tree Swallow	m	o	i	a	2	year	-0.282	-0.505	-0.167	-0.147	-0.129	-0.225	-0.156	0.005	-0.125

<i>Tachycineta bicolor</i>					DAI	0.168	-0.22	0.258	0.097	0.113	-0.147	-0.025	0.061	-0.013	
Turkey Vulture	s	m	t	d	l	year	-0.864	-0.909	-0.548	-0.239	-0.196	-0.474	-0.329	-0.197	-0.255
<i>Cathartes aura</i>						DAI	1.046	20.764	7.614	7.471	12.25	19.145	4.81	8.147	15.386
Veery	l	f	o	b	2	year	-0.675	-0.341	-0.269	-0.006	0.072	0.119	0.118	0.093	-0.103
<i>Catharus fuscescens</i>						DAI	-31.37	-27.65	-24.73	-17.67	-15.52	-1.695	-6.666	-7.798	-6.692
Warbling Vireo	l	m	i	a	1	year	-0.11	-0.33	0.081	-0.118	-0.135	-0.112	0.037	-0.054	0.002
<i>Vireo gilvus</i>						DAI	37.202	-2.033	15.368	0.886	-6.128	-9.656	-17.68	-18.01	9.53
White-crown.	m	o	v	b	2	year	-0.291	-0.339	-0.044	-0.083	-0.089	-0.109	-0.14	0.037	0.249
Sparrow															
<i>Zonotrichia leucophrys</i>						DAI	11.975	-2.419	12.515	1.785	1.017	-1.201	-3.567	-3.126	11.557
White-throated Sparrow	s	f	v	b	2	year	-0.716	-0.723	-0.263	-0.046	-0.129	-0.218	-0.138	-0.016	0.055
<i>Zonotrichia albicollis</i>						DAI	-2.944	-0.809	-4.406	1.64	-0.302	-1.998	-1.677	-1.246	-0.529
Wilson's Snipe	m	w	i	c	l	year	-0.39	-0.29	-0.261	0.03	0.054	-0.024	0.026	0.149	-0.052
<i>Gallinago delicata</i>						DAI	6.398	-7.418	8.713	-7.888	-10.61	-4.824	-13.29	-11.20	5.295
Winter Wren	s	f	i	a	2	year	-0.085	-0.283	0.105	-0.004	0.037	-0.101	-0.087	0.087	0.114
<i>Troglodytes troglodytes</i>						DAI	-110.4	-51.23	-88.22	-7.131	-24.73	-24.26	-31.47	-9.506	-28.65
Wood Duck	s	w	o	d	2	year	-0.579	-0.59	-0.226	0.007	-0.277	-0.048	-0.098	0.106	-0.042
<i>Aix sponsa</i>						DAI	18.603	15.927	30.798	18.256	17.053	1.329	9.968	-2.692	29.729
Wood Thrush	l	f	o	b	2	year	-0.094	-0.147	-0.094	0.032	-0.045	0.028	0.07	0.129	-0.042
<i>Hylocichla mustelina</i>						DAI	-96.65	-38.97	-96.65	-20.50	-32.90	15.898	31.399	0.355	-64.60
Yellow Warbler	l	m	i	a	l	year	-0.329	-0.323	-0.089	-0.01	-0.01	-0.064	-0.084	-0.09	0.023
<i>Dendroica petechia</i>						DAI	-6.366	0.194	-1.582	-3.201	-1.08	0.097	2.803	-2.116	-1.381
Yellow-bellied	m	f	o	b	l	year	-0.678	-0.538	-0.235	-0.206	-0.169	-0.173	-0.078	0.046	-0.043
Sapsucker															
<i>Sphyrapicus varius</i>						DAI	-10.74	-11.02	13.116	12.114	4.962	-8.273	3.919	6.928	18.452
Yellow-rump.	m	f	i	a	2	year	-0.448	-0.473	-0.199	-0.12	-0.163	-0.132	-0.107	-0.035	-0.071
Warbler															
<i>Dendroica coronata</i>						DAI	-0.127	-2.118	-0.233	-1.014	-0.878	-0.968	-1.041	-1.031	0.359

