

# Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Table des matières .....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures .....	viii
Remerciements.....	x
Avant-propos .....	xi
Introduction générale .....	1
Réponse des oiseaux à la fragmentation .....	2
La renaissance de l'ecomorphologie .....	3
Les traits fonctionnels liés au vol chez les oiseaux.....	4
Facteurs écologiques liés à la morphologie des ailes.....	4
Objectifs .....	6
Chapitre 1 : Can we infer avian responses to habitat loss and fragmentation from a trait-based analysis?.....	7
Introduction .....	8
Materials and methods .....	10
Study area .....	10
Primary projection of wings .....	11
Vegetation density .....	12
Breeding population density .....	12
Migration distance .....	13
Phylogenetic proximity .....	13
Statistical analysis .....	14
Results .....	15
Discussion .....	<b>Erreur ! Signet non défini.</b>
Acknowledgements .....	19
Conclusion générale.....	22
La distance de migration .....	22

La densité de végétation de l'habitat.....	23
Les limites de l'estimation de l'isolement .....	24
Les perspectives de l'écomorphologie .....	26
Bibliographie .....	28
Annexe 1 .....	37

## Liste des tableaux

Table 1. Species characteristics. ....	16
Table 2. Means, minimum and maximum values of GLS models. ....	18

## Liste des figures

Figure 1. Study area. ....	10
Figure 2. Measurements used to calculate primary projection. ....	11
Figure 3. A phylogenetic tree of the species in the study. ....	14
Figure 4. Primary projection in relation with migration distance in kilometers. ....	15
Figure 5. Primary projection in relation with vegetation density index. ....	17

*Je dédie ce mémoire à mes parents, Marie-Alice et Christian,  
pour leur amour de la nature qu'ils m'ont transmis.*

## **Remerciements**

Merci à mes parents qui m'ont toujours encouragée, et à Alexandre, qui m'a soutenue et qui a cru en moi à chaque difficulté rencontrée et jusqu'à la toute fin.

Un gros merci également à toute l'équipe de terrain en 2013 et tout particulièrement à Vanessa Dufresne, pour sa grande patience lors de mon apprentissage des espèces d'oiseaux, et à Pierre-Alexandre Dumas, qui m'a tout appris du baguage des oiseaux forestiers. Ainsi qu'à tous les bénévoles qui m'ont accompagnée en 2014. Je tiens aussi à remercier André Desrochers pour les précieux conseils qu'il m'a prodigués tout au long de ma maîtrise.

## Avant-propos

Le projet à l'origine de ce mémoire a été financé par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada.

Je certifie être l'auteure principale de ce document. J'y ai participé non seulement par la rédaction, mais également par les captures et les mesures sur les oiseaux, la compilation des données et l'analyse statistique. Ce mémoire contient un article qui sera soumis, en 2016, à une revue scientifique internationale. C'est pourquoi le chapitre principal est rédigé en anglais. Mon directeur de recherche, André Desrochers, ayant élaboré ce projet et conseillé lors de la réalisation de chacune des étapes, y figure à titre de second auteur.

### CHAPITRE 1

Noreau, F., and A. Desrochers. 2017. Can we infer avian responses to habitat loss and fragmentation from a trait-based analysis? Sera soumis au *Biological Journal of the Linnean Society*.

## **Introduction générale**

La perte et la fragmentation des habitats par les activités anthropiques affectent la faune de façon importante (Andrén 1994, Fahrig 2003, Stephens et al. 2004, Lampila et al. 2005, St-Laurent 2007). Toutefois, ils doivent être distingués, car la réponse des populations animales face à la perte est différente de la réponse à la fragmentation.

Comme son nom l'indique, la perte d'habitat consiste en une destruction de l'habitat original d'un paysage la plupart du temps causé par l'implantation d'infrastructures (Laurance et al. 2015) ou encore par l'agriculture (Schmiegelow et Mönkkönen 2002). Lorsque la perte d'habitat est fréquente dans un milieu, il en résulte une discontinuité du paysage. C'est-à-dire que l'habitat original du paysage se retrouve présent en parcelles isolées entourées d'un habitat différent, souvent inadapté aux espèces qui y vivent, réduisant ainsi les déplacements (Vergara et al. 2013). Dans la plupart des cas, la pure perte de l'habitat entraîne à court terme un déplacement des individus, suivi lentement par une réduction de population menant dans certain cas à l'extinction (Brooks et al. 1999).

La fragmentation forestière est un phénomène actuel partout à travers le monde en raison de l'exploitation des forêts pour ces ressources. En forêt boréale, elle est occasionnée non seulement par la sylviculture, mais également par des événements perturbateurs naturels répartis plus ou moins aléatoirement dans l'espace et le temps. C'est le cas des chablis importants, ou des feux de forêt qui ont tendance à se produire de façon cyclique (Haeussler et Kneeshaw 2003). L'habitat est ainsi parsemé de peuplements généralement plus jeunes (Franklin et al. 2002) et affectés par des effets de lisière (Parker et al. 2005). Il en résulte souvent des mosaïques de peuplements d'âges variés (Bergeron et al. 1999). Ainsi, plusieurs espèces fauniques utilisent les jeunes peuplements (Litvaitis 2001) ou encore les bordures délimitant des peuplements d'âges très différents (Imbeau et al. 2003). La fragmentation de la forêt boréale existe naturellement, mais peut augmenter en raison de l'action humaine, principalement à cause de l'exploitation forestière (Imbeau et al. 2001, Lindenmayer 2009). Les récents efforts de l'aménagement écosystémique (Bélanger 2001) ont permis d'améliorer nos connaissances sur les limites à respecter pour poursuivre les activités d'exploitation forestière (Lichstein et al. 2002, Nol et al. 2005, Zuckerberg et



Porter 2010) offrant des perspectives très intéressantes. Toutefois, les forêts boréales récoltées du Québec demeurent dominées par des massifs de forêts équiennes morcelés.

## Réponse des oiseaux à la fragmentation

Les oiseaux forestiers sont affectés par les activités forestières qui peuvent entraîner l'augmentation de la fragmentation de leur habitat (Imbeau et al. 2001). Pour accéder à une même « quantité » d'habitats, ils doivent traverser des secteurs moins favorables pour leur survie et de longueur variable dépendamment du niveau de fragmentation. Dans le cas d'espèces de forêt mature, les coûts attribués aux déplacements sont significativement plus élevés suite à une augmentation des milieux ouverts (Bélisle 2005).

Toutefois, la sensibilité à la fragmentation, ou du moins à la superficie de leur habitat aux échelles allant du peuplement à la région entière, varie fortement entre les espèces d'oiseaux forestiers du nord-est de l'Amérique du Nord (Desrochers et al. 2010). Ces différents patrons de réponse ont été mis en relation avec des facteurs écologiques tels que le type de végétation (Parker et al. 2005), mais les raisons de ces variations sont encore mal connues. De plus, la quantification du degré de fragmentation pose un sérieux problème pour comparer la réponse de plusieurs espèces. Bien qu'il existe plusieurs indices pour calculer la fragmentation des forêts, comme l'indice de Jaeger (Jaeger 2000), aucun d'eux ne peut proposer une vue d'ensemble de la fragmentation des habitats, car la perception de la fragmentation varient fortement d'une espèce à l'autre. Un indice qui calculerait l'hétérogénéité du paysage donnerait une seule valeur pour un milieu donné. Or, des oiseaux de grandes forêts matures, comme le Grimpereau brun, *Certhia americana*, (Brand et George 2001), retrouvés dans un milieu hétérogène seraient effectivement pénalisés dans un habitat fragmenté, alors que des espèces opportunistes qui utilisent les bordures de peuplement, comme le Bruant à gorge blanche, *Zonotrichia albicollis* (Jobes et al. 2004), seraient favorisées dans ce même habitat.

Il est possible que l'héritage morphologique des espèces influence leur sélection d'habitats, facilitant l'exploitation de milieux isolés pour les espèces qui possèdent certains traits facilitant leur mobilité. Une telle relation entre les traits morphologiques et les caractéristiques d'habitat, comme l'isolement, serait d'une utilité évidente dans les efforts de

prédiction des effets de la fragmentation des habitats. Une approche comparative entre les différentes espèces, axée sur l'écomorphologie de chacune d'entre elles, pourrait donc s'avérer utile afin de mieux comprendre et prédire la réaction des oiseaux forestiers à l'isolement engendré par la fragmentation.

## **La renaissance de l'écomorphologie**

L'écomorphologie permet d'étudier les relations entre la morphologie, l'écologie et le comportement des individus (Cody et Diamond 1975). Cette discipline qui date de plusieurs décennies s'appuie sur le postulat que les différences morphologiques entre les espèces résultent des différences dans la capacité à performer des tâches pertinentes à la survie et à la reproduction (Losos 1990). Dépendamment de l'environnement et de la trajectoire évolutive des espèces, certains traits fonctionnels procurent un meilleur succès et sont sélectionnés. À l'échelle individuelle, ces traits, qui représentent des caractéristiques morphologiques, comportementaux ou physiologiques, affectent les performances de l'individu qui les possède (Violle et al. 2007). Ils peuvent varier considérablement au sein d'une même espèce. Ces variations peuvent ultimement mener à la formation de nouvelles espèces.

Nous assistons dernièrement à une renaissance de l'écomorphologie, sous le vocable anglophone *trait-based ecology*, tout particulièrement en écologie végétale (Escudero et Valladares 2016, Shipley et al. 2016). Très peu d'études ont utilisé cette approche en écologie animale, mais elle pourrait s'avérer très intéressante pour mieux comprendre l'écosystème et les interactions complexes qui existent entre les différents niveaux trophiques (Schleuning et al. 2015).

Ainsi, en écologie animale les traits fonctionnels, inter ou même intraspécifiques, pourraient être abordés dans une perspective écosystémique pour mieux comprendre les préférences du groupe d'individu qui les possède. Les caractéristiques d'un groupe d'organismes entraîneront une réponse similaire face à l'écosystème, par exemple suite à un changement dans l'environnement (Chaturvedi et al. 2011). En considérant que les espèces correspondent à des groupes d'organismes partageant les caractéristiques énumérées plus haut, on peut supposer que de façon globale les réponses face à des

caractéristiques environnementales ou leur variation leur seront propres (Newbold et al. 2014). En recherche fondamentale, l'observation des traits morphologiques et de l'écologie permettrait donc de comprendre les réponses comportementales des espèces. Toutefois, l'approche par écomorphologie pourrait également nous permettre de répondre à un besoin encore plus important en recherche appliquée : évaluer d'avance la vulnérabilité des espèces aux changements de leur environnement.

## **Les traits fonctionnels liés au vol chez les oiseaux**

Idéalement, une analyse comparative axée sur l'écomorphologie devrait porter sur des taxons ayant subi une importante radiation évolutive, c'est-à-dire formée de plusieurs espèces différentes d'un point de vue morphologique, écologique et comportemental, et dont les relations phylogénétiques sont bien connues. Les oiseaux constituent le plus grand groupe de vertébrés terrestres actuel (Benson et Choiniere 2013). On suppose que leur succès évolutif est principalement dû à leur capacité de voler qui a permis à ce clade de se disperser et d'exploiter une grande variété d'environnements (Rayner 1988).

Bien que la morphologie des ailes soit fortement contrainte par des principes aérodynamiques (Corbin et al. 2013), plusieurs traits de cet organe peuvent varier substantiellement. Parmi ces traits on compte principalement le nombre, la longueur et la forme des rémiges<sup>1</sup>. Les ailes sont allongées lorsque les rémiges secondaires sont nombreuses et courtes et que les primaires (rémiges distales) sont longues. Inversement, un petit nombre de longues rémiges secondaires et des rémiges primaires courtes entraînent une aile plus arrondie. Ces deux formes d'ailes extrêmes ont chacune leurs avantages et leurs inconvénients. Une aile plus allongée permet un vol long, soutenu et plus rapide, mais une manœuvrabilité réduite (Bowlin et Wikelski 2008), et vice versa (Swaddle et Lockwood 2003).

## **Facteurs écologiques liés à la morphologie des ailes**

La morphologie des ailes des oiseaux résulte principalement des défis posés par la migration et le mode alimentaire (Podulka et al. 2004). Le développement d'un

---

<sup>1</sup> Plumes de vol

comportement migratoire ou une augmentation de la distance de migration peuvent s'expliquer de différentes manières (Alerstam et Hedenstrom 1998, Boyle 2011, Freshwater et al. 2014), mais dans tous les cas ils entraînent une pression de sélection favorisant les individus qui possèdent une morphologie adaptée au vol long et soutenu (Mönkkönen 1995). Plusieurs études ont permis d'observer, parmi les différents comportements migrateurs au sein d'une même espèce, que les oiseaux qui migrent sur de longues distances ont tendance à avoir l'aile plus allongée que les résidents ou que ceux qui migrent sur de courtes distances (Mulvihill et Chandler 1990, Burns 2003, Peiro 2003, Hall et al. 2004, Fiedler 2005, Mila et al. 2008, Baldwin et al. 2010, Rushing et al. 2014). Les études qui traitent du niveau interspécifique (Gaston 1974, Kaboli et al. 2007, Minias et al. 2015 et références citées par ces auteurs) vont dans le même sens, à l'exception d'une étude récente sur les hirondelles, dont le comportement alimentaire aérien contraste fortement avec les autres espèces étudiées (Huber et al. 2016). La relation entre la distance de migration et la forme des ailes des oiseaux nord-américains a longtemps fait l'objet de spéculations (Palmer 1900, Dilger 1956), mais très peu d'études ont posé un regard quantitatif sur cette question (Winkler et Leisler 1992).

Par ailleurs, si la distance de migration peut expliquer une partie de la variation des traits morphologiques de l'aile, il ne faut pas pour autant négliger l'impact de la structure de l'habitat à différentes échelles spatiales. En effet, une fois la migration complétée, les oiseaux sont sujets à des pressions sélectives sur des traits fonctionnels en lien avec le vol, et ce, à des échelles spatiales très différentes. Dans le cas d'espèces se déplaçant dans une végétation dense, la manœuvrabilité du vol devrait être préférable à une capacité de vol longue distance. En forêt boréale, ce type d'habitat correspond à de jeunes peuplements où la végétation dominante est encore très dense (Croft et al. 2014, Mallik et al. 2014). Dans ces conditions, les individus ayant des ailes plus courtes et rondes devraient avoir de meilleures performances lors de leurs déplacements (Swaddle et Lockwood 2003).

À l'échelle du paysage, la fragmentation de l'habitat peut entraîner diverses pressions évolutives sur les traits morphologiques (Desrochers 2010), incluant une pression à la baisse sur la longueur des ailes, rendant ainsi moins efficace l'exploitation de parcelles isolées par les oiseaux concernés. L'isolement de l'habitat peut résulter de causes naturelles, par

exemple dans le cas de tourbières au sud du Québec (Calmé et Desrochers 2000) ou de peuplements forestiers matures épargnés par de grands incendies. S'ajoutent à ces facteurs naturels des causes anthropiques importantes telles que l'étalement urbain, l'agriculture et les pratiques forestières (Fahrig 2003).

## **Objectifs**

L'objectif général de mon étude est d'avoir une meilleure compréhension de l'écologie des oiseaux forestiers et de l'importance des comportements migrateurs et du choix de l'habitat dans l'évolution des caractéristiques de vols propres à chaque espèce. Ce projet vise aussi à évaluer la possibilité de prédire les effets de la fragmentation des forêts sur les espèces d'oiseaux chanteurs forestiers, en se basant sur l'ecomorphologie. Pour y parvenir, je mets en lien un trait morphologique des espèces, la forme de l'aile, et trois aspects importants de leur écologie : leur distance migratoire, la structure de leur habitat de nidification et leur degré d'isolement (hétérospécifique) en saison de nidification.

Je vais donc tester les trois hypothèses suivantes :

L'aile est plus longue et plus pointue...

- 1) Chez les espèces fréquentant des peuplements forestiers dont la végétation est moins dense;
- 2) Chez les espèces effectuant de plus longues migrations;
- 3) Chez les espèces dont les populations nicheuses sont de faible densité.

La vérification de ces hypothèses permettra de constater si un trait morphologique facilitant les performances de vol facilite également l'utilisation d'habitats fragmentés. Dans un tel cas, il serait en principe possible d'inférer la sensibilité d'espèces moins bien connues face à la fragmentation de l'habitat, à partir d'une simple analyse morphologique des ailes.

# **Chapitre 1 : Can we infer avian responses to habitat loss and fragmentation from a trait-based analysis?<sup>2</sup>**

---

<sup>2</sup> Ce chapitre sera soumis pour publication dans le *Biological Journal of the Linnean Society* et les auteurs seront dans l'ordre : Flavie NOREAU et André DESROCHERS.

## **Introduction**

In fragmented habitat, and other low-density situations, birds may travel longer distances, sometimes through inhospitable terrain, than in contiguous habitat or high-density situations, to access breeding partners and suitable nesting sites. In the case of a mature forest specialist for example, the costs allocated to travel through sparsely forested areas are significantly higher than those of traveling through well-forested areas (Bélisle 2005). However, sensitivity to fragmentation and habitat area varies greatly among North American forest bird species (Desrochers et al. 2010). These different response patterns have been linked with behavioral factors such as conspecific attraction (Bourque and Desrochers 2006) but also environmental factors such as vegetation type (Parker et al. 2005), but the reasons for interspecific variation in responses to fragmentation generally remain unclear.

Quantifying the effects of habitat fragmentation on entire bird communities is challenging. Although there are several indices to measure fragmentation (Jaeger 2000), the species-specific nature of habitat selection prevents the application of such spatial indices to entire collections of species. For example, increased stand heterogeneity in a forest landscape may lead to fewer forest-interior species, but may at the same time increase forest-edge species.

A trait-based, comparative, approach to study the ecology of forest birds may be valuable to quantify responses to habitat fragmentation. Such an approach could help determine to what extent the morphological heritage of a species influences habitat selection. The study of ecological traits (Karr and James 1975) has recently been re-vitalized, mostly with plant studies (Escudero and Valladares 2016, Shipley et al. 2016), but to a lesser extent, with animals (Schleuning et al. 2015). Trait ecology is based on the postulate that morphological differences between species causes differences in their ability to perform in survival and reproduction (i.e. fitness) (Losos 1990). If species share similar functional traits, it is reasonable to assume that their responses to habitat will be similar (Newbold et al. 2014). Thus, a trait-based approach could allow us to estimate the vulnerability of species to changes in their environments before they occur.

Ideally, a comparative approach using trait-based ecology should include taxa that have undergone a major evolutionary radiation. Birds are the largest group of current terrestrial vertebrates (Benson and Choiniere 2013). Their evolutionary success is due mainly to their ability to fly, allowing to this clade disperse at great distances and to manoeuvre in various environments (Rayner 1988). Wing morphology is a key feature to better understand the ecology of this group. Interspecific variations in wing morphology are constrained by aerodynamic principles, but it remains highly variable from one species to another. A more elongated wing (i.e. many short secondary remiges and long primary remiges) allows a long flight, sustained and faster, but reduced manoeuvrability (Bowlin and Wikelski 2008) and vice versa (Swaddle and Lockwood 2003).

Wing morphology is associated with migration distance and habitat (Podulka et al. 2004). The cost of migration presumably exerts a selection pressure favoring individuals who possess morphology suitable for long and energy-efficient flight (Mönkkönen 1995). Once migration is completed, birds are subject to further selective pressure on functional traits related to flight, and at very different spatial scales. For species moving in dense vegetation, pressure for flight manoeuvrability should be preferable to a long-distance flight capacity. While in fragmented forest, long-distance and energy-efficient flight ought to be better to exploit isolated patches of specific habitat.

In this study we link a morphological feature of forest bird species, the projection of primary flight feathers, and three important aspects of their ecology: migration distance, breeding habitat vegetation density and population density. We test the following three hypotheses: primary projection is longer in species 1) with longer migration distances; 2) found in stands where vegetation is less dense; 3) found in low-density populations during the breeding season. We assume that low population density is an attribute of fragmented habitats, and therefore we test whether wing morphology may facilitate predictions on the response of birds to habitat fragmentation.



## Materials and methods

### Study area

The field work was carried out at Forêt Montmorency during the summers 2013 and 2014 (Fig. 1). This forest has been managed by Université Laval since 1964. Located in the boreal zone of the balsam fir-white birch bioclimatic field in the east (Québec 2009), over one hundred species of birds nest in this forest every summer. Ecosystem management (*sensu* Gauthier et al. 2008) is practiced in the southern half of the territory, while the northern half has been dominated by large clearcuts. Young stands (<20 years) are generally a dense mixture of deciduous and coniferous species, but older stands are largely dominated by balsam fir (Mallik et al. 2014), occasional groves of spruce (*Picea sp.*), birch (Mallik et al. 2014) and poplar (*Populus tremuloïdes* et *P. balsamifera*).

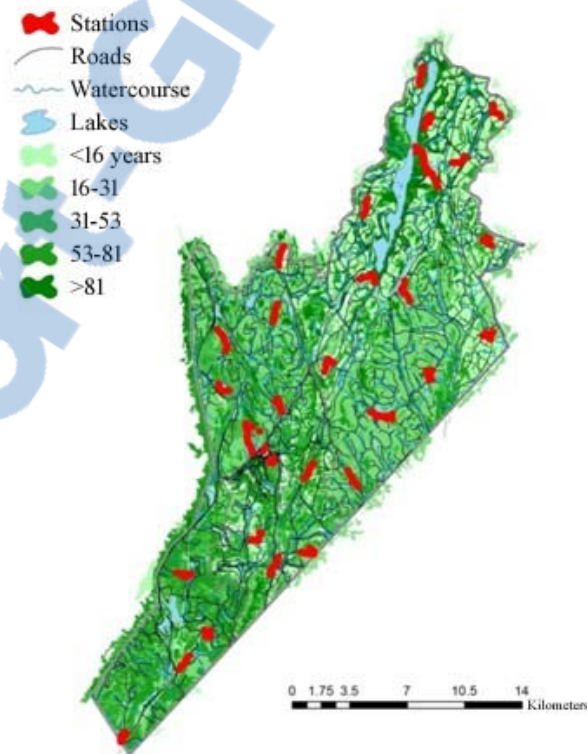


Figure 1. Study area. Red marks denote de location of the 30 sites where birds were caught and banded.

## Primary projection of wings

We captured birds in mist nets at each of 30 sites throughout the study area (Fig. 1). Nets were deployed between 5 am and 11 am over 2 or 3 consecutive days at each site. During the two years, the sampling period extended over two months, from late May until late July. We used recordings of mobbing calls (Gunn et al. 2000) and species songs to increase capture rates. We banded, identified and measured birds according to a standard protocol (Fiquet et al. 2014, Pyle 2001). To facilitate the measurements of wing morphology, we took one to three photos of the right wing flattened on a wing ruler for each bird, with a Nikon D80 digital SLR with a resolution of 10 Megabytes in 2013 and Nikon D7100 DSLR 24 megabytes in 2014. We took measurements in pixels from each photo with an image processing software, ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij/>). Three lengths were obtained. First, a 100 mm section of the wing ruler was used for the scale. Then, we measured the total length of the wing and the length between the most distal secondary feather and the front end of the wing (Figure 2). Primary projection was calculated with a ratio: length between the distal secondary feather and the front end of the wing divided by total length of the wing. We subtracted this ratio to one to ease graphic understanding.

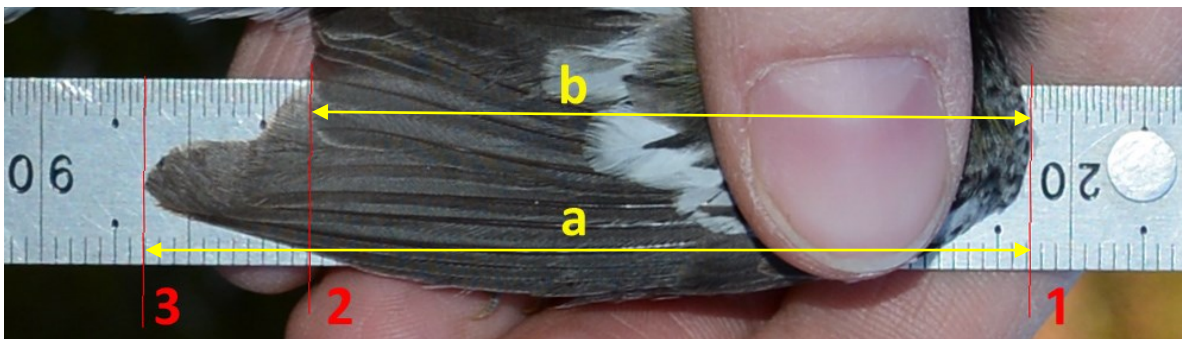


Figure 2. Measurements used to calculate primary projection.  $PP = 1 - b/a$ , where  $a$  and  $b$  are the length of yellow lines. Red markers (1,2 and 3) were tattooed on photos to facilitate measurements.

Repeated (blind) estimates of the primary projection of the same bird by the same author (F. Noreau) had a mean standard deviation of 0.26 mm ( $n = 686$  birds from 22 species), and a coefficient of variation of 1.6%. The mean standard deviation of primary projection estimates of the same bird measured separately by the two authors was also 0.26 mm ( $n = 40$  birds from 14 species). We assume that precision and accuracy of primary projection estimates were sufficiently high to yield useful interspecific comparisons.

## Vegetation density

To characterize each species' habitat according to its density, we did a semi-quantitative analysis from *The Birds of North America Online* (Poole 2005). For each of the 22 species, we made a systematic search of words qualifying density using the "Habitat" section of the website. The research was divided between breeding and winter ranges. First, words related to shrub layers, "shrub", "bush" and "scrub", were sought and the location of first occurrence of one of these words (*n*th word in the Habitat section) was measured. The words "dense" and "thick" were documented in the same way. The relative position of the word in the text (100% = first, 0%=last) was taken as an indicator of weight. We assume that keywords used earlier in the paragraph provided evidence for a stronger link to dense cover than those listed towards the end of the text. We added ratings computed for the breeding as well as the wintering season to obtain a vegetation density index for each species.

Rapport-gratuit.com   
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

## Breeding population density

We assumed that for all species, fragmentation is associated with low population density. We estimated the mean population density of each species throughout their breeding range, using species accounts in *The Birds of North America Online* (Poole 2005) or in Rimmer et al. (1996) in the case of the Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*).

### **Migration distance**

To assign an average species migration distance, we used the eBird database (ebird.org), developed by the Cornell Lab of Ornithology and the National Audubon Society. We obtained coordinates, rounded to the nearest degree of latitude and longitude, of each observation in January and February (i.e. wintering) for all bird species considered in this study, as well as the total observation effort in minutes. Multiple records of a species in the same latitude/longitude on the same year were reduced to one to prevent bias due to repeated observations (e.g. stragglers attracting large numbers of birders). For each eBird entry ( $n = 445,512$ , Table 1), we calculated the great-circle distance from the geographic center of the Forêt Montmorency using the *sp* package in R software (R Core Team 2015, Pebesma et al. 2014).

### **Phylogenetic proximity**

Studies comparing mean attributes from multiple species may suffer from a lack of true replication because of phylogenetic proximity among subsets of the species. To account for this, we obtained phylogenetic trees of the species studied, from Jetz et al. (2012). Because of uncertainty in the relationship between DNA data and years since speciation, phylogenetic trees are only approximations based on various assumptions about the rate of phylogenetic divergence. Thus, we generated and downloaded 10,000 phylogenetic trees of the 22 study species from Jetz et al. (2014; Figure 3). Phylogenetic distances were estimated for each dyad and accounted for in the statistical analysis.

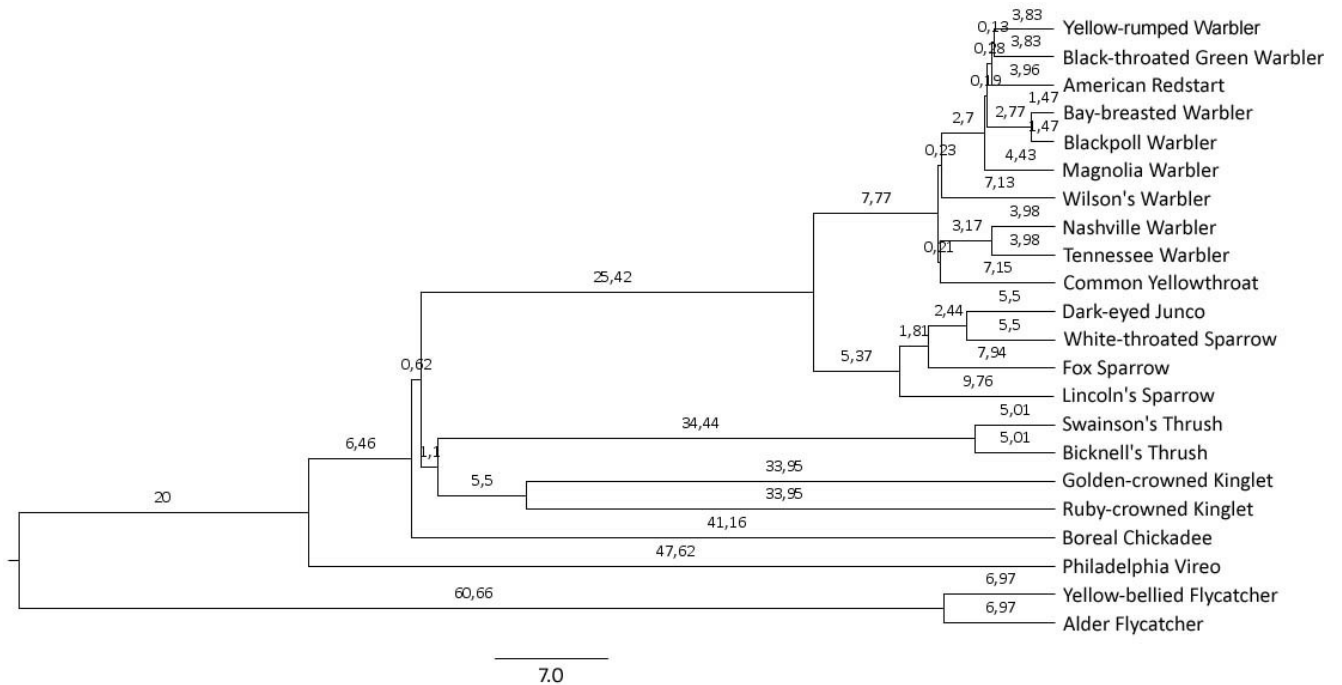


Figure 3. A phylogenetic tree of the species in the study. Generated and downloaded from the website "birdtree.org" (Jetz et al. 2014).

### Statistical analysis

We modeled the independent influences of migration distance, breeding population density and vegetation density on primary projection with a linear model using Generalized Least Squares (GLS) (analyses were performed on the average):

$$\text{Primary projection} \sim \text{vegetation density} + \text{migration distance} + \text{population density}$$

The GLS method accounts for the phylogenetic distance between species by using a distance covariance matrix which gives more weight to differences in primary projection between remote species phylogenetically than in primary projections of closely related species (Felsenstein 1985, Grafen 1989, Harvey and Pagel 1991). We ran 10,000 GLS models, corresponding to each of the 10,000 phylogenetic trees of all species obtained from Jetz et al. (2014). We calculated summary statistics from those 10,000 models for regression coefficients, their standard error, and *p* values. Data analyses were conducted in R, using the ‘ape’ (Paradis et al. 2004), ‘nlme’, (Pinheiro et al. 2016) and ‘phylolm’ (Ho and Ane 2014) libraries.

## Results

We considered 22 different bird species, that is, all species with at least five specimens captured ( $n = 1017$ ; Table 1). Intraspecific variance of primary projection was significantly lower than interspecific variance ( $F_{21,995} = 266.2$ ,  $P < 0.0001$ ), thus we assume that mean estimates for each species were meaningful.

Primary projection was significantly and positively associated with migration distance with all phylogenetic trees (Table 2; Fig.4). Results obtained with a multiple regression ignoring phylogenetic effects were highly similar for migration distance ( $\beta = 2.21e-5$ ,  $p < 0.001$ ), vegetation density ( $\beta = -1.86e-2$ ,  $p = 0.01$ ), and mean breeding population density ( $\beta = -2.82e-4$ ,  $p > 0.9$ ).

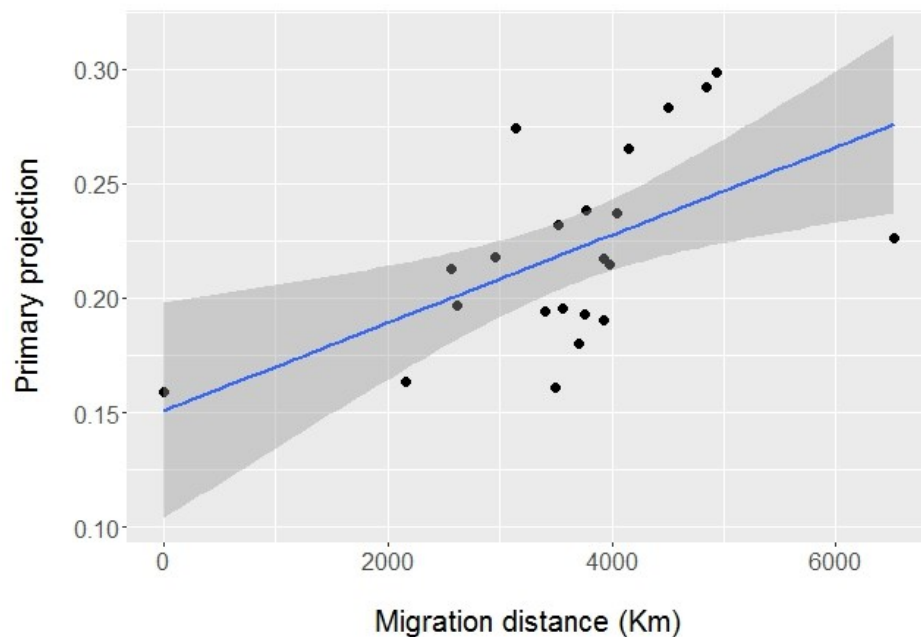


Figure 4. Primary projection in relation with migration distance in kilometers. Each point denotes one species. Blue line from a least-squares linear regression, shaded area denotes the 95% confidence limits of the regression line.

Table 1. Species characteristics. Species ordered according to their estimated phylogenetic tree.

Scientific name	English name	N	Mean Primary Projection	Vegetation Density index	Mean Migration Distance (km)	Mean Breeding Density (Pairs/km <sup>2</sup> )
<i>Setophaga coronata</i>	Yellow-rumped Warbler	37	0.232	0.85	3526 (74222)	44.4
<i>Setophaga virens</i>	Black-throated Green Warbler	45	0.238	0.38	3771 (2989)	122.5
<i>Setophaga ruticilla</i>	American Redstart	39	0.196	3.02	3554 (4610)	163.7
<i>Setophaga striata</i>	Blackpoll Warbler	18	0.292	1.08	4836 (230)	46.1
<i>Setophaga castanea</i>	Bay-breasted Warbler	169	0.283	0.97	4503 (427)	155.9
<i>Setophaga magnolia</i>	Magnolia Warbler	128	0.193	1.61	3759 (2316)	90.9
<i>Cardellina pusilla</i>	Wilson's Warbler	27	0.190	2.72	3932 (5636)	147.8
<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	Nashville Warbler	13	0.214	0.55	3982 (2103)	56.3
<i>Oreothlypis peregrina</i>	Tennessee Warbler	11	0.265	1.82	4153 (3023)	251.2
<i>Geothlypis trichas</i>	Common Yellowthroat	12	0.161	3.14	3498 (21240)	98.0
<i>Junco hyemalis</i>	Dark-eyed Junco	49	0.197	2.97	2617 (95691)	95.8
<i>Zonotrichia albicollis</i>	White-throated Sparrow	96	0.163	3.45	2159 (70635)	47.2
<i>Passerella iliaca</i>	Fox Sparrow	50	0.218	2.21	2957 (32735)	95.0
<i>Melospiza lincolni</i>	Lincoln's Sparrow	30	0.180	2.33	3703 (16018)	324.0
<i>Regulus satrapa</i>	Golden-crowned Kinglet	66	0.213	2.41	2570 (39908)	169.6
<i>Regulus calendula</i>	Ruby-crowned Kinglet	26	0.194	1.99	3398 (68375)	185.0
<i>Catharus ustulatus</i>	Swainson's Thrush	114	0.299	1.22	4930 (1147)	88.4
<i>Catharus bicknelli</i>	Bicknell's Thrush	7	0.274	2.03	3138 (137)	129.7
<i>Poecile hudsonicus</i>	Boreal Chickadee	22	0.159	0.00	0 (2154)	6.7
<i>Vireo philadelphicus</i>	Philadelphia Vireo	24	0.237	1.83	4047 (839)	38.6
<i>Empidonax flaviventris</i>	Yellow-bellied Flycatcher	14	0.217	3.45	3927 (1042)	15.4
<i>Empidonax alnorum</i>	Alder Flycatcher	20	0.226	3.63	6519 (35)	54.9

Primary projection of bird species increased with decreasing vegetation density index, with all of the phylogenetic trees (Table 2; Fig.5).

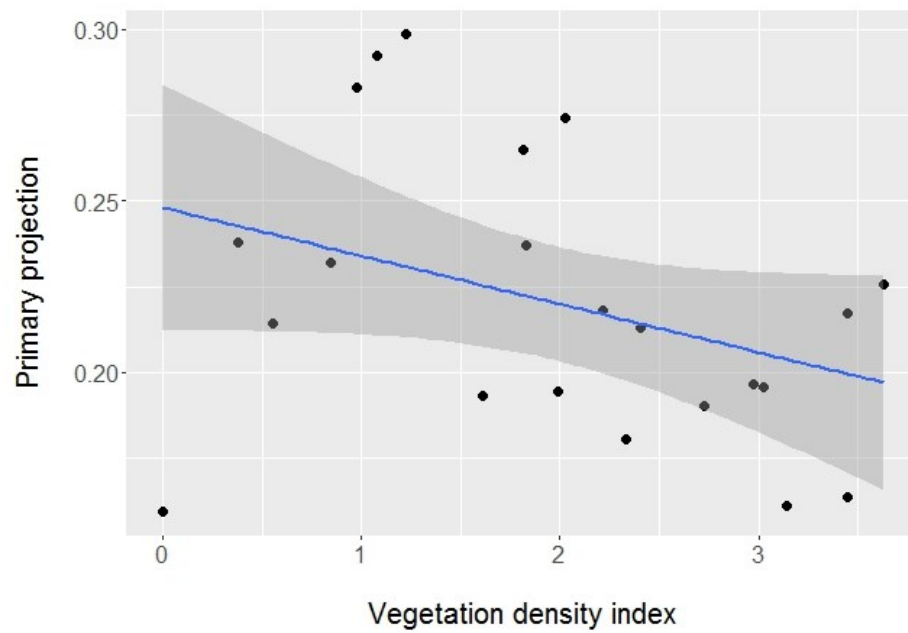


Figure 5. Primary projection in relation with vegetation density index. Each point denotes one species. Blue line from a least-squares linear regression, shaded area denotes the 95% confidence limits of the regression line.



Table 2. Mean, minimum and maximum values of GLS model estimates for all 10,000 trees for relationship between primary projection, vegetation density index, migration distance and species population density ( $N = 22$  species).

	Vegetation density	Migration distance	Breeding population density
Estimate mean	-1.87e-2	2.21e-5	1.34e-04
Estimate minimum	-1.91e-2	2.19e-5	-2.98e-04
Estimate maximum	-1.85e-2	2.25e-5	4.85e-04
Std.Error mean	6.65e-3	5.81e-6	8.81e-03
Std.Error minimum	6.53e-3	5.75e-6	8.73e-03
Std.Error maximum	6.75e-3	5.88e-6	8.92e-03
t mean	-2.81	3.81	1.51e-02
t minimum	-2.87	3.76	-3.39e-02
t maximum	-2.77	3.85	5.48e-02
P mean	<b>0.012</b>	<b>0.0013</b>	0.99
P minimum	<b>0.011</b>	<b>0.0012</b>	0.96
P maximum	<b>0.013</b>	<b>0.0014</b>	>0.99

## Discussion

As we predicted, primary projections were greater in species that performed longer migration and smaller in species living in more densely vegetated environments. However, we found no relationship between isolation, as inferred from breeding population density, and interspecific wing shape differences. The low variance of estimates among GLS models obtained from different phylogenetic trees suggests that interspecific differences in wing shape and length (i.e. primary projection) were not greatly affected by uncertainty in phylogenetic relationships.

Many studies on intraspecific variation show that long-distance migrants have more elongated wing than conspecifics that migrate shorter distances (e.g. Mulvihill and Chandler 1990, Copete et al. 1999, Burns 2003, Peiro 2003, Hall et al. 2004, Fiedler 2005, Mila et al. 2008, Baldwin et al. 2010, Rushing et al. 2014). Similar results were found in the few studies focusing on interspecific differences (e.g. Perez-Tris et al. 2003, Gaston 1974, Kaboli et al. 2007, Nowakowski et al. 2014, Minias et al. 2015 and references therein). For example, a recent study by Minias et al. (2015) shows that the relationship between migration and wing shape than we found is also true for the sandpipers. However, in a study on swallows, Huber et al. (2016) found a reversal correlation between migration and wing shape. This contradiction is due to the particular air feeding behavior of these species in sharp contrast with the other species studied, which would generate selections pressure inconsistent to migration (Huber et al. 2016 and references Therein). This reversal from expectation demonstrates that our understanding of the phenomenon is still in its beginning. Furthermore, most studies that have considered the issue have been realized from European species. In North America, the relationship between migration distance and wing shape has a long history of speculation (Palmer 1900, Dilger 1956), but very few studies have posed a quantitative look at this issue (Winkler and Leisler 1992).

Several studies have sought to verify if small primary projections allow better maneuverability and their results were consistent with ours (Swaddle and Lockwood 2003, Brewer and Hertel 2007, Fernandez and Lank 2007). Other studies quantified the relationship between wing shape and the type of habitat assuming more densely vegetated

habitats would create a selection pressure in favor of short wings (Forschler et al. 2008, Vanhooydonck et al. 2009). In the case of forest songbirds, Norberg (1979) had already made large-scale research on different aspects of their morphology (i.e. wings, legs and tail) and ecological differences that explain them (i.e. locomotor pattern and feeding station selection) and reached at similar conclusions: birds with short primary projection tend to occur in habitats with high density vegetation.

Contrary to our expectation, there was no significant link between population density, which we assume reflects isolation, and primary projection length. We chose to infer isolation and fragmentation from population density, because what is fragmented for a given species will not be necessarily for another, and these differences are also dependent of spatial scale (Desrochers et al. 2010). Despite its advantages, we acknowledge several difficulties with the use of population densities. Firstly, precision in mean population densities is low due to the patchy records reported in BNA (Poole 2005) for most species. Furthermore, mean density estimates do not distinguish between situation where a species would be found in dense clusters at the habitat patch scale, but scarce at the landscape scale, vs. uniformly scattered pairs throughout a landscape. Such differences could greatly affect the level of isolation experienced by individual members of the species. In addition to geographic differences in available vegetation cover, population density could vary depending on predation risk (Yanes and Onate 1996, Bayly and Blumstein 2001). Finally, population density may vary greatly from one region to another, as well as between wintering and nesting areas (Sherry and Holmes 1996). Unfortunately, there are few data on population densities in the wintering grounds. It is therefore perhaps unrealistic to expect that a species can be reduced to a single population density, because of spatial scale (Virkkala 1993) or geographic variation (Lukacs et al. 2015).

Species in fragmented environment may on average have longer distance to fly (Diffendorfer et al. 1995), but may also be more exposed to predation due to edge effects (Andren and Angelstam 1988), which may give an advantage to round-winged birds through escape behavior (Trnka and Prokop 2006). In such circumstances, it would be interesting to understand which of these factors due to fragmentation could affect more

primary projection and to consider other changes in habitat that could influence the specific capabilities according to morphology wings.

Despite the latter caveats, the use of a comparative approach between different species of the same group still remains a useful approach to understand general patterns of habitat selection. In principle, a comparative approach focusing on species-specific traits should lead to testable predictions about the songbirds' responses to changes in landscapes such as those produced by forestry and agricultural practices.

### **Acknowledgements**

Thanks to Vanessa Dufresne, Pierre-Alexandre Dumas, Jean-Michel Chabot and all volunteers, for their help in the field, and to the staff at Forêt Montmorency (Université Laval) for logistical support. This project was funded by an NSERC grant to AD.

## Conclusion générale

Cette étude, basée sur une approche écomorphologique, visait à mieux comprendre l'écologie d'un groupe d'oiseaux forestiers de la sapinière boréale en se basant sur un trait morphologique associé à leur déplacement : la projection des rémiges primaires. Les résultats obtenus ont montré que les espèces d'oiseaux ayant de grandes projections des rémiges primaires avaient en moyenne des distances de migration supérieures et vivaient dans des habitats où la végétation était moins dense que les espèces ayant de courtes projections.

La sélection naturelle en réponse aux facteurs aérodynamiques liés au vol influence la forme des ailes de plusieurs façons. L'apparition du comportement migrateur et l'habitat en sont deux exemples importants. On pourrait croire toutefois que suite à une spéciation, deux espèces très proches évolutivement aient par définition une morphologie très semblable. Toutefois, la comparaison des résultats tenant compte des arbres phylogénétiques avec ceux n'en tenant pas compte, indique que la proximité phylogénétique n'avait pas d'impact significatif sur les projections primaires. La faible variance entre les résultats des GLS est une indication supplémentaire que les différences interspécifiques de la forme et de la longueur de l'aile (c.-à-d. projection primaire) ne sont pas uniquement le résultat de la proximité évolutive des espèces, mais qu'il s'agit de l'adaptation propre à chacune des espèces à leur environnement (c.-à-d. comportement migrateur et type d'habitat).

### La distance de migration



Chez les oiseaux forestiers, la distance de migration varie fortement. Seulement dans l'échantillon d'espèces, les distances vont de zéro (espèce résidente), dans le cas de la mésange à tête brune, à plus de 6 000 kilomètres pour le moucherolle des aulnes. La migration est une étape particulièrement épuisante et les coûts énergétiques sont très élevés pour effectuer une migration aussi longue que celle du moucherolle des aulnes. Forcément, pour parcourir de telles distances les dépenses en énergie doivent être diminuées. Les coûts associés aux longs déplacements sont minimisés par de grands ratios entre les plumes primaires et secondaires (Rayner 1988). Tel que nous avons prédit, les projections

primaires sont plus grandes chez les espèces qui effectuent de grandes distances de migration, améliorant ainsi la capacité de vols longue distance (Lockwood et al. 1998).

Plusieurs études ont permis de vérifier ce type de relation positive entre la distance de migration et la projection des primaires au niveau intraspécifique (p.ex. Mulvihill et Chandler 1990, Copete et al. 1999, Burns 2003, Peiro 2003, Hall et al. 2004, Fiedler 2005, Mila et al. 2008, Baldwin et al. 2010, Rushing et al. 2014). Les études comparant la morphologie et le comportement migrateur de différentes espèces ont également obtenu des résultats similaires (p.ex. Perez-Tris et al. 2003, Nowakowski et al. 2014, Minias et al. 2015). Toutefois, en Amérique du Nord, très peu d'études récentes ont été faites sur les oiseaux migrateurs (Winkler et Leisler 1992). La présente étude est par conséquent une avancée intéressante, car l'analyse comparative de la morphologie des ailes a permis de valider ces observations sur un groupe de passereaux d'Amérique du Nord.

## **La densité de végétation de l'habitat**

L'influence de l'habitat sur la morphologie des ailes peut s'expliquer de plusieurs manières. Notamment, la présence de végétation dense, dans le cas d'une importante strate arbustive, obstrue l'habitat rendant les déplacements aériens ardu. Des espèces présentes dans ce type d'habitat doivent avoir une très bonne manœuvrabilité pour y circuler efficacement. En effet, que ce soit au site d'hivernage ou de reproduction, les passereaux ont à effectuer des vols très courts et énergétiquement coûteux pour accomplir les tâches quotidiennes d'alimentation et de reproduction (Nudds et Bryant 2000). À ce jour, un certain nombre d'études se sont intéressées aux capacités de manœuvrabilité, en lien avec la fuite ou la poursuite, que semblent procurer de petites projections primaires. Certaines d'entre elles se sont basées sur la morphologie d'oiseaux capturés puis bagués (p.ex. Brewer et Hertel 2007, Fernandez et Lank 2007), alors que d'autres ont préféré utiliser des spécimens captifs, en volière (p.ex. Swaddle et Lockwood 2003). D'autre encore ont plus spécifiquement cherché à comprendre le lien entre la morphologie des ailes et le type d'habitat en supposant que les habitats plus encombrés entraînent des pressions de sélection favorable pour des ailes courtes et rondes (Forschler et al. 2008, Vanhooydonck et al. 2009). Concernant les passereaux forestiers, Norberg (1979) avait déjà fait des recherches à

large échelle sur différents aspects de leur morphologie et les différences écologiques qui les expliquent et était arrivé à des conclusions relativement similaires aux nôtres.

Cette étude a permis de confirmer la relation entre la densité de végétation de l'habitat et la morphologie de l'aile pour un groupe de passereaux. Toutefois, pour assurer une meilleure compréhension de ce lien, il serait intéressant d'utiliser une méthode d'identification de la densité plus spécifique aux individus, du moins dans la localité de l'étude. Par exemple, l'utilisation d'images LiDAR offre la possibilité d'étudier l'habitat arbre par arbre, avec une résolution de quelques dizaines de centimètres, permettant ainsi de nombreuses mesures directes de densité de végétation (Racine et al. 2014). Ce genre d'information nous permettrait d'avoir une meilleure idée des variations intraspécifiques de la morphologie des ailes en fonction de la densité de végétation de l'habitat. La poursuite des recherches dans cette direction pourrait éventuellement permettre d'inférer les besoins en densité de végétation des oiseaux avec une simple mesure de l'aile. Cet aspect se révélerait particulièrement intéressant dans un contexte d'aménagement écosystémique, car nous pourrions inférer les impacts des activités sylvicoles sur les populations aviaires. Nous savons par exemple que les lisières présentent la plupart du temps une densité de végétation élevée et que leurs quantités dépendent fortement de la forme des coupes (Kennedy et al. 2003). Ainsi, la répartition des coupes serait mieux éclairée pour minimiser les impacts sur la faune aviaire locale.

### **Les limites de l'estimation de l'isolement**

Les résultats significatifs concernant la distance de migration et la densité de végétation de l'habitat en fonction des projections primaire nous portent à croire que les variables utilisées mesurent des phénomènes vérifiables, et que nos tailles d'échantillon étaient suffisantes pour détecter des effets biologiquement pertinents. Toutefois, contrairement à nos attentes, il n'y avait pas de lien significatif entre l'isolement donné par densité moyenne des populations en nidification et les projections primaires. Ce résultat pourrait être dû à une faiblesse dans la méthode de calcul de l'isolement.

La fragmentation de l'habitat est un concept difficile à définir lorsqu'on compare plusieurs espèces. Ce qui est fragmenté pour une espèce ne le sera pas nécessairement pour une autre,

et ces nuances sont à leurs tours dépendantes de l'échelle spatiale (Desrochers et al. 2010). C'est pourquoi nous avons choisi de considérer l'isolement comme indice de fragmentation en utilisant la densité de population. Cette dernière permet de connaître la quantité d'individus d'une même espèce dans un milieu donné. Si l'espèce est représentée en faible nombre, il est fort probable que l'habitat n'est pas présent en quantité suffisante. Les individus qui y vivent sont dans une parcelle d'habitat adéquat parmi d'autres parcelles d'habitats inadaptés. Il s'agit alors d'un environnement fragmenté pour cette espèce en particulier. Il est toutefois probable que la densité de population varie en fonction d'autres facteurs que l'accès à l'habitat, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation avec la morphologie des ailes. Par exemple, un risque de prédation élevé sur l'ensemble du territoire pourrait limiter les nombres d'individus présents (Yanes et Onate 1996, Bayly et Blumstein 2001). Ou encore, la densité de population de certaines espèces peut fortement varier d'une région à l'autre (Virkkala 1993), et encore plus fortement entre les aires d'hivernage et celles de nidification (Sherry et Holmes 1996). Malheureusement, il existe peu de données précises sur les densités de population dans les aires d'hivernage.

D'autre part, les densités de populations en nidification obtenues dans *The Birds of North America Online* (Poole 2005) sont peut-être représentatives de la variabilité régionale, mais proviennent de plusieurs études différentes et ont probablement été récoltées différemment. Il est possible qu'une même espèce ne puisse pas être réduite à une seule densité de population dépendamment de l'échelle spatiale utilisée dans l'étude (Virkkala 1993) ou de la variabilité des conditions locales (Lukacs et al. 2015).

Il se pourrait également que la réponse variée des différentes espèces d'oiseaux à la fragmentation de leur habitat s'explique par une combinaison de facteurs plus complexe. Certaines espèces sont plus généralistes, donc moins sensibles au changement de l'habitat, et devraient bénéficier de plus de ressource et de moins de compétition en milieu fragmenté pour la simple raison qu'ils y performant mieux que d'autres espèces plus sensibles. Rappelons que la principale difficulté rencontrée par la faune en milieu fragmenté correspond aux longues distances à parcourir pour l'accès à une même quantité d'habitats (Diffendorfer et al. 1995). Toutefois, d'autres facteurs sont susceptibles d'aller à l'encontre des pressions de sélection de ce type de milieu pour un vol long et soutenu. Par exemple,



pour une espèce dont l'habitat est fragmenté par la présence nombreuse des lisières, il y a une augmentation du risque de prédation (Andren et Angelstam 1988). Or, le comportement de fuite des oiseaux forestiers s'observe en général par une augmentation des petits déplacements à travers la végétation (Trnka et Prokop 2006). Ce genre de déplacement correspond au type vol décrit par Rayner (1988) qui est plus efficace lorsque les ailes sont courtes et rondes. Dans de telles circonstances, il serait intéressant de comprendre lequel de ces facteurs attribuables à la fragmentation serait susceptible d'affecter la projection primaire de façon plus importante et de considérer les autres changements dans l'habitat qui pourrait influencer les capacités spécifiques selon la morphologie des ailes.

Quoi qu'il en soit, il reste encore beaucoup de chemin à faire pour parfaire notre compréhension de la réponse des oiseaux à la perte et à la fragmentation de l'habitat et plusieurs études du niveau intraspécifique seront probablement nécessaires avant de trouver la mesure idéale du degré de fragmentation propre à chaque espèce. Toutefois, l'utilisation d'une approche comparative, combinée à l'écomorphologie, pourrait éventuellement nous renseigner sur les patrons de réponse à la fragmentation de l'avifaune, car elle permet une plus grande capacité de généralisation.

## **Les perspectives de l'écomorphologie**

Dans cette étude, l'écomorphologie nous a permis d'étudier les relations entre un trait morphologique des oiseaux forestier, la forme de l'aile, et des particularités de leurs écologies (l'isolement, la densité de végétation de l'habitat et le comportement migrateur) (Cody et Diamond 1975). Une foule d'autres traits morphologiques pourraient nous informer sur l'écologie des passereaux. Par exemple, la morphologie des tarses et de la queue influence également les capacités de déplacement (Norberg 1979). La morphologie de déplacement nous informe sur les capacités des espèces dans différentes conditions, mais d'autres éléments morphologiques peuvent nous fournir d'autres informations, comme la forme du bec lié au mode alimentaire (Benkman et Lindholm 1991, Soobramoney et Perrina 2007). La connaissance des milieux créée par des perturbations artificielles comme

celles liées à l'exploitation forestière peut nous permettre de comprendre les réponses des espèces à ces perturbations.

Une étude comparative sur les traits fonctionnels des insectes a d'ailleurs permis de comprendre à plus large échelle les besoins de ceux-ci (Poff et al. 2006). Il en va de même pour Kaboli et al. (2007) qui ont mis en évidence des traits morphologiques responsables de la répartition et du comportement de certains oiseaux forestier avec une approche similaire. D'autres études plus anciennes ont fait des découvertes intéressantes par approche écomorphologique (p.ex. Barbosa et Moreno 1999, Palmqvist et al. 2003), mais ces études sont encore peu nombreuses en écologie animale. L'étude de l'écologie à partir des traits fonctionnels des espèces fauniques nous donnerait la possibilité d'avoir de plus amples informations sur plusieurs facteurs écologiques à la fois et l'impact relatif des modifications de chacun d'entre eux. Cette approche pourrait éventuellement nous permettre de prédire des comportements spécifiques à la suite de bouleversements anthropique sur un milieu.

En plus de contribuer à une meilleure compréhension des facteurs écologiques influençant la morphologie de déplacement chez un groupe d'oiseaux de la Forêt Montmorency, cette étude offre donc un aperçu du potentiel que présente l'écomorphologie dans le domaine de l'écologie de la faune forestière.

## Bibliographie

- Alerstam, T., and A. Hedenstrom. 1998. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology* **29**:343-369.
- Andren, H., and P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands - Experimental-evidence. *Ecology* **69**:544-547.
- Andr en, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - A review. *Oikos* **71**:355-366.
- Baldwin, M. W., H. Winkler, C. L. Organ, and B. Helm. 2010. Wing pointedness associated with migratory distance in common-garden and comparative studies of stonechats (*Saxicola torquata*). *Journal of Evolutionary Biology* **23**:1050-1063.
- Barbosa, A., and E. Moreno. 1999. Evolution of foraging strategies in shorebirds: An ecomorphological approach. *Auk* **116**:712-725.
- Bayly, K. L., and D. T. Blumstein. 2001. Pied Currawongs and the decline of native birds. *Emu* **101**:199-204.
- B elanger, L. 2001. La for t mosa ique comme strat egie de conservation de la biodiversit e de la sapini re bor eale de l'Est. *Le Naturaliste canadien* **125**:18-25.
- B elisle, M. 2005. Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* **86**:1988-1995.
- Benkman, C. W., and A. K. Lindholm. 1991. The advantages and evolution of a morphological novelty. *Nature* **349**:519-520.
- Benson, R. B. J., and J. N. Choiniere. 2013. Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **280**: 20131780.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc, and S. Gauthier. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *Forestry Chronicle* **75**:49-54.
- Bourque, J., and A. Desrochers. 2006. Spatial aggregation of forest songbird territories and possible implications for area sensitivity. *Avian Conservation and Ecology* **1**: 3. [en ligne] URL: <http://www.ace-eco.org/vol1/iss2/art3/>.

- Bowlin, M. S., and M. Wikelski. 2008. Pointed wings, low wingloading and calm air reduce migratory flight costs in songbirds. *PloS One* **3**:e2154.
- Boyle, W. A. 2011. Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. *Oikos* **120**:1803-1816.
- Brand, L. A., and T. L. George. 2001. Response of passerine birds to forest edge in coast redwood forest fragments. *Auk* **118**:678-686.
- Brewer, M. L., and F. Hertel. 2007. Wing morphology and flight behavior of pelecaniform seabirds. *Journal of Morphology* **268**:866-877.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm, and J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* **13**:1140-1150.
- Burns, J. G. 2003. Relationship of *Calidris* sandpiper wing shape with relative fuel load and total migration distance. *Auk* **120**:827-835.
- Calmé, S., and A. Desrochers. 2000. Biogeographic aspects of the distribution of bird species breeding in Quebec's peatlands. *Journal of Biogeography* **27**:725-732.
- Chaturvedi, R. K., A. S. Raghubanshi, and J. S. Singh. 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal of Biosciences* **36**:963-981.
- Cody, M. L., and J. M. Diamond. 1975. *Ecology and evolution of communities.*, Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Corbin, C. E., L. K. Lowenberger, and R. P. Dorkoski. 2013. The skeleton flight apparatus of North American bluebirds (*Sialia*): Phylogenetic thrushes or functional flycatchers? *Journal of Morphology* **274**:909-917.
- Croft, H., J. M. Chen, and T. L. Noland. 2014. Stand age effects on Boreal forest physiology using a long time-series of satellite data. *Forest Ecology and Management* **328**:202-208.
- Desrochers, A. 2010. Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. *Ecology* **91**:1577-1582.
- Desrochers, A., C. Renaud, W. M. Hochachka, and M. Cadman. 2010. Area-sensitivity by forest songbirds: theoretical and practical implications of scale-dependency. *Ecography* **33**:921-931.

- Diffendorfer, J. E., M. S. Gaines, and R. D. Holt. 1995. Habitat fragmentation and movements of 3 small mammals (*sigmodon*, *mocrotue*, and *peromyscus*). *Ecology* **76**:827-839.
- Dilger, W. C. 1956. Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *The Wilson Bulletin* **68**:170-199.
- Escudero, A., and F. Valladares. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory : Features of the Special Section. *Oecologia* **180**:919-922.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**:1-15.
- Fernandez, G., and D. B. Lank. 2007. Variation in the wing morphology of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) in relation to sex, age class, and annual cycle. *Auk* **124**:1037-1046.
- Fiedler, W. 2005. Ecomorphology of the external flight apparatus of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1046**:253-263.
- Fiquet, P., O. Dehorter, and J. Fournier. 2014. Guide de saisie des données issues du baguage d'oiseaux. Paris.
- Forschler, M. I., K. H. Siebenrock, and T. Coppack. 2008. Corsian finches have less pointed wings than their migratory congeners on the mainland. *Vie Et Milieu-Life and Environment* **58**:277-281.
- Franklin, A. B., B. R. Noon, and T. L. George. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* **25**:20-29.
- Freshwater, C., C. K. Ghalambor, and P. R. Martini. 2014. Repeated patterns of trait divergence between closely related dominant and subordinate bird species. *Ecology* **95**:2334-2345.
- Gaston, A. J. 1974. Adaptation in the genus *Phylloscopus*. *Ibis* **116**:432-450.

- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, and Y. Bergeron. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Page 600. Presses de l'Université du Québec, Québec, QC, Canada.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **326**:119-157.
- Gunn, J. S., A. Desrochers, M. A. Villard, J. Bourque, and J. Ibarzabal. 2000. Playbacks of mobbing calls of Black-capped Chickadees as a method to estimate reproductive activity of forest birds. *Journal of Field Ornithology* **71**:472-483.
- Haeussler, S., and D. Kneeshaw. 2003. Comparing forest management to natural processes. National Research Press, Ottawa.
- Hall, K. S. S., H. Rytman, T. Fransson, and B. O. Stolt. 2004. Stabilising selection on wing length in reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology* **35**:7-12.
- Harvey, P., and M. D. Pagel. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Ho, L. S. T., and C. Ane. 2014. A linear-time algorithm for gaussian and non-gaussian trait evolution models. *Systematic Biology* **63**:397-408.
- Huber, G. H., S. P. Turbek, K. S. Bostwick, and R. J. Safran. 2016. Comparative analysis reveals migratory swallows (Hirundinidae) have less pointed wings than residents. *Biological Journal of the Linnean Society*. En ligne, DOI : 10.1111/bij.12875
- Imbeau, L., P. Drapeau, and M. Mönkkönen. 2003. Are forest birds categorised as "edge species" strictly associated with edges? *Ecography* **26**:514-520.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen, and A. Desrochers. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the Eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15**:1151-1162.
- Jaeger, J. A. G. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology* **15**:115-130.
- Jetz, W., G. H. Thomas, J. B. Joy, K. Hartmann, and A. O. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* **491**:444-448.
- Jetz, W., G. H. Thomas, J. B. Joy, D. W. Redding, K. Hartmann, and A. O. Mooers. 2014. Global distribution and conservation of evolutionary distinctness in birds. *Current Biology* **24**:919-930.

- Jobes, A. P., E. Nol, and D. R. Voigt. 2004. Effects of selection cutting on bird communities in contiguous eastern hardwood forests. *Journal of Wildlife Management* **68**:51-60.
- Kaboli, M., M. Aliabadian, A. Guillaumet, C. S. Roselaar, and R. Prodon. 2007. Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis* **149**:792-805.
- Karr, J. R., and F. C. James. 1975. Ecomorphological configurations and convergent evolution of species and communities, Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Kennedy, C., J. Wilkinson, and J. Balch. 2003. Conservation thresholds for land use planners. Page 55. Environmental Law Institute, Washington, D.C.
- Lampila, P., M. Mönkkönen, and A. Desrochers. 2005. Demographic responses by birds to forest fragmentation. *Conservation Biology* **19**:1537-1546.
- Laurance, W. F., A. Peletier-Jellema, B. Geenen, H. Koster, P. Verweij, P. Van Dijck, T. E. Lovejoy, J. Schleicher, and M. Van Kuijk. 2015. Reducing the global environmental impacts of rapid infrastructure expansion. *Current Biology* **25**:R259-R262.
- Lichstein, J. W., T. R. Simons, and K. E. Franzreb. 2002. Landscape effects on breeding songbird abundance in managed forests. *Ecological Applications* **12**:836-857.
- Lindenmayer, D. B. 2009. Forest wildlife management and conservation. *Year in Ecology and Conservation Biology 2009* **1162**:284-310.
- Litvaitis, J. A. 2001. Importance of early successional habitats to mammals in eastern forests. *Wildlife Society Bulletin* **29**:466-473.
- Lockwood, R., J. P. Swaddle, and J. M. V. Rayner. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology* **29**:273-292.
- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West-Indian *Anolis* lizards - An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* **60**:369-388.
- Lukacs, P. M., A. Seglund, and S. Boyle. 2015. Effects of Gunnison Sage-Grouse habitat treatment efforts on associated avifauna and vegetation structure. *Avian Conservation and Ecology* **10**:13.
- Mallik, A. U., D. P. Kreutzweiser, and C. M. Spalvieri. 2014. Forest regeneration in gaps seven years after partial harvesting in riparian buffers of boreal mixedwood streams. *Forest Ecology and Management* **312**:117-128.

- Mila, B., R. K. Wayne, and T. B. Smith. 2008. Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the Yellow-rumped Warbler (*Dendroica coronata*). *Condor* **110**:335-344.
- Minias, P., W. Meissner, R. Włodarczyk, A. Ozarowska, A. Piasecka, K. Kaczmarek, and T. Janiszewski. 2015. Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis* **157**:528-535.
- Mulvihill, R. S., and C. R. Chandler. 1990. The relationship between wing shape and differential migration in the Dark-eyed Junco. *Auk* **107**:490-499.
- Mönkkönen, M. 1995. Do migrant birds have more pointed wings - a comparative-study. *Evolutionary Ecology* **9**:520-528.
- Newbold, T., J. P. W. Scharlemann, S. H. M. Butchart, C. H. Sekercioglu, L. Joppa, R. Alkemade, and D. W. Purves. 2014. Functional traits, land-use change and the structure of present and future bird communities in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* **23**:1073-1084.
- Nol, E., C. M. Francis, and D. M. Burke. 2005. Using distance from putative source woodlots to predict occurrence of forest birds in putative sinks. *Conservation Biology* **19**:836-844.
- Norberg, U. M. L. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* **287**:131-165.
- Nowakowski, J. K., J. Szulc, and M. Remisiewicz. 2014. The further the flight, the longer the wing: relationship between wing length and migratory distance in Old World reed and bush Warblers (Acrocephalidae and Locustellidae). *Ornis Fennica* **91**:178-186.
- Nudds, R. L., and D. M. Bryant. 2000. The energetic cost of short flights in birds. *Journal of Experimental Biology* **203**:1561-1572.
- Palmer, W. 1900. Ecology of the Maryland Yellowthroat and its relatives. *Auk* **17**: 216-242.
- Palmqvist, P., D. R. Grokke, A. Arribas, and R. A. Farina. 2003. Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ( $\delta C-13$ ,  $\delta N-15$ ,  $\delta O-18$ , Sr : Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* **29**:205-229.



- Paradis, E., J. Claude, and K. Strimmer. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**:289-290.
- Parker, T. H., B. M. Stansberry, C. D. Becker, and P. S. Gipson. 2005. Edge and area effects on the occurrence of migrant forest songbirds. *Conservation Biology* **19**:1157-1167.
- Pebesma, E., R. Bivand, B. Rowlingson, and V. Gomez-Rubio. 2014. Package 'sp'. Page <https://cran.r-project.org/web/packages/sp/sp.pdf>
- Peiro, I. G. 2003. Intraspecific variation in the wing shape of the long-distance migrant Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*: Effects of age and distance of migration. *Ardeola* **50**:31-37.
- Perez-Tris, J., A. Ramirez, and J. L. Telleria. 2003. Are Iberian Chiffchaffs *Phylloscopus (collybita) brehmii* long-distance migrants? An analysis of flight-related morphology. *Bird Study* **50**:146-152.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2016. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-128, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Podulka, S., R. Rohrbaugh W., and R. Bonney. 2004. Handbook of bird biology. Cornell Lab of Ornithology Princeton University Press, Ithaca, N.Y. Princeton, N.J.
- Poff, N. L., J. D. Olden, N. K. M. Vieira, D. S. Finn, M. P. Simmons, and B. C. Kondratieff. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society* **25**:730-755.
- Poole, A. 2005. The birds of North America online. Cornell Laboratory of ornithology, Ithaca.
- Pyle, P. 2001. Identification guide to North American birds, Part I: Columbidae to Ploceidae. Paperback edition.
- Québec, Ordre des ingénieurs forestiers. 2009. Manuel de foresterie. 2009 edition. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

- Racine, E. B., N. C. Coops, B. St-Onge, and J. Begin. 2014. Estimating forest stand age from LiDAR-derived predictors and nearest neighbor imputation. *Forest Science* **60**:128-136.
- Rayner, J. M. V. 1988. Form and function in avian flight. *Current Ornithology* **15**:1-66.
- Rimmer, C. C., J. L. Atwood, K. P. McFarland, and L. R. Nagy. 1996. Population density, vocal behavior, and recommended survey methods for Bicknell's thrush. *Wilson Bulletin* **108**:639-649.
- Rushing, C. S., T. B. Ryder, J. F. Saracco, and P. P. Marra. 2014. Assessing migratory connectivity for a long-distance migratory bird using multiple intrinsic markers. *Ecological Applications* **24**:445-456.
- Schleuning, M., J. Frund, and D. Garcia. 2015. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography* **38**:380-392.
- Schmiegelow, F. K. A., and M. Mönkkönen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: Avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* **12**:375-389.
- Sherry, T. W., and R. T. Holmes. 1996. Winter habitat quality, population limitation, and conservation of neotropical nearctic migrant birds. *Ecology* **77**:36-48.
- Shipley, B., F. De Bello, J. H. C. Cornelissen, E. Laliberte, D. C. Laughlin, and P. B. Reich. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* **180**:923-931.
- Soobramoney, S., and M. R. Perrina. 2007. The effect of bill structure on seed selection and handling ability of five species of granivorous birds. *Emu* **107**:169-176.
- St-Laurent, M.-H. 2007. Perte et fragmentation en forêt boréal: impacts de différents modèles de dispersion de coupe sur les communautés de mammifères et d'oiseaux. Université du Québec à Rimouski, Québec.
- Stephens, S. E., D. N. Koons, J. J. Rotella, and D. W. Willey. 2004. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* **115**:101-110.
- Swaddle, J. P., and R. Lockwood. 2003. Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* **145**:457-464.

- Trnka, A., and P. Prokop. 2006. Do predators cause a change in passerine movement patterns as indicated by mist-net trapping rates? *Ardea* **94**:71-76.
- Vanhooydonck, B., A. Herrel, A. Gabela, and J. Podos. 2009. Wing shape variation in the medium ground finch (*Geospiza fortis*): an ecomorphological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**:129-138.
- Vergara, P. M., C. G. Perez-Hernandez, I. J. Hahn, and G. E. Soto. 2013. Deforestation in central Chile causes a rapid decline in landscape connectivity for a forest specialist bird species. *Ecological Research* **28**:481-492.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Virkkala, R. 1993. Ranges of northern forest passerines - a fractal analysis. *Oikos* **67**:218-226.
- Winkler, H., and B. Leisler. 1992. On the ecomorphology of migrants. *Ibis* **134**:21-28.
- Yanes, M., and J. J. Onate. 1996. Does nest predation affect nest-site selection in larks? *Revue d'Écologie - La Terre et la Vie* **51**:259-267.
- Zuckerberg, B., and W. F. Porter. 2010. Thresholds in the long-term responses of breeding birds to forest cover and fragmentation. *Biological Conservation* **143**:952-962.

# Annexe 1

## Script d'analyse statistique dans le logiciel R: GLS

```
Modèle ne tenant pas compte des distances phylogénétiques  
lm(Projection ~ IndiceDens + DistanceMi + DensPop, data= Tab.glb)
```

```
#Modèle appliqué à chaque arbre: Projection ~ Densité + Migration  
+ Abondance
```

```
trees <- lapply(1:9999, function(i){gls(Projection ~ IndiceDens +  
DistanceMi + DensPop, data=Tab.glb,  
correlation=corPagel(1,phylo[[i]]))})
```

```
#P-value pour tous les arbres phylogénétiques  
pval <- as.data.frame(t(sapply(trees, function(x)  
summary(x)$tTable[,4])))
```

```
#Coefficient pour tous les arbres  
valcoef <- data.frame(t(sapply(trees, "[[",4)))
```

```
# Graphique Projection primaire ~ Densité végétation  
ggplot(Tab.glb,aes(IndiceDens,Projection)) +  
  theme(text = element_text(size=20)) +  
  geom_point(size=3) +  
  xlab("\nVegetation density index") +  
  ylab("Primary projection\n") +  
  geom_smooth(method="glm", method.args = list(family =  
"gaussian"),formula = y ~ x)
```

```
# Graphique Projection primaire ~ Distance de migration  
ggplot(Tab.glb,aes(DistanceMi,Projection)) +  
  theme(text = element_text(size=20)) +  
  geom_point(size=3) +  
  xlab("\nMigration distance (Km)") +  
  ylab("Primary projection\n") +  
  geom_smooth(method="glm", method.args = list(family =  
"gaussian"),formula = y ~ x)
```

```
# Graphique Projection primaire ~ Densité de population  
ggplot(Tab.glb,aes(AbondanceR,Projection)) +  
  theme(text = element_text(size=20)) +
```

```
geom_point(size=3) +  
  xlab("\nPopulation density") +  
  ylab("Primary projection\n") +  
  geom_smooth(method="glm", method.args = list(family =  
"gaussian"), formula = y ~ x)
```