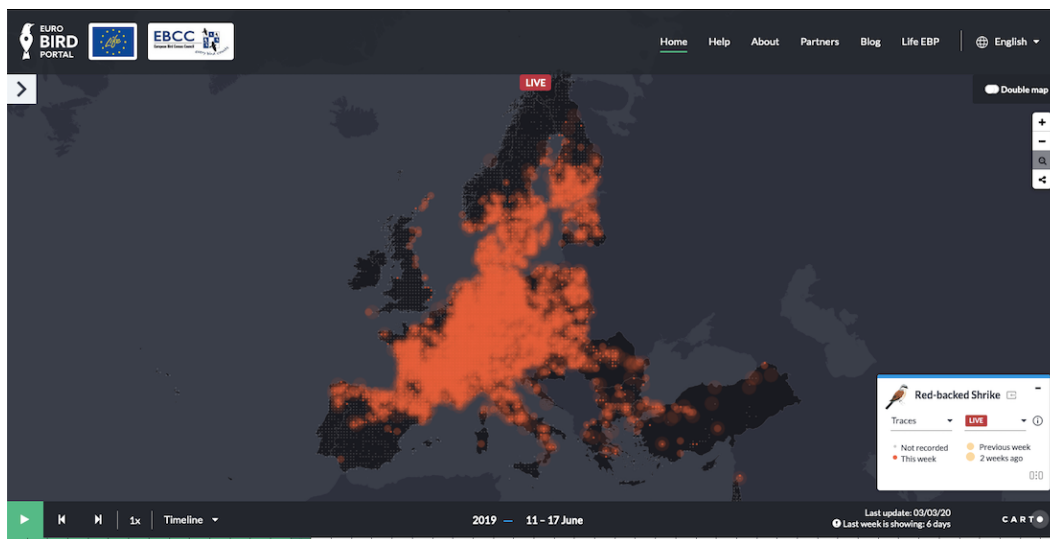


# Exploration des liens entre la phénologie de la migration et la dynamique des populations nicheuses chez les oiseaux européens



Source : <https://eurobirdportal.org/ebp/>

Adrien Joseph

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme  
de Master en Biologie des organismes et écologie

**Sous la supervision de :**

Jennifer Border (BTO)

Suzon Rondeaux (UCLouvain)

Nicolas Titeux (UCLouvain & LIST)

Hans Van Dyck (UCLouvain)

# Table des matières

<b>Résumé</b> .....	<b>4</b>
<b>Summary</b> .....	<b>5</b>
<b>Remerciements</b> .....	<b>6</b>
<b>Chapitre 1 : Introduction</b> .....	<b>7</b>
<b>1) Le déclin des oiseaux en Europe</b> .....	<b>7</b>
a) Le constat.....	7
b) Les principales causes du déclin.....	7
c) La question des synergies.....	10
<b>2) L'évolution du climat en Europe</b> .....	<b>11</b>
a) Les zones climatiques.....	11
b) Les tendances météorologiques en Europe.....	11
<b>3) Stratégies de migration des oiseaux et impacts du changement climatique</b> .....	<b>16</b>
a) Le cycle annuel des oiseaux.....	16
b) La classification des oiseaux migrateurs.....	18
c) Les avantages et les inconvénients de la migration.....	19
d) Impacts du changement climatique sur les oiseaux migrateurs.....	21
<b>Chapitre 2 : Matériel et méthodes</b> .....	<b>30</b>
<b>1) Sources et acquisition des données</b> .....	<b>30</b>
a) Démographie des populations d'oiseaux nicheurs en Europe.....	30
b) Dynamique de migration des différentes espèces en Europe.....	31
c) Données sur la distribution des espèces.....	33
d) Données de terrain sur la pie-grièche écorcheur.....	34
<b>2) Sélection des espèces et caractérisation de la stratégie migratoire</b> .....	<b>36</b>
a) Sélection des espèces.....	36
b) Caractérisation de la stratégie de migration.....	37
<b>3) Traitement préalable des données géographiques</b> .....	<b>38</b>
a) Analyse des cartes de distribution.....	38

b) Caractérisation de la phénologie de migration .....	39
<b>4) Analyses statistiques.....</b>	<b>43</b>
<b>Chapitre 3 : Résultats .....</b>	<b>46</b>
<b>1) Prédications des modèles de phénologie .....</b>	<b>46</b>
<b>2) Effets de la dynamique de migration sur les tendances des populations.....</b>	<b>49</b>
a) Modélisation pour les tendances à long terme.....	49
b) Modélisation pour les tendances sur 10 ans (2008-2017) .....	55
<b>Chapitre 4 : Discussion.....</b>	<b>59</b>
<b>1) Effets de la durée de la migration sur la dynamique des populations.....</b>	<b>59</b>
a) Les migrants totaux .....	60
b) Les migrants partiels.....	61
<b>2) Covariables expliquant les tendances des populations.....</b>	<b>64</b>
a) Impact des stratégies de migration .....	64
b) La surface des aires de nidification et d'hivernage .....	65
c) La distance de migration.....	67
<b>3) Remarques méthodologiques et perspectives .....</b>	<b>69</b>
a) Incertitudes des données PECBMS : la question des outliers .....	69
b) Incertitudes liées aux données de l'EBP.....	70
c) Limitations des cartes de répartition.....	72
d) Quelques perspectives encourageantes.....	73
<b>Références.....</b>	<b>75</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>102</b>
<b>Annexe 1 : Pays couverts par les programmes PECBMS et EBP.....</b>	<b>102</b>
<b>Annexe 2 : Espèces analysées .....</b>	<b>103</b>
<b>Annexe 3 : Sites d'étude pour la récolte des données de terrain sur la pie-grièche écorcheur (Lanius collurio).....</b>	<b>105</b>
<b>Annexe 4 : Graphes diagnostiques des modèles complets appuyant la sélection des espèces outliers .....</b>	<b>108</b>

## Résumé

### **Exploration des liens entre la phénologie de la migration et la dynamique des populations nicheuses chez les oiseaux européens**

L'avifaune connaît un large déclin, tant au niveau mondial qu'au niveau européen. Les causes de ce déclin sont multiples et en interaction les unes avec les autres. Plus particulièrement, le changement climatique attire de plus en plus l'attention car les preuves de son effet sur l'avifaune s'accumulent. En Europe, il se traduit essentiellement par une augmentation globale des températures, des modifications dans le régime des précipitations, ainsi qu'une augmentation de la fréquence des événements météorologiques extrêmes. Au sein de l'avifaune, les oiseaux migrateurs semblent particulièrement sensibles à certaines des conséquences du changement climatique, en particulier les décalages de la phénologie.

Dans cette étude, nous avons voulu déterminer si la durée de la migration pré-nuptiale est corrélée à la démographie des populations d'oiseaux migrateurs en Europe. Notre hypothèse de départ est qu'une certaine flexibilité dans la phénologie de migration des espèces pourrait leur procurer davantage de résilience face aux événements météorologiques extrêmes. Pour ce faire, nous avons employé des données provenant de deux programmes de sciences citoyennes coordonnés par l'European Bird Census Council (EBCC) : PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS – démographie des populations) et EuroBirdPortal (EBP – dynamique de migration). À l'aide d'une approche inférentielle multi-modèles incluant divers facteurs, nous avons ensuite examiné le lien entre la dynamique migratoire des oiseaux et les tendances de leurs populations à l'échelle européenne, estimées sur le long terme et sur une période plus récente de 10 ans (2008-2017).

Nos résultats semblent indiquer que des différences existent entre les espèces migratrices totales, dont toutes les populations sont composées d'individus migrateurs, et les migratrices partielles, pour lesquelles des individus sédentaires et migrateurs coexistent au sein des populations nicheuses. En particulier, il semble que les migrateurs totaux qui étalent davantage leur retour de migration sur l'aire de nidification serait moins en déclin que celles dont les retours se font sur une courte période, la relation étant inversée pour les migrateurs partiels. Ces relations pourraient être liées au changement climatique en cours en Europe. Néanmoins, nos résultats sont entachés de plusieurs incertitudes, en partie liées au faible nombre d'espèces pour lesquelles cette analyse a pu être réalisée. Des études complémentaires sont donc nécessaires pour confirmer ces relations.

## Summary

### **Exploring the links between migration phenology and breeding population dynamics in European birds**

Avifauna is in steep decline, both globally and in Europe. The causes of this decline are multiple and interacting with each other. In particular, climate change is receiving increasing attention as evidence of its effect on avifauna is accumulating. In Europe, it is mainly reflected in a global increase in temperatures, changes in precipitation patterns and an increase in the frequency of extreme weather events. Within the avifauna, migratory birds appear to be particularly sensitive to some of the consequences of climate change, particularly shifts in phenology.

In this study, we wanted to determine whether the duration of pre-nuptial migration is correlated with the demography of migratory bird populations in Europe. Our initial hypothesis is that a certain degree of flexibility in the migration phenology of the species could make them more resilient to extreme weather events. To do this, we used data from two citizen science programmes coordinated by the European Bird Census Council (EBCC): Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS - population demography) and EuroBirdPortal (EBP - migration dynamics). Using a multi-model inferential approach including various factors, we then examined the link between the migration dynamics of birds and their population trends at the European scale, estimated over the long term and over a more recent 10-year period (2008-2017).

Our results seem to indicate that differences exist between fully migratory species, for which all populations are composed of migratory individuals, and partially migratory species, for which sedentary and migratory individuals coexist within breeding populations. In particular, it seems that full migrants who spread out their return migration more on the breeding area would be less in decline than those whose returns take place over a short period of time, the relationship being reversed for partial migrants. These relationships could be linked to the ongoing climate change in Europe. Nevertheless, our results are affected by several uncertainties, partly related to the small number of species for which this analysis could be carried out. Further studies are therefore needed to confirm these relationships.

## Remerciements

Un mémoire n'est pas qu'un travail personnel, mais également un projet réalisé en équipe. Mes remerciements vont tout d'abord à Hans Van Dyck et Nicolas Titeux. En tant que promoteurs de ce projet, ils m'ont donné l'opportunité de réaliser cette étude et ont toujours pu m'aider dans les moments plus compliqués.

J'aimerais également remercier mon encadrante : Suzon Rondeaux. Elle m'a donné de nombreux conseils et m'a supervisé durant toute la campagne d'observations sur le terrain durant l'été 2020. Je souhaite également remercier Frédéric Dermien, bagueur de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB), spécialisé depuis près de 20 ans dans le baguage des pie-grièche écorcheurs. Il n'a pas hésité à partager son savoir et ses anecdotes sur cette espèce, ce qui m'a permis d'apprendre de nombreuses choses qui m'étaient inconnues.

Je souhaite également adresser mes remerciements à Mme Jennifer Border, chercheuse en écologie au British Trust for Ornithology (BTO) pour son aide précieuse dans les analyses de phénologie des espèces. Grâce à ses conseils et sa supervision technique, cette partie du travail s'est vue grandement améliorée. Ce fut également une très belle occasion pour moi d'apprendre à gérer une collaboration avec des chercheurs venant de l'étranger, ce qui était très enrichissant. Je remercie également l'EurobirdPortal, plus particulièrement Mr Gabriel Gargallo (coordinateur de la base de données, Institut Catalan d'Ornithologie) et tous les représentants des partenaires de L'EBCC qui participent à ce projet pour avoir accepté de mettre à notre disposition les données des portails d'observations en Europe.

Enfin, il me paraît indispensable d'adresser mes remerciements les plus sincères aux très nombreux ornithologues de terrain qui contribuent aux programmes PECBMS et EBP, et ce partout en Europe. Cette étude repose en grande partie sur la passion des oiseaux qui anime ces observateurs « amateurs ». Sans leur travail acharné, cette étude n'aurait jamais pu voir le jour. C'est également à leurs contacts que j'ai moi-même développé cette passion dévorante, qui m'a donné l'envie de devenir biologiste.

# Chapitre 1 : Introduction

## 1) Le déclin des oiseaux en Europe

### a) Le constat

La biodiversité connaît un large déclin au niveau mondial, comme l'indique le dernier rapport de la Plateforme Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services Écosystémiques (Díaz et al., 2019; IPBES, 2019). Un rapport récent de BirdLife International montre également que l'avifaune mondiale n'est pas épargnée et connaît un déclin important, associé à des extinctions d'espèces (BirdLife International, 2018).

Ce constat mondial est également visible à une échelle continentale. De fait, des indicateurs montrent un déclin des oiseaux en Europe, en particulier les espèces les plus communes (Gregory et al., 2005; Inger et al., 2015; Vickery et al., 2014). Cette tendance n'étant pas homogène, certaines espèces déclinant plus que d'autres (Gregory et al., 2005; Inger et al., 2015), il est important d'identifier les différentes pressions s'exerçant sur l'avifaune européenne ainsi que les composantes qui sont les plus affectées.

### b) Les principales causes du déclin

Afin d'obtenir une vision cohérente et globale du phénomène, nous suivons ici la classification de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Salafsky et al., 2008), en nous focalisant sur les facteurs principaux identifiés par BirdLife International (BirdLife International, 2018).

#### i. Intensification de l'agriculture

Les indicateurs mettent en évidence que les populations des espèces vivant dans les milieux agricoles diminuent à un rythme bien plus soutenu que celles des autres milieux (Donald et al., 2001; Gregory et al., 2005). Si les espèces vivant en milieux forestiers déclinent également, la tendance reste bien moins abrupte (Gregory et al., 2007).

Cette baisse plus importante est interprétée comme une conséquence de l'intensification de l'agriculture (Busch et al., 2020 ; Donald et al., 2001). Ces pratiques plus intensives représentent une combinaison de facteurs de déclin des espèces, principalement liés aux changements d'utilisation des sols et à la pollution (Benton et al., 2003; Hallmann et al., 2014). Par exemple, l'absence de fauche tardive dans les monocultures peut augmenter la prédation au nid pour certaines espèces (Kentie et al., 2015). La pollution associée à cette intensification est principalement liée à l'usage plus important de pesticides, soupçonnés d'être à l'origine d'une perte importante en biomasse d'insectes (Hallmann et al., 2017). Or, ce sont les insectivores des milieux agricoles qui ont décliné le plus fortement (Bowler et al., 2019) et ce déclin semble corrélé à l'usage de certains types de pesticides (BirdLife International, 2018; Hallmann et al., 2014).

#### ii. La chasse illégale

La notion de chasse recouvre à la fois l'action de tirer ou de piéger des individus (McCulloch et al., 1992). Bien que cette problématique soit connue de longue date (McCulloch et al., 1992), il existe très peu de mesures permettant de quantifier son impact sur les populations.

Récemment, BirdLife International a pu fournir une estimation sur l'ampleur des prélèvements illégaux, tant en Méditerranée (Brochet et al., 2016) que dans le reste de l'Europe (Brochet et al., 2019). Selon ces estimations, entre 11 et 36 millions d'oiseaux seraient tués ou piégés annuellement dans les pays du bassin méditerranéen, principalement en période de migration. Ce bilan serait plus modéré dans le reste du continent, les prélèvements s'échelonnant de 0,4 à 2,1 millions d'oiseaux tués. Les raisons invoquées seraient essentiellement la chasse récréative, le contrôle des prédateurs et l'alimentation.

#### iii. L'urbanisation

L'urbanisation constituerait également une cause de déclin des oiseaux européens, en particulier parce que cet environnement serait associé à plusieurs perturbations. Bien que controversé, il semble qu'un lien entre le déclin des oiseaux urbains et la présence de chats domestiques puissent être établi (Beckerman et al., 2007). De plus, l'environnement urbain est également associé à des pollutions physiques qui affectent les oiseaux telles la pollution

lumineuse (Ouyang et al., 2017; Ulgezen et al., 2019) ou la pollution sonore (Halfwerk et al., 2011). Nous pouvons aussi mentionner l'impact direct du trafic routier, entre autre les collisions avec des véhicules (Bujoczek et al., 2011). Ces perturbations peuvent, à des degrés divers, diminuer la survie (Bujoczek et al., 2011; Ouyang et al., 2017) et la reproduction (Halfwerk et al., 2011).

Une des conséquences les mieux documentée est la perte de diversité aviaire dans ces environnements, ce qui se traduit par une homogénéisation des espèces tant au niveau mondial que continental (Clergeau et al., 2006; Sol et al., 2014). Cet effet indique que peu d'espèces tolèrent les conditions imposées par l'environnement urbain (Sol et al., 2014). A contrario, cet environnement semble propice à l'établissement de certaines espèces exotiques envahissantes comme les perruches (Strubbe et Matthysen, 2009).

#### iv. Le changement climatique

Le Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC-IPCC) définit le changement climatique comme « une variation de l'état du climat, qu'on peut déceler [...] par des modifications de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés et qui persiste pendant une longue période » (IPCC, 2013).

Ce phénomène est susceptible d'impacter largement la biodiversité dans le futur et ce à diverses échelles (Bellard et al., 2012). Il a reçu cependant une attention plus importante ces dernières années car les preuves de son action actuelle sur la biodiversité se font plus nombreuses (Brown et al., 2016; Scheffers et al., 2016). Des évaluations récentes montrent que l'action de ce phénomène sur l'avifaune européenne est bien perceptible (BirdLife International, 2015; Gregory et al., 2009; Pacifici et al., 2017). Cette réponse serait similaire entre le continent européen et l'Amérique de Nord (Mason et al., 2019; Stephens et al., 2016).

De manière générale, le climat peut affecter le risque d'extinction en fonction des tolérances physiologiques et en modifiant les interactions entre les espèces (Cahill et al., 2013). Pour l'avifaune européenne, on peut déjà noter une croissance des espèces adaptées aux hautes températures au détriment des espèces adaptées au froid (BirdLife International, 2015; Jiguet et al., 2010). On observe également un glissement ou une rétraction vers le nord des aires de répartition (Auer et King, 2014; Brommer et al., 2012; Gill et al., 2019).

De même, le climat semble impacter certaines interactions, tels que la compétition entre espèces ou les relations proies-prédateurs (Cohen et al., 2018; Devictor et al., 2012). Bien que peu étudié, il semble également que certains événements extrêmes, tels les sécheresses et les vagues de chaleurs, peuvent induire une mortalité très importante durant la période de nidification ou retarder celle-ci (Marcelino et al., 2020; Marrot et al., 2017; Wingfield et al., 2017). Ces modifications du cycle de vie, liées à la phénologie des individus, jouent également un rôle non-négligeable dans les risques d'extinctions liés au climat (Cotton, 2003; Møller et al., 2008).

### c) La question des synergies

Il est difficile de cerner les impacts spécifiques pour chacune des causes précitées, en partie car elles agissent de concert (Bowler et al., 2018; Brook et al., 2008; Opdam et Wascher, 2004). De plus, les impacts de ces différentes pressions et les synergies observées peuvent varier suivant la localisation sur le continent (Hanzelka et al., 2019). Il est également admis que des traits propres aux espèces, en particulier le degré de généralisme ou de spécialisme (Devictor et al., 2010), peuvent influencer sur les capacités d'adaptation des oiseaux au changement global (Hanzelka et al., 2019; Jiguet et al., 2007, 2006; Jørgensen et al., 2016; Mason et al., 2019; Morelli et al., 2020).

Pour ce qui concerne les oiseaux européens, les études se concentrent essentiellement sur les contributions relatives du climat et de l'utilisation des terres, menant parfois à des résultats contradictoires ou complémentaires (Bowler et al., 2018; Eglington et Pearce-Higgins, 2012; Hanzelka et al., 2019; Howard et al., 2015; Jiguet et al., 2007). Il semble cependant acquis que les contributions relatives varient sur le continent, le climat ayant une plus grande influence dans les communautés nordiques (Hanzelka et al., 2019; Howard et al., 2015).

Face à ces incertitudes et aux menaces pesant sur le futur (Bellard et al., 2012; BirdLife International, 2015), la compréhension de la manière dont le climat actuel influence l'avifaune européenne devient un enjeu majeur de conservation (Gregory et al., 2009). Nous allons approfondir cette problématique très vaste en détaillant l'évolution récente et future du climat en Europe, incluant l'évolution graduelle des variables climatiques et la fréquences des extrêmes météorologiques (Section 2). Par la suite, nous montrerons comment cette évolution peut conduire à des modifications de la phénologie des oiseaux migrateurs (Section 3).

## 2) L'évolution du climat en Europe

### a) Les zones climatiques

Selon le GIEC, « le climat désigne en général le temps moyen ou, plus précisément, se réfère à une description statistique fondée sur les moyennes et la variabilité de grandeurs pertinentes sur des périodes variant de quelques mois à des milliers, voire à des millions d'années » (IPCC, 2013). Ces grandeurs correspondent à la température, aux quantités de précipitations et au vent (IPCC, 2013).

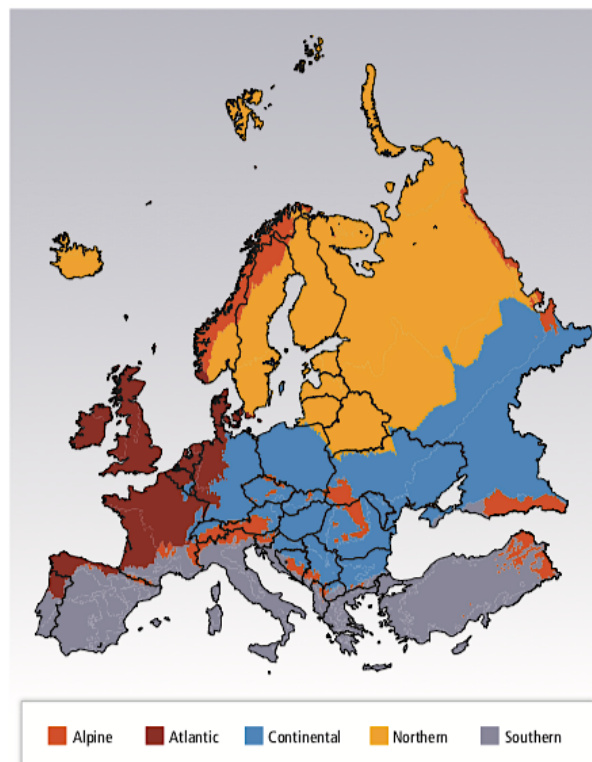


Figure 1 Carte des zones climatiques en Europe, adaptée de Metzger et al, 2005. Issue de IPCC, 2014

Afin de tenir compte de la variabilité du climat à l'échelle du continent, l'Europe a été divisée en 5 régions qui correspondent à une simplification du système proposé par Metzger et al., 2005 : les zones Atlantique, Alpine, Méridionale, Septentrionale et Continentale (IPCC, 2014) (Figure 1).

### b) Les tendances météorologiques en Europe

Nous vivons à l'heure actuelle la décennie la plus chaude jamais enregistrée depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle (EEA, 2020). Ce réchauffement des températures concerne tout le continent et dépasse l'augmentation globale moyenne (Figure 2) (EEA, 2017a).

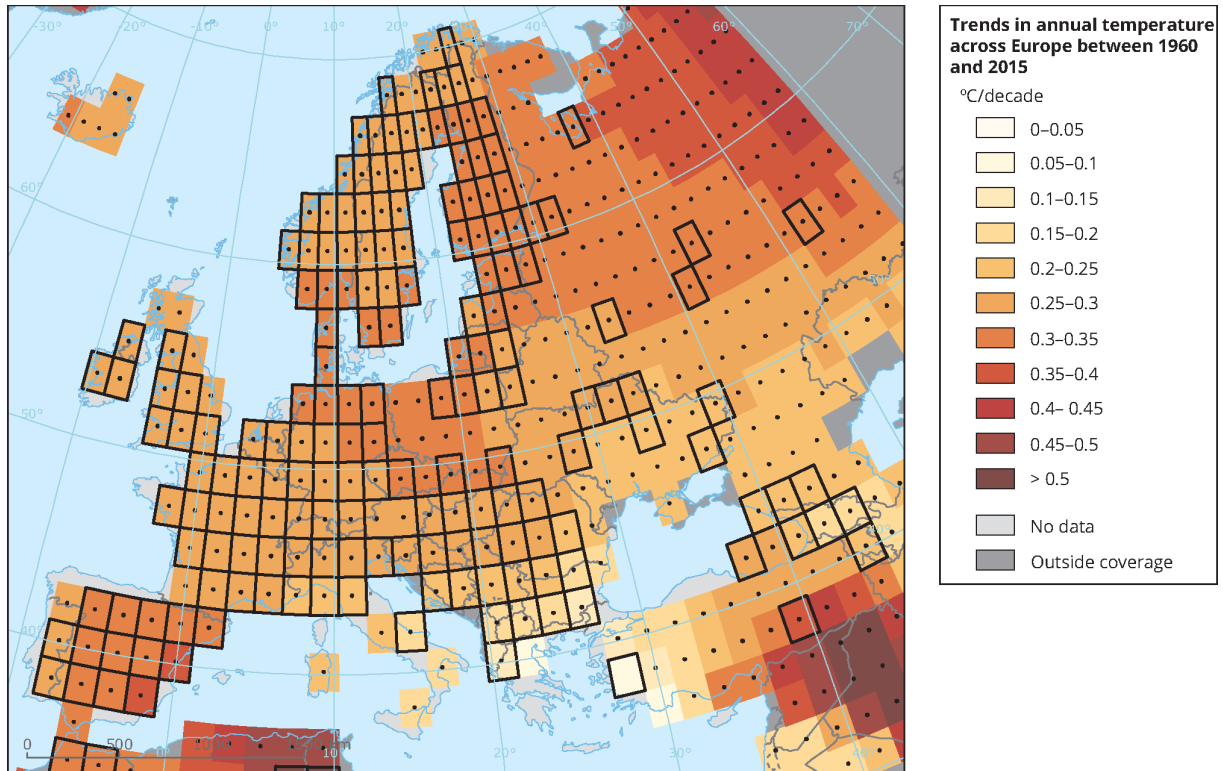


Figure 2 Augmentation annuelle des températures pour la période 1960-2015. Les boîtes noires représentent les zones couvertes par au moins 3 stations météorologiques. Les points noirs indiquent des tendances significatives à 5%. Issue de EEA, 2017.

La tendance la plus forte est observée dans la péninsule ibérique durant l'été, ainsi qu'en Europe centrale et dans la zone climatique septentrionale. Le réchauffement de cette zone est bien plus marqué en hiver (EEA, 2017a).

Les tendances globales pour les précipitations n'ont significativement pas changé à l'échelle du continent mais l'on peut observer des changements à une échelle plus régionale (Figure 3) (EEA, 2017a). Les tendances significatives montrent un assèchement du bassin méditerranéen et une augmentation des précipitations en Scandinavie. Ces deux tendances sont également visibles sur un plan saisonnier, principalement en hiver et en été (EEA, 2017a).

Nous pouvons définir les événements météorologiques extrêmes comme étant des « phénomènes rares en un endroit et à un moment particulier de l'année » (IPCC, 2013). Cette notion est très générale et reflète l'absence d'une définition précise faisant consensus, en particulier lorsqu'il s'agit d'étudier un événement isolé (Cattiaux et Ribes, 2018).

Le caractère extrême d'un événement météorologique dépend de plusieurs paramètres, principalement le type de variable considéré (températures, précipitations, etc...), les intervalles de valeurs soit en intensité soit en fréquence, la période temporelle et l'échelle spatiale considérée (Cattiaux et Ribes, 2018). Nous suivrons ici les lignes directrices du GIEC qui consistent à évaluer ces événements en fonction des zones climatiques, des saisons, et en définissant la rareté de façon statistique (IPCC, 2013).

Les événements météorologiques extrêmes regroupent les vagues de chaleur, les pluies intenses, la sécheresse et les tempêtes (IPCC, 2013). Le continent a déjà connu des événements que nous pouvons qualifier d'extrêmes, tels que la vague de chaleur de l'été 2003 (Schär et Jendritzky, 2004) ou le printemps très chaud et sec de l'année 2011 (Coumou et Rahmstorf, 2012; Peterson et al., 2012). La Figure 4 reprend les 10 vagues de chaleur les plus intenses connues depuis 1950 (Russo et al., 2015).

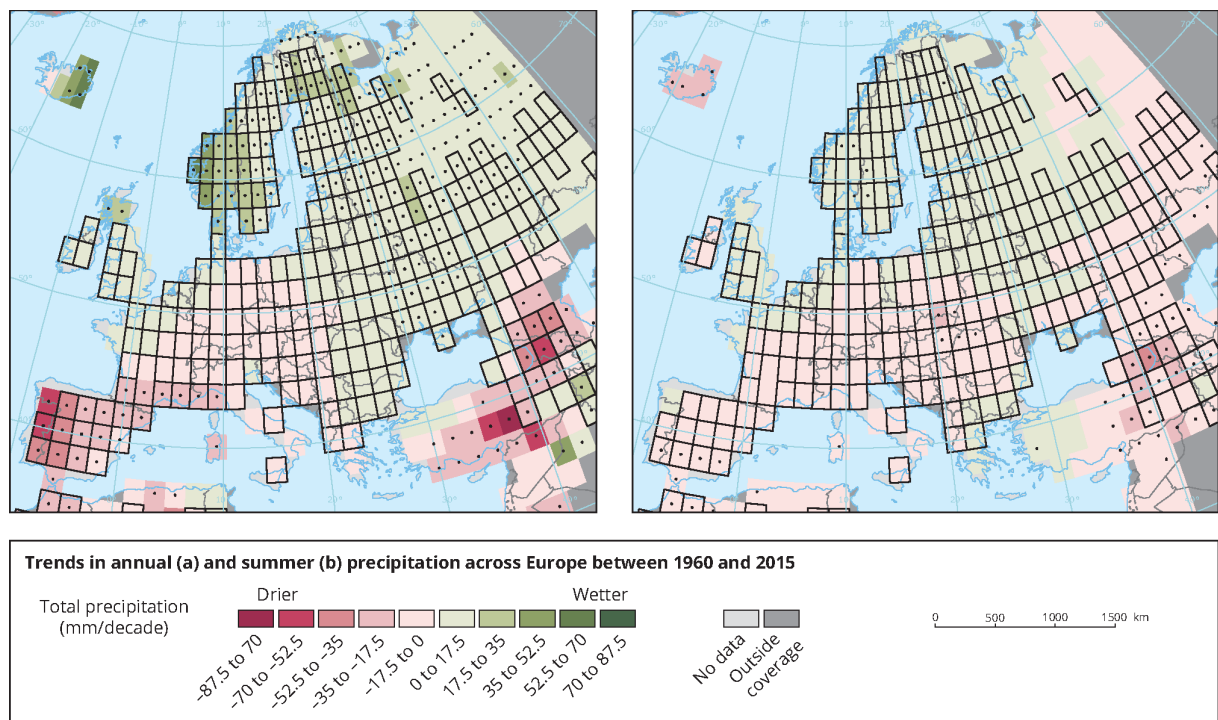


Figure 3 Changement annuel et estival des précipitations pour la période 1960-2015. Les boîtes noires représentent les zones couvertes par au moins 3 stations météorologiques. Les points noirs indiquent des tendances significatives à 5%. Issue de EEA, 2017.

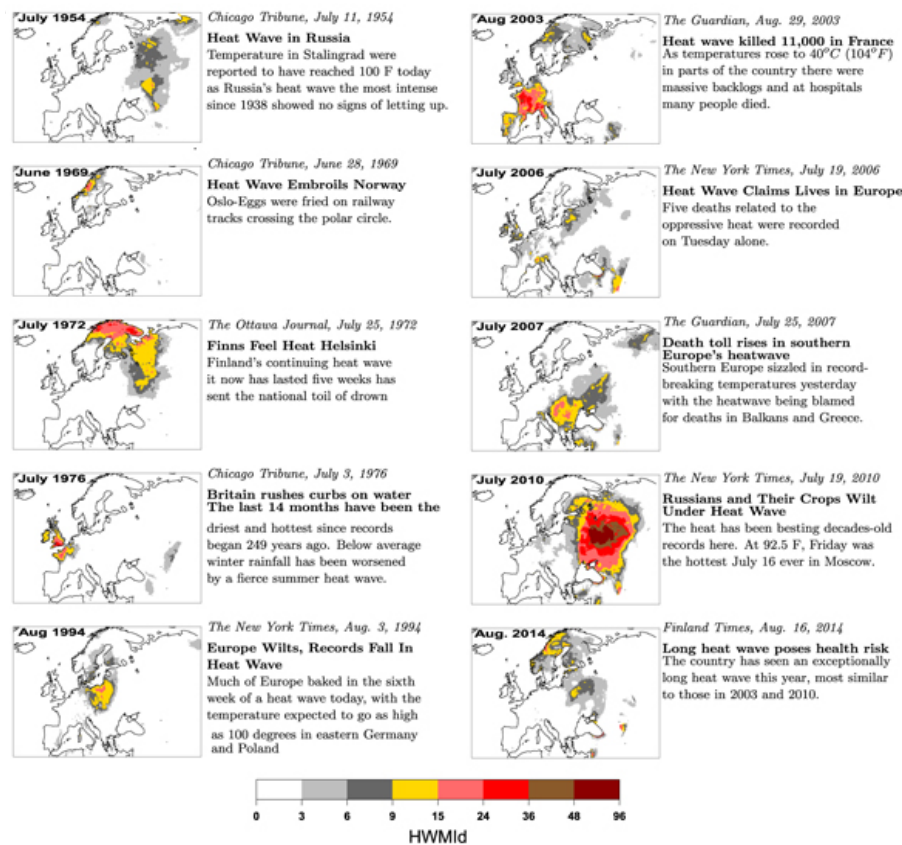


Figure 4 Top 10 des vagues de chaleurs les plus importantes sur la période 1950-2014. Chaque carte représente l'indice de magnitude de la vague (HWM). Issue de Russo et al., 2015.

La figure 5 représente le nombre consécutif de jours humides, c'est à dire le nombre de jours où les précipitations sont au-dessus de 95<sup>ème</sup> centile de la distribution (Casanueva et al., 2014). Quelle que soit la saison, le risque de précipitation extrême est surtout présent dans la zone atlantique. La figure 6 représente, quant à elle, la fréquence des sécheresses en fonction des saisons (Spinoni et al., 2017). Pour ce qui concerne les tempêtes, aucune tendance ne semble se dessiner et beaucoup d'incertitudes demeurent (EEA, 2017a).

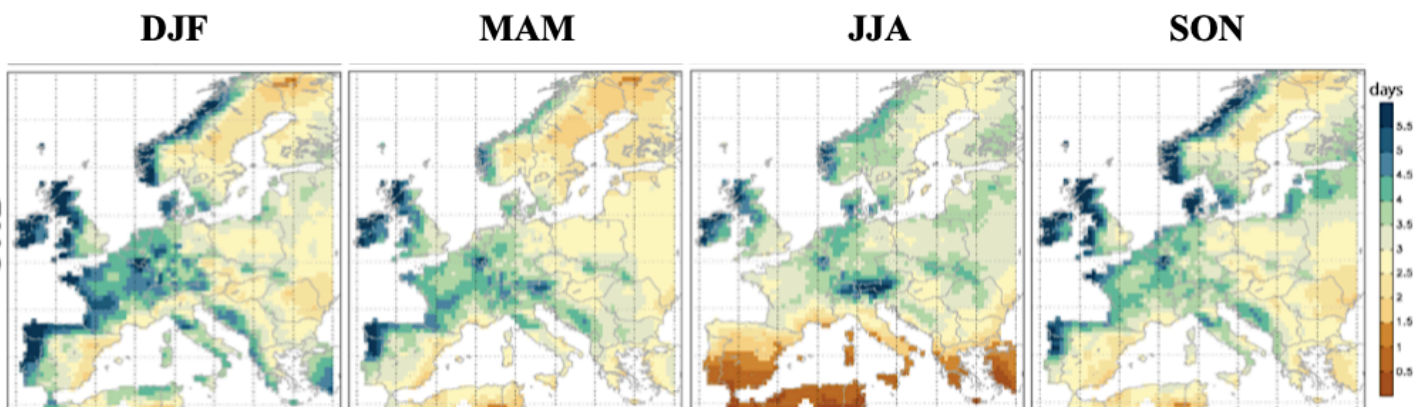


Figure 5 Nombre consécutif de jours humides (au-dessus du 95<sup>ème</sup> centile) par saisons en Europe durant la période 1950-2010 (DJF : Hiver ; MAM : Printemps ; JJA : Été ; SON : Automne). Issus de Casanueva, 2014.

Malgré ces tendances, il reste très difficile de déterminer si un événement isolé est une conséquence du changement climatique d'origine humaine (Schär et Jendritzky, 2004). Cet exercice est d'autant plus complexe que l'Europe se caractérise par une grande variabilité interannuelle au niveau des températures et des précipitations (IPCC, 2013). Néanmoins, un faisceau de preuves tend à prouver que l'activité humaine influence déjà les vagues de chaleur et les précipitations, les choses étant moins évidentes pour les tempêtes (IPCC, 2013).

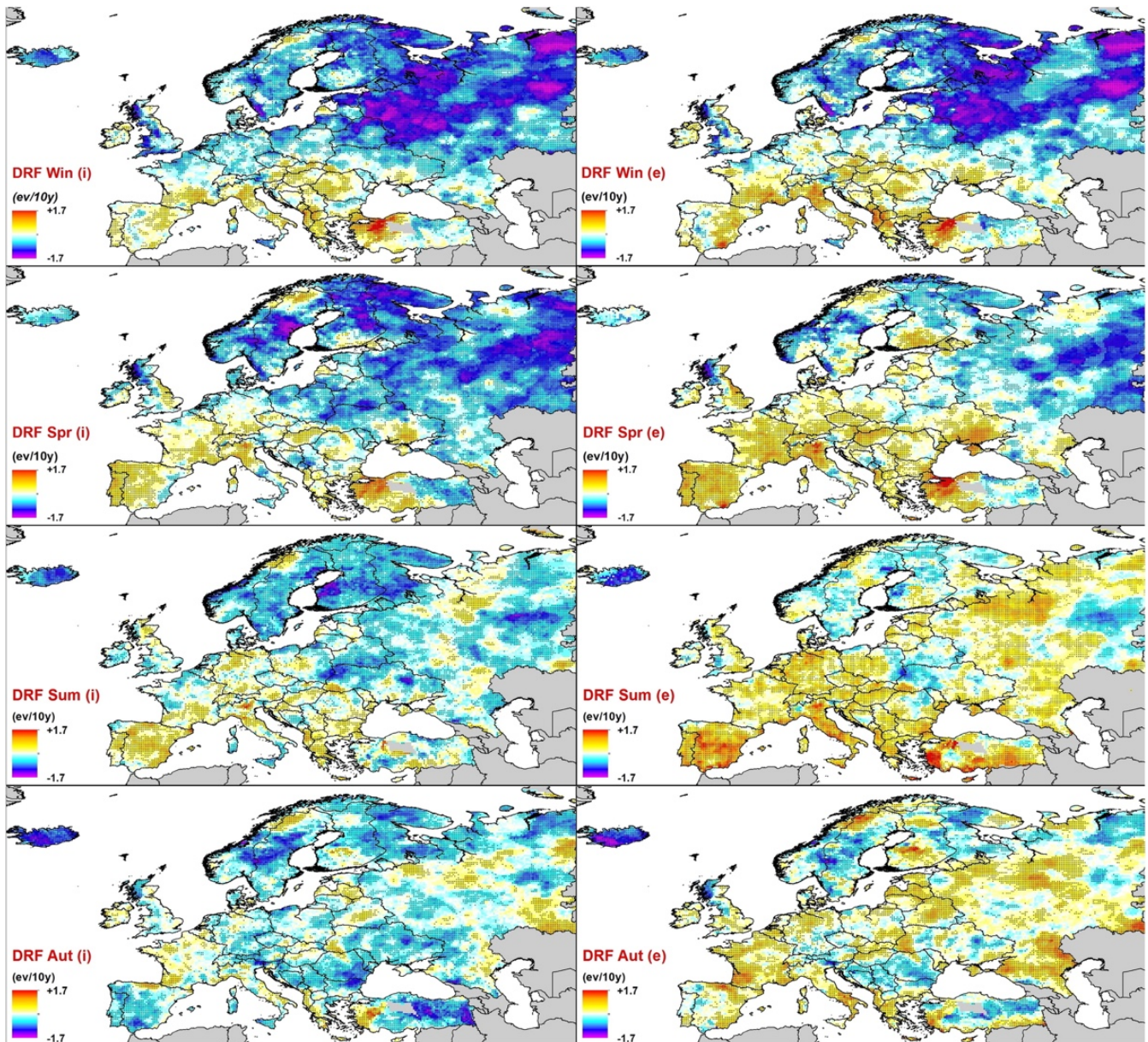


Figure 6 Fréquence des sécheresses par saison (Win : hiver ;Spr : printemps ; Sum : été ; Aut : automne) pour la période 1950-2014 (1950-2015 pour le printemps). Les points représentent des tendances significatives à 5%. La colonne de gauche est basée sur l'indice standard de précipitation (SPI). La colonne de droite est basée sur l'indice standard de précipitation et d'évapotranspiration (SPEI) . Issue de Spinoni et al, 2017.

### 3) Stratégies de migration des oiseaux et impacts du changement climatique

#### a) Le cycle annuel des oiseaux

##### i. Notions générales

De nombreuses espèces d'oiseaux sont caractérisées par une longévité supérieure à un an et fréquentent des environnements qui varient au cours des saisons. Le cycle annuel se réfère à l'ensemble des grandes étapes de la vie d'un oiseau adulte et la manière dont ces étapes se déroulent durant une année (Wingfield, 2008).

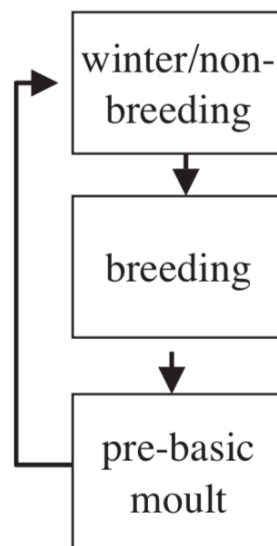


Figure 7 Cycle annuel général d'un oiseau. Les grandes étapes sont la reproduction et la mue, séparées par l'hivernage. Issue de Wingfield, 2008.

De façon générale, ce cycle se compose de deux étapes principales : la période de reproduction et la période de mue, cette dernière correspondant au remplacement du plumage (Newton, 2011). Ces deux phases sont souvent séparées par une période de quiescence, appelée période non-reproductive ou hivernage (Figure 7) (Wingfield, 2008).

Généralement, ces phases se déroulent à des périodes de l'année différentes car elles sont très consommatrices d'énergie. Toutefois, de nombreuses variations dans ce schéma existent et dépendent des exigences écologiques de chaque espèce (Newton, 2011). La phénologie peut se définir comme l'étude de ces différentes phases, de leur étendue et de leurs répétitions durant la vie des individus (Newton, 2011; Visser et al., 2012).

ii. Définition des phénomènes de migration

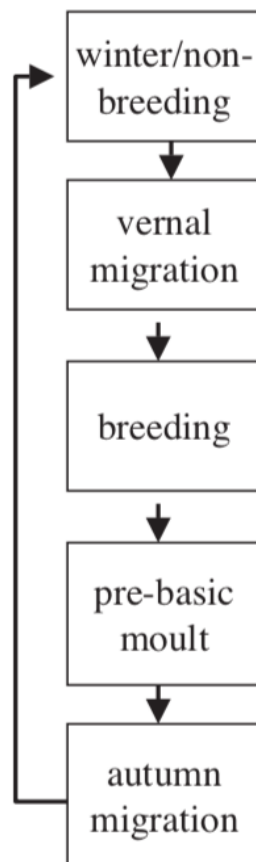


Figure 8 Cycle annuel d'un oiseau migrateur, comprenant la migration de printemps et la migration d'automne. Issue de Wingfield, 2008.

Outre les phases citées précédemment, de nombreuses espèces incluent dans leur cycle annuel une phase supplémentaire : la migration (Newton, 2011). Sur un plan strictement ornithologique, la migration se définit comme un mouvement d'aller-retour saisonnier entre une zone employée pour la reproduction et une zone d'hivernage (Winger et al., 2019). Il est reconnu que ce comportement a une composante génétique non-négligeable chez les oiseaux (Delmore et al., 2016; Liedvogel et al., 2011), bien que des composantes développementales ou culturelles soient présentes chez certaines espèces (Aplin, 2019; Piersma, 2011).

Le caractère saisonnier de la migration amène à la scinder en deux grandes étapes : la migration pré-nuptiale, se déroulant durant le printemps, et la migration post-nuptiale qui a lieu en automne. Ceci porte le nombre d'étapes dans le cycle à cinq (Figure 8) (Wingfield, 2008).

Au-delà de ce cycle général, les comportements migratoires peuvent fortement différer entre les espèces (Winger et al., 2019), ce qui amène au besoin de classer ces migrateurs en différentes catégories. Nous abordons ici deux grandes classifications très fréquemment employées dans la littérature : la classification en stratégies comportementales et la classification basée sur la distance de migration.

## b) La classification des oiseaux migrateurs

### i. La classification en stratégies comportementales

Ce système classe les espèces en trois grands groupes : les résidents, les migrateurs totaux et les migrateurs partiels.

#### *a) Les résidents*

Les espèces résidentes, ou espèces sédentaires, correspondent à des espèces qui n'effectuent pas de migration durant leur cycle annuel. Dans ce cas, les mouvements des individus sont limités à des mouvements journaliers, par exemple pour la recherche de nourriture (Liedvogel et al., 2011).

#### *b) Les migrateurs totaux*

On qualifie des espèces migratrices de totales ou obligatoires lorsque l'entièreté de la population effectue une migration durant le cycle annuel. Tous les individus, sans exception, possèdent donc le phénotype « migrateur » et ce quel que soit la population considérée (Watts et al., 2018; Winger et al., 2019).

#### *c) Les migrateurs partiels*

On parle de migrateurs partiels lorsque certains individus d'une population migrent de façon saisonnière alors que d'autres individus ne migrent pas (Chapman et al., 2011). Cette définition peut également s'appliquer à des espèces pour lesquelles certaines populations sont migratrices et d'autres résidentes (Winger et al., 2019).

Quel que soit le niveau d'appréhension du phénomène, les migrateurs partiels se caractérisent par un dimorphisme comportemental, ce qui correspond à une coexistence de différents phénotypes au sein d'une population ou d'une espèce (Buchan et al., 2020; Winger et al., 2019).

ii. La classification selon les distances de migration

Ce système classe les espèces en deux grands groupes : les migrateurs de longues distances et les migrateurs de courtes distances.

Bien que cette notion soit intuitive et très répandue, il n'existe pas une définition universelle de ces deux catégories, probablement parce que les distances parcourues peuvent fortement varier d'une espèce à l'autre (Alerstam et al., 2003). La plupart des études ne précisent pas une distance seuil et se réfèrent aux migrateurs à longues distances comme les espèces hivernant dans un autre continent, en particulier sous les tropiques (Horton et al., 2020). Cette notion de distance est également employée de manière relative pour comparer des individus d'une même espèce ayant des sites d'hivernage différents (Lok et al., 2017; Reneerkens et al., 2020).

Tout ceci met bien en évidence la difficulté de réaliser une classification d'un phénomène qui varie de manière continue. Il faut donc garder à l'esprit que les distances de migrations correspondent davantage à un gradient de valeurs, s'échelonnant des espèces complètement sédentaires aux migrateurs parcourant presque la terre entière à l'image des 19 000 kilomètres parcourus deux fois par an par la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) (Alerstam et al., 2003).

c) Les avantages et les inconvénients de la migration

L'apparition de la migration chez les oiseaux reste encore un débat ponctué de nombreuses questions ouvertes. En particulier, l'origine biogéographique de ce phénomène est encore discutée entre une émergence chez les espèces tropicales ou tempérées (Winger et al., 2019). Quel que soit la réponse à cette question, il semble bien admis que le comportement migratoire actuel représente avant tout une réponse adaptative à la saisonnalité de l'environnement (Alerstam et al., 2003; Somveille et al., 2015). Plusieurs arguments plaident pour cette explication.

D'abord, la migration permettrait aux espèces de profiter d'un excédent de ressources alimentaires présent dans les écosystèmes tempérés durant le printemps et qui ne serait pas consommé par les espèces sédentaires (Somveille et al., 2019). Une plus grande quantité de ressources disponibles peut se traduire par une augmentation de la taille de la couvée (Alerstam et al., 2003). Ceci permettrait d'expliquer que les zones ayant un net surplus de productivité sont également celles qui comptent le nombre le plus élevé d'espèces migratrices présentes (Somveille et al., 2015). En outre, la migration permettrait d'éviter les rigueurs de l'hiver et de réduire la compétition avec les espèces sédentaires durant cette période (Alerstam et al., 2003). Dans la mesure où un haut niveau de compétition interspécifique réduit la quantité d'énergie disponible, il peut devenir plus avantageux de migrer dans un environnement où cette compétition est plus faible (Somveille et al., 2018).

D'autres mécanismes entreraient en ligne de compte, en particulier chez les oiseaux limicoles. Une hypothèse serait que les espèces se reproduisant à des latitudes plus nordiques seraient confrontées à un niveau de parasitisme plus faible (Piersma, 1997). Bien que des exemples empiriques semblent confirmer cette idée (Clark et al., 2016), le lien entre la distance de migration et le niveau de parasitisme n'est pas encore clairement compris (Gutiérrez et al., 2017). Par contre, il semble acquis que les espèces migrant à des plus hautes latitudes peuvent profiter de la plus longue durée du jour, ce qui permet d'augmenter le temps dédié à la recherche de nourriture (Schekkerman et al., 2003). De plus, il semble également que les hautes latitudes soient associées à un risque plus faible de prédation au nid (McKinnon et al., 2010).

Malgré ses nombreux avantages, ce comportement est aussi caractérisé par plusieurs inconvénients. En effet, la migration représente un comportement coûteux du point de vue énergétique (Wikelski et al., 2003), car elle requiert un effort musculaire intense pouvant être prolongé sur une longue période de temps (McWilliams et al., 2004). Elle représente aussi une source de mortalité qui n'est pas négligeable pour certaines espèces (Alerstam et al., 2003). Cette mortalité peut être due non seulement à la déperdition énergétique, mais également à la prédation sur les zones d'arrêts (Alerstam et al., 2003) ou peut être une conséquence de conditions météorologiques défavorables durant le voyage (Loonstra et al., 2019).

Outre les coûts associés au voyage, les migrateurs peuvent également être affectés par des conditions défavorables sur les zones d'hivernage. Bien que peu d'informations soient disponibles, il semble que la réduction du couvert forestier en Afrique pourrait avoir un impact

sur la survie de certaines espèces (Buchanan et al., 2020; Mallord et al., 2018). Il semble également que les conditions météorologiques dans les zones d'hivernage, tels la température ou le niveau de précipitations, peuvent avoir une influence sur le survie ou sur le succès reproducteur durant la prochaine période de nidification (Aloni et al., 2019; Ockendon et al., 2014; Saino et al., 2004a; Tøttrup et al., 2012). En effet, les conditions météorologiques de l'aire d'hivernage peuvent influencer la performance des individus durant la migration de printemps, ce qui influe sur la compétition durant la reproduction (Aloni et al., 2019; Ockendon et al., 2014). Les conditions météorologiques affecteraient également le processus de mue, influant sur l'attractivité des mâles (Saino et al., 2004a). Les conditions sur l'aire d'hivernage peuvent aussi retarder l'arrivée des migrateurs sur les sites de reproduction (Gunnarsson et al., 2006; Tøttrup et al., 2012). Ce retard peut également intensifier la compétition pour des sites de reproductions favorables (Gunnarsson et al., 2006; Kokko, 1999). L'ensemble de ces processus constitue un « effet de report » (*carry-over effect*) qui implique que des événements se déroulant durant une saison influence le succès reproducteur ou la survie des individus durant les saisons suivantes (Harrison et al., 2011; Saino et al., 2004a).

En conséquence de tout ce qui précède, il est admis que la migration ne peut se maintenir dans une population que si les coûts associés à ce comportement sont équilibrés par les gains qu'il procure (Somveille et al., 2018). Il est probable que des espèces soient restées sédentaires car elles n'étaient pas capables d'assumer ces coûts (Alerstam et al., 2003). Les résidents peuvent malgré tout faire face aux mauvaises conditions hivernales, en particulier par une augmentation de leur tolérance au froid (Hegemann et al., 2019) et par un changement de régime alimentaire (Renner et al., 2012). Cette stratégie alternative peut être vue comme un pari : si les individus résidents peuvent survivre aux rigueurs de la mauvaise saison, ils pourront accéder plus rapidement que les migrateurs aux territoires de bonne qualité pour la reproduction (Buchan et al., 2020; Kokko, 2011).

#### d) Impacts du changement climatique sur les oiseaux migrateurs

##### i. Mise en contexte

L'idée que les bénéfices de la migration équilibrent ses coûts est communément admise et ce depuis longtemps (Alerstam et al., 2003). Pourtant, de nombreuses observations actuelles tendent à remettre en cause ce présupposé.

En effet, des comparaisons intra-spécifiques chez les migrateurs partiels tendent à montrer que les individus résidents ont un plus grand succès reproducteur et une meilleure survie que les individus migrateurs (Buchan et al., 2020; Grist et al., 2017). D'autres études, menées chez les migrateurs totaux, montrent qu'il est bien plus avantageux de migrer sur des courtes distances, les individus parcourant de longues distances ayant un moindre succès reproducteur et une moindre survie (Lok et al., 2017, 2011; Reneerkens et al., 2020). Ces exemples ont tous un point commun : le faible succès reproducteur des migrateurs serait lié au fait qu'ils se reproduisent plus tardivement par rapport aux individus sédentaires (Buchan et al., 2020; Grist et al., 2017) et aux migrateurs de courtes distances (Lok et al., 2017; Reneerkens et al., 2020).

Ces observations mènent à un paradoxe évolutif : comment expliquer que la migration puisse se maintenir alors que la sédentarité serait une stratégie plus avantageuse (Gilroy, 2017) ? De nombreux auteurs estiment que ce déséquilibre serait le résultat du changement climatique global (Pulido et Berthold, 2010; Visser et al., 2009). En particulier, l'hypothèse du « décalage de la phénologie des migrateurs » (Jones et Cresswell, 2010) est très souvent citée pour expliquer le désavantage apparent des migrateurs face aux résidents (Pulido et Berthold, 2010). Dans les prochaines sections, nous nous attarderons davantage sur ce phénomène, ses origines et ses multiples conséquences.

## ii. Les changements de la phénologie

### a) *Qu'entendons-nous par changements de la phénologie ?*

Les modifications de la phénologie des organismes se réfèrent à deux processus distincts mais souvent liés (Chmura et al., 2019). On parle d'un changement de la phénologie (*phenological shift*) lorsque le timing d'une étape du cycle annuel est modifié par rapport au calendrier. On parle d'un décalage de la phénologie (*phenological mismatch*) lorsque le timing d'une étape du cycle annuel est différent par rapport aux autres espèces, à l'abondance d'une ressource ou à des conditions de l'environnement, cette différence ayant des conséquences en termes de fitness (Chmura et al., 2019). L'idée sous-jacente à ce phénomène est qu'il existe, pour un organisme donné, une période durant laquelle il est plus avantageux d'effectuer certaines étapes du cycle annuel (Visser et Gienapp, 2019). De ce fait, de nombreuses espèces synchronisent leur cycle annuel de façon à utiliser au mieux cette fenêtre temporelle (McNamara et al., 2011).

Il est désormais bien connu que l'augmentation des températures, consécutive au changement climatique, a pour effet de provoquer un changement de la phénologie vers des dates plus précoces pour de nombreux animaux (Cohen et al., 2018). La raison principale de cet avancement est qu'une augmentation de la température, principalement durant le printemps, permet un développement plus rapide de la végétation (Fu et al., 2012). Cependant, on remarque que les animaux ne répondent pas tous avec la même intensité. En particulier, les animaux ectothermes et ayant une masse corporelle faible connaissent un avancement de la phénologie plus important (Cohen et al., 2018). Ceci a pour conséquence que si des espèces en interaction ne répondent pas de la même manière à l'augmentation des températures, un décalage de la phénologie entre ces espèces devient apparent (Visser et Gienapp, 2019).

Dans le cas particulier des oiseaux, cet effet de décalage se marque au niveau alimentaire car le développement des insectes devient plus précoce (Cohen et al., 2018). Or, les insectes constituent la principale ressource employée durant la période de nidification, ce qui implique que de nombreux oiseaux doivent synchroniser leur nidification avec le pic d'abondance de cette ressource (Both et al., 2006). Une absence de synchronisation peut avoir des effets délétères sur la reproduction et la survie des individus (McNamara et al., 2011; Møller et al., 2008).

En réponse au développement plus précoce des insectes, on peut observer un avancement de la période de nidification de certaines espèces (Marrot et al., 2018). Un tel effet d'avancement de la date de ponte est également visible chez les oiseaux migrateurs (Both et Visser, 2001; Kentie et al., 2018). Cet avancement de la reproduction est cependant contraint par la date de retour de la migration (Both et Visser, 2001). En effet, plusieurs espèces ont avancé leur date de retour migratoire mais cet avancement semble insuffisant pour coïncider avec le pic d'abondance des insectes (Both et Visser, 2001; Horton et al., 2020; Usui et al., 2017; Winkler et al., 2014). Pour comprendre ce manque d'ajustement observé du timing de la migration, il est nécessaire de comprendre les mécanismes sous-jacents.

#### *b) Origine du décalage de la phénologie chez les oiseaux migrateurs*

Pour synchroniser son cycle de vie à la période d'abondance d'une ressource, tout organisme doit utiliser des signaux de l'environnement, lui permettant de prédire la disponibilité future de la ressource (McNamara et al., 2011). L'efficacité d'un tel système dépend du niveau de

corrélation entre le signal employé et l'abondance de la ressource d'intérêt (McNamara et al., 2011; Winkler et al., 2014). La diminution de cette corrélation, résultat du changement climatique (Winkler et al., 2014), est souvent invoqué pour expliquer que les espèces migrant sur de longues distances sont désavantagées par rapport aux migrateurs de courtes distances (Jones et Cresswell, 2010). En effet, ces derniers peuvent employer les informations météorologiques de leur zone d'hivernage pour ajuster plus facilement leur retour aux conditions sur la zone de nidification qui est géographiquement proche (Åkesson et al., 2017; Butler, 2003; Hurlbert et Liang, 2012; Usui et al., 2017).

Dans le cas des migrateurs de longues distances, il est connu depuis longtemps que ces espèces utilisent une horloge interne pour ajuster le timing de la migration, cette horloge étant de nature génétique (Åkesson et al., 2017; Delmore et al., 2016). L'ajustement de cette horloge est influencé par des facteurs environnementaux, principalement la photopériode (Coppack et Pulido, 2004; McNamara et al., 2011). Plus précisément, le début de la migration pré-nuptiale dépend de l'augmentation de la durée du jour dans les zones d'hivernage (Coppack et Pulido, 2004).

Ce signal est indépendant des conditions météorologiques pouvant être observées sur la zone de nidification et ne varie pas d'une année à l'autre. Ceci apparaît désormais comme un désavantage puisque les conditions de l'environnement changent sous l'action du changement climatique et deviennent donc de moins en moins prévisibles (McNamara et al., 2011; Winkler et al., 2014). De nombreux migrateurs de longues distances n'auraient donc pas modifié leur phénologie de par leur incapacité à modifier leur réponse à la photopériode, ce qui implique que ces espèces rentreraient « trop tard » par rapport à la phénologie de la végétation et aux pics de ressources alimentaires comme les insectes (Both et al., 2005; Jones et Cresswell, 2010).

Ce point de vue a cependant été remis en question, ou du moins a été nuancé. En effet, des observations ont montré que la capacité d'ajustement de certains migrateurs de longues distances pouvait être plus grande que celle des migrateurs de courtes distances (Jonzén et al., 2006). D'autres observations suggéreraient que le comportement des individus peut fortement varier d'une année à l'autre (Saino et al., 2004b) et que certaines espèces pouvaient également avancer leur date de départ de la zone d'hivernage (Bussière et al., 2015; Rotics et al., 2018).

Deux mécanismes peuvent expliquer cette plasticité inattendue des migrateurs de longues distances. Une première explication est que ceux-ci peuvent avancer leur date de départ de l'aire d'hivernage en se servant d'informations liées à la température (Cotton, 2003; Saino et Ambrosini, 2008; Usui et al., 2017). En effet, il a été montré que les anomalies climatiques en Afrique sont corrélées à celles de l'Europe et permettent de prédire les conditions climatiques deux mois plus tard (Saino et Ambrosini, 2008). L'existence de cette corrélation est désormais prouvée pour les zones fréquentées par l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) (Pancerasa et al., 2018). Ces observations suggèrent que la corrélation entre ces anomalies pourraient être mise à profit et utilisée comme signal permettant à ces migrateurs d'ajuster leur départ (Saino et Ambrosini, 2008; Usui et al., 2017).

Un second mécanisme serait la capacité de certains migrateurs à pouvoir modifier la vitesse de leur migration durant le voyage (La Sorte et Fink, 2017; Rakhimberdiev et al., 2018). En effet, la vitesse de la migration dépend du nombre de sites d'arrêt fréquentés par les individus durant le voyage ainsi que la durée de ces arrêts (Rotics et al., 2018; Schmaljohann et Both, 2017). Certaines espèces peuvent donc diminuer leur temps d'arrêt pour arriver plus rapidement sur la zone de nidification mais au risque de ne pas emmagasiner assez d'énergie pour continuer le voyage (Horton et al., 2020; Rakhimberdiev et al., 2018). L'efficacité de cette stratégie dépend donc de la quantité de ressources disponibles sur le site de repos (Rakhimberdiev et al., 2018) et de la capacité des individus à interpréter les signaux indiquant le caractère favorable des sites de repos (McGrath et al., 2009).

Bien que ces mécanismes améliorent la capacité d'ajustement des migrateurs de longues distances, ils n'empêchent pas pour autant certains décalages de la phénologie. En effet, la capacité à modifier la vitesse de la migration ne permet pas à elle seule un avancement suffisant pour rattraper le retard face aux ressources alimentaires (Horton et al., 2020; Schmaljohann et Both, 2017). Both *et al* ont émis l'hypothèse que la flexibilité des individus pouvait être contrainte par des conditions durant le voyage car partir plus tôt de la zone d'hivernage peut impliquer de rencontrer des conditions météorologiques défavorables durant le voyage ou sur l'aire de nidification (Both, 2010; Rotics et al., 2018).

### iii. Les impacts des changements de la phénologie

#### a) *Le niveau individuel*

Il est communément admis que la désynchronisation entre la période de reproduction et le pic d'une ressource mène à des effets négatifs pour la survie des jeunes (Visser et al., 2012). Ceci aurait pour conséquence de diminuer la capacité de reproduction des adultes (Both et al., 2005). Il a été démontré que cette désynchronisation peut réduire le taux de croissance des oisillons chez plusieurs espèces nichant en arctique (Doiron et al., 2015; McKinnon et al., 2012). Le même résultat est également visible chez plusieurs espèces des milieux tempérés (Both et al., 2009; Catry et al., 2017; Samplonius et al., 2016). Néanmoins, cet effet ne semble pas généralisable pour toutes les espèces et peu d'études en milieu naturel ont permis de tester cette hypothèse (Kharouba et Wolkovich, 2020; Knudsen et al., 2011; Reneerkens et al., 2016).

De manière générale, les individus qui nichent plus tôt durant la saison ont souvent un succès reproducteur plus important (Verhulst et Nilsson, 2008). Les individus qui rentrent plus précocement de migration ont donc en général un meilleur accès aux territoires de bonne qualité (Gunnarsson et al., 2006; Kokko, 1999). Aussi, il semble qu'une arrivée plus précoce des mâles peut également augmenter leur chance de s'apparier avec une femelle, puisque le nombre d'occasions diminue au cours de la saison de reproduction (Kokko et al., 2006; Samplonius et Both, 2017).

Nicher plus tard dans la saison peut également engendrer des coûts dans le futur. En effet, les individus nichant le plus tard ont moins de temps pour se préparer à la migration d'automne, ce qui peut influencer leur survie durant cette période et la reproduction l'année suivante (Evans et al., 2020; Low et al., 2015). Néanmoins, il a été démontré chez le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) que nicher plus tôt peut augmenter la compétition avec les espèces résidentes, menant à la mort de nombreux individus de l'espèce migratrice (Ahola et al., 2007; Samplonius et Both, 2019). Par conséquent, rétablir la synchronisation de la phénologie avec le pic d'abondance des ressources alimentaires pourrait, dans certains cas du moins, engendrer plus de coûts que de bénéfices en termes de survie (Visser et al., 2012; Visser et Gienapp, 2019)

## *b) Le niveau populationnel*

L'impact des décalages de la phénologie sur la démographie et la dynamique des populations est une question encore controversée (Visser et Gienapp, 2019). Cette controverse est en partie due au fait qu'il est coûteux de mettre en place des programmes de monitoring sur le long terme permettant de rendre compte de ces aspects, résultant en un faible nombre d'études (Miller-Rushing et al., 2010). De plus, il est également difficile d'isoler l'effet d'un seul facteur alors que les tendances des populations intègrent les réponses face à plusieurs facteurs de changements (Vickery et al., 2014).

Il a cependant pu être montré que les espèces migratrices qui n'avaient pas modifié leur phénologie sont caractérisées par une baisse plus importante de leurs populations (Møller et al., 2008). Le changement de la phénologie apparaît donc comme un « effet tampon » sur les tendances à long terme (Salido et al., 2012). Ce déclin des populations est également plus marqué pour les migrateurs parcourant de longues distances (Both et al., 2010; Koleček et al., 2020; Saino et al., 2011).

Si cette corrélation entre les tendances des populations et la phénologie de migration est bien visible, les mécanismes sous-jacents ne sont pas clairement établis (Dunn et Møller, 2014; Franks et al., 2018; McLean et al., 2016). En effet, la date d'arrivée ne serait pas directement liée à la date de ponte des espèces ou la taille de la couvée, suggérant que le décalage de la phénologie n'aurait que peu d'effet sur ces paramètres liés à la taille de la population (Dunn et Møller, 2014). De plus, il semble qu'un haut niveau de décalage ne se traduit pas systématiquement par une très faible reproduction, bien que les espèces montrant un décalage plus important connaissent généralement des tendances de populations moyennes plus faibles. Ceci tend à suggérer que les effets négatifs du décalage de la phénologie ne seraient pas directement liés à une baisse de la reproduction mais à d'autres mécanismes démographiques (Franks et al., 2018; McLean et al., 2016). Il n'est également pas exclu que la réduction du nombre de jeunes causée par le décalage alimentaire puisse se traduire par un niveau de compétition plus faible en hiver, masquant les effets sur la dynamique des populations (Knudsen et al., 2011; Visser et Gienapp, 2019). D'autres études sont donc nécessaires pour mieux comprendre le lien entre la phénologie des individus et la dynamique des populations.

iv. Les stratégies de migration et la diversité des comportements ont-elles une influence sur ces impacts ?

Nous avons pu constater que le lien unissant la phénologie des individus et les tendances des populations reste encore obscure. Gilroy *et al* ont cependant mis au point un nouveau cadre conceptuel qui pourrait nous aider à analyser ce lien : la diversité migratoire (Gilroy et al., 2016).

L'idée sous-jacente est que les espèces montrant une plus grande variabilité de mouvements migratoires seraient également celles qui pourraient le mieux faire face aux changements environnementaux. En ce sens, la dynamique des populations d'une espèce serait le reflet de la diversité des comportements individuels et elle serait d'autant plus stable que la population montre une grande variabilité dans ces comportements migratoires (Gilroy et al., 2016).

Cette notion de « diversité de mouvements migratoires » peut se comprendre de plusieurs façons. Sur un plan spatial, il semble que les espèces ayant une aire d'hivernage plus grande seraient moins affectées par des problèmes locaux comme les décalages alimentaires (Koleček et al., 2018; Senner et al., 2017). La superficie de l'aire d'hivernage est liée au fait que tous les individus d'une population ou toutes les populations d'une même espèce ne migrent pas vers les mêmes destinations. En ce sens, les espèces qui montrent une plus grande variabilité dans cet aspect de la migration auront une aire d'hivernage plus grande (Gilroy et al., 2016). De même, des populations aux origines diverses se mélangeant sur les aires d'hivernage (ie ; faible connectivité migratoire) seraient également plus résistantes car les conséquences d'un événement néfaste isolé seraient diluées dans l'ensemble de la population (Burgess et al., 2020; Finch et al., 2017). Cette diversité migratoire peut également se manifester sur le plan comportemental. En effet, il semble que les migrateurs partiels soient eux-aussi plus résilients face aux changements environnementaux. Cette capacité peut s'interpréter comme le reflet d'une diversité plus grande dans les comportements migratoires, en particulier dans les destinations en hivernage (Gilroy, 2017; Gilroy et al., 2016). Cette diversité pourrait également se manifester sur le plan temporel. Par exemple, il semble que certains migrateurs de longues distances soient faiblement affectés par les changements climatiques car ils seraient capables d'échelonner leur retour de migration en plusieurs vagues (Nadal et al., 2019; Senner et al., 2019).

La diversité migratoire, en particulier sur le plan temporel, pourrait-elle donc constituer le chaînon manquant entre la phénologie des individus et les tendances des populations ? Cette question est au cœur de nos hypothèses de recherche.

Dans le présent travail, nous voulons déterminer si la diversité temporelle des retours de migration pourrait constituer une variable prédisant la dynamique des populations des espèces migratrices. En particulier, nous pensons que cette diversité dans les retours de migration pourrait aider les migrateurs de longues distances à faire face aux différents événements météorologiques (extrêmes) pouvant survenir sur la zone de nidification ou le long de la route migratoire. Si les espèces échelonnent le retour des individus sur une période de temps plus étendue, l'effet d'événements isolés et imprévus pourrait être tamponné et impacter plus faiblement la dynamique des populations. Par ailleurs, un étalement des retours devrait diluer à l'échelle populationnelle les risques liés aux décalages phénologiques. Cette diversité temporelle permettrait de mieux comprendre le compromis existant entre les coûts et les bénéfices d'un retour migratoire plus précoce ou plus tardif.

Dans le cas particulier des migrateurs partiels, nous nous attendons à observer l'effet inverse, les espèces échelonnant davantage leurs retours de migration étant celles qui auraient des tendances de populations les plus défavorables. En effet, puisque ces espèces se composent d'individus migrateurs et résidents, nous pouvons nous attendre à ce que les individus résidents entament leur reproduction plus tôt en suivant l'évolution des températures et la phénologie des proies (Gilroy, 2017). Ceci aurait pour conséquence d'augmenter fortement la compétition pour les sites de reproduction et pour le choix des partenaires. Dès lors, les individus migrateurs qui rentreraient plus tardivement seraient fortement pénalisés. De même, les individus migrateurs qui rentreraient plus tôt seraient mieux à même de tenir compte de facteurs météorologiques pouvant leur permettre d'entamer plus tôt leur phase de reproduction

Pour compléter cette étude à l'échelle des populations, nous voulons également déterminer le lien existant entre la phénologie de la migration pré-nuptiale et le succès reproducteur chez la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*). Cette espèce migratrice totale est un modèle d'étude intéressant car son succès reproducteur peut-être fortement lié à des paramètres de son environnement (Hollander et al., 2011). De plus, il semble également que cette espèce montre une plus faible capacité d'ajustement du retour de migration aux pics des ressources locales, ce qui peut également impacter son succès reproducteur (Pedersen et al., 2020).

# Chapitre 2 : Matériel et méthodes

## 1) Sources et acquisition des données

Notre étude à l'échelle européenne repose sur des données issues de différents programmes de sciences citoyennes. Ce choix méthodologique nous a permis de disposer de vastes ensembles de données couvrant une large échelle spatiale durant une période de temps suffisamment longue. En particulier, nous avons utilisé les jeux de données produits par deux principaux programmes de surveillance des oiseaux en Europe et coordonnés par l'European Bird Census Council (EBCC ; voir <https://www.ebcc.info/>) :

- PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS ; voir <https://pecbms.info/>)
- EuroBirdPortal (EBP ; voir <https://eurobirdportal.org/>)

Ces données ont également été complétées par des données de distribution fournies par BirdLife (BirdLife International et Handbook of the Birds of the World, 2019). Quant à notre étude sur la pie-grièche écorcheur, ce jeu de données fut construit sur la base d'observations réalisées sur le terrain. Les prochaines sections visent à détailler ces différentes sources de données.

### a) Démographie des populations d'oiseaux nicheurs en Europe

Les données de démographie des populations en Europe ont été extraites des résultats du programme **PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme** (PECBMS) pour la période 1980-2017. Ces données consistent en des indices d'abondance relative des populations de 170 espèces d'oiseaux parmi les plus communes. Ces indices sont calculés sur base de différentes méthodes de comptage sur le terrain telles que des transects, des suivis par points d'écoute ou par cartographie de territoire pour 28 pays européens (Gregory et al., 2005; Voříšek et al., 2020) (cf. Annexe 1).

La production de ces indices de populations implique plusieurs étapes que nous résumons brièvement. Les données de comptage sont tout d'abord utilisées pour calculer des indices nationaux de populations pour chaque année calendrier, ces indices correspondant aux

coefficients d'une régression log-linéaire de Poisson (Gregory et al., 2005). Plus particulièrement, ces modèles sont paramétrés pour chaque espèce en utilisant le logiciel TRIM (TRends and Indices for Monitoring data) afin de prendre en compte les éventuelles données manquantes certaines années (Pannekoek et van Strien, 2001). Le modèle de régression, tenant compte du site d'échantillonnage et de l'année du comptage, est détaillé ci-dessous :

$$\ln(\mu_{ij}) = \alpha_i + \gamma_j$$

où  $\alpha_i$  est l'effet associé au site  $i$ ,  $\gamma_j$  est l'effet associé à l'année  $j$  et  $\mu_{ij}$  est la valeur estimée du comptage. Par la suite, ces indices sont agrégés au niveau Européen pour obtenir un indice global pour le continent (van Strien et al., 2001). Des méthodes statistiques spécifiques, basées également sur le programme TRIM, permettent de tenir compte des tailles différentes de populations entre pays et de prendre en compte les données manquantes liées à la mise en place plus tardive de certains programmes nationaux de monitoring (van Strien et al., 2001; Voříšek et al., 2020). Sur base de ces indices agrégés, une tendance de populations est calculée comme étant la variation (exprimée en pourcentage) de la valeur de l'indice entre la première et la dernière année de la période temporelle considérée.

Dans le cadre de la présente étude, nous employons les tendances de populations sur le long terme, qui correspondent à la période d'étude 1980-2017 à l'exception de certaines espèces pour lesquelles les programmes de monitorings ont débuté plus tardivement. Nous avons également utilisé des tendances calculées sur 10 ans et qui correspondent à la période 2008-2017. Nous avons également extrait le type d'habitat majoritairement utilisé pour chaque espèce : milieux agricoles, milieux forestiers et autres, cette dernière catégorie correspondant aux espèces généralistes (Voříšek et al., 2020).

#### b) Dynamique de migration des différentes espèces en Europe

L'**EuroBirdPortal** (EBP) est un autre projet coordonné par l'EBCC et qui vise à la création d'une base de données d'observations des oiseaux à l'échelle Européenne. Ce programme part du constat que les ornithologues amateurs utilisent des bases de données nationales et/ou régionales afin d'encoder les espèces vues chaque jour durant leurs sorties sur le terrain. L'idée est donc de mettre en commun ces différentes sources dans une base de données centralisée et

permettant d'obtenir plus facilement des informations précises sur la distribution et les mouvements des espèces à l'échelle européenne (Gargallo et al., 2014). Ce programme se focalise plus particulièrement sur 105 espèces d'oiseaux, essentiellement migratrices, et couvre 29 pays membres sur une période allant de 2010 à nos jours (cf. Annexe 1).

L'EBP diffère d'autres projets de sciences citoyennes de par la structure de ses données. En effet, ce programme ne repose pas uniquement sur des données structurées mais collecte également (et même principalement) des données opportunistes et dont la qualité dépend de l'effort d'échantillonnage des observateurs volontaires (EBCC, 2020). On peut distinguer 3 grands types de données : les observations isolées, les listes complètes d'observations et les listes fixes d'observations.

Les observations isolées sont des données ponctuelles qui sont renseignées par l'observateur sans employer un protocole d'observation prédéfini. Ces données permettent essentiellement de déterminer la présence de certaines espèces. Les listes complètes diffèrent de ce schéma par le fait que l'observateur renseigne toutes les espèces détectées et ce durant une période de temps bien définie. Ce type de données permet une estimation plus précise de la présence/absence des espèces. Enfin, les listes fixes d'observations suivent la même approche que les listes complètes mais l'observateur ne se focalise que sur certains groupes ou certaines espèces cibles (e.g. recensement hivernaux des oiseaux d'eau) (EBCC, 2016). Quel que soit le protocole employé, les observations sont accompagnées d'informations précisant la localisation et la date de l'événement (EBCC, 2016).

Selon le standard émis par l'EBP, toutes les observations sont contenues dans 3 fichiers distincts : un tableau des événements, un tableau des observations et un fichier décrivant les protocoles des listes complètes et fixes (EBCC, 2016). Un événement correspond à une liste d'observations de plusieurs espèces par un observateur donné et à un endroit donné ; cet événement est identifié dans le jeu de données par un code d'identification unique. Cette structure a pour but d'encoder les observations des listes complètes et fixes comme des observations isolées (i.e. données non-agrégées, une espèce par liste correspond à une seule observation), ceci afin d'assurer une compatibilité entre les différents sources de données (EBCC, 2016).

L'EBP ayant pour but de quantifier les changements saisonniers dans la distribution et la répartition des espèces (Gargallo et al., 2014), cette base de données constitue le support idéal pour quantifier la dynamique de migration des oiseaux migrateurs européens. Dans cette optique, nous avons utilisé les données contenue dans ce portail pour estimer la durée du retour de la migration à l'échelle de l'aire de nidification des espèces en Europe. Nous avons extrait aussi bien les données issues des observations isolées que celles des listes d'observations. Bien que de nombreux auteurs pointent les limites des observations isolées et préconisent l'emploi de protocoles structurés sous forme de listes (La Sorte et al., 2018; Sullivan et al., 2014), l'EBP ne contient pas suffisamment de listes complètes d'observations que pour restreindre l'analyse à cette seule source de données. De plus, la couverture géographique est restée longtemps restreinte à certains pays : jusqu'en 2016, des données de listes complètes n'étaient disponibles en faible nombre que pour 14 des pays couverts également par le programme PECBMS. La couverture géographique de ces listes complètes a par la suite augmenté très progressivement. A l'heure actuelle, aucune donnée de ce type n'est encore disponible pour la Suède, la Norvège et la Finlande, les autres pays ayant une couverture géographique assez variable.

### c) Données sur la distribution des espèces

Les données de répartition des espèces fournies par BirdLife International (BirdLife International and Handbook of the Birds of the World, 2019) consistent en des cartes de distribution qui indiquent, sous forme de polygones, la limite des aires de répartition des différentes espèces au niveau mondial. Ces cartes ont été profondément révisées durant la période 2014-2017 par l'équipe de rédaction du « Handbook of the Birds of the World » en utilisant des sources très variées. Depuis lors, ces cartes sont mises à jour tous les ans par l'association BirdLife International afin de refléter les dernières mises à jour taxonomiques ou des changements dans la répartition de certaines espèces (BirdLife International et Handbook of the Birds of the World, 2019).

Dans cette étude, nous avons extrait de ces cartes les polygones représentant les aires de nidification et les aires d'hivernage de chaque espèce. Ces informations nous ont permis de calculer plusieurs variables que nous détaillerons dans les prochaines sections.

Précisons que le présent travail n'exploite pas les données du nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs d'Europe (EBBA2) réalisé par l'EBBC (Keller et al., 2020) car sa parution très récente (Décembre 2020) ne nous a pas donné le temps d'exploiter les données qu'il contient.

#### d) Données de terrain sur la pie-grièche écorcheur

Un dernier jeu de données fut produit en réalisant des observations de terrain et en se focalisant sur l'étude de la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*). L'objectif de cette partie était de déterminer le lien entre le succès reproducteur des individus et leur phénologie de retour de migration. Cette approche se focalisant sur les individus était un complément à notre étude à l'échelle des populations européennes. Brièvement, ce protocole d'observation se structurait en 3 parties : l'étude du retour de migration, la recherche des nids et le suivi du succès reproducteur.

Le retour de migration fut étudié durant la période Avril-Mai 2020. Les sites d'études correspondent à 3 localités situées dans la région de Fagne-Famenne (Wallonie, Belgique) : les sites de Feschaux, Lessive et Honnay (Annexe 3). Ces sites ont été choisis sur base des données disponibles sur le portail Observations.be (Natagora, 2020) et de suivis réalisés par l'association Natagora en 2019 (Paquet et al., 2020). Ces données ont été complétées par des données issues d'orthophotos permettant de déterminer la présence d'habitats favorables et d'un repérage sur le terrain pour confirmation.

Pour chaque site, 15 transects ont été délimités afin de couvrir des zones caractérisées par des types de gestions différentes (i.e. réserves naturelles, Natura 2000, hors réserve). Chaque transect fut effectué sur une période de 8 minutes durant lesquelles l'observateur indiquait tous les individus observés, et ce quel que soit la distance. La position de chaque oiseau observé était encodée dans un système GPS (application Input (Lutra Consulting, 2020) reliée à l'extension Mergin du logiciel QGIS) afin de délimiter les différents cantons et d'éviter les doubles comptages. Des informations complémentaires telles que le comportement des individus, le sexe et des paramètres météorologiques ont également été consignées. Au total, 2 sites étaient visités par jour en alternant l'ordre de passage des transects au sein d'un site et en alternant l'ordre de passage des 3 sites.

Par la suite, le protocole fut complété par la recherche des nids sur les territoires de reproduction et la caractérisation du succès reproducteur des nichées. La recherche des nids s'est étalée de fin Mai à début Août et consistait en une recherche manuelle dans les haies et/ou buissons d'épineux. Pour chacun des nids, l'observateur encodait des informations comprenant la localisation précise du nid, le type de matériaux employé, le support végétal du nid ainsi que des éventuelles traces de prédation. Une fois les nids localisés avec succès, l'observateur contrôlait tous les 7 jours l'état de la nichée afin de déterminer le succès/échec de la nichée. Lorsque cela fut possible, l'observateur encodait la date présumée de ponte ou d'éclosion des œufs et/ou la date de prédation présumée de la nichée. En collaboration avec l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB), les jeunes poussins survivants étaient bagués à l'âge de 7 jours.

Enfin, chaque nichée était contrôlée minimum 10 jours après le baguage afin d'observer la présence de jeunes à l'envol. La nichée était considérée comme un succès si au moins un jeune avait été détecté à la vue et entendu par l'observateur dans le canton ou sur un site de nourrissage proche.

Note : Dans la suite du présent travail, nous ne nous concentrerons que sur les analyses des jeux de données à l'échelle européenne. Ce choix est une conséquence de la mise à disposition tardive des données de l'EuroBirdPortal en raison de la pandémie de Covid-19. Même si nous n'avons pas eu l'occasion d'analyser les données récoltées, cette courte section visait ici à détailler la méthode que nous avons employée sur le terrain dans le but initial d'analyser le lien entre dynamique de migration et succès reproducteur à l'échelle individuelle.

## 2) Sélection des espèces et caractérisation de la stratégie migratoire

### a) Sélection des espèces

Afin de déterminer quelles espèces pouvaient être incluses dans notre analyse, nous avons procédé à une phase de sélection en plusieurs étapes. La sélection s'est basée sur une liste des espèces présentes sur le territoire de l'Union Européenne publiée en Août 2018 (European Commission, 2020).

Par la suite, nous avons restreint cette liste aux 170 espèces couvertes par le programme PECBMS (Voříšek et al., 2020). Enfin, nous avons sélectionné les espèces qui répondaient de manière cumulative aux critères exposés ci-dessous, en nous basant sur les informations fournies par les cartes de distribution de BirdLife International (BirdLife International et Handbook of the Birds of the World, 2019) et sur une liste des migrateurs Afro-Paléarctiques (Walther, 2005) :

- Statut migratoire en Europe : L'étude porte uniquement sur les oiseaux migrateurs. Les espèces ayant le statut de sédentaire ont donc été exclues.
- Migrateurs en haute mer (i.e. pélagiques) : L'étude ne se focalise que sur les espèces migratrices terrestres. Toutes les espèces partiellement ou totalement pélagiques ont donc été exclues.
- Proportion de la zone de résidence en Europe : Pour les migrateurs partiels, nous avons exclu les espèces dont le comportement migratoire est très peu marqué en Europe. En pratique, les espèces dont plus de 90 % de l'aire de répartition correspondait à des régions où l'espèce est présente toute l'année ont été exclues.
- Statut de reproduction en Europe : Pour que les données PECBMS soient représentatives, on exclut toutes les espèces dont l'aire de nidification en Europe est considérée comme marginale par rapport à leur aire de nidification globale.

Au total, 123 espèces couvertes par le programme PECBMS répondent à ces critères, dont 62 sont couvertes également par le programme EBP. Notre analyse se focalise donc sur ces 62 espèces (cf. Annexe 2).

## b) Caractérisation de la stratégie de migration

Pour chaque espèce retenue pour l'analyse, nous avons déterminé la stratégie de migration en faisant la distinction entre les migrateurs totaux et les migrateurs partiels.

Pour rappel, nous pouvons qualifier une espèce de migratrice partielle si des individus ou des populations migrent de façon saisonnière alors que d'autres individus ou populations ne migrent pas (Chapman et al., 2011). En théorie, cette définition implique que nous devrions obtenir des informations précises sur le comportement migratoire de tous les individus d'une espèce pour déterminer sa stratégie de migration. En pratique, ce type d'information ne peut être fournie via les technologies actuelles, ce qui implique d'employer des variables « proxy » afin de guider notre choix. Nous suivons ici la méthode proposée par Gilroy *et al* (2016) qui définit les migrateurs partiels comme étant des espèces dont les aires de nidification et d'hivernage se chevauchent au cours des saisons. Cette caractéristique peut se mesurer facilement sur base des cartes de distribution de BirdLife International en considérant que les zones où l'espèce est visible durant toute l'année correspondent à ces zones de chevauchement (BirdLife International et Handbook of the Birds of the World, 2019).

Cette approche souffre de quelques limitations. En effet, cette approche peut nous amener à inclure parmi les migrateurs partiels des espèces ayant une dynamique de migration « en chaîne » (Gilroy et al., 2016; Nilsson et al., 2008). Ces espèces ont la particularité d'échelonner leurs zones d'hivernage et de nidification à des latitudes différentes. De ce fait, des populations vivant dans des zones de moyennes latitudes et migrant plus au sud peuvent se faire « remplacer » durant l'hiver par l'arrivée de populations nordiques. Par conséquent, un chevauchement entre les aires de nidification et d'hivernage peut apparaître même si les populations de l'espèce ne contiennent pas d'individus strictement sédentaires (Nilsson et al., 2008).

Enfin, une vision totalement binaire de ce critère (absence/présence de chevauchement) peut nous amener à inclure dans les migrateurs partiels des espèces dont le chevauchement représente une partie très limitée, voire anecdotique, de l'aire de répartition. C'est pourquoi nous avons exclu de cette catégorie toutes les espèces dont le chevauchement entre les aires de reproduction et d'hivernage était inférieur à 5% de la surface de l'aire de nidification européenne (restreinte aux pays couverts par le programme PECBMS ; voir section 3 ci-

dessous). Sur les 62 espèces que compte notre jeu de données, nous avons classé 29 d'entre-elles comme migratrices partielles et 33 comme migratrices totales (cf. Annexe 2).

### 3) Traitement préalable des données géographiques

#### a) Analyse des cartes de distribution

Sur base des cartes de distribution, nous avons calculé plusieurs variables nous permettant de caractériser plus finement le comportement migratoire de chaque espèce.

Nous avons tout d'abords restreint nos cartes à la partie ouest de l'Eurasie, à l'Afrique et au Moyen-Orient en ne prenant en compte que les aires de nidification et d'hivernage situées à l'ouest du méridien 52°E (Gilroy et al., 2016). Cette méthode se justifie par le fait que les populations européennes des 62 espèces retenues pour l'analyse sont toutes des migratrices Afro-Paléarctiques. Comme nous analysons ici les tendances des populations nicheuses en Europe et que ces populations européennes migrent en hiver vers l'Afrique, il s'est avéré nécessaire d'exclure la partie asiatique des aires de répartition de ces espèces. Dans le cas particulier de l'aire de nidification, nous avons également restreint cette aire aux pays participant au programme PECBMS, afin d'assurer une cohérence entre les échelles spatiales de nos différentes sources de données. Les fichiers au format « shapefile » pour chaque pays proviennent de la base de données GADM (Global Administrative Areas, 2020).

Sur cette base, nous avons calculé la surface des aires de nidification et d'hivernage pour chaque espèce, incluant la surface de la zone de chevauchement pour les migrateurs partiels. Enfin, nous avons également calculé la distance de migration pour chaque espèce. Cette distance fut calculée comme la plus courte distance « à vol d'oiseaux » entre le centroïde de l'aire de nidification et celui de l'aire d'hivernage. L'ensemble de ces procédures ont été réalisées en utilisant le logiciel QGIS 3.12 (QGIS.org, 2020) et un système de projection géographique en degré décimal avec comme référence le datum géodésique World Geodetic System 1984 (WGS84).

## b) Caractérisation de la phénologie de migration

Sur base des données de l'EuroBirdPortal, nous avons construit des modèles permettant de caractériser la phénologie de migration des espèces pour la période 2010-2019. Ces modèles ont pour but d'estimer la durée du retour de migration à l'échelle de l'aire de nidification. Cette restriction a pour but de déterminer si le retour de migration des espèces est synchronisé sur l'ensemble de l'aire de nidification, ce qui se traduirait par une durée de migration globalement courte. Cette procédure nécessitait une phase préalable de préparation du jeu de données que nous détaillons ci-dessous.

### i. Préparation des données

Le jeu de données à tout d'abord été restreint aux territoires couverts par le programme PECBMS. Les observations de l'EBP ont la particularité d'être référencées spatialement selon une grille ETRS89-LAEA et comprenant des carrés de 10X10 km de côté (EEA, 2017b). En utilisant la même grille, nous avons sélectionné les carrés couvrant uniquement les pays et territoires couverts par le programme PECBMS en nous basant sur le code unique des carrés.

Ensuite, nous avons exclu toutes les listes fixes d'observations qui ne recouvraient pas les espèces d'intérêt ou qui ne recouvraient que partiellement la liste d'espèces. Ces listes fixes correspondent à des programmes de surveillance spécifiques réalisés par des partenaires de l'EBP. La plupart d'entre eux couvrent des programmes issus du portail Trektellen (voir <https://www.trektellen.org/>) et des suivis locaux effectués en Roumanie et encodés via le portail OpenBirdMaps (voir <https://openbirdmaps.ro/>). Les protocoles exclus comprenaient principalement des projets de surveillance d'espèces ne faisant pas partie des espèces couvertes par l'EBP mais pour lesquels des observations isolées des espèces sélectionnées étaient renseignées (e.g. projet de surveillance d'espèces rares et/ou localisées, comptage d'espèces pélagiques, etc.). Nous avons également exclu des protocoles se focalisant sur certains groupes d'espèces mais dont la liste des espèces cibles n'était pas disponible (e.g. suivis des oiseaux nocturnes, recensement des oiseaux de jardins, etc.). Nous avons également exclu des protocoles pertinents pour certaines des espèces reprises dans l'analyse (i.e. recensement des oiseaux d'eau, comptages spécifiques aux rapaces) car ces projets recouvraient un nombre d'observations assez faible. De plus, ceci nous permettait de travailler sur un jeu de données

plus homogène à l'échelle continental et valable pour toutes les espèces, ce qui facilitait l'analyse ultérieure des données.

Nous avons aussi modifié le jeu de données en agrégeant toutes les données journalières en données hebdomadaires, en nous basant sur la date d'encodage de chaque observation. Cette procédure se justifie par la grande prévalence de données agrégées par semaine pour la période 2010-2016. De plus, ces données hebdomadaires ne peuvent pas être supprimées car elles concernent une partie non-négligeable de l'Europe et couvrent également une longue période de temps pour certains pays. Jusqu'en 2016, les données journalières n'étaient disponibles que pour 17 des pays couverts également par le programme PECBMS. Par la suite, nous avons calculé le jour julien correspondant à chaque événement en nous basant sur la date des observations. Pour les observations hebdomadaires préalablement présentes, le jour julien correspond au jour de la date d'encodage des données. Pour les données journalières agrégées, le jour julien correspond à celui du premier jour de la semaine correspondante.

Enfin, nous avons converti les coordonnées géographiques de chaque observation selon la projection LAEA afin d'assurer une cohérence avec la projection de la grille européenne. Les observations ont également été converties en présence/absence pour chaque espèce. Nous ignorons ici l'abondance des espèces car le nombre d'individus recensé est un paramètre manquant pour de nombreuses observations du jeu de données.

Toutes les analyses ont été réalisées en utilisant le logiciel R 3.6.1 (R Core Team, 2019) ainsi que les packages 'data.table' (Dowle et Srinivasan, 2019), 'sf' (Pebesma, 2018) et 'tidyr' (Wickham et Henry, 2019).

## ii. Construction des modèles de phénologie

Le modèle employé pour caractériser la phénologie de la migration est un modèle additif généralisé (GAM) de type logistique (Wood, 2017), que nous pouvons écrire de la manière suivante :

$$\text{Espèce} \sim f(\text{jour julien}) + f(\text{centroid}_x, \text{centroid}_y) + R_{tot} + f(\text{année})$$

où *Espèce* correspond à la présence/absence de l'espèce cible à un moment donné et au sein de son aire de nidification,  $f(\text{jour julien})$  est un paramètre de lissage pour le jour julien,  $f(\text{centroid}_x, \text{centroid}_y)$  correspond à un paramètre de lissage pour la localisation de l'observation et  $f(\text{année})$  correspond à un paramètre de lissage pour l'année. Quant au  $R_{tot}$ , il représente le nombre total d'observateurs ayant vu l'espèce dans un même carré de 10X10 km et à la même date (observations isolées) ou le nombre total d'espèces renseignées dans une même liste d'observation (liste complète/fixe). Comme nous l'avons indiqué précédemment, ces modèles ont été construits pour chaque espèce en ne prenant en compte que les observations situées au sein de l'aire de nidification des espèces. Nous avons uniquement couvert la période temporelle du 1<sup>er</sup> jour (début janvier) au 190<sup>ème</sup> jour julien (fin juin) afin de ne calculer nos courbes que pour la période printanière.

Par la suite, nous avons extrait les prédictions du modèle afin de construire des courbes indiquant la probabilité de détection (défectabilité) des espèces en fonction du jour de l'année (Figure ). La présence du paramètre de lissage pour la localisation implique que le modèle fournit des prédictions en un point que nous devons spécifier. A l'aide du logiciel QGIS 3.12, nous avons sélectionné pour chaque espèce un lot de 10 points aléatoires localisés dans l'aire de nidification des espèces et comparé les prédictions obtenues. Ces prédictions ont été extraites en ignorant le paramètre  $f(\text{année})$  afin d'obtenir des résultats combinés pour la période de 10 ans. Les résultats de cette procédure ont montré que le profil des courbes construites sur base de ces points reste identique et ce quelle que soit la localisation choisie.

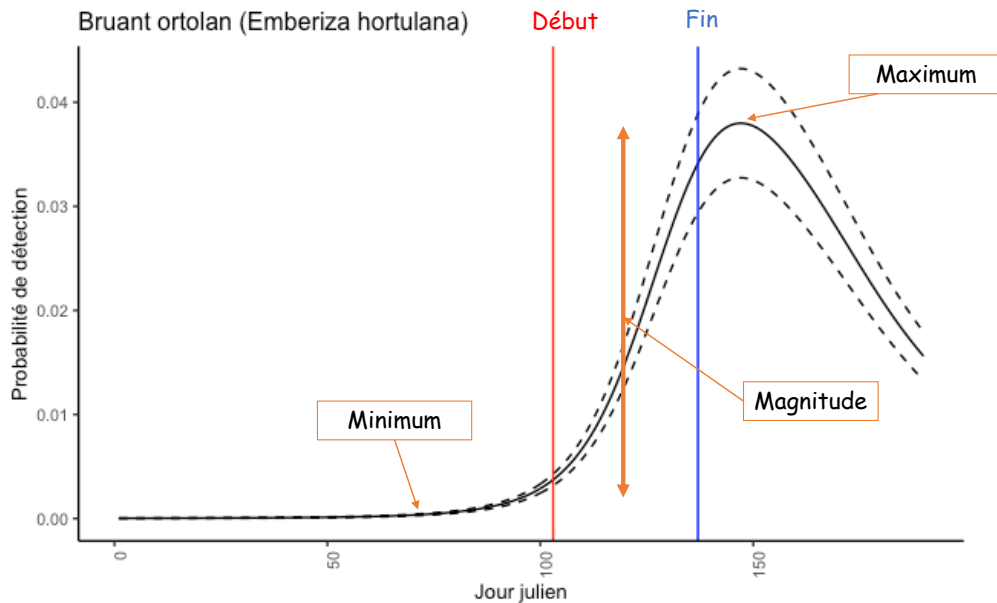


Figure 9 Illustration d'une courbe de phénologie. Le graphique représente la courbe estimée pour le bruant ortolan (*Emberiza hortulana*). Les éléments importants pour l'interprétation de ces courbes sont indiqués. Voir texte pour une description complète.

Par soucis de simplicité, nous avons donc employé uniquement les prédictions calculées pour le centroïde de l'aire de nidification de chaque espèce. Pour les espèces dont le centroïde se situait en dehors de l'aire de nidification (i.e. aires disjointes, distribution autour de la Mer Baltique), nous avons utilisé la prédiction pour le point le plus proche du centroïde et localisé à l'intérieur de l'aire de nidification.

Enfin, nous avons calculé la durée totale de migration en nous basant sur la magnitude de la migration pour chaque espèce (Figure 9). Nous définissons cette grandeur comme la différence entre la valeur maximale de détectabilité d'une espèce et la valeur minimale telles que calculées par le modèle. Le calcul du minimum ne prenait en compte que les valeurs correspondant aux jours juliens précédant celui de la valeur maximale, afin de tenir compte de la baisse importante de la détectabilité en été pour de nombreuses espèces. Le début et la fin de la migration ont été définies respectivement comme les dates correspondant aux prédictions du modèle calculées ci-dessous:

- Début = minimum de détectabilité + 10% de la magnitude
- Fin = maximum de détectabilité – 10% de la magnitude

Cette définition permettait en outre d'obtenir un calcul standardisé pour chaque espèce.

Le processus de modélisation fut réalisé à l'aide du package R 'mgcv' (Wood, 2017). En outre, les GAM furent calculés en ayant recours au superordinateur « Hercules2 » qui est une ressource fournie par la « Plateforme Technologique de Calcul Intensif » de l'Université de Namur (PTCI ; voir <http://www.ptci.unamur.be>). Cette plateforme est membre du « Consortium des Équipements de Calcul Intensif »<sup>1</sup> (CÉCI ; voir <http://www.ceci-hpc.be>).

Ces modèles de phénologie ont été mis au point grâce à une collaboration avec des chercheurs membres du British Trust for Ornithology (BTO ; voir <https://www.bto.org/>). En particulier, ces modèles ont été mis au point par Mme Jennifer Border dans le cadre d'un projet de recherche intitulé « Explaining and Predicting the Migration and Phenology of Europe-African Migratory Birds »<sup>2</sup> (UK Research and Innovation, 2020).

#### 4) Analyses statistiques

Les analyses statistiques consistent en une modélisation linéaire (LM) visant à déterminer quelles variables influencent les tendances de population de nos différentes espèces.

Nous avons réalisé deux modèles distincts : un modèle basé sur les tendances des populations mesurées sur le long terme et un autre modèle basé sur les tendances calculées sur la période 2008-2017. La sélection des modèles pour chaque tendance de population s'est faite en nous basant sur le critère d'information d'Akaike (AIC) de chaque modèle. Plus précisément, nous avons calculé pour chaque modèle leurs AICc et AICw et nous avons classé ces modèles du niveau d'AICc le plus faible au niveau le plus élevé (Zuur et al., 2007). Cette méthode permet de partir d'un modèle « complet » comprenant l'ensemble de nos variables, ainsi que des éventuelles interactions qui feraient sens sur le plan biologique. L'algorithme calcule l'AICc du modèle complet ainsi que toutes les combinaisons de modèles emboîtés, c'est à dire des modèles reprenant une ou plusieurs variables reprises dans le modèle complet. Cette méthode prend également en compte l'existence d'un modèle nul qui correspond à un modèle linéaire ne prenant en compte aucune des variables du modèle complet (modèle ne reprenant qu'un intercepte) (Zuur et al., 2007).

---

<sup>1</sup> Financé par le Fonds de la Recherche Scientifique de Belgique (F.R.S.-FNRS) sous la convention n° 2.5020.11 et par la Région Wallonne.

<sup>2</sup> Financé par le Natural Environment Research Council (NERC) sous la convention NE/T001070/1.

Le modèle complet comprenait les termes suivants :

$$\textit{tendance}_{PECBMS} \sim \textit{durée} + \textit{strategie} + \textit{durée} * \textit{strategie} + A_{\textit{nidification}} + A_{\textit{hivernage}} + \textit{distance}$$

où pour chacune des espèces  $\textit{tendance}_{PECBMS}$  correspond aux tendances des populations (soit sur le long terme, soit sur 10 ans),  $\textit{durée}$  correspond à la durée de migration estimée par nos GAM,  $\textit{strategie}$  correspond à la classification entre les migrateurs partiels et les migrateurs totaux,  $\textit{durée} * \textit{strategie}$  correspond à l'interaction entre la durée et la stratégie,  $A_{\textit{wintering}}$  est la surface de l'aire d'hivernage,  $A_{\textit{nidification}}$  celle de l'aire de nidification et où  $\textit{distance}$  correspond à la distance aux centroïdes entre l'aire de nidification et l'aire d'hivernage. Ce modèle ne prend pas en compte la classification des habitats par espèce car la liste des espèces sélectionnées était très largement dominée par des espèces généralistes. L'introduction de cette variable aurait donc conduit à des comparaisons biaisées vu le faible nombre d'espèce dans certaines catégories (en particulier l'habitat forestier).

Au vu du faible nombre d'espèces de notre analyse, nous avons également testé des modèles plus simples en séparant les espèces du jeu de données en fonction de leur stratégie de migration. Le processus de sélection des modèles a suivi les mêmes étapes que pour l'analyse du jeu de données complet. Le modèle complet correspondant pour les deux stratégies est le suivant :

$$\textit{tendance}_{PECBMS} \sim \textit{durée} + A_{\textit{nidification}} + A_{\textit{hivernage}} + \textit{distance}$$

où  $\textit{tendance}_{PECBMS}$  correspond aux tendances des populations (soit sur le long terme, soit sur 10 ans),  $\textit{durée}$  correspond à la durée de migration,  $A_{\textit{nidification}}$  à la surface de l'aire de nidification,  $A_{\textit{hivernage}}$  à la surface de l'aire d'hivernage et où  $\textit{distance}$  correspond à la distance aux centroïdes entre l'aire de nidification et l'aire d'hivernage.

Enfin, nous avons également réalisé des graphiques diagnostiques des modèles retenus afin de caractériser la fiabilité de ceux-ci. En particulier, cette étape permettait de déterminer si le jeu de données contenait des valeurs pouvant être qualifiées de valeurs extrêmes (*Outliers*) et si ces outliers étaient susceptibles d'impacter les résultats. Nous considérons comme « outliers » des

espèces dont les tendances de population sont très différentes de la moyenne (en général, supérieures à deux fois l'écart-type) ou pour lesquels un effet levier non-négligeable est détecté (effet levier  $\geq 0.5$ ). Pour tenir compte de ces effets, nous avons réitéré le processus de sélection des modèles en excluant ces espèces « outliers » et nous avons comparé les résultats avec ceux issus du jeu de données reprenant toutes les espèces.

Tous les calculs de ce processus d'inférence multi-modèles furent réalisés en utilisant le packages R 'MuMIn' (Bartoń, 2020).

# Chapitre 3 : Résultats

## 1) Prédictions des modèles de phénologie

Les résultats des modèles de phénologie basés sur les données de l'EuroBirdPortal caractérisent la dynamique de migration prénuptiale des différentes espèces d'oiseaux. Leurs résultats sont contrastés et dépendent de la stratégie des espèces analysées. Nous présentons ici quelques exemples illustratifs (cf. Annexe 5).

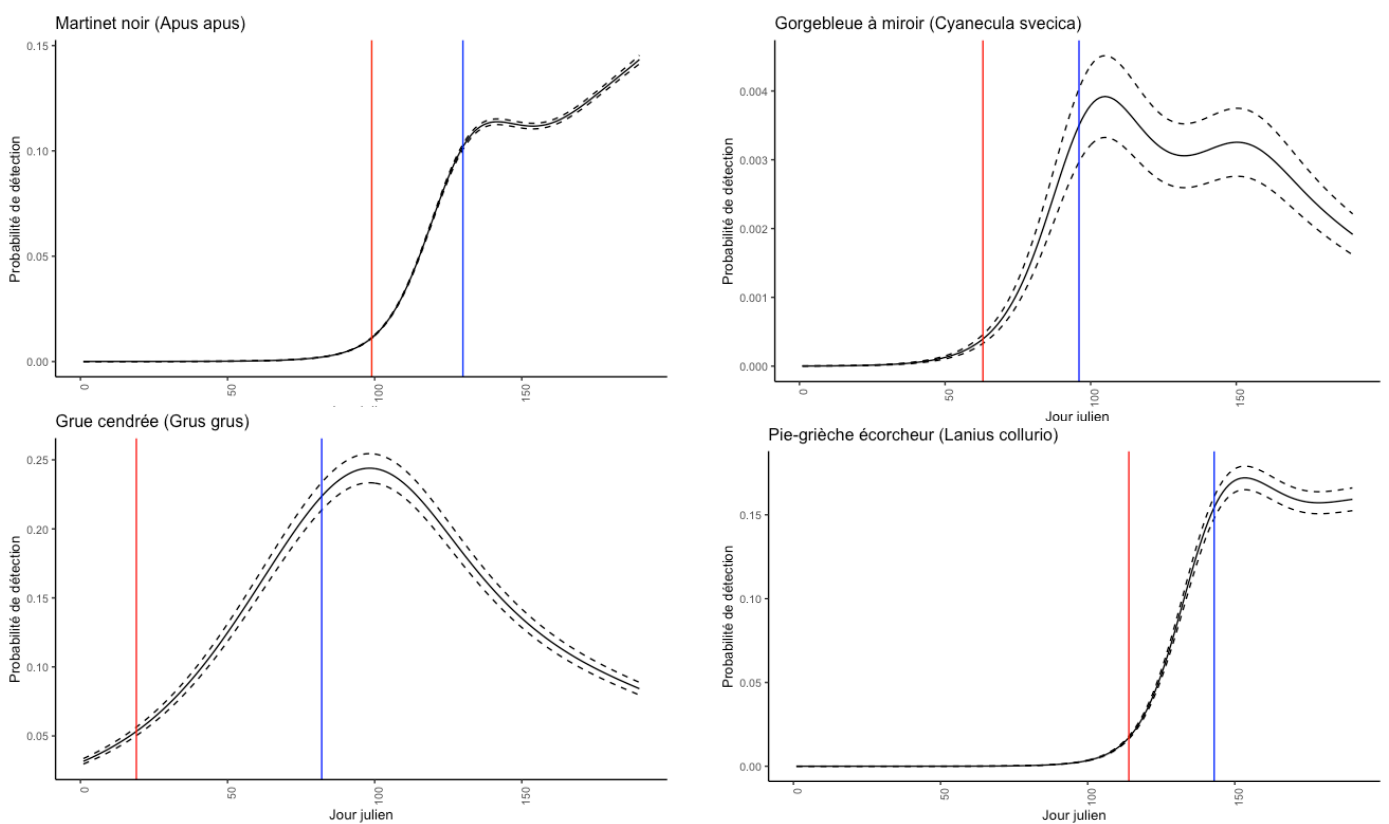


Figure 10 Exemples de courbes de phénologie (probabilité de détection au cours de la saison) pour 4 espèces migratrices totales : le martinet noir, la gorgebleue à miroir, la grue cendrée et la pie-grièche écorcheur. Les courbes en traits pointillés représentent les limites inférieures et supérieures de l'intervalle de confiance à 95%. Les droites verticales rouges et bleues indiquent respectivement la date estimée du début et de la fin de la période de migration. Le jour julien 0 correspond au 1<sup>er</sup> Janvier.

La Figure 11 montre les courbes calculées pour 4 espèces classées comme migratrices totales : le martinet noir (*Apus apus*), la gorgebleue à miroir (*Cyanecula svecica*), la grue cendrée (*Grus grus*) et la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*).

Ces courbes mettent en évidence une augmentation très importante de la détectabilité des espèces au cours du temps, le rythme de cet accroissement étant variable d'une espèce à l'autre

en fonction de leur timing de migration. Dans cet exemple, le martinet effectue son retour de migration en 31 jours (laps de temps entre les droites verticales rouges et bleues), alors que la gorgebleue et la pie-grièche l'effectuent respectivement en 33 et 29 jours. Dans le cas particulier de la grue cendrée, le modèle indique une augmentation presque linéaire de la détectabilité dès les premiers jours de l'année. Le modèle semble donc indiquer un étalement important du retour de la migration sur une période de 63 jours. La courbe de phénologie de la grue cendrée apparaît comme très similaire à celles de nombreuses espèces migratrices partielles, dont certaines sont présentées à la Figure 11.

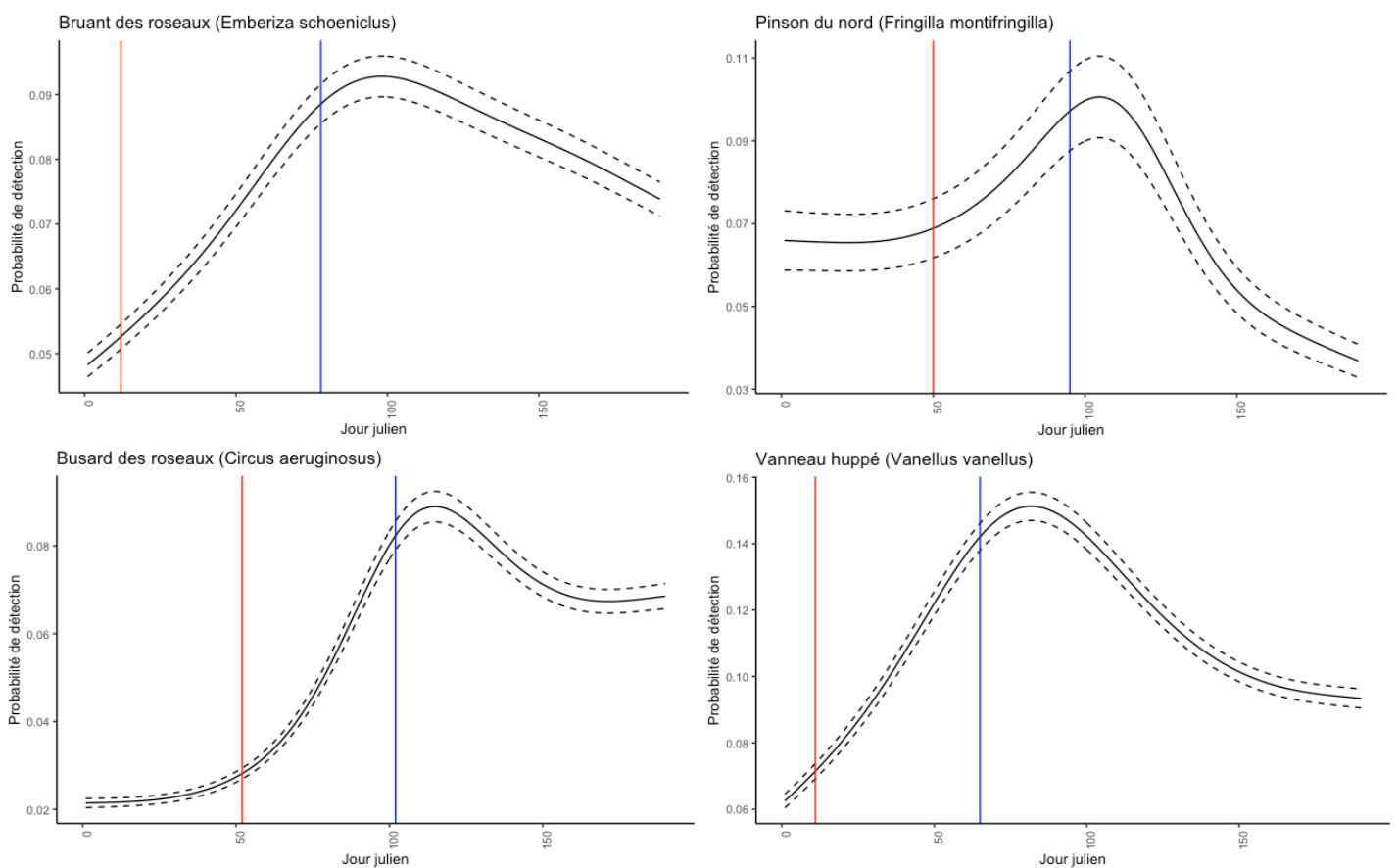


Figure 11 Exemples de courbes de phénologie (probabilité de détection au cours de la saison) pour 4 espèces migratrices partielles : le bruant des roseaux, le pinson du nord, le busard des roseaux et le vanneau huppé. Les courbes en traits pointillés représentent les limites inférieures et supérieures de l'intervalle de confiance à 95%. Les droites verticales rouges et bleues indiquent respectivement la date estimée du début et de la fin de la période de migration. Le jour julien 0 correspond au 1<sup>er</sup> Janvier.

Une fois le pic de détectabilité passé, le comportement de la courbe varie très fortement d'une espèce à l'autre, la détectabilité pouvant fluctuer, baisser très fortement ou atteindre un plateau. Dans le cas particulier du martinet, la détectabilité a tendance à augmenter (Figure 10).

Nous pouvons constater que le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) et le vanneau huppé (*Vanellus vanellus*) montrent une évolution assez similaire de leur détectabilité et qui rappelle

la courbe de la grue (Figure 11). Pour le pinson du nord (*Fringilla montifringilla*), la courbe part d'un plateau pour atteindre un pic vers le 100<sup>ème</sup> jour julien. Enfin, le profil de courbe pour le busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) n'est pas sans rappeler celui de certains migrateurs totaux. Ces 4 exemples montrent que les prédictions issues de nos modèles de phénologie peuvent varier assez fortement au sein du groupe des migrateurs partiels.

Pour 7 espèces migratrices partielles, les résultats obtenus ne nous ont pas permis d'estimer la durée du retour de migration. Il s'agit principalement d'espèces pour lesquelles la détectabilité décroît durant la période printanière ou dont le profil de courbe est particulièrement difficile à interpréter. La Figure 12 illustre les résultats obtenus pour 4 de ces espèces : le jaseur boréal (*Bombycilla garrulus*), le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), le tarin des aulnes (*Spinus spinus*) et la grive litorne (*Turdus pilaris*).

Par conséquent, ces 7 espèces furent exclues des analyses statistiques. Le jeu de données final comprend donc 55 espèces, dont 33 migratrices totales et 22 migratrices partielles.

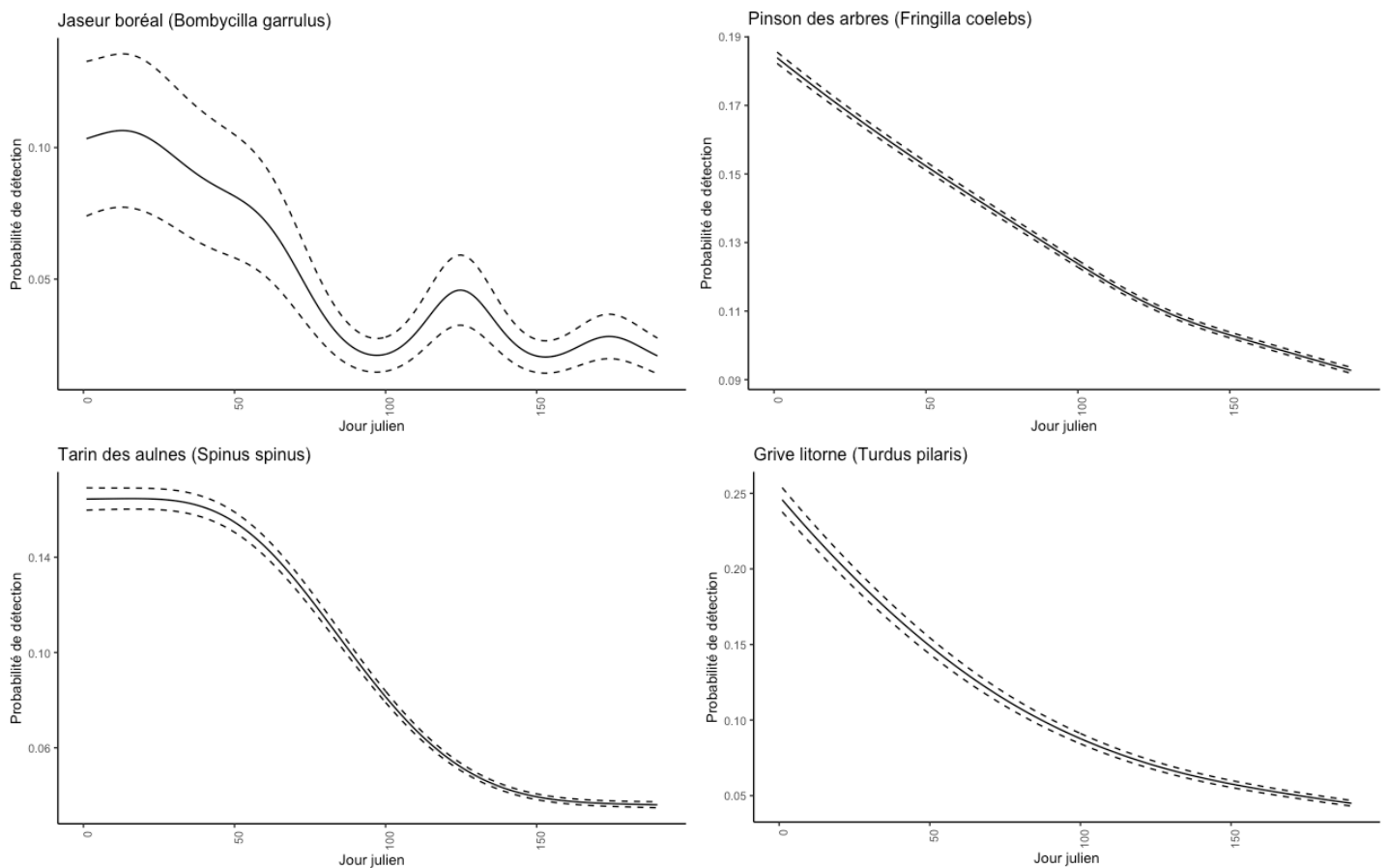


Figure 12 Exemples de courbes de phénologie (probabilité de détection au cours de la saison) ne montrant pas de résultats probants pour 4 espèces : le jaseur boréal, le pinson des arbres, le tarin des aulnes et la grive litorne. Ces courbes ne permettent pas d'estimer le retour de migration pour ces espèces. Le jour julien 0 correspond au 1<sup>er</sup> Janvier.

## 2) Effets de la dynamique de migration sur les tendances des populations

L'objectif de cette analyse est d'identifier, au moyen d'une sélection de modèles basé sur les AICc, les variables ayant un effet sur la dynamique des populations d'oiseaux migrateurs, en particulier l'effet de la durée de la migration pré-nuptiale. Nous présentons séparément les résultats de l'inférence pour les tendances à long terme et les tendances calculées sur 10 ans par le programme PECBMS. Pour chaque inférence, nous présentons les résultats sur des jeux de données « complets » ou « réduits ». Nous entendons par « complets » des jeux de données reprenant toutes les espèces pour lesquelles nous avons pu estimer la durée de migration (N=55). Les jeux de données « réduits » correspondent à des jeux de données où certaines espèces ont été retirées car elles représentaient des valeurs extrêmes pour les tendances de populations (*outliers*). Dans certains cas, ces espèces constituaient également des points leviers susceptibles d'influencer grandement les résultats de la modélisation (effet levier  $\geq 0.5$ ).

### a) Modélisation pour les tendances à long terme

Qu'il s'agisse du jeu de données complet ou réduit, la sélection des modèles identifie la stratégie de migration comme une variable explicative importante à prendre en compte (Tableau1). En particulier, des tendances de population plus élevées sont associées aux migrateurs partiels. Les espèces considérées comme outliers incluent la grue cendrée (*Grus grus*), le busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) et la huppe fasciée (*Upupa epops*), qui se distinguent par des tendances de populations particulièrement élevées par rapport à l'ensemble des autres espèces.

Dans le cas des modèles basés sur le jeu de données complet, la surface de l'aire de nidification est une variable importante à prendre en compte et qui semble influencer négativement les tendances des populations (Tableau1 ; Figure 14E & F). Dans le cas des modèles basés sur le jeu de données réduit, cette variable disparaît et est remplacée par la distance de migration. Celle-ci influence positivement les tendances des populations mais uniquement si la stratégie de migration est inclus dans le modèle (Tableau1 ; Figure 14C & D).

Tableau 1 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations à long terme (données PECBMS). Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les modèles ayant un  $\Delta AICc$  inférieur à 2 sont montrés. Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration, la durée de la migration, la stratégie (migrateur total/partiel) et l'interaction entre la stratégie et la durée de migration. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée, le busard des roseaux et la huppe fasciée. Le modèle ayant la valeur d'AICc minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard						dl	-logLIK	AICc	$\Delta AICc$	poids AICc
nidification	distance	durée	hivernage	stratégie (partiel)	durée*stratégie					
<b>Jeu de données complet</b>										
<b>- 0.208 <math>\pm</math> 0.133</b>				<b>0.232 <math>\pm</math> 0.133</b>		<b>4</b>	<b>334.26</b>	<b>677.31</b>	<b>0.00</b>	<b>0.086</b>
				0.217 $\pm$ 0.134		3	335.53	677.53	0.22	0.077
<b>- 0.216 <math>\pm</math> 0.131</b>	0.284 $\pm$ 0.198					5	333.17	677.57	0.26	0.075
						2	336.86	677.95	0.64	0.063
	0.271 $\pm$ 0.201			0.420 $\pm$ 0.201		4	334.59	677.98	0.66	0.062
<b>- 0.191 <math>\pm</math> 0.135</b>						3	335.83	678.14	0.82	0.057
<b>- 0.245 <math>\pm</math> 0.138</b>		0.207 $\pm$ 0.138				4	334.67	678.14	0.83	0.057
<b>- 0.255 <math>\pm</math> 0.136</b>	0.308 $\pm$ 0.199	0.163 $\pm$ 0.146		0.407 $\pm$ 0.201		6	332.50	678.74	1.43	0.042
<b>- 0.241 <math>\pm</math> 0.137</b>		0.138 $\pm$ 0.147		0.184 $\pm$ 0.142		5	333.79	678.80	1.48	0.041
		0.143 $\pm$ 0.136				3	336.29	679.05	1.74	0.036
<b>Jeu de données réduit</b>										
	<b>0.401 <math>\pm</math> 0.214</b>			<b>0.631 <math>\pm</math> 0.214</b>		<b>4</b>	<b>277.38</b>	<b>563.60</b>	<b>0.00</b>	<b>0.160</b>
	0.371 $\pm$ 0.214	- 0.179 $\pm$ 0.141		0.673 $\pm$ 0.215		5	276.51	564.33	0.72	0.111
	0.533 $\pm$ 0.243		- 0.174 $\pm$ 0.153	0.694 $\pm$ 0.221		5	276.69	564.69	1.08	0.093
				0.314 $\pm$ 0.134		3	279.17	564.84	1.24	0.086
		- 0.206 $\pm$ 0.143		0.389 $\pm$ 0.142		4	278.09	565.03	1.42	0.079

Si nous ne faisons pas la séparation entre les migrateurs totaux et les migrateurs partiels, on peut observer une relation négative assez légère entre tendance des populations et distance de migration (Figure 13).

Tableau 2 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations à long terme (données PECBMS) pour les migrateurs totaux. Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les modèles ayant un  $\Delta AICc$  inférieur à 2 sont montrés. Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration et à la durée de la migration. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée et le gobemouche à collier. Le modèle ayant la valeur d'AICc minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard				dl	-logLIK	AICc	$\Delta AICc$	poils AICc
nidification	distance	durée	hivernage					
<b>Jeu de données complet</b>								
<b>- 0.285 <math>\pm</math> 0.172</b>				<b>3</b>	<b>197.89</b>	<b>402.61</b>	<b>0.00</b>	<b>0.185</b>
				2	199.29	402.98	0.38	0.154
<b>- 0.364 <math>\pm</math> 0.182</b>		0.224 $\pm$ 0.182		4	197.08	403.58	0.97	0.114
			- 0.206 $\pm$ 0.176	3	198.57	403.98	1.37	0.093
<b>- 0.267 <math>\pm</math> 0.173</b>			- 0.178 $\pm$ 0.173	4	197.32	404.06	1.46	0.090
<b>Jeu de données réduit</b>								
	<b>0.344 <math>\pm</math> 0.174</b>			<b>3</b>	<b>147.83</b>	<b>302.54</b>	<b>0.00</b>	<b>0.231</b>
	0.335 $\pm$ 0.174	- 0.193 $\pm$ 0.174		4	147.16	303.85	1.31	0.120
				2	149.78	303.99	1.45	0.112

Les résultats obtenus sont légèrement différents si nous réitérons le processus d'inférence multi-modèles en traitant les migrateurs partiels et les migrateurs totaux comme 2 jeux de données séparés. Dans le cas du jeu de données restreint aux migrateurs totaux, le modèle ayant la valeur minimale d'AICc inclut la surface de l'aire de nidification (Tableau 2 ; Figure 14E). Cette variable est remplacée par la distance de migration si nous retirons la grue cendrée et le gobemouche à collier (*Ficedula albicollis*), ces espèces ayant des tendances de populations remarquablement élevées (Tableau 2 ; Figure 14D & F). Parmi les modèles sélectionnés pour le jeu de données complet, nous pouvons noter la présence d'un modèle indiquant, en plus de la surface de l'aire de nidification, une relation positive entre la durée de la migration et les tendances des populations (Tableau 2 ; Figure 14A). Bien que ce modèle possède une valeur d'AICc plus grande que le modèle nul, son niveau d'ajustement aux données (mesuré par la log-vraisemblance ; -logLIK) est meilleur que celui du modèle nul et du modèle n'incluant que la surface de l'aire de nidification.

Un modèle analogue, remplaçant la surface de l'aire de nidification par la distance, ressort également de l'analyse pour le jeu de données réduit mais la relation entre la durée de la migration et les tendances de populations s'inverse (Tableau 2; Figure 14B).

Pour les migrateurs partiels, la distance de migration apparaît également comme une variable importante ayant un effet positif sur les tendances des populations. Néanmoins, cet effet s'estompe si nous excluons à nouveau les données pour le busard des roseaux et la huppe fasciée. Dans ce cas bien précis, aucune des variables mesurées ne semblent influencer les tendances de populations (Tableau 3).

Tableau 3 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations à long terme (données PECBMS) pour les migrateurs partiels. Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les deux premiers modèles sont repris au vu de l'augmentation rapide des valeurs de  $\Delta AICc$ . Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration et à la durée de la migration. Le jeu de données réduit exclut le busard des roseaux et la huppe fasciée. Le modèle ayant la valeur d' $AICc$  minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard				dl	-logLIK	AICc	$\Delta AICc$	poids AICc
nidification	distance	durée	hivernage					
<b><u>Jeu de données complet</u></b>								
	<b>0.465 <math>\pm</math> 0.198</b>			<b>3</b>	<b>133.29</b>	<b>273.91</b>	<b>0.00</b>	<b>0.351</b>
		0.373 $\pm$ 0.207		3	134.32	275.98	2.07	0.125
<b><u>Jeu de données réduit</u></b>								
				<b>2</b>	<b>111.64</b>	<b>227.98</b>	<b>0.00</b>	<b>0.390</b>
	0.157 $\pm$ 0.233			3	111.39	230.28	2.30	0.124

Globalement, ces résultats semblent indiquer un signal de l'effet positif de la durée de la migration pour les tendances de population des migrateurs totaux. Néanmoins, ce signal est faible et est très dépendant de l'inclusion/exclusion de certaines espèces dans l'analyse.

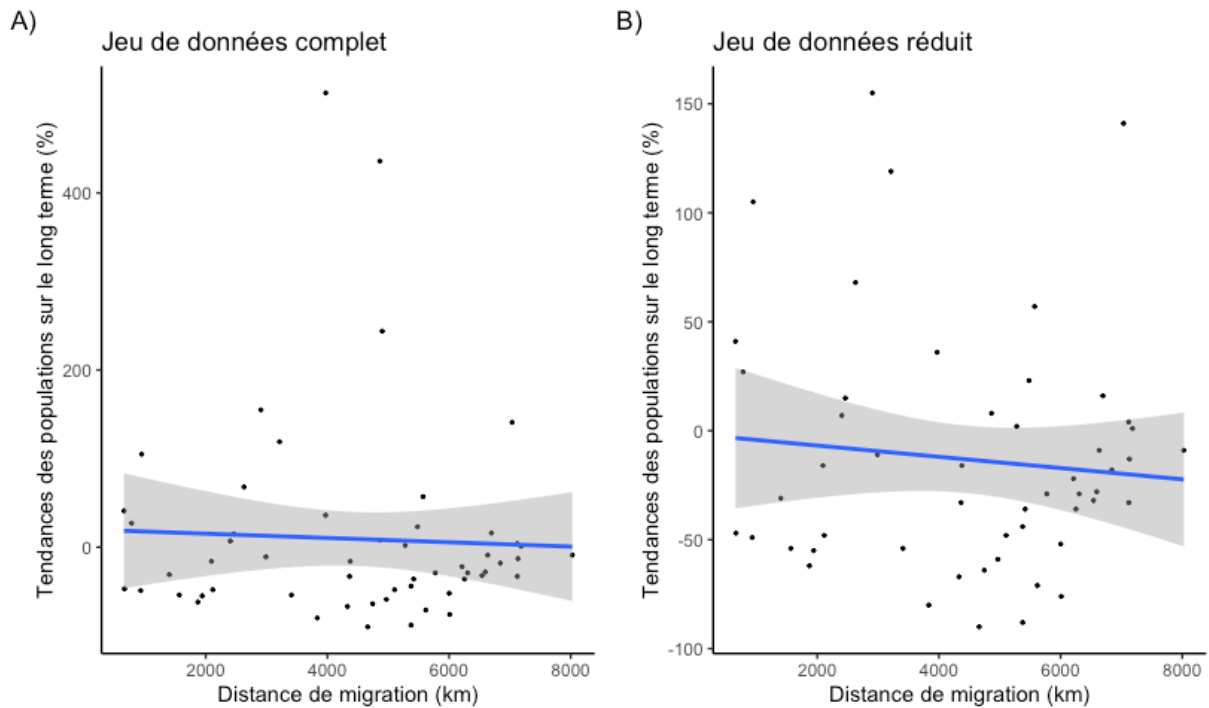


Figure 13 Relation entre la distance de migration et les tendances des populations sur le long terme (données PECBMS). La ligne continue représente la droite de régression liant ces deux variables alors que les surfaces grises représentent les intervalles de confiance à 95%. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée, le busard des roseaux et la huppe fasciée.

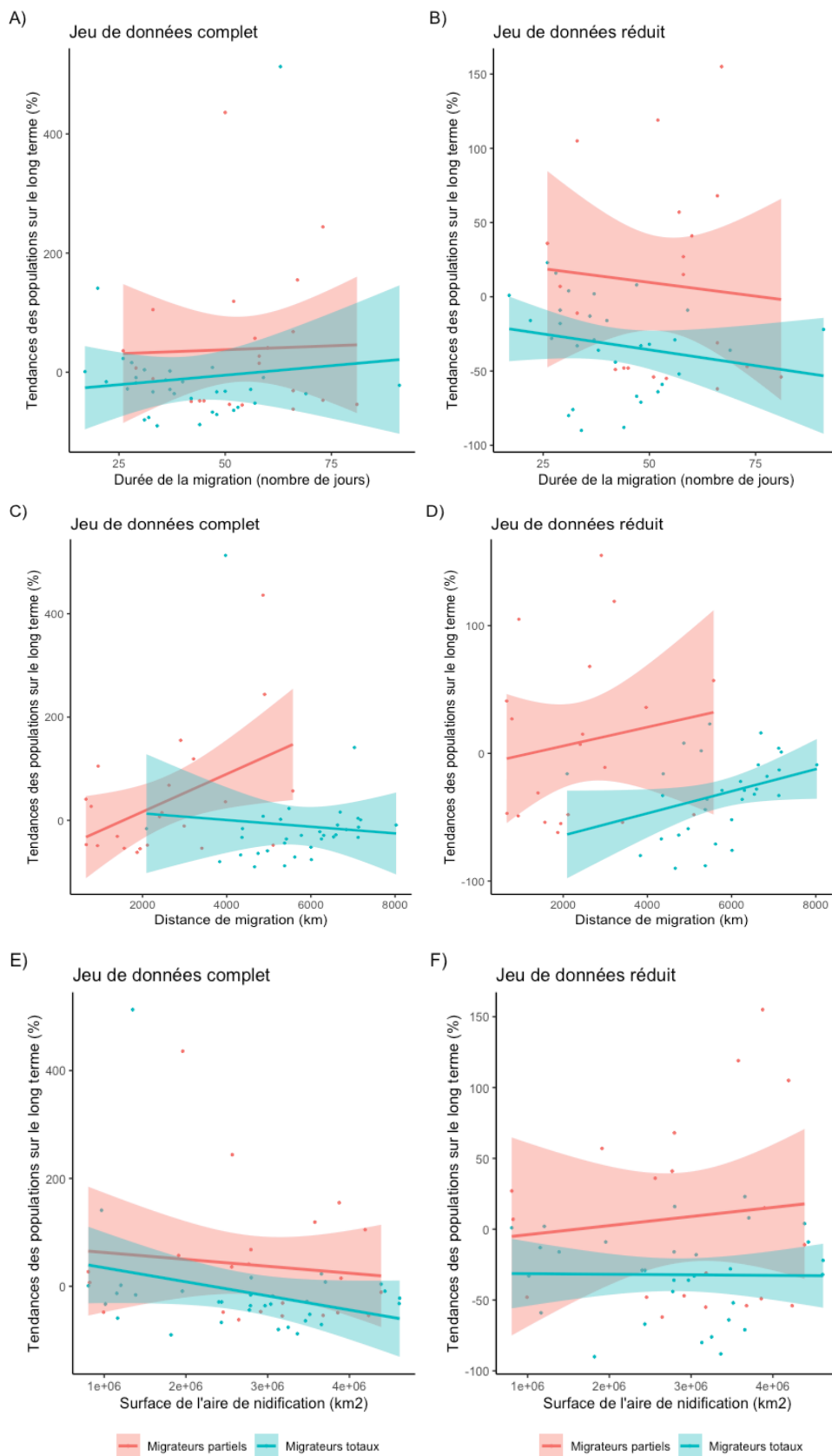


Figure 14 Relations entre les tendances des populations sur le long terme (données PECBMS) et la durée de migration (A et B), la distance de migration (C et D) et la surface de l'aire de nidification (E et F). Les droites sont séparées selon la stratégie de migration des espèces. Les lignes continues représentent les droites de régression liant ces variables alors que les surfaces colorées représentent les intervalles de confiance à 95%. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée et le gobemouche à collier pour les migrants totaux ; le busard des roseaux et la huppe fasciée pour les migrants partiels.

## b) Modélisation pour les tendances sur 10 ans (2008-2017)

L'objectif de cette section est également d'identifier les variables influençant les tendances des populations calculées sur une période de 10 ans. De manière générale, les variables mesurées ont un pouvoir prédictif bien plus limité que pour les tendances estimée à plus long terme. C'est particulièrement visible pour l'analyse du jeu de données reprenant les 55 espèces car le meilleur modèle semble correspondre au modèle nul (Tableau 4). Pour cette période d'étude, seule la grue cendrée est caractérisée par une valeur extrême pour ses tendances de population. Si nous l'excluons du jeu de données, le modèle ayant l'AICc le plus faible contient la stratégie de migration comme seule variable explicative indiquant que les migrateurs ont des tendances de populations plus favorables (Tableau 4).

Tableau 4 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations sur la période 2008-2017 (données PECBMS). Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les modèles ayant un  $\Delta AICc$  inférieur à 2 sont montrés. Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration, la durée de la migration, la stratégie (migrateur total/partiel) et l'interaction entre la stratégie et la durée de migration. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée. Le modèle ayant la valeur d'AICc minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard						dl	-logLIK	AICc	$\Delta AICc$	pois AICc
nidification	distance	durée	hivernage	stratégie (partiel)	durée*stratégie					
<b>Jeu de données complet</b>										
						<b>2</b>	<b>236.10</b>	<b>476.44</b>	<b>0.00</b>	<b>0.140</b>
				0.188 $\pm$ 0.135		3	235.12	476.71	0.26	0.122
		0.128 $\pm$ 0.136				3	235.65	477.77	1.33	0.071
	- 0.128 $\pm$ 0.136					3	235.65	477.77	1.33	0.071
<b>Jeu de données réduit</b>										
				<b>0.279 <math>\pm</math> 0.133</b>		<b>3</b>	<b>222.76</b>	<b>452.01</b>	<b>0.00</b>	<b>0.142</b>
			0.186 $\pm$ 0.134	0.308 $\pm$ 0.134		4	221.76	452.33	0.32	0.121
	0.197 $\pm$ 0.205			0.428 $\pm$ 0.205		4	222.28	453.38	1.37	0.072
	<b>0.106 <math>\pm</math> 0.134</b>			0.273 $\pm$ 0.134		4	222.44	453.69	1.68	0.061

Si nous restreignons le jeu de données aux seuls migrateurs totaux en excluant la grue cendrée de l'analyse, le processus de sélection des modèles identifie la surface de l'aire d'hivernage comme un paramètre important influençant positivement les tendances des populations (Tableau 5 ; Figure 15D). Quant aux migrateurs partiels, les meilleurs modèles correspondent toujours au modèle nul (Tableau 6). Dans ce cas, le jeu de données réduit exclut la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) car elle est caractérisée par un effet levier important ( $\geq 0.5$ ) (cf. Annexe 4). L'absence de cette espèce n'influence cependant pas les résultats de la sélection des modèles pour les migrateurs partiels.

Remarquons que, même si le modèle nul semble meilleur dans toutes les analyses basées sur le jeu de données complet, la durée de migration apparaît toujours comme la première variable explicative à prendre en compte (à l'exception de la stratégie de migration). De plus, l'effet de cette variable s'inverse entre migrateurs totaux et migrateurs partiels (Figure 15A & B).

Tableau 5 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations sur la période 2008-2017 (données PECBMS) pour les migrateurs totaux. Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les modèles ayant un  $\Delta AICc$  inférieur à 2 sont montrés. Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration et à la durée de la migration. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée. Le modèle ayant la valeur d' $AICc$  minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard				dl	$-\log LIK$	AICc	$\Delta AICc$	poids AICc
nidification	distance	durée	hivernage					
<b><u>Jeu de données complet</u></b>								
				<b>2</b>	<b>144.63</b>	<b>293.66</b>	<b>0.00</b>	<b>0.297</b>
		0.170 $\pm$ 0.177		3	144.15	295.13	1.46	0.143
<b><u>Jeu de données réduit</u></b>								
			<b>0.300 <math>\pm</math> 0.174</b>	<b>3</b>	<b>131.95</b>	<b>270.77</b>	<b>0.00</b>	<b>0.226</b>
				2	133.46	271.34	0.58	0.169
	0.236 $\pm$ 0.177			3	132.55	271.95	1.19	0.125

Tableau 6 Sélection des modèles liant la dynamique de migration avec les tendances des populations sur la période 2008-2017 (données PECBMS) pour les migrateurs partiels. Chaque ligne représente un modèle défini. Seuls les deux premiers modèles sont repris au vu de l'augmentation rapide des valeurs de  $\Delta AICc$ . Les nombres repris dans les premières colonnes indiquent les coefficients standardisés des variables incluses pour chaque modèle. Ces variables correspondent à la surface des aires de nidification et d'hivernage, à la distance de migration et à la durée de la migration. Le jeu de données réduit exclut la cigogne blanche. Le modèle ayant la valeur d' $AICc$  minimale (meilleur modèle) est représenté en gras.

Coefficients standardisés $\pm$ erreur standard				dl	-logLIK	AICc	$\Delta AICc$	poils AICc
nidification	distance	durée	hivernage					
<b><u>Jeu de données complet</u></b>								
				<b>2</b>	<b>89.12</b>	<b>182.86</b>	<b>0.00</b>	<b>0.372</b>
		- 0.162 $\pm$ 0.221		3	88.82	184.98	2.11	0.129
<b><u>Jeu de données réduit</u></b>								
				<b>2</b>	<b>85.50</b>	<b>175.67</b>	<b>0.00</b>	<b>0.384</b>
		- 0.159 $\pm$ 0.226		3	85.23	177.87	2.20	0.127

En conclusion, ces résultats semblent indiquer un signal d'un effet différent de la durée de la migration entre les tendances de population des migrateurs totaux et des migrateurs partiels pour la période 2008-2017. Ce signal reste cependant assez faible.

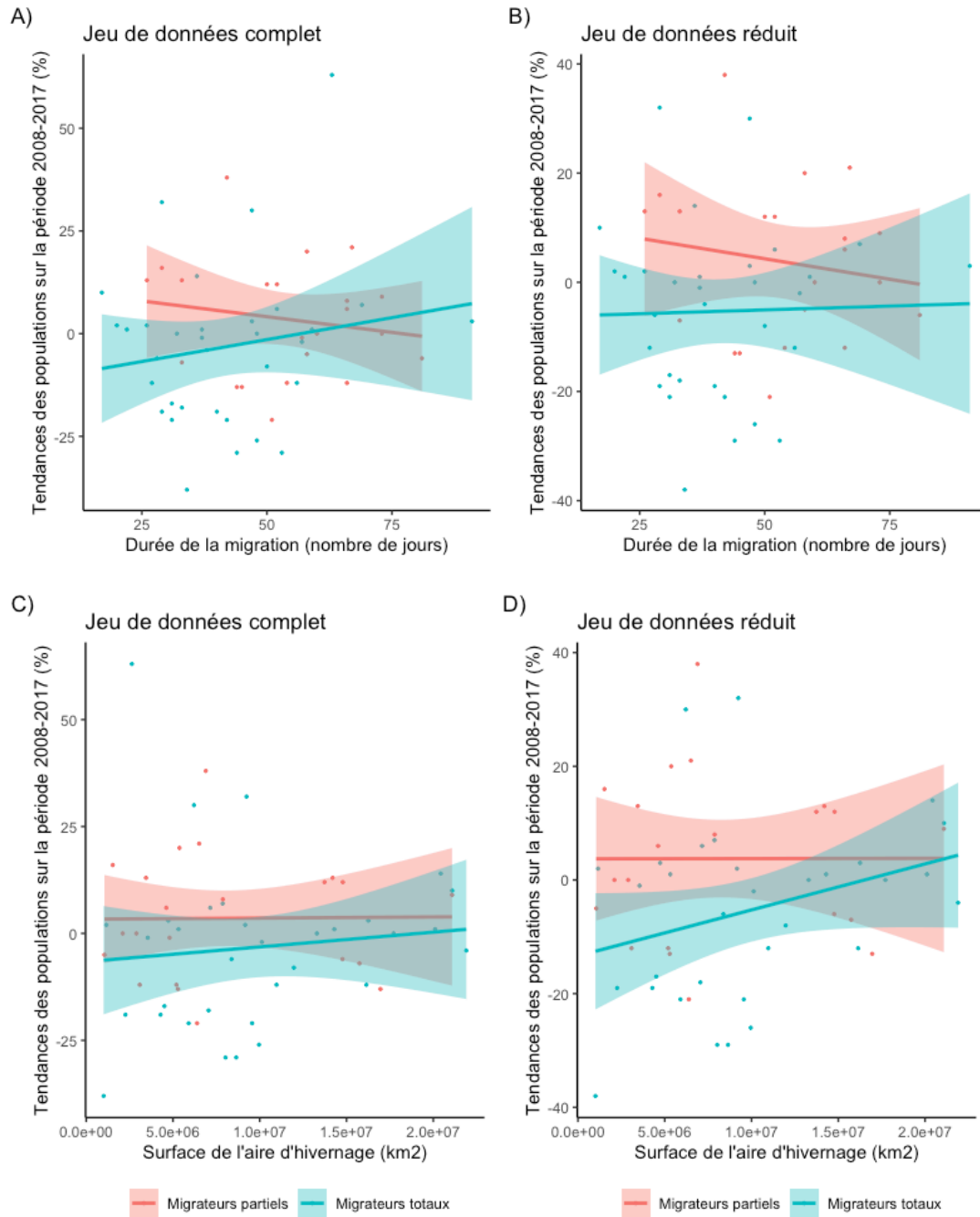


Figure 15 Relations entre les tendances des populations sur la période 2008-2017 (données PECBMS) et la durée de migration (A et B) et la surface de l'aire d'hivernage (C et D). Les droites sont séparées selon la stratégie de migration des espèces. Les lignes continues représentent les droites de régression liant ces variables alors que les surfaces coloriées représentent les intervalles de confiance à 95%. Le jeu de données réduit exclut la grue cendrée pour les migrants totaux et la cigogne blanche pour les migrants partiels.

# Chapitre 4 : Discussion

Plusieurs études se sont déjà penchées sur les liens entre la phénologie de la migration chez les oiseaux et la démographie de leurs populations nicheuses en Europe. Cependant, l'impact de la durée de la migration n'a été que très peu décrit et les études ne font généralement pas la distinction entre les migrateurs totaux et les migrateurs partiels (Chapman et al., 2011; Gilroy et al., 2016; Senner et al., 2019). Dans cette section, nous allons discuter nos résultats selon trois angles d'approche. Nous discuterons tout d'abord du lien possible entre la durée de la migration et les tendances des populations. Nous aborderons pas clairement les possibles raisons pour lesquels les résultats ne supportent que faiblement nos hypothèses de départ en distinguant le cas des migrateurs totaux et des migrateurs partiels. Par la suite, nous discuterons de l'effet des autres variables prises en compte dans l'analyse, en revenant sur la présence des outliers dans le jeu de données et des incertitudes qu'ils peuvent engendrer. Cette section se terminera enfin par l'exposé de quelques perspectives, proposant plusieurs approches méthodologiques alternatives, ainsi que de l'évolution désirable des jeux de données à employer dans le futur.

## 1) Effets de la durée de la migration sur la dynamique des populations

De façon générale, les modèles peinent à mettre en évidence un effet clair de la durée de migration sur la démographie des espèces. Ceci peut nous indiquer que ce facteur influence très peu la démographie des populations ou bien que son effet pourrait être masqué par celui d'autres variables. En effet, ces indices de démographie représentent une mesure « intégrative », dans le sens qu'ils sont influencés par tous les facteurs de changement s'exerçant sur les populations d'une espèce (Vickery et al., 2014). Il peut donc être difficile d'isoler l'effet d'un seul facteur de changement sans prendre les autres en considération. Comme nous le détaillons plus bas, il se peut également que le nombre d'espèces reprises dans l'analyse soit trop faible pour mettre en évidence un lien entre durée de la migration démographie.

Ce constat général peut cependant être plus nuancé si nous analysons séparément les résultats trouvés pour les migrateurs totaux et les migrateurs partiels, comme détaillé ci-dessous. En particulier, l'analyse des tendances sur 10 ans suggère que cette variable peut affecter différemment les migrateurs totaux et les migrateurs partiels. Cette séparation nous amènera également à questionner la validité de notre méthodologie, en particulier pour les migrateurs partiels.

#### a) Les migrateurs totaux

Certaines espèces ont la particularité de synchroniser leur date de retour migratoire sur l'ensemble de l'aire de nidification, alors que d'autres espèces montrent davantage de flexibilité (Pedersen et al., 2020; Senner et al., 2019). Or, une plus grande variabilité dans le comportement de migration peut se traduire par un effet tampon sur les populations, pouvant mener à une plus grande capacité de résistance face au changement global (Gilroy et al., 2016). Plus particulièrement, les événements météorologiques extrêmes et imprévisibles peuvent avoir des conséquences néfastes sur la reproduction ou la migration (Chmura et al., 2018; Wingfield et al., 2017). Notre postulat est qu'une plus grande flexibilité de la durée de la migration, se manifestant par un étalement des retours de migration sur les aires de nidification, serait liée à une capacité accrue des espèces migratrices totales à faire face à ces événements météorologiques survenant sur l'aire de nidification ou le long de leurs routes migratoires.

Durant le processus de sélection des modèles, l'analyse séparée sur les migrateurs totaux met en évidence un faible effet positif de la durée de migration sur les tendances des populations, tant sur le long terme que pour la période 2007-2018. Ce faible effet pourrait donc indiquer que la capacité des migrateurs totaux à faire face à certains changements environnementaux serait influencé par leur niveau de flexibilité de leur timing du retour de migration à l'échelle de l'aire de nidification. Cependant, nous avons trouvé que le caractère positif ou négatif de cette relation entre durée de migration et tendances populationnelles est fort sensible à la présence d'outliers dans l'analyse, ce qui tend à renforcer l'incertitude de nos résultats. Dès lors, il faut considérer cette relation positive entre durée de migration et démographie des populations comme une indication à ce stade. Notons néanmoins que cette relation semble plus stable pour les analyses basées sur les tendances sur 10 ans. Bien que cette relation soit également faible, la durée de la migration semble apparaître comme l'un des facteurs influençant le plus les tendances sur 10

ans avant les variables représentant les surfaces et distances entre aires de nidification et d'hivernage. Ce résultat est peut-être une indication que le changement climatique constitue l'un des facteurs ayant le plus influencé la démographie des populations durant la dernière décennie. Il serait particulièrement intéressant de tester plus en profondeur cette hypothèse.

Il se peut également que l'effet de la durée de migration soit faible et entaché d'incertitudes car le nombre d'espèces prises en compte dans l'analyse est assez limité. En effet, sur les 257 espèces migratrices en Europe répondant aux critères de sélection, 147 d'entre elles peuvent être classées comme migratrices totales. Or, l'analyse ne couvre que 33 de ces espèces, ce qui correspond à environ 22 % des espèces pour lesquels une telle étude est envisageable. Cette limitation est surtout liée au faible nombre d'espèces reprises dans les projets EBP et PECBMS. Réitérer cette analyse en couvrant davantage les différentes espèces pourrait permettre de quantifier plus clairement l'impact de la durée de migration chez les migrateurs totaux.

En conclusion, nos résultats indiquent un possible effet positif de la durée de la migration sur la démographie des populations des migrateurs totaux sont visibles mais des études supplémentaires sont nécessaires pour confirmer ce lien.

#### b) Les migrateurs partiels

Jusqu'à présent, très peu d'études se sont penchées sur les migrateurs partiels et peu d'auteurs ont étudié les conséquences que cette stratégie peut avoir sur la dynamique des populations (Buchan et al., 2020; Chapman et al., 2011). Depuis sa découverte, ce phénomène est d'ailleurs connu pour être particulièrement difficile à étudier (Lack, 1943). À ce titre, cette étude est l'une des premières à tenter de caractériser précisément la dynamique de migration pour ce type de migrateur.

Nos modèles ne permettent pas de montrer un effet marqué de la durée de la migration partielle sur la démographie des populations sur le long terme. Cependant, un effet négatif semble se dessiner lors de l'analyse des tendances sur 10 ans, bien qu'il demeure faible et que le modèle incluant cet effet soit peu supporté. Une relation négative entre durée de la migration et tendances des populations chez les migrateurs partiels pourrait être le reflet d'une compétition accrue pour les ressources sur l'aire de nidification entre les individus sédentaires et d'individus

migrateurs (Chapman et al., 2011). En effet, les meilleurs territoires de reproduction sont en général choisis par les individus qui sont présents le plus tôt sur l'aire de nidification, ce qui est systématiquement le cas des individus sédentaires (Kokko, 2011, 1999). Par conséquent, nous pouvons nous attendre à ce que les individus sédentaires entament leur reproduction plus tôt en suivant l'évolution des températures et la phénologie des proies. Il serait donc plus avantageux pour les individus migrateurs d'effectuer leur retour de migration sur un court laps de temps, ce qui se traduirait par une dynamique des populations plus favorable. De même, nous pouvons imaginer que les individus migrateurs pourraient moduler plus facilement le timing de retour aux conditions météorologiques locales, en partie parce que ces espèces migrent sur des distances plus courtes que les migrateurs totaux.

Cette difficulté à quantifier l'effet de la durée de la migration partielle sur la démographie des populations pourrait provenir de la manière dont nous avons paramétré les modèles de phénologie. En effet, ils ne semblent pas pouvoir capter correctement la dynamique de migration de toutes les espèces. Ces modèles de phénologie ont été construits au départ pour être appliqués à des migrateurs totaux, dont la détectabilité sur les aires de nidification varie très fortement au cours du printemps (Jennifer Border, *comm.pers.*). Dans ce cas de figure, il est raisonnable de penser que l'augmentation de la détectabilité est due principalement au retour de l'espèce au sein de son aire de nidification.

Dans le cas des migrateurs partiels, la courbe intègre non seulement la détectabilité des individus migrateurs mais également celle des individus sédentaires sur l'aire de nidification. La conséquence principale est que l'arrivée des individus migrateurs sur l'aire de nidification est plus difficile à détecter. En effet, il est fort probable que l'augmentation de la détectabilité d'une espèce, conséquence du retour des individus migrateurs, soit masquée par la détectabilité déjà importante des individus sédentaires qui sont déjà présents sur les territoires de nidification. Il est donc probable que les mouvements migratoires soient plus difficiles à détecter sur l'aire de nidification de ces espèces, au contraire d'autres parties de l'aire de répartition, en particulier les aires d'hivernage. Restreindre la calibration des modèles phénologiques à l'aire de nidification n'était peut-être pas un choix adéquat pour ces espèces.

En conséquence, les modèles ont tendance à mieux capter la dynamique de migration des espèces essentiellement migratrices au contraire des espèces comptant davantage de populations sédentaires. Cet argument permet aussi d'expliquer que les courbes phénologiques

ne sont pas informatives pour certaines espèces comme le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) ou l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*), qui sont particulièrement sédentarisés en Europe. Tout ceci illustre la nécessité de considérer les migrateurs partiels comme un gradient, s'étendant des espèces presque totalement sédentaires aux espèces presque totalement migratrices (Figure 16).

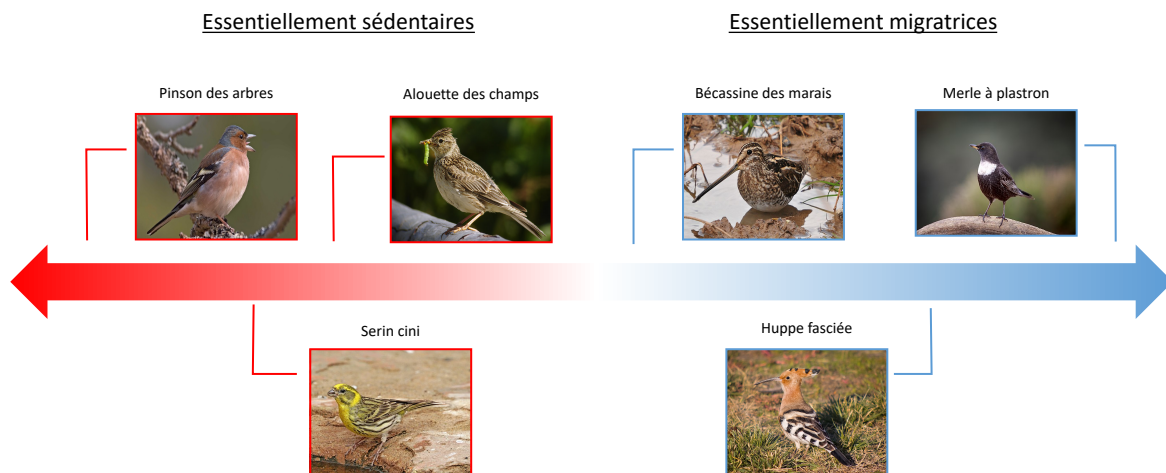


Figure 16 Illustration du gradient des migrateurs partiels. La figure indique quelques espèces reprises dans l'analyse, ces espèces ayant un caractère migrateur ou sédentaire plus ou moins marqué. La place des espèces sur le gradient est définie selon les résultats des courbes de phénologie.

À cela, s'ajoute un autre niveau de complexité. En effet, certaines espèces migratrices partielles sont également des migrateurs « facultatifs ». Il s'agit d'espèces qui ne migrent pas chaque année et dont le comportement migratoire dépend du niveau de ressources alimentaires disponibles durant la période hivernale. Dans sa forme la plus extrême, ce type de migration peut déboucher sur une véritable invasion hivernale (Newton, 2011). Cette stratégie de migration est caractéristique de certaines espèces nordiques, telles que le jaseur boréal (*Bombycilla garrulus*), le tarin des aulnes (*Spinus spinus*) ou la grive litorne (*Turdus pilaris*). Cette stratégie peut expliquer que les modèles n'ont pas permis de capter la dynamique de migration pour ces espèces, étant donné que leur détectabilité est toujours plus importante lors des invasions hivernales que durant le retour printanier vers les aires de nidification.

En conclusion, la difficulté d'étudier de ce groupe réside dans le fait que la méthodologie mise en œuvre doit pouvoir s'adapter à toutes les espèces formant ce gradient sédentaires/migrateurs, tout en prenant en compte le cas des migrateurs facultatifs. À cet égard, cette étude montre la nécessité de développer une méthodologie spécifique pour les migrateurs partiels et qui se

distingue de celle employée pour les migrateurs totaux tout en assurant une compatibilité des estimations de durée de migration. Quelques pistes de réflexion seront esquissées à la fin de ce chapitre. Précisons enfin que les espèces reprises pour ce groupe sont également en nombre limité et qu'elles ne couvrent que 26 % des 110 espèces migratrices nichant en Europe pouvant être classées comme migratrices partielles. Ce pourcentage tombe même à 20 % si nous excluons de ce groupe les sept espèces pour lesquels les modèles n'ont pas permis de caractériser leur dynamique de migration. De plus, un faible nombre d'espèces augmente le poids des espèces outliers présentes dans le jeu de données.

## 2) Covariables expliquant les tendances des populations

Afin de bien prendre en compte d'autres sources de variabilité, les modèles intègrent également des variables connues pour avoir une influence sur les populations d'oiseaux migrateurs. Cette section vise à discuter quelques relations mises en évidence dans le jeu de données et qui offrent un éclairage supplémentaire sur nos résultats.

### a) Impact des stratégies de migration

De manière générale, la stratégie de migration représente une variable ayant une influence non-négligeable sur les tendances des populations. En particulier, les migrateurs totaux montrent un déclin bien plus marqué que les migrateurs partiels.

Cette observation est en accord avec des résultats d'études précédentes, indiquant que les migrateurs partiels ont une moindre probabilité de déclin que les migrateurs totaux (Gilroy et al., 2016). Les causes de ces différences ne sont pas encore totalement comprises mais il semble qu'elles puissent être liées à une augmentation de la survie des individus sédentaires (Gilroy, 2017). Comme déjà mentionné en introduction, que la sédentarité représente un pari : si les individus sédentaires sont capables de résister aux rigueurs de l'hiver, ils pourront obtenir un accès bien plus rapide aux territoires de nidification favorables que les individus migrateurs (Buchan et al., 2020; Kokko, 2011). L'augmentation des températures en hiver, conséquence du changement climatique (IPCC, 2013), pourrait accroître la survie hivernale et donc avantager la sédentarité.

De fait, on peut noter un accroissement de la fréquence des individus sédentaires chez certains migrateurs partiels, telle la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) (Pulido et Berthold, 2010). Dans le même ordre d'idée, il semble également que les migrateurs partiels soient moins sensibles aux décalages de la phénologie. Certains auteurs estiment que ces espèces peuvent avancer plus facilement leur retour de migration car les individus peuvent montrer une plus grande capacité de modulation de leurs variabilité dates de retour en comparaison avec les migrateurs totaux (Gilroy et al., 2016).

#### b) La surface des aires de nidification et d'hivernage

Nos modèles identifient également les surfaces des aires de nidification et d'hivernage comme des variables pouvant influencer respectivement les tendances des populations sur le long terme et sur 10 ans. Ces relations restent cependant difficiles à interpréter de manière précise car elles sont très sensibles à la présence des outliers.

Ce constat est surtout valable pour la relation détectée entre les tendances calculées sur le long terme et la surface de l'aire de nidification. Une relation négative apparaît dans les modèles calculés sur le jeu de données complet, ce qui donne l'impression que les espèces ayant une aire de nidification plus grande sont davantage en déclin. Néanmoins cette relation disparaît lorsque la grue cendrée et le gobemouche à collier sont exclus des données, ces deux espèces ayant une aire de nidification assez restreinte mais des tendances de population bien supérieures à celles des autres espèces. Nous pouvons dès lors considérer qu'il s'agit là d'un artefact lié la présence de ces espèces « outliers » et au faible nombre d'espèces reprises dans l'analyse.

Par contre, nos modèles calculés pour les tendances des populations sur la période 2008-2017 mettent en évidence un effet général positif de la surface de l'aire d'hivernage, en particulier pour les migrateurs totaux. Il a déjà été montré que la superficie de l'aire d'hivernage agit comme un effet tampon chez les migrateurs transsahariens : plus la surface de cette aire est grande, plus la démographie des populations semble stable au cours du temps (Koleček et al., 2018).

Cette relation traduit la capacité des espèces à résister à des événements locaux défavorables lors de l'hivernage et pouvant avoir de grandes conséquences sur la dynamique des populations. En effet, une faible superficie de l'aire d'hivernage implique que toutes les populations nicheuses d'une espèce convergent vers un nombre réduit de sites différents pour pouvoir passer la saison hivernale. Or, ceci implique que si le moindre événement local défavorable devait survenir, c'est la majorité de la population globale de l'espèce qui serait impacté. Cet effet peut correspondre à un « goulot d'étranglement » spatiotemporel auquel seraient soumises les populations de l'espèce (Gilroy et al., 2016) (Figure 17A). À l'inverse, si les populations d'une espèce occupent un grand nombre des sites d'hivernage différents et séparés par une grande distance, les événements locaux défavorables survenant sur un site n'impacteront pas l'entièreté de la population reproductrice, menant à une relative stabilité de la démographie (Figure 17B).

Il est probable que la superficie de l'aire d'hivernage influe également la durée de migration des espèces. En effet, il se peut qu'une plus grande aire d'hivernage augmente la probabilité que les retours sur l'aire de nidification s'étalent sur une longue durée (Senner et al., 2019). Néanmoins, le faible nombre d'espèces de l'analyse ne nous a pas permis de disséquer en détails les effets de ces 2 variables.

Il est difficile de comprendre pourquoi ce lien entre démographie et surface de l'aire d'hivernage n'est visible qu'au niveau des tendances calculées sur 10 ans et pas à plus long terme. Nous savons que l'occupation du sol et les conditions météorologiques et climatiques sur les zones d'hivernage peuvent impacter le succès reproducteur et la démographie des espèces (Aloni et al., 2019; Howard et al., 2020; Ockendon et al., 2014). Il se peut donc qu'un changement récent de ces conditions environnementales soit à l'œuvre et commence à impacter les populations des migrateurs totaux. Ceci demande cependant à être confirmé par d'autres études.

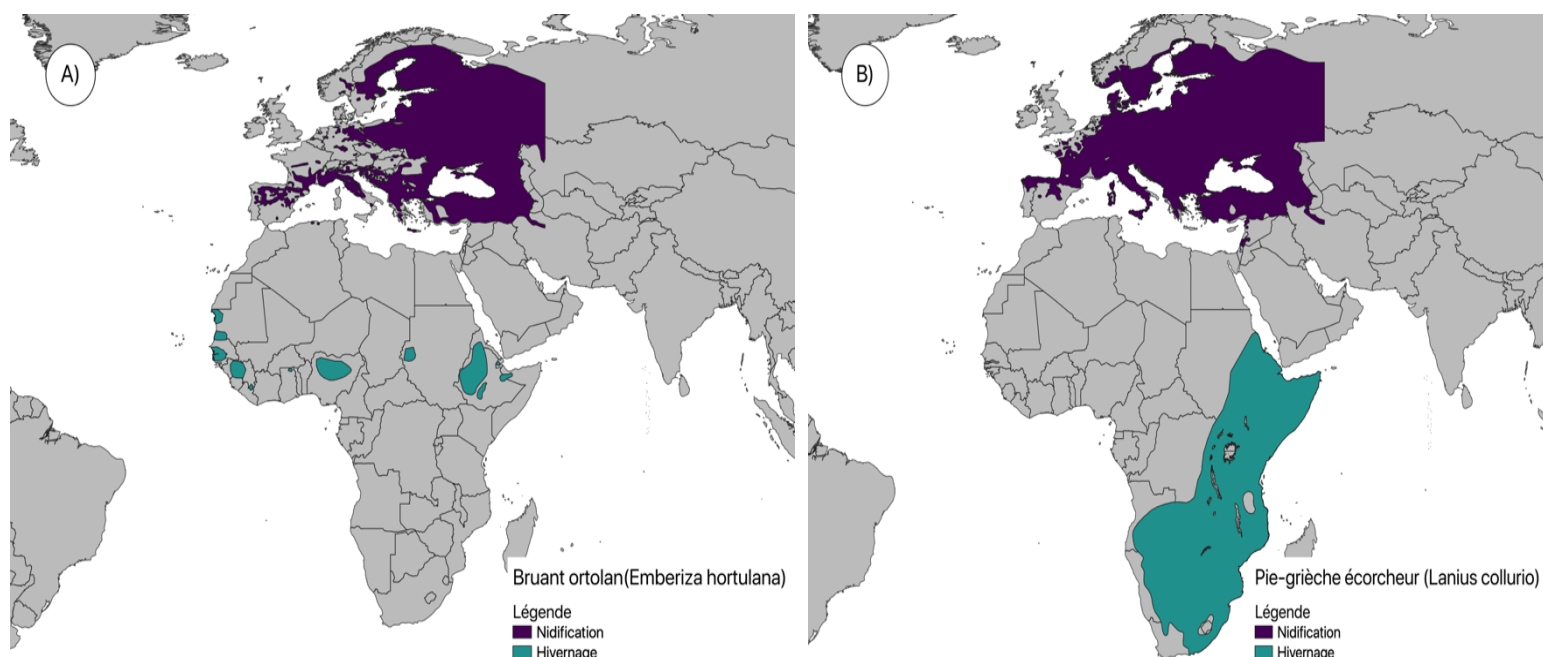


Figure 17 Illustration du concept de goulot d'étranglement spatiotemporel. A) Le bruant ortolan (*Emberiza hortulana*) hiverne dans des petites poches d'aire d'hivernage peu nombreuses. B) La pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) occupe une très large aire d'hivernage. Projection cartographique : WGS84. Basée sur les données issues de BirLife International and Handbook of the Birds of the World, 2019.

### c) La distance de migration

Une dernière variable susceptible d'impacter les tendances des populations est la distance de migration. Cette mesure est souvent utilisée pour estimer le coût associé à la migration (Alerstam et al., 2003) et de nombreuses études font le lien entre une plus grande distance parcourue et une plus forte probabilité de déclin (Lok et al., 2017; Reneerkens et al., 2020; Vickery et al., 2014). Les causes de cette relation négative sont nombreuses mais il apparaît que les migrateurs de longues distances sont bien plus sensibles au changement global d'origine humaine, tels que la perte d'habitats favorables et le changement climatique (Both et al., 2010; Zurell et al., 2018). Dans le cas du changement climatique, nous avons déjà mentionné que les migrateurs de longues distances ont davantage de difficultés à moduler leurs dates de retour de migration, au contraire des migrateurs de courtes distances (Both et al., 2010; Vickery et al., 2014).

Pour les tendances de long terme, les résultats montrent une relation négative générale, quoique peu marquée, entre la distance de migration et la démographie des populations, ce résultat étant en accord avec les considérations évoquées ci-dessus. De manière intéressante, on peut observer une relation positive si nous analysons séparément le jeu de données des migrateurs totaux ou

celui des migrateurs partiels. Encore une fois, ces effets sont fortement influencés par la présence des outliers pour les tendances de populations, en particulier la grue cendrée, le busard des roseaux et la huppe fasciée.

Concernant les migrateurs partiels, il est important de noter que la majorité des espèces qui parcourent les plus faibles distances sont également des espèces spécialistes du milieu agricole (classification PECBMS) (Voříšek et al., 2020). Nous pouvons citer le serin cini (*Serinus serinus*), la linotte mélodieuse (*Linaria cannabina*) l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) ou le vanneau huppé (*Vanellus vanellus*). Or, les espèces spécialistes de ce milieu déclinent bien plus que les espèces forestières ou généralistes (Gregory et al., 2005). Il est donc possible que cette relation entre distance de migration et démographie des populations soit influencée par le fait que les migrateurs partiels parcourant les plus faibles distances soient dominées par ces espèces spécialistes de milieux agricoles et qui déclinent plus fortement.

Le même type de relation est également visible pour les migrateurs totaux, les meilleurs modèles (basés sur le jeu de données sans outliers) incluant presque tous un effet positif de la distance de migration sur les tendances des populations pour ce groupe. Les migrateurs totaux qui parcourent les distances les plus courtes ont toutes en commun d'hiverner exclusivement au Sahel. Citons plus particulièrement le bruant ortolan (*Emberiza hortulana*), la tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*), la fauvette babillarde (*Sylvia curruca*), ou encore le torcol fourmilier (*Jynx torquilla*). Des études antérieures ont déjà mis en évidence un lien entre le déclin de certaines de ces espèces et les conditions environnementales au Sahel (Eraud et al., 2009; Ockendon et al., 2014). Il se peut donc que cette relation puisse être le reflet de conditions environnementales et climatiques très défavorables dans cette partie de l'Afrique, ces conditions ayant fortement varié ces dernières années et ayant déjà influencé la démographie des populations d'autres espèces par le passé (Adams et al., 2014; Howard et al., 2020; Vickery et al., 2014). Il nous paraît donc intéressant de tester plus en profondeur cette hypothèse que nous émettons ici.

Nous pouvons conclure en indiquant que les données mettent en évidence une relation négative liant la distance de migration et les tendances des populations mais que cette relation disparaît et s'inverse même si les stratégies de migration des espèces sont prises en compte. Ces résultats suggèrent que les différences dans les tendances des populations ne sont peut-être pas seulement liées à la distance parcourue par ces espèces mais peuvent dépendre des lieux et des types de

milieux où les espèces hivernent, en particulier pour les migrateurs totaux. De même, la stratégie de migration semble également être une variable importante à considérer pour bien comprendre ces relations entre démographie des populations et distance parcourue durant la migration. Si les migrateurs partiels ont tendances globalement à parcourir des distances plus courtes que les migrateurs totaux, la distance ne peut expliquer à elle seule les différences démographiques entre ces deux groupes de migrateurs (Gilroy et al., 2016). Ces questions demeurent encore largement ouvertes et des études supplémentaires, prenant en compte la distinction entre les migrateurs partiels et totaux, sont donc nécessaires.

### 3) Remarques méthodologiques et perspectives

Dans les sections précédentes, nous avons mis en évidence qu'il semble exister un lien entre la durée de migration et la démographie des populations chez les oiseaux migrateurs. La distinction entre les migrateurs totaux et les migrateurs partiels est également un élément important à prendre en compte, les migrateurs partiels ayant des tendances de populations plus favorables et influencées différemment par la durée de migration. Cette distinction semble également importante à prendre en compte pour comprendre les liens entre la démographie des populations et les surfaces des aires de nidification et d'hivernage, ainsi que les liens avec la distance de migration.

Cette dernière section a pour objectif de détailler brièvement quelques limitations des jeux de données employés, ainsi que les incertitudes qui en découlent. Dans les perspectives, nous aborderons des solutions permettant de réduire ces incertitudes, ainsi que plusieurs pistes de recherches supplémentaires dans ce domaine.

#### a) Incertitudes des données PECBMS : la question des outliers

À maintes reprises, nous avons mentionné la présence d'espèces outliers, qui se caractérisent par des tendances de populations qui sont bien plus élevées que celles des autres espèces du jeu de données. Les espèces les plus souvent citées sont la grue cendrée, le busard des roseaux, la huppe fasciée et le gobemouche à collier.

Dans le cas de la grue et du busard, nous pouvons souligner le statut de protection de ces deux espèces, qui sont reprises dans l'annexe 1 de la directive européenne sur la conservation des oiseaux (European Union, 2009). De même, ces espèces sont également des espèces cibles de plusieurs projets de restauration visant les habitats liés aux zones humides. Ces projets peuvent viser des habitats pour la nidification (European Commission, 2004) ou des zones humides pouvant représenter des sites d'arrêts importants lors de la migration (European Commission, 2003). Il ne s'agit là que de quelques exemples isolés de programmes de restauration. Ces différents programmes peuvent avoir eu un impact non-négligeable sur les tendances des populations et peuvent expliquer que ces tendances soient particulièrement élevées pour les espèces ciblées par ces programmes.

En ce qui concerne la huppe et le gobemouche, ces tendances très élevées peuvent s'expliquer par des incertitudes dans le calcul de l'indice de long terme. En effet, les indices calculés au tout début des années 1980 ne concernaient qu'une faible partie de l'aire de répartition de ces deux espèces en Europe (Voříšek et al., 2020). L'abondance réelle de ces espèces a donc été sous-estimée dès le départ, ce qui tend à biaiser les tendances de population calculées sur le long terme (Voříšek et al., 2020).

#### b) Incertitudes liées aux données de l'EBP

Lors de la description des courbes de phénologie basées sur des modèles additifs généralisés, nous avons mentionné que le comportement des courbes peut varier fortement une fois le pic de détectabilité atteint. Cette probabilité de détection peut en effet augmenter, diminuer fortement ou bien rester plus ou moins stationnaire, ce comportement variant d'une espèce à l'autre. Ceci peut résulter du fait que certaines espèces peuvent se faire plus discrètes durant la saison de la reproduction, ce qui est le cas pour de nombreuses espèces de passereaux. À l'inverse, certaines espèces comme les hirondelles et les martinets sont particulièrement visibles durant la période de nidification, ce qui explique que la détectabilité de ces espèces tend à augmenter durant l'été.

Au-delà de ces raisons intrinsèques, ces variations peuvent également être la conséquence d'une pression d'observations qui n'est pas constante dans le temps. En effet, cette analyse repose sur des données en majorité opportunistes et qui ne sont pas collectées selon un protocole prédéfini

permettant de quantifier aisément cette pression d'observations. Comme nous l'avons déjà évoqué précédemment, l'EuroBirdPortal ne contient pas un très grand nombre de listes complètes d'observations et ces listes ne couvrent qu'un nombre limité de régions ou pays en Europe. Ce format d'encodage requiert que l'observateur encode toutes les espèces observées et ce durant un laps de temps défini, ce qui permet d'appliquer des méthodes statistiques spécifiques permettant de prendre en compte les variations de détectabilité entre les observateurs (Sullivan et al., 2014). De plus, l'emploi de ce type de protocole permet de prendre en compte le problème des « fausses absences », où une espèce n'est pas encodée par un observateur alors que cette espèce était bien présente sur le site (McClintock et al., 2010; Sullivan et al., 2014). Il apparaît donc comme primordial de motiver les observateurs de terrain à encoder bien plus de listes complètes d'observations, en s'assurant que cette méthode d'observation puisse se développer dans la majorité des pays contribuant au programme EuroBirdPortal. Cet effort est en cours actuellement dans de nombreuses régions et de plus en plus de données structurées sous forme de liste complètes se retrouvent dès lors accessibles au travers de l'EuroBirdPortal.

Il convient également de mentionner que nos modèles additifs généralisés ne semblent pas capturer parfaitement les variations spatiales dans le comportement migratoire des espèces. En effet, nous avons mentionné que nos modèles de phénologie ont été paramétrés pour prendre en compte la localisation de l'observation comme facteur pouvant influencer la détectabilité des espèces. Cependant, le profil des courbes ne variait que très peu d'un point à l'autre de l'aire de nidification, ce qui suggérerait que la durée calculée du retour de migration ne variait pas selon la localisation. Ceci est une conséquence du fait que nos modèles évaluaient séparément les variations de la détectabilité dans le temps et dans l'espace. En effet, la localisation et le jour julien étaient intégrés comme des paramètres de lissage séparés, ce qui a pour but d'atténuer la variabilité de la courbe calculée. De ce fait, les modèles ont estimé des dynamiques de migration pour l'ensemble de l'Europe mais en atténuant les variations de détectabilité plus localisées dans le temps et dans l'espace (Jennifer Border, *comm.pers*). Cette limitation a pu entraîner des biais dans l'estimation de la durée de migration, en particulier pour les migrateurs partiels où le comportement migratoire peut fortement varier d'une région à l'autre du continent européen. Utiliser des modèles reprenant une interaction entre le jour julien et la localisation ou réaliser des analyses plus régionales pourrait être plus approprié pour les migrateurs partiels.

Enfin, rappelons que la version actuelle du portail EBP ne couvre que 105 espèces (sur 324 espèces nicheuse, cf. Annexe 6) dont certaines seulement sont migratrices, et que ces espèces n'ont pas été choisies pour être représentatives de toutes les espèces migratrices en Europe. Même si le portail EBP a pour ambition de couvrir toutes les espèces dans futur, la limitation liée à son déploiement actuel tend à réduire la capacité de généraliser les résultats à l'ensemble des espèces migratrices et nichant en Europe.

### c) Limitations des cartes de répartition

Nous pouvons mentionner que les cartes de répartition fournies par BirdLife International ne sont pas exemptes d'incertitudes ou d'imprécisions. Nous avons pu entre-autre remarquer que ces cartes ne semblent pas tenir compte de la récente évolution du comportement migratoire de certaines espèces. Par exemple, nous avons classé la grue cendrée dans le groupe des migrateurs totaux car les zones de sédentarité cartographiées par BirdLife apparaissent comme très marginales (Figure 18A). Néanmoins, la dynamique de migration de cette espèce, telle que déterminée par nos modèles, se rapproche bien plus de celle d'une espèce migratrice partielle. Ceci semble être confirmé par les cartes générées plus récemment par le site de l'EBP où l'on peut constater que l'espèce reste bien présente en hivernage jusque sur les côtes de la Mer Baltique (EBCC, 2020) (Figure 18B).

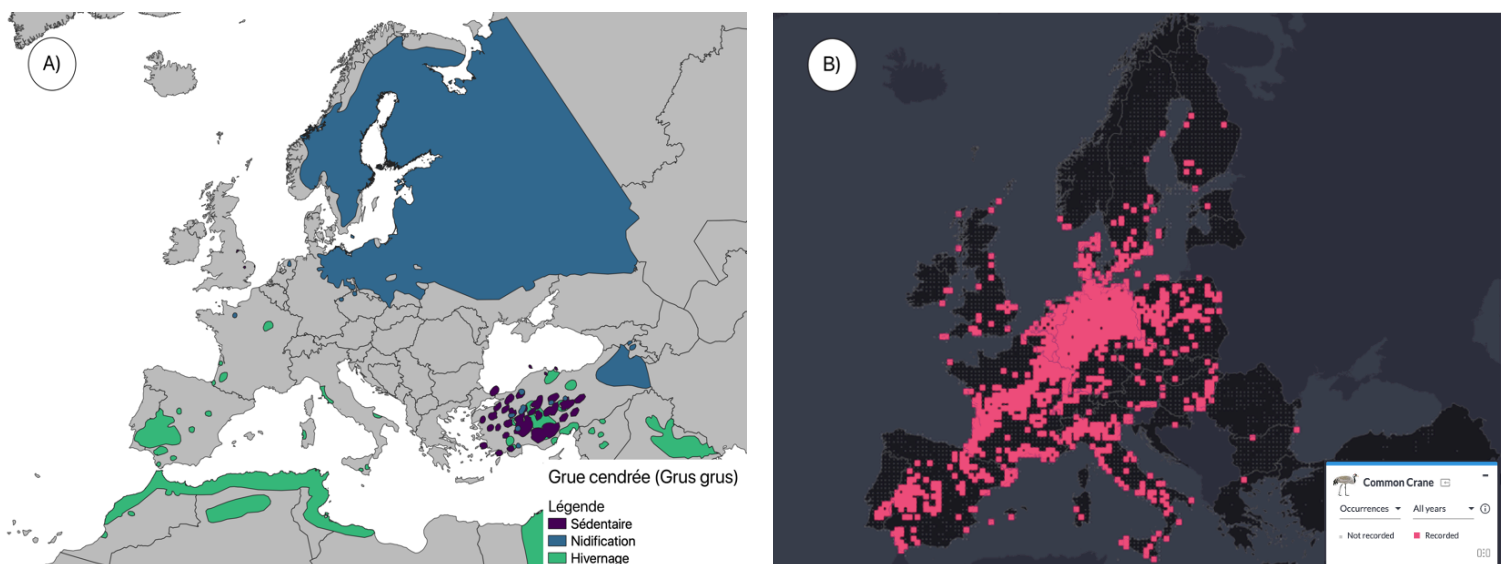


Figure 18 Comparaison des données de distribution fournies par BirdLife International et de l'EBP pour la grue cendrée (*Grus grus*). A) Carte de distribution fournie par BirdLife. B) Carte de présence/absence issue de l'EuroBirdPortal pour la semaine du 1<sup>er</sup> Janvier (période 2010-2019).

Aussi, il est important de rappeler que même si ces cartes de distribution nous fournissent des informations assez fiables sur les limites des aires de répartition, elles ne peuvent pas nous renseigner sur l'occupation précise des sites à l'intérieur de l'aire, ces cartes présupposant même une distribution homogène de l'espèce au sein de son aire de répartition (Rondinini et al., 2006). Ceci amène à surestimer l'aire réellement occupée par une espèce. De plus ces cartes ne fournissent également aucune information concernant les habitats utilisés par chaque espèce. Ce dernier point a déjà été abordé plus haut dans la discussion et constitue une limitation importante de cette étude car nous n'avons pas pris en compte les habitats occupés par les espèces. Le programme PECBMS propose une classification simple des habitats en trois catégories : agricole, forestier et autre, cette dernière catégorie étant assignée aux espèces généralistes. Nous n'avons pas employé cette classification car les espèces couvertes par le jeu de données disponible sont très majoritairement des espèces généralistes et que les autres types d'habitats occupés auraient été fortement sous-représentés.

#### d) Quelques perspectives encourageantes

Après la revue des quelques incertitudes et difficultés auxquelles nous avons fait face, le lecteur peut s'interroger sur la direction à prendre pour continuer les recherches dans ce domaine. Les problèmes soulevés dans les sections précédentes ne sont pas insurmontables et des pistes de solutions peuvent déjà être esquissées.

Concernant la difficulté de modéliser le comportement des migrateurs partiels, nous pouvons déjà évoquer la mise au point d'un nouveau modèle de phénologie permettant de mieux prendre en compte les variations plus régionales de la dynamique de migration. Ce type de modèles additifs généralisés incluant un terme d'interaction entre la localisation et les jours juliens, a déjà été mis au point et pourrait aisément être transposé à cette étude (Jennifer Border, *comm.pers.*). Une autre possibilité, en particulier pour les migrateurs partiels, serait d'appliquer ce type de modèle de phénologie dans l'aire d'hivernage car les mouvements migratoires y sont potentiellement plus marqués et plus facilement détectables qu'au sein de l'aire de nidification. Ceci ne serait cependant applicable qu'aux espèces ayant une partie non-négligeable de leur aire d'hivernage en Europe car les données sur le continent africain ne sont pas facilement disponibles actuellement.

Nous pouvons également évoquer la parution très récente (Décembre 2020) du nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs Européen (EBBA2) réalisé par l'EBCC (Keller et al., 2020), et qui reprend les données de répartition parmi les plus précises et les plus à jour. L'emploi de telles données à la place des données de BirdLife International permettrait d'obtenir une vision plus précise de la répartition des espèces durant la nidification. Enfin, et pour tenir compte de la présence d'espèces outliers pour les tendances des populations, nous pourrions inclure dans l'analyse une mesure de l'incertitude des tendances calculées, afin d'accorder un poids plus important aux espèces ayant des tendances de populations moins incertaines.

Dans un futur proche, nous pouvons espérer que les données contenues dans l'EuroBirdPortal puissent s'enrichir d'un plus grand nombre de listes complètes d'observations et s'étendre vers l'est et le sud-est. De même, nous pouvons espérer que des données pour un nombre bien plus grand d'espèces puissent être disponibles, afin de tirer des conclusions plus robustes à l'échelle de tous les migrateurs européens.

## Références

- Adams, W.M., Small, R.D.S., Vickery, J.A., 2014. The impact of land use change on migrant birds in the Sahel. *Biodiversity* 15, 101–108. <https://doi.org/10.1080/14888386.2014.931822>
- Ahola, M.P., Laaksonen, T., Eeva, T., Lehikoinen, E., 2007. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 76, 1045–1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01294.x>
- Åkesson, S., Ilieva, M., Karagicheva, J., Rakhimberdiev, E., Tomotani, B., Helm, B., 2017. Timing avian long-distance migration: from internal clock mechanisms to global flights. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160252. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0252>
- Alerstam, T., Hedenström, A., Åkesson, S., 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103, 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Aloni, I., Markman, S., Ziv, Y., 2019. Autumn temperatures at African wintering grounds affect body condition of two passerine species during spring migration. *PLOS ONE* 14, e0217619. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217619>
- Aplin, L.M., 2019. Culture and cultural evolution in birds: a review of the evidence. *Animal Behaviour* 147, 179–187. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.05.001>
- Auer, S.K., King, D.I., 2014. Ecological and life-history traits explain recent boundary shifts in elevation and latitude of western North American songbirds. *Global Ecology and Biogeography* 23, 867–875. <https://doi.org/10.1111/geb.12174>
- Bartoń, K., 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17.
- Beckerman, A.P., Boots, M., Gaston, K.J., 2007. Urban bird declines and the fear of cats. *Animal Conservation* 10, 320–325. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00115.x>

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15, 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>

Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)

BirdLife International, 2018. State of the world's birds: taking the pulse of the planet, Cambridge, UK: BirdLife International.

BirdLife International and Handbook of the Birds of the World, 2019. Bird species distribution maps of the world. Version 2019.1. Available at <http://datazone.birdlife.org/species/requestdis>.

BirdLife International, National Audubon Society (Eds.), 2015. The messengers: what birds tell us about threats from climate change and solutions for nature and people. BirdLife International, Cambridge, UK.

Both, C., 2010. Flexibility of Timing of Avian Migration to Climate Change Masked by Environmental Constraints En Route. *Current Biology* 20, 243–248. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.074>

Both, C., Asch, M.V., Bijlsma, R.G., Burg, A.B.V.D., Visser, M.E., 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78, 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x>

Both, C., Bijlsma, R.G., Visser, M.E., 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 36, 368–373. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03484.x>

Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81–83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>

Both, C., Van Turnhout, C.A.M., Bijlsma, R.G., Siepel, H., Van Strien, A.J., Foppen, R.P.B., 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proc. R. Soc. B* 277, 1259–1266. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1525>

Both, C., Visser, M.E., 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411, 296–298. <https://doi.org/10.1038/35077063>

Bowler, D.E., Heldbjerg, H., Fox, A.D., Jong, M. de, Böhning-Gaese, K., 2019. Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33, 1120–1130. <https://doi.org/10.1111/cobi.13307>

Bowler, D.E., Heldbjerg, H., Fox, A.D., O’Hara, R.B., Böhning-Gaese, K., 2018. Disentangling the effects of multiple environmental drivers on population changes within communities. *Journal of Animal Ecology* 87, 1034–1045. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12829>

Brochet, A.-L., Bossche, W.V.D., Jbour, S., Ndang’ang’a, P.K., Jones, V.R., Abdou, W.A.L.I., Hmoud, A.R.A.-, Asswad, N.G., Atienza, J.C., Atrash, I., Barbara, N., Bensusan, K., Bino, T., Celada, C., Cherkaoui, S.I., Costa, J., Deceuninck, B., Etayeb, K.S., Feltrup-Azafzaf, C., Figelj, J., Gustin, M., Kmecl, P., Kocevski, V., Korbeti, M., Kotrošan, D., Laguna, J.M., Lattuada, M., Leitão, D., Lopes, P., López-Jiménez, N., Lucić, V., Micol, T., Moali, A., Perlman, Y., Piludu, N., Portolou, D., Putilin, K., Quaintenne, G., Ramadan-Jaradi, G., Ružić, M., Sandor, A., Sarajli, N., Saveljić, D., Sheldon, R.D., Shialis, T., Tsiopelas, N., Vargas, F., Thompson, C., Brunner, A., Grimmett, R., Butchart, S.H.M., 2016. Preliminary assessment of the scope and scale of illegal killing and taking of birds in the Mediterranean. *Bird Conservation International* 26, 1–28. <https://doi.org/10.1017/S0959270915000416>

Brochet, A.-L., Bossche, W.V.D., Jones, V.R., Arnardottir, H., Damoc, D., Demko, M., Driessens, G., Flensted, K., Gerber, M., Ghasabyan, M., Gradinarov, D., Hansen, J., Horváth, M., Karlonas, M., Krogulec, J., Kuzmenko, T., Lachman, L., Lehtiniemi, T., Lorgé, P., Lötberg, U., Lusby, J., Ottens, G., Paquet, J.-Y., Rukhaia, A., Schmidt, M., Shimmings, P., Stipnieks, A., Sultanov, E., Vermouzek, Z., Vintchevski, A., Volke, V., Willi, G., Butchart, S.H.M., 2019. Illegal killing and taking of birds in Europe outside the Mediterranean: assessing the scope and scale of a complex issue. *Bird Conservation International* 29, 10–40.

<https://doi.org/10.1017/S0959270917000533>

Brommer, J.E., Lehikoinen, A., Valkama, J., 2012. The Breeding Ranges of Central European and Arctic Bird Species Move Poleward. *PLOS ONE* 7, e43648. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043648>

Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>

Brown, C.J., O'Connor, M.I., Poloczanska, E.S., Schoeman, D.S., Buckley, L.B., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Richardson, A.J., 2016. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Global Change Biology* 22, 1548–1560. <https://doi.org/10.1111/gcb.13184>

Buchan, C., Gilroy, J.J., Catry, I., Franco, A.M.A., 2020. Fitness consequences of different migratory strategies in partially migratory populations: A multi-taxa meta-analysis. *Journal of Animal Ecology* 89, 678–690. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13155>

Buchanan, G.M., Mallord, J.W., Orsman, C.J., Roberts, J.T., Boafo, K., Skeen, R.Q., Whytock, R.C., Hulme, M.F., Guilain, T., Segniagbeto, G.H., Assou, D., Vickery, J.A., 2020. Changes in the area of optimal tree cover of a declining Afro-Palaeartic migrant across the species' wintering range. *Ibis* 162, 175–186. <https://doi.org/10.1111/ibi.12690>

Bujoczek, M., Ciach, M., Yosef, R., 2011. Road-kills affect avian population quality. *Biological Conservation, The New Conservation Debate: Beyond Parks vs. People* 144, 1036–1039. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.022>

Burgess, M.D., Finch, T., Border, J.A., Castello, J., Conway, G., Ketcher, M., Lawrence, M., Orsman, C.J., Mateos, J., Proud, A., Westerberg, S., Wiffen, T., Henderson, I.G., 2020. Weak migratory connectivity, loop migration and multiple non-breeding site use in British breeding Whinchats *Saxicola rubetra*. *Ibis* in press. <https://doi.org/10.1111/ibi.12825>

Busch, M., Katzenberger, J., Trautmann, S., Gerlach, B., Dröschmeister, R., Sudfeldt, C., undefined/ed. Drivers of population change in common farmland birds in Germany. *Bird Conservation International* 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0959270919000480>

Bussière, E.M.S., Underhill, L.G., Altwegg, R., 2015. Patterns of bird migration phenology in South Africa suggest northern hemisphere climate as the most consistent driver of change. *Global Change Biology* 21, 2179–2190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12857>

Butler, C.J., 2003. The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short-distance migratory birds in North America. *Ibis* 145, 484–495. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00193.x>

Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Yeong Ryu, H., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Warsi, O., Wiens, J.J., 2013. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20121890. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1890>

Casanueva, A., Rodríguez-Puebla, C., Frías, M.D., González-Reviriego, N., 2014. Variability of extreme precipitation over Europe and its relationships with teleconnection patterns. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 18, 709–725. <https://doi.org/10.5194/hess-18-709-2014>

Catry, T., Moreira, F., Alcazar, R., Rocha, P.A., Catry, I., 2017. Mechanisms and fitness consequences of laying decisions in a migratory raptor. *Behav Ecol* 28, 222–232. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw150>

Cattiaux, J., Ribes, A., 2018. Defining Single Extreme Weather Events In A Climate Perspective. *Bulletin of the American Meteorological Society* 99, 1557–1568. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-17-0281.1>

Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., Hansson, L.-A., 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120, 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x>

Chmura, H.E., Kharouba, H.M., Ashander, J., Ehlman, S.M., Rivest, E.B., Yang, L.H., 2019. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. *Ecological Monographs* 89, N.PAG-N.PAG. <https://doi.org/10.1002/ecm.1337>

Chmura, H.E., Krause, J.S., Pérez, J.H., Asmus, A., Sweet, S.K., Hunt, K.E., Meddle, S.L., McElreath, R., Boelman, N.T., Gough, L., Wingfield, J.C., 2018. Late-season snowfall is associated with decreased offspring survival in two migratory arctic-breeding songbird species. *Journal of Avian Biology* 49, e01712. <https://doi.org/10.1111/jav.01712>

Clark, N.J., Clegg, S.M., Klaassen, M., 2016. Migration strategy and pathogen risk: non-breeding distribution drives malaria prevalence in migratory waders. *Oikos* 125, 1358–1368. <https://doi.org/10.1111/oik.03220>

Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L., Dinetti, M., 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation, Urbanization* 127, 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>

Cohen, J.M., Lajeunesse, M.J., Rohr, J.R., 2018. A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Clim Change* 8, 224–228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>

Coppack, T., Pulido, F., 2004. Photoperiodic Response and the Adaptability of Avian Life Cycles to Environmental Change, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 131–150. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(04\)35007-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(04)35007-5)

Cotton, P.A., 2003. Avian migration phenology and global climate change. *PNAS* 100, 12219–12222. <https://doi.org/10.1073/pnas.1930548100>

Coumou, D., Rahmstorf, S., 2012. A decade of weather extremes. *Nature Clim Change* 2, 491–496. <https://doi.org/10.1038/nclimate1452>

Delmore, K.E., Toews, D.P.L., Germain, R.R., Owens, G.L., Irwin, D.E., 2016. The Genetics of Seasonal Migration and Plumage Color. *Current Biology* 26, 2167–2173. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.015>

Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47, 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>

Devictor, V., Swaay, C. van, Breerton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Strien, A.V., Turnhout, C.V., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., Jiguet, F., 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Clim Change* 2, 121–124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>

Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K.A., Butchart, S.H.M., Chan, K.M.A., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G.F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K.J., Zayas, C.N., 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>

Doiron, M., Gauthier, G., Lévesque, E., 2015. Trophic mismatch and its effects on the growth of young in an Arctic herbivore. *Global Change Biology* 21, 4364–4376. <https://doi.org/10.1111/gcb.13057>

Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268, 25–29. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325>

Dowle, M., Srinivasan, A., 2019. *data.table: Extension of `data.frame`*. R package version 1.12.6.

Dunn, P.O., Møller, A.P., 2014. Changes in breeding phenology and population size of birds. *Journal of Animal Ecology* 83, 729–739. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12162>

EBCC, 2020. EuroBirdPortal, available at : URL <http://eurobirdportal.org> (last access : 12.9.20).

EBCC, 2016. Life EuroBirdPortal available at : URL <https://life.eurobirdportal.org> (last access : 12.9.20).

EEA, 2020. *Global and European temperature*. European Environment Agency. Available at : URL <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/global-and-european-temperature-9/assessment> (last access 5.24.20).

EEA, 2017a. Climate change. impacts and vulnerability in Europe 2016: an indicator-based report. European Environment Agency, Copenhagen.

EEA, 2017b. *EEA reference grid* - European Environment Agency Available at : URL <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eea-reference-grids-2> (last access : 12.13.20).

Eglington, S.M., Pearce-Higgins, J.W., 2012. Disentangling the Relative Importance of Changes in Climate and Land-Use Intensity in Driving Recent Bird Population Trends. PLOS ONE 7, e30407. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030407>

Eraud, C., Boutin, J.-M., Riviere, M., Brun, J., Barbraud, C., Lormee, H., 2009. Survival of Turtle Doves *Streptopelia turtur* in relation to western Africa environmental conditions. Ibis 151, 186–190. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00876.x>

European Commission, 2020. Wild Birds: Bird species of the European Union. Available at : URL [https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/eu\\_species/](https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/wildbirds/eu_species/) (last access : 3.23.20).

European Commission, 2004. Restoration and maintenance of valuable aquatic bird habitats of Pirkanmaa-LIFE04 NAT/FI/000076. Life programme. Available at : URL [https://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction=search.dspPage&n\\_proj\\_id=2663](https://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction=search.dspPage&n_proj_id=2663) (last access 12.26.20).

European Commission, 2003. WEIDMOOS - Habitat management in the SPA Weidmoos-LIFE03 NAT/A/000010, Life programme. Available at : URL [https://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction=search.dspPage&n\\_proj\\_id=2438](https://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction=search.dspPage&n_proj_id=2438) (last access 12.26.20).

European Union, 2009. Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds 19. Available at : URL [http://eur-lex.europa.eu/legal-content/ EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32009L0147&from=EN](http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32009L0147&from=EN) (last access 12.26.20).

Evans, D.R., Hobson, K.A., Kusack, J.W., Cadman, M.D., Falconer, C.M., Mitchell, G.W., 2020. Individual condition, but not fledging phenology, carries over to affect post-fledging survival in a Neotropical migratory songbird. *Ibis* 162, 331–344. <https://doi.org/10.1111/ibi.12727>

Finch, T., Butler, S.J., Franco, A.M.A., Cresswell, W., 2017. Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *Journal of Animal Ecology* 86, 662–673. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12635>

Franks, S.E., Pearce-Higgins, J.W., Atkinson, S., Bell, J.R., Botham, M.S., Brereton, T.M., Harrington, R., Leech, D.I., 2018. The sensitivity of breeding songbirds to changes in seasonal timing is linked to population change but cannot be directly attributed to the effects of trophic asynchrony on productivity. *Global Change Biology* 24, 957–971. <https://doi.org/10.1111/gcb.13960>

Fu, Y.H., Campioli, M., Deckmyn, G., Janssens, I.A., 2012. The Impact of Winter and Spring Temperatures on Temperate Tree Budburst Dates: Results from an Experimental Climate Manipulation. *PLOS ONE* 7, e47324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047324>

Gargallo, G., Baillie, S., Foppen, R., Schmid, H., 2014. The EuroBirdPortal (EBP) project. *Bird Census News* 27, 3–10.

Gill, J.A., Alves, J.A., Gunnarsson, T.G., 2019. Mechanisms driving phenological and range change in migratory species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374, 20180047. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0047>

Gilroy, J.J., 2017. Stay-at-home strategy brings fitness benefits to migrants. *Journal of Animal Ecology* 86, 983–986. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12717>

Gilroy, J.J., Gill, J.A., Butchart, S.H.M., Jones, V.R., Franco, A.M.A., 2016. Migratory diversity predicts population declines in birds. *Ecology Letters* 19, 308–317. <https://doi.org/10.1111/ele.12569>

Global Administrative Areas, 2020. GADM database of Global Administrative Areas Available at. URL <https://gadm.org> (last access : 3.23.20).

Gregory, R.D., van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig Meyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R.P.B., Gibbons, D.W., 2005. Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360, 269–288. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1602>

Gregory, R.D., Vorisek, P., Strien, A.V., Meyling, A.W.G., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis* 149, 78–97. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x>

Gregory, R.D., Willis, S.G., Jiguet, F., Voříšek, P., Klvaňová, A., Strien, A. van, Huntley, B., Collingham, Y.C., Couvet, D., Green, R.E., 2009. An Indicator of the Impact of Climatic Change on European Bird Populations. *PLOS ONE* 4, e4678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004678>

Grist, H., Daunt, F., Wanless, S., Burthe, S.J., Newell, M.A., Harris, M.P., Reid, J.M., 2017. Reproductive performance of resident and migrant males, females and pairs in a partially migratory bird. *Journal of Animal Ecology* 86, 1010–1021. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12691>

Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Atkinson, P.W., Gélinaud, G., Potts, P.M., Croger, R.E., Gudmundsson, G.A., Appleton, G.F., Sutherland, W.J., 2006. Population-scale drivers of individual arrival times in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 75, 1119–1127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01131.x>

Gutiérrez, J.S., Rakhimberdiev, E., Piersma, T., Thieltges, D.W., 2017. Migration and parasitism: habitat use, not migration distance, influences helminth species richness in Charadriiform birds. *Journal of Biogeography* 44, 1137–1147. <https://doi.org/10.1111/jbi.12956>

Halfwerk, W., Holleman, L.J.M., Lessells, C.M., Slabbekoorn, H., 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology* 48, 210–219. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01914.x>

Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., Turnhout, C.A.M. van, Kroon, H. de, Jongejans, E., 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511, 341–343. <https://doi.org/10.1038/nature13531>

Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., Kroon, H. de, 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>

Hanzelka, J., Horká, P., Reif, J., 2019. Spatial gradients in country-level population trends of European birds. *Diversity and Distributions* 25, 1527–1536. <https://doi.org/10.1111/ddi.12945>

Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R., Bearhop, S., 2011. Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology* 80, 4–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x>

Hegemann, A., Fudickar, A.M., Nilsson, J.-Å., 2019. A physiological perspective on the ecology and evolution of partial migration. *J Ornithol* 160, 893–905. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01648-9>

Hollander, F.A., Dyck, H.V., Martin, G.S., Titeux, N., 2011. Maladaptive Habitat Selection of a Migratory Passerine Bird in a Human-Modified Landscape. *PLOS ONE* 6, e25703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025703>

Horton, K.G., La Sorte, F.A., Sheldon, D., Lin, T.-Y., Winner, K., Bernstein, G., Maji, S., Hochachka, W.M., Farnsworth, A., 2020. Phenology of nocturnal avian migration has shifted at the continental scale. *Nat. Clim. Chang.* 10, 63–68. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0648-9>

Howard, C., Stephens, P.A., Pearce-Higgins, J.W., Gregory, R.D., Butchart, S.H.M., Willis, S.G., 2020. Disentangling the relative roles of climate and land cover change in driving the long-term population trends of European migratory birds. *Diversity and Distributions* 26, 1442–1455. <https://doi.org/10.1111/ddi.13144>

Howard, C., Stephens, P.A., Pearce-Higgins, J.W., Gregory, R.D., Willis, S.G., 2015. The drivers of avian abundance: patterns in the relative importance of climate and land use. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1249–1260. <https://doi.org/10.1111/geb.12377>

Hurlbert, A.H., Liang, Z., 2012. Spatiotemporal Variation in Avian Migration Phenology: Citizen Science Reveals Effects of Climate Change. *PLOS ONE* 7, e31662. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031662>

Inger, R., Gregory, R., Duffy, J.P., Stott, I., Voříšek, P., Gaston, K.J., 2015. Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology Letters* 18, 28–36. <https://doi.org/10.1111/ele.12387>

IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1267-1326.

IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology* 13, 1672–1684. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x>

Jiguet, F., Gregory, R.D., Devictor, V., Green, R.E., Voříšek, P., Strien, A.V., Couvet, D., 2010. Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology* 16, 497–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01963.x>

Jiguet, F., Julliard, R., Thomas, C.D., Dehorter, O., Newson, S.E., Couvet, D., 2006. Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9, 1321–1330. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00986.x>

Jones, T., Cresswell, W., 2010. The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of Animal Ecology* 79, 98–108. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01610.x>

Jonzén, N., Lindén, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J.O., Rubolini, D., Piacentini, D., Brinch, C., Spina, F., Karlsson, L., Stervander, M., Andersson, A., Waldenström, J., Lehikoinen, A., Edvardsen, E., Solvang, R., Stenseth, N.C., 2006. Rapid Advance of Spring Arrival Dates in Long-Distance Migratory Birds. *Science* 312, 1959–1961.

<https://doi.org/10.1126/science.1126119>

Jørgensen, P.S., Böhning-Gaese, K., Thorup, K., Tøttrup, A.P., Chylarecki, P., Jiguet, F., Lehikoinen, A., Noble, D.G., Reif, J., Schmid, H., Turnhout, C. van, Burfield, I.J., Foppen, R., Voříšek, P., Strien, A. van, Gregory, R.D., Rahbek, C., 2016. Continent-scale global change attribution in European birds - combining annual and decadal time scales. *Global Change Biology* 22, 530–543. <https://doi.org/10.1111/gcb.13097>

Keller, V., Herrando, S., Voříšek, P., Franch, M., Kipson, M., Milanese, P., Martí, D., Anton, M., Klvaňová, A., Kalyakin, M.V., Bauer, H.-G., Foppen, R.P.B., 2020. European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change., European Bird Census Council&Lynx Edicions. ed. Barcelona.

Kentie, R., Both, C., Hooijmeijer, J.C.E.W., Piersma, T., 2015. Management of modern agricultural landscapes increases nest predation rates in Black-tailed Godwits *Limosa limosa*. *Ibis* 157, 614–625. <https://doi.org/10.1111/ibi.12273>

Kentie, R., Coulson, T., Hooijmeijer, J.C.E.W., Howison, R.A., Loonstra, A.H.J., Verhoeven, M.A., Both, C., Piersma, T., 2018. Warming springs and habitat alteration interact to impact timing of breeding and population dynamics in a migratory bird. *Global Change Biology* 24, 5292–5303. <https://doi.org/10.1111/gcb.14406>

Kharouba, H.M., Wolkovich, E.M., 2020. Disconnects between ecological theory and data in phenological mismatch research. *Nature Climate Change* 10, 406–415. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0752-x>

Knudsen, E., Lindén, A., Both, C., Jonzén, N., Pulido, F., Saino, N., Sutherland, W.J., Bach, L.A., Coppack, T., Ergon, T., Gienapp, P., Gill, J.A., Gordo, O., Hedenström, A., Lehikoinen, E., Marra, P.P., Møller, A.P., Nilsson, A.L.K., Péron, G., Ranta, E., Rubolini, D., Sparks, T.H., Spina, F., Studds, C.E., Sæther, S.A., Tryjanowski, P., Stenseth, N.C., 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews* 86, 928–946. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00179.x>

Kokko, H., 2011. Directions in modelling partial migration: how adaptation can cause a population decline and why the rules of territory acquisition matter. *Oikos* 120, 1826–1837. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19438.x>

Kokko, H., 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68, 940–950. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x>

Kokko, H., Gunnarsson, T.G., Morrell, L.J., Gill, J.A., 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? *Journal of Animal Ecology* 75, 1293–1303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01151.x>

Koleček, J., Adamík, P., Reif, J., 2020. Shifts in migration phenology under climate change: temperature vs. abundance effects in birds. *Climatic Change* 159, 177–194. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02668-8>

Koleček, J., Procházka, P., Ieronymidou, C., Burfield, I.J., Reif, J., 2018. Non-breeding range size predicts the magnitude of population trends in trans-Saharan migratory passerine birds. *Oikos* 127, 599–606. <https://doi.org/10.1111/oik.04549>

La Sorte, F.A., Fink, D., 2017. Migration distance, ecological barriers and en-route variation in the migratory behaviour of terrestrial bird populations. *Global Ecology and Biogeography* 26, 216–227. <https://doi.org/10.1111/geb.12534>

La Sorte, F.A., Lepczyk, C.A., Burnett, J.L., Hurlbert, A.H., Tingley, M.W., Zuckerberg, B., 2018. Opportunities and challenges for big data ornithology. *Condor* 120, 414–426. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-17-206.1>

Lack, D., 1943. The problem of partial migration. *British birds* 37, 122–130.

Liedvogel, M., Åkesson, S., Bensch, S., 2011. The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 561–569. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.07.009>

Lok, T., Overdijk, O., Tinbergen, J.M., Piersma, T., 2011. The paradox of spoonbill migration: most birds travel to where survival rates are lowest. *Animal Behaviour* 82, 837–844. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.07.019>

Lok, T., Veldhoen, L., Overdijk, O., Tinbergen, J.M., Piersma, T., 2017. An age-dependent fitness cost of migration? Old trans-Saharan migrating spoonbills breed later than those staying in Europe, and late breeders have lower recruitment. *Journal of Animal Ecology* 86, 998–1009. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12706>

Loonstra, A.H.J., Verhoeven, M.A., Senner, N.R., Both, C., Piersma, T., 2019. Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecology Letters* 22, 2060–2066. <https://doi.org/10.1111/ele.13387>

Low, M., Arlt, D., Pärt, T., Öberg, M., 2015. Delayed timing of breeding as a cost of reproduction. *Journal of Avian Biology* 46, 325–331. <https://doi.org/10.1111/jav.00623>

Lutra Consulting, 2020. Input application Available at : URL <https://inputapp.io/fr/> (last access 12.28.20).

Mallord, J.W., Orsman, C.J., Roberts, J.T., Boafu, K., Skeen, R.Q., Sheehan, D.K., Vickery, J.A., 2018. Apparent resilience of a declining Afro-Palaeartic migrant to forest loss on the wintering grounds. *Ibis* 160, 805–815. <https://doi.org/10.1111/ibi.12572>

Marcelino, J., Silva, J.P., Gameiro, J., Silva, A., Rego, F.C., Moreira, F., Catry, I., 2020. Extreme events are more likely to affect the breeding success of lesser kestrels than average climate change. *Sci Rep* 10, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64087-0>

Marrot, P., Charmantier, A., Blondel, J., Garant, D., 2018. Current spring warming as a driver of selection on reproductive timing in a wild passerine. *J Anim Ecol* 87, 754–764. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12794>

Marrot, P., Garant, D., Charmantier, A., 2017. Multiple extreme climatic events strengthen selection for earlier breeding in a wild passerine. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160372. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0372>

Mason, L.R., Green, R.E., Howard, C., Stephens, P.A., Willis, S.G., Aunins, A., Brotons, L., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Escandell, V., Foppen, R.P.B., Herrando, S., Husby, M., Jiguet, F., Kålås, J.A., Lindström, Å., Massimino, D., Moshøj, C., Nellis, R., Paquet, J.-Y., Reif, J., Sirkiä, P.M., Szép, T., Florenzano, G.T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., van Strien, A., van Turnhout, C.A.M., Voříšek, P., Gregory, R.D., 2019. Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability. *Climatic Change* 157, 337–354. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02549-9>

McClintock, B.T., Bailey, L.L., Pollock, K.H., Simons, T.R., 2010. Unmodeled observation error induces bias when inferring patterns and dynamics of species occurrence via aural detections. *Ecology* 91, 2446–2454. <https://doi.org/10.1890/09-1287.1>

McCulloch, M.N., Tucker, G.M., Baillie, S.R., 1992. The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis. *Ibis* 134, 55–65. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb04734.x>

McGrath, L.J., Iii, C.V.R., Fontaine, J.J., 2009. Flower power: tree flowering phenology as a settlement cue for migrating birds. *Journal of Animal Ecology* 78, 22–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01464.x>

McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., Bêty, J., 2012. Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Can. J. Zool.* 90, 961–971. <https://doi.org/10.1139/z2012-064>

McKinnon, L., Smith, P.A., Nol, E., Martin, J.L., Doyle, F.I., Abraham, K.F., Gilchrist, H.G., Morrison, R.I.G., Bêty, J., 2010. Lower Predation Risk for Migratory Birds at High Latitudes. *Science* 327, 326–327. <https://doi.org/10.1126/science.1183010>

McLean, N., Lawson, C.R., Leech, D.I., Pol, M. van de, 2016. Predicting when climate-driven phenotypic change affects population dynamics. *Ecology Letters* 19, 595–608. <https://doi.org/10.1111/ele.12599>

McNamara, J.M., Barta, Z., Klaassen, M., Bauer, S., 2011. Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters* 14, 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01686.x>

McWilliams, S.R., Guglielmo, C., Pierce, B., Klaassen, M., 2004. Flying, Fasting, and Feeding in Birds during Migration: A Nutritional and Physiological Ecology Perspective. *Journal of Avian Biology* 35, 377–393.

Metzger, M.J., Bunce, R.G.H., Jongman, R.H.G., Múcher, C.A., Watkins, J.W., 2005. A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecology and Biogeography* 14, 549–563. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00190.x>

Miller-Rushing, A.J., Høye, T.T., Inouye, D.W., Post, E., 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3177–3186. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0148>

Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E., 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *PNAS* 105, 16195–16200. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105>

Morelli, F., Benedetti, Y., Callaghan, C.T., 2020. Ecological specialization and population trends in European breeding birds. *Global Ecology and Conservation* 22, e00996. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00996>

Nadal, J., Ponz, C., Comas, C., Margalida, A., 2019. Time, geography and weather provide insights into the ecological strategy of a migrant species. *Science of The Total Environment* 649, 1096–1104. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.345>

Natagora, 2020. Pie-grièche écorcheur - *Lanius collurio* [WWW Document]. Observations.be. URL <https://observations.be/species/51/> (accessed 12.28.20).

Newton, I., 2011. Migration within the annual cycle: species, sex and age differences. *J Ornithol* 152, 169–185. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0689-y>

Nilsson, A.L.K., Alerstam, T., Nilsson, J.-Å., 2008. Diffuse, short and slow migration among Blue Tits. *J Ornithol* 149, 365–373. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0280-3>

Ockendon, N., Johnston, A., Baillie, S.R., 2014. Rainfall on wintering grounds affects population change in many species of Afro-Palaeartic migrants. *J Ornithol* 155, 905–917. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1073-5>

Opdam, P., Wascher, D., 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117, 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>

Ouyang, J.Q., Jong, M. de, Grunsvan, R.H.A. van, Matson, K.D., Haussmann, M.F., Meerlo, P., Visser, M.E., Spoelstra, K., 2017. Restless roosts: Light pollution affects behavior, sleep, and physiology in a free-living songbird. *Global Change Biology* 23, 4987–4994. <https://doi.org/10.1111/gcb.13756>

Pacifici, M., Visconti, P., Butchart, S.H.M., Watson, J.E.M., Cassola, F.M., Rondinini, C., 2017. Species' traits influenced their response to recent climate change. *Nature Clim Change* 7, 205–208. <https://doi.org/10.1038/nclimate3223>

Pancerasa, M., Ambrosini, R., Saino, N., Casagrandi, R., 2018. Barn swallows long-distance migration occurs between significantly temperature-correlated areas. *Sci Rep* 8, 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30849-0>

Pannekoek, J., van Strien, A., 2001. TRIM 3 Manual. TRends & Indices for Monitoring data, Research paper No. 0102. Statistics Netherlands, Voorburg, The Netherlands. 58p.

Paquet, J.-Y., De Broyer, A., Laudelout, A., Cavelier, D., Lighezzolo, P., Kints, O., Goret, T., 2020. Augmentation remarquable de la population de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* dans les sites Natura 2000 de Fagne-Famenne (Belgique). *Aves* 57, 27–40.

Pebesma, E., 2018. Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal* 10 (1), 439-446.

Pedersen, L., Onrubia, A., Vardanis, Y., Barboutis, C., Waasdorp, S., van Helvert, M., Geertsma, M., Ekberg, P., Willemoes, M., Strandberg, R., Matsyna, E., Matsyna, A., Klaassen, R.H.G., Alerstam, T., Thorup, K., Tøttrup, A.P., 2020. Remarkably similar migration patterns between different red-backed shrike populations suggest that migration rather than breeding area phenology determines the annual cycle. *J Avian Biol* 51, jav.02475. <https://doi.org/10.1111/jav.02475>

Peterson, T.C., Stott, P.A., Herring, S., 2012. Explaining Extreme Events of 2011 from a Climate Perspective. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93, 1041–1067. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-12-00021.1>

Piersma, T., 2011. Flyway evolution is too fast to be explained by the modern synthesis: proposals for an ‘extended’ evolutionary research agenda. *J Ornithol* 152, 151–159. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0716-z>

Piersma, T., 1997. Do Global Patterns of Habitat Use and Migration Strategies Co-Evolve with Relative Investments in Immunocompetence due to Spatial Variation in Parasite Pressure? *Oikos* 80, 623. <https://doi.org/10.2307/3546640>

Pulido, F., Berthold, P., 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *PNAS* 107, 7341–7346. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910361107>

QGIS.org, 2020. *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. Available at : <https://qgis.org/en/site/> (last access 12.28.20).

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Rakhimberdiev, E., Duijns, S., Karagicheva, J., Camphuysen, C.J., Dekinga, A., Dekker, R., Gavrilov, A., Horn, J. ten, Jukema, J., Saveliev, A., Soloviev, M., Tibbitts, T.L., Gils, J.A. van, Piersma, T., 2018. Fuelling conditions at staging sites can mitigate Arctic warming effects in a migratory bird. *Nat Commun* 9, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06673-5>

Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Hansen, J., Hansen, L.H., Moreau, J., Piersma, T., 2016. Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecology and Evolution* 6, 7375–7386. <https://doi.org/10.1002/ece3.2361>

Reneerkens, J., Versluijs, T.S.L., Piersma, T., Alves, J.A., Boorman, M., Corse, C., Gilg, O., Hallgrimsson, G.T., Lang, J., Loos, B., Ntiamoa-Baidu, Y., Nuoh, A.A., Potts, P.M., Horn, J. ten, Lok, T., 2020. Low fitness at low latitudes: Wintering in the tropics increases migratory delays and mortality rates in an Arctic breeding shorebird. *Journal of Animal Ecology* 89, 691–703. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13118>

Renner, S.C., Baur, S., Possler, A., Winkler, J., Kalko, E.K.V., Bates, P.J.J., Mello, M.A.R., 2012. Food Preferences of Winter Bird Communities in Different Forest Types. *PLOS ONE* 7, e53121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053121>

Rondinini, C., Wilson, K.A., Boitani, L., Grantham, H., Possingham, H.P., 2006. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning: Species data for conservation planning. *Ecology Letters* 9, 1136–1145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00970.x>

Rotics, S., Kaatz, M., Turjeman, S., Zurell, D., Wikelski, M., Sapir, N., Eggers, U., Fiedler, W., Jeltsch, F., Nathan, R., 2018. Early arrival at breeding grounds: Causes, costs and a trade-off with overwintering latitude. *Journal of Animal Ecology* 87, 1627–1638. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12898>

Russo, S., Sillmann, J., Fischer, E.M., 2015. Top ten European heatwaves since 1950 and their occurrence in the coming decades. *Environ. Res. Lett.* 10, 124003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/12/124003>

Saino, N., Ambrosini, R., 2008. Climatic connectivity between Africa and Europe may serve as a basis for phenotypic adjustment of migration schedules of trans-Saharan migratory birds. *Global Change Biology* 14, 250–263. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01488.x>

Saino, N., Ambrosini, R., Rubolini, D., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Hüppop, K., Hüppop, O., Lehikoinen, A., Lehikoinen, E., Rainio, K., Romano, M., Sokolov, L., 2011. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 835–842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1778>

Saino, N., Szép, T., Ambrosini, R., Romano, M., Møller, A.P., 2004a. Ecological conditions during winter affect sexual selection and breeding in a migratory bird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271, 681–686. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2656>

Saino, N., Szép, T., Romano, M., Rubolini, D., Spina, F., Møller, A.P., 2004b. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7, 21–25. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00553.x>

Salafsky, N., Salzer, D., Stattersfield, A.J., Hilton-Taylor, C., Neugarten, R., Butchart, S.H.M., Collen, B., Cox, N., Master, L.L., O'connor, S., Wilkie, D., 2008. A Standard Lexicon for Biodiversity Conservation: Unified Classifications of Threats and Actions. *Conservation Biology* 22, 897–911. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00937.x>

Salido, L., Purse, B.V., Marrs, R., Chamberlain, D.E., Shultz, S., 2012. Flexibility in phenology and habitat use act as buffers to long-term population declines in UK passerines. *Ecography* 35, 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06797.x>

Samplonius, J.M., Both, C., 2019. Climate Change May Affect Fatal Competition between Two Bird Species. *Current Biology* 29, 327-331.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.063>

Samplonius, J.M., Both, C., 2017. Competitor phenology as a social cue in breeding site selection. *Journal of Animal Ecology* 86, 615–623. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12640>

Samplonius, J.M., Kappers, E.F., Brands, S., Both, C., 2016. Phenological mismatch and ontogenetic diet shifts interactively affect offspring condition in a passerine. *Journal of Animal Ecology* 85, 1255–1264. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12554>

Schär, C., Jendritzky, G., 2004. Hot news from summer 2003. *Nature* 432, 559–560. <https://doi.org/10.1038/432559a>

Scheffers, B.R., Meester, L.D., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>

Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., Visser, G.H., 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134, 332–342. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1124-0>

Schmaljohann, H., Both, C., 2017. The limits of modifying migration speed to adjust to climate change. *Nature Clim Change* 7, 573–576. <https://doi.org/10.1038/nclimate3336>

Senner, N.R., Stager, M., Sandercock, B.K., 2017. Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos* 126, 61–72. <https://doi.org/10.1111/oik.03325>

Senner, N.R., Verhoeven, M.A., Abad-Gómez, J.M., Alves, J.A., Hooijmeijer, J.C.E.W., Howison, R.A., Kentie, R., Loonstra, A.H.J., Masero, J.A., Rocha, A., Stager, M., Piersma, T., 2019. High Migratory Survival and Highly Variable Migratory Behavior in Black-Tailed Godwits. *Front. Ecol. Evol.* 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00096>

Sol, D., González-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J., Lapiedra, O., 2014. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology Letters* 17, 942–950. <https://doi.org/10.1111/ele.12297>

Sommeille, M., Manica, A., Rodrigues, A.S.L., 2019. Where the wild birds go: explaining the differences in migratory destinations across terrestrial bird species. *Ecography* 42, 225–236. <https://doi.org/10.1111/ecog.03531>

Somveille, M., Rodrigues, A.S.L., Manica, A., 2018. Energy efficiency drives the global seasonal distribution of birds. *Nat Ecol Evol* 2, 962–969. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0556-9>

Somveille, M., Rodrigues, A.S.L., Manica, A., 2015. Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* 24, 664–674. <https://doi.org/10.1111/geb.12298>

Spinoni, J., Naumann, G., Vogt, J.V., 2017. Pan-European seasonal trends and recent changes of drought frequency and severity. *Global and Planetary Change* 148, 113–130. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.11.013>

Stephens, P.A., Mason, L.R., Green, R.E., Gregory, R.D., Sauer, J.R., Alison, J., Aunins, A., Brotons, L., Butchart, S.H.M., Campedelli, T., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., Crowe, O., Elts, J., Escandell, V., Foppen, R.P.B., Heldbjerg, H., Herrando, S., Husby, M., Jiguet, F., Lehikoinen, A., Lindström, Å., Noble, D.G., Paquet, J.-Y., Reif, J., Sattler, T., Szép, T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., Strien, A.J. van, Turnhout, C.A.M. van, Vorisek, P., Willis, S.G., 2016. Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science* 352, 84–87. <https://doi.org/10.1126/science.aac4858>

Strubbe, D., Matthysen, E., 2009. Establishment success of invasive ring-necked and monk parakeets in Europe. *Journal of Biogeography* 36, 2264–2278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02177.x>

Sullivan, B.L., Aycrigg, J.L., Barry, J.H., Bonney, R.E., Bruns, N., Cooper, C.B., Damoulas, T., Dhondt, A.A., Dietterich, T., Farnsworth, A., Fink, D., Fitzpatrick, J.W., Fredericks, T., Gerbracht, J., Gomes, C., Hochachka, W.M., Iliff, M.J., Lagoze, C., La Sorte, F.A., Merrifield, M., Morris, W., Phillips, T.B., Reynolds, M., Rodewald, A.D., Rosenberg, K.V., Trautmann, N.M., Wiggins, A., Winkler, D.W., Wong, W.-K., Wood, C.L., Yu, J., Kelling, S., 2014. The eBird enterprise: An integrated approach to development and application of citizen science. *Biological Conservation* 169, 31–40. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.003>

Tøttrup, A.P., Klaassen, R.H.G., Kristensen, M.W., Strandberg, R., Vardanis, Y., Lindström, Å., Rahbek, C., Alerstam, T., Thorup, K., 2012. Drought in Africa Caused Delayed Arrival of European Songbirds. *Science* 338, 1307–1307. <https://doi.org/10.1126/science.1227548>

UK Research and Innovation, 2020. Explaining and Predicting the Migration and Phenology of Europe-African Migratory Birds. The Gateway to Research (GtR). Available at : URL <https://gtr.ukri.org/projects?ref=NE%2FT001070%2F1> (last access 12.28.20).

Ulgezen, Z.N., Käpylä, T., Meerlo, P., Spoelstra, K., Visser, M.E., Dominoni, D.M., 2019. The preference and costs of sleeping under light at night in forest and urban great tits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286, 20190872. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0872>

Usui, T., Butchart, S.H.M., Phillimore, A.B., 2017. Temporal shifts and temperature sensitivity of avian spring migratory phenology: a phylogenetic meta-analysis. *Journal of Animal Ecology* 86, 250–261. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12612>

van Strien, A.J., Pannekoek, J., Gibbons, D.W., 2001. Indexing European bird population trends using results of national monitoring schemes: a trial of a new method. *Bird Study* 48, 200–213. <https://doi.org/10.1080/00063650109461219>

Verhulst, S., Nilsson, J.-Å., 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 399–410. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2146>

Vickery, J.A., Ewing, S.R., Smith, K.W., Pain, D.J., Bairlein, F., Škorpilová, J., Gregory, R.D., 2014. The decline of Afro-Palaeartic migrants and an assessment of potential causes. *Ibis* 156, 1–22. <https://doi.org/10.1111/ibi.12118>

Visser, M.E., Gienapp, P., 2019. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nat Ecol Evol* 3, 879–885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>

Visser, M.E., Perdeck, A.C., Balen, J.H.V., Both, C., 2009. Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Global Change Biology* 15, 1859–1865. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01865.x>

Visser, M.E., te Marvelde, L., Lof, M.E., 2012. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *J Ornithol* 153, 75–84. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0770-6>

Voříšek, P., Van Strien, A.J., Van Strien, W., Škorpilová, J., Burfield, I.J., Gregory, R.D., 2020. *PECBMS Methods* . PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS). Available at : URL <https://pecbms.info/methods/> (last access 12.8.20).

Walther, B., 2005. List of Western Palearctic bird species migrating within Africa (last updated March 2005). Zoological Museum, University of Copenhagen. Available at : URL [http://macroecointern.dk/africamigrants/Specieslist01\\_10\\_05.htm](http://macroecointern.dk/africamigrants/Specieslist01_10_05.htm) (last access 12.12.20).

Watts, H.E., Cornelius, J.M., Fudickar, A.M., Pérez, J., Ramenofsky, M., 2018. Understanding variation in migratory movements: A mechanistic approach. *General and Comparative Endocrinology, The Proceedings of the 11th International Symposium on Avian Endocrinology* 256, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2017.07.027>

Wickham, H., Henry, L., 2019. tidy: Tidy Messy Data. R package version 1.0.0.

Wikelski, M., Tarlow, E.M., Raim, A., Diehl, R.H., Larkin, R.P., Visser, G.H., 2003. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature* 423, 704–704. <https://doi.org/10.1038/423704a>

Winger, B.M., Auteri, G.G., Pegan, T.M., Weeks, B.C., 2019. A long winter for the Red Queen: rethinking the evolution of seasonal migration. *Biological Reviews* 94, 737–752. <https://doi.org/10.1111/brv.12476>

Wingfield, J.C., 2008. Organization of vertebrate annual cycles: implications for control mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 425–441. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2149>

Wingfield, J.C., Pérez, J.H., Krause, J.S., Word, K.R., González-Gómez, P.L., Lisovski, S., Chmura, H.E., 2017. How birds cope physiologically and behaviourally with extreme climatic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372, 20160140. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0140>

Winkler, D.W., Jørgensen, C., Both, C., Houston, A.I., McNamara, J.M., Levey, D.J., Partecke, J., Fudickar, A., Kacelnik, A., Roshier, D., Piersma, T., 2014. Cues, strategies, and outcomes: how migrating vertebrates track environmental change. *Mov Ecol* 2, 10. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-2-10>

Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, 2nd edition. ed. Chapman and Hall/CRC.

Zurell, D., Graham, C.H., Gallien, L., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2018. Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change. *Nature Clim Change* 8, 992–996. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0312-9>

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Smith, G.M., 2007. *Analysing ecological data, Statistics for biology and health*. Springer, New York ; London.

# Annexes

## Annexe 1 : Pays couverts par les programmes PECBMS et EBP

*Tableau S1 Liste des pays ayant contribué aux programmes PECBMS et EBP. Bien que certains pays aient fournis des données antérieures, les indices de population ne sont publiés qu'à partir de 1980, période où plusieurs pays pouvaient mettre en commun leurs données. Les données EBP ne couvrent pas la Lituanie et la Slovaquie.*

<b>Pays</b>	<b>Période des monitorings PECBMS</b>	<b>Inclus dans EuroBirdPortal</b>
<b>Allemagne</b>	1989 – 2017	Oui
<b>Autriche</b>	1998 – 2017	Oui
<b>Belgique</b>	1990 – 2016	Oui
<b>Bulgarie</b>	2005 – 2017	Oui
<b>Chypre</b>	2006 – 2017	Oui
<b>Danemark</b>	1976 – 2017	Oui
<b>Espagne</b>	1998 – 2016	Oui
<b>Estonie</b>	1983 – 2017	Oui
<b>Finlande</b>	1975 – 2017	Oui
<b>France</b>	1989 – 2017	Oui
<b>Grèce</b>	2007 – 2017	Oui
<b>Hongrie</b>	1999 – 2017	Oui
<b>Italie</b>	2000 – 2017	Oui
<b>Lettonie</b>	1995 – 2017	Oui
<b>Lituanie</b>	2011 – 2017	Non
<b>Luxembourg</b>	2009 – 2016	Oui
<b>Norvège</b>	1996 – 2017	Oui
<b>Pays-Bas</b>	1984 – 2017	Oui
<b>Pologne</b>	2000 – 2017	Oui
<b>Portugal</b>	2004 – 2014	Oui
<b>République d'Irlande</b>	1998 – 2016	Oui
<b>République Tchèque</b>	1982 – 2017	Oui
<b>Roumanie</b>	2007 – 2016	Oui
<b>Royaume-Uni</b>	1966 – 2017	Oui
<b>Slovaquie</b>	2005 – 2017	Oui
<b>Slovénie</b>	2008 – 2017	Non
<b>Suède</b>	1975 – 2017	Oui
<b>Suisse</b>	1999 – 2017	Oui

## Annexe 2 : Espèces analysées

Tableau S2 Liste des espèces reprises dans l'analyse. Pour chaque espèce, la stratégie de migration et le type d'habitat majoritairement utilisé sont spécifiés. La stratégie de migration a été déterminées sur base des cartes de distribution de BirdLife International and Handbook of The Birds of The World (2019). La classification des habitats provient du programme PECBMS (Voříšek et al., 2020).

<b>Nom Scientifique</b>	<b>Nom Français</b>	<b>Stratégie de Migration</b>	<b>Habitat</b>
<b>Accipiter nisus</b>	Épervier d'Europe	Migrateur partiel	Autre
<b>Acrocephalus palustris</b>	Rousserolle verderolle	Migrateur Total	Autre
<b>Acrocephalus schoenobaenus</b>	Phragmite des joncs	Migrateur Total	Autre
<b>Actitis hypoleucos</b>	Chevalier guignette	Migrateur Total	Agricole
<b>Alauda arvensis</b>	Alouette des champs	Migrateur partiel	Agricole
<b>Anthus pratensis</b>	Pipit farlouse	Migrateur partiel	Forestier
<b>Anthus trivialis</b>	Pipit des arbres	Migrateur Total	Autre
<b>Apus apus</b>	Martinet noir	Migrateur Total	Agricole
<b>Bombycilla garrulus</b>	Jaseur boréal	Migrateur partiel	Autre
<b>Buteo buteo</b>	Buse variable	Migrateur partiel	Autre
<b>Ciconia ciconia</b>	Cigogne blanche	Migrateur partiel	Autre
<b>Circus aeruginosus</b>	Busard des roseaux	Migrateur partiel	Autre
<b>Columba palumbus</b>	Pigeon ramier	Migrateur partiel	Autre
<b>Cuculus canorus</b>	Coucou gris	Migrateur Total	Agricole
<b>Cyanecula svecica</b>	Gorgebleue à miroir	Migrateur Total	Autre
<b>Delichon urbicum</b>	Hirondelle de fenêtre	Migrateur Total	Forestier
<b>Emberiza hortulana</b>	Bruant ortolan	Migrateur Total	Forestier
<b>Emberiza schoeniclus</b>	Bruant des roseaux	Migrateur partiel	Autre
<b>Ficedula albicollis</b>	Gobemouche à collier	Migrateur Total	Autre
<b>Ficedula hypoleuca</b>	Gobemouche noir	Migrateur Total	Autre
<b>Fringilla coelebs</b>	Pinson des arbres	Migrateur partiel	Agricole
<b>Fringilla montifringilla</b>	Pinson du Nord	Migrateur partiel	Autre
<b>Gallinago gallinago</b>	Bécassine des marais	Migrateur partiel	Agricole
<b>Grus grus</b>	Grue cendrée	Migrateur Total	Agricole
<b>Hirundo rustica</b>	Hirondelle rustique	Migrateur Total	Agricole
<b>Jynx torquilla</b>	Torcol fourmilier	Migrateur Total	Autre
<b>Lanius collurio</b>	Pie-grièche écorcheur	Migrateur Total	Autre
<b>Limosa limosa</b>	Barge à queue noire	Migrateur Total	Autre
<b>Linaria cannabina</b>	Linotte mélodieuse	Migrateur partiel	Agricole

<b>Lullula arborea</b>	Alouette lulu	Migrateur partiel	Autre
<b>Luscinia megarhynchos</b>	Rossignol philomèle	Migrateur Total	Autre
<b>Motacilla alba</b>	Bergeronnette grise	Migrateur partiel	Autre
<b>Motacilla flava</b>	Bergeronnette printanière	Migrateur Total	Autre
<b>Numenius arquata</b>	Courlis cendré	Migrateur Total	Forestier
<b>Oenanthe oenanthe</b>	Traquet motteux	Migrateur Total	Forestier
<b>Oriolus oriolus</b>	Loriot d'Europe	Migrateur Total	Forestier
<b>Phoenicurus ochruros</b>	Rougequeue noir	Migrateur partiel	Autre
<b>Phoenicurus phoenicurus</b>	Rougequeue à front blanc	Migrateur Total	Agricole
<b>Phylloscopus collybita</b>	Pouillot véloce	Migrateur partiel	Agricole
<b>Phylloscopus sibilatrix</b>	Pouillot siffleur	Migrateur Total	Agricole
<b>Phylloscopus trochilus</b>	Pouillot fitis	Migrateur Total	Agricole
<b>Saxicola rubetra</b>	Tarier des prés	Migrateur Total	Autre
<b>Saxicola torquatus</b>	Tarier pâtre	Migrateur partiel	Autre
<b>Serinus serinus</b>	Serin cini	Migrateur partiel	Agricole
<b>Spinus spinus</b>	Tarin des aulnes	Migrateur partiel	Autre
<b>Streptopelia turtur</b>	Tourterelle des bois	Migrateur Total	Autre
<b>Sturnus vulgaris</b>	Étourneau sansonnet	Migrateur partiel	Autre
<b>Sylvia atricapilla</b>	Fauvette à tête noire	Migrateur partiel	Autre
<b>Sylvia borin</b>	Fauvette des jardins	Migrateur Total	Forestier
<b>Sylvia communis</b>	Fauvette grisette	Migrateur Total	Autre
<b>Sylvia curruca</b>	Fauvette babillarde	Migrateur Total	Autre
<b>Tadorna tadorna</b>	Tadorne de Belon	Migrateur partiel	Autre
<b>Tringa glareola</b>	Chevalier sylvain	Migrateur Total	Autre
<b>Tringa nebularia</b>	Chevalier aboyeur	Migrateur Total	Agricole
<b>Tringa ochropus</b>	Chevalier cul-blanc	Migrateur Total	Agricole
<b>Tringa totanus</b>	Chevalier gambette	Migrateur partiel	Forestier
<b>Turdus iliacus</b>	Grive mauvis	Migrateur Total	Forestier
<b>Turdus philomelos</b>	Grive musicienne	Migrateur partiel	Autre
<b>Turdus pilaris</b>	Grive litorne	Migrateur partiel	Autre
<b>Turdus torquatus</b>	Merle à plastron	Migrateur partiel	Forestier
<b>Upupa epops</b>	Huppe fasciée	Migrateur partiel	Agricole
<b>Vanellus vanellus</b>	Vanneau huppé	Migrateur partiel	Autre

Annexe 3 : Sites d'étude pour la récolte des données de terrain sur la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*)

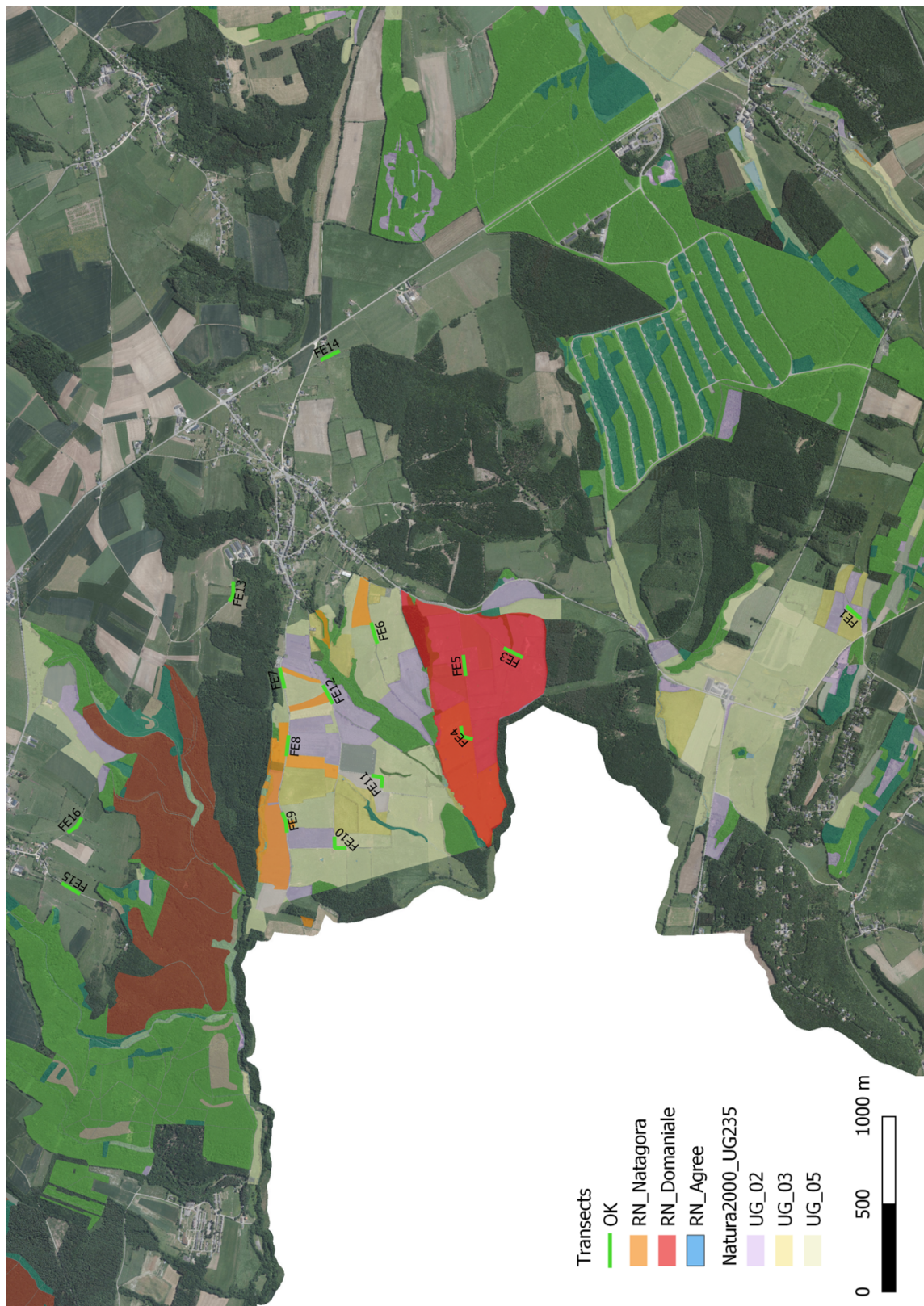


Figure S1 Carte du site de Feschaux. Les lignes vertes indiquent la position et le tracé des transects d'observation pour les retours de migration. Les couleurs représentent le statut des réserves naturelles et les unités de gestion Natura 2000.



Figure S2 Carte du site de Lessive. Les lignes vertes indiquent la position et le tracé des transects d'observation pour les retours de migration. Les couleurs représentent le statut des réserves naturelles et les unités de gestion Natura 2000.



Figure S3 Carte du site de Honnay. Les lignes vertes indiquent la position et le tracé des transects d'observation pour les retours de migration. Les couleurs représentent le statut des réserves naturelles et les unités de gestion Natura 2000.

## Annexe 4 : Graphes diagnostiques des modèles complets appuyant la sélection des espèces outliers

Note : Les graphiques présentés dans cette annexe ont été réalisés sur base des modèles « complets », c'est à dire reprenant l'entièreté des variables calculées (stratégie de migration, durée de migration, durée\*stratégie, surface des aires d'hivernage et de nidification et distance de migration). Ces modèles correspondent également au jeu de données reprenant l'entièreté des espèces pour lesquels toutes les variables ont pu être calculées (N=55).

a) Modèles pour les tendances des populations sur le long terme

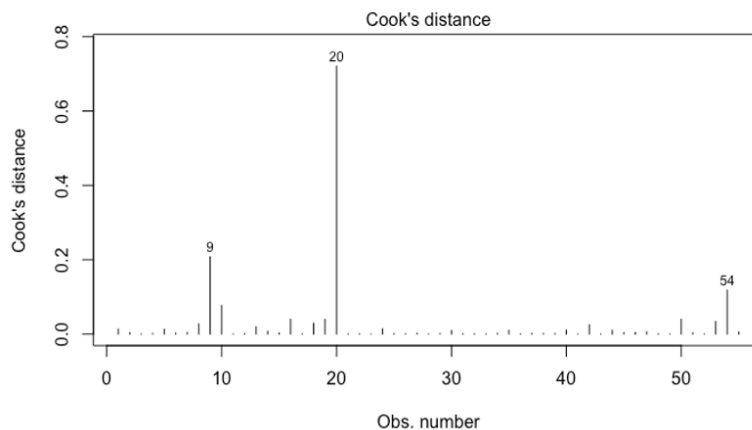


Figure S4 Distances de Cook pour le modèle complet liant les variables explicatives aux tendances des populations sur le long terme. La grue cendrée (observation n°20), le busard des roseaux (observation n°9) et la huppe fasciée (observation n°54) semblent se démarquer des autres espèces. Ces trois espèces constituent également des outliers pour les tendances des populations. Bien que les distances de Cook associées au busard et à la huppe sont faibles, elles augmentent fortement si la grue cendrée est exclue du jeu de données. Ces trois espèces ont donc une influence non-négligeable sur les résultats de la modélisation.

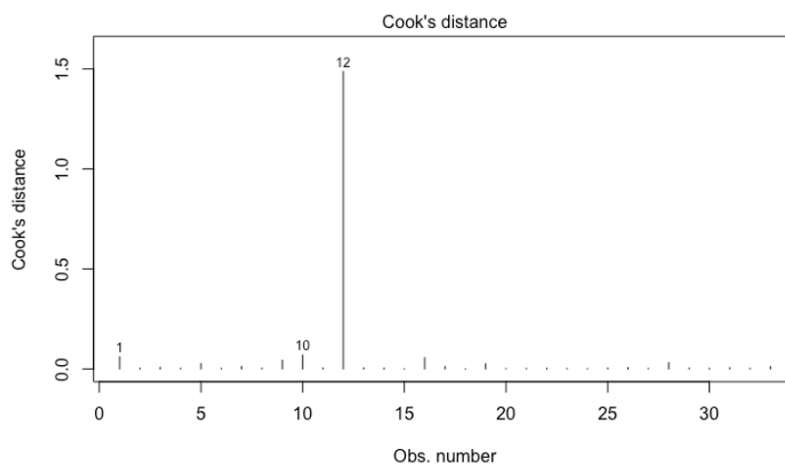


Figure S5 Distances de Cook pour le modèle complet, restreint aux migrateurs totaux, et liant les variables explicatives aux tendances des populations sur le long terme. La grue cendrée (observation n°12) et la gobemouche à collier (observation n°10) semblent se démarquer des autres espèces. Ces deux espèces constituent également des outliers pour les tendances des populations. Bien que la distance de Cook associée au gobemouche est particulièrement faible, elle augmente fortement si la grue cendrée est exclue du jeu de données. Ces deux espèces ont donc une influence non-négligeable sur les résultats de la modélisation.

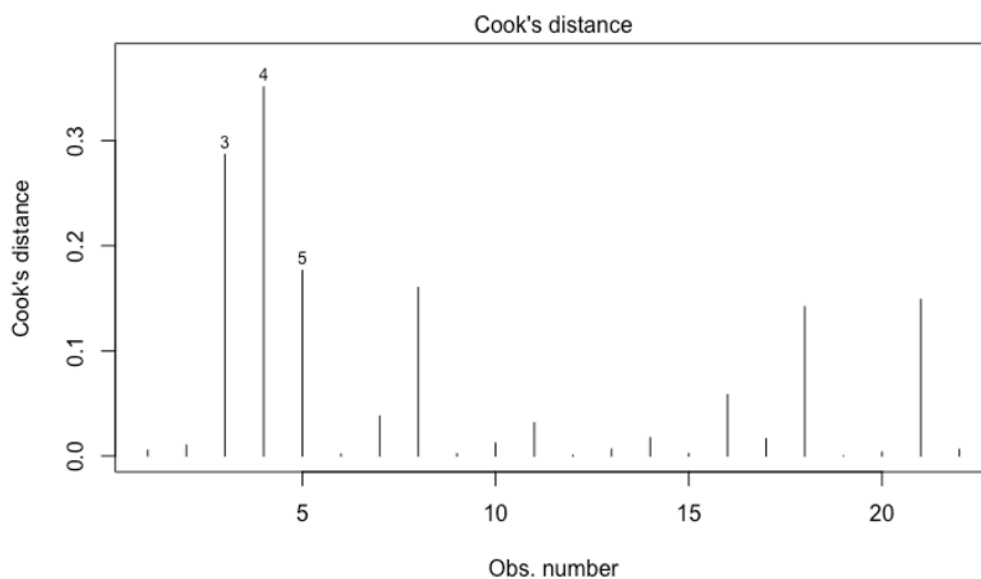


Figure S6 Distances de Cook pour le modèle complet, restreint aux migrateurs partiels, et liant les variables explicatives aux tendances des populations sur le long terme. Le busard des roseaux (observation n°4), la cigogne blanche (observation n°3) et le pigeon ramier (*Columba palumbus*; observation n°5) semblent se démarquer des autres espèces. Néanmoins, les distances associées pour la cigogne et le pigeon diminuent fortement après l'exclusion du busard. A contrario, cette exclusion entraîne une augmentation importante de la distance associée à la huppe fasciée. La huppe est le busard constituant des outliers pour les tendances des populations de migrateurs partiels, ces deux espèces ont donc été retirée du jeu de données.

b) Modèles pour les tendances des populations sur 10 ans (2008-2017)

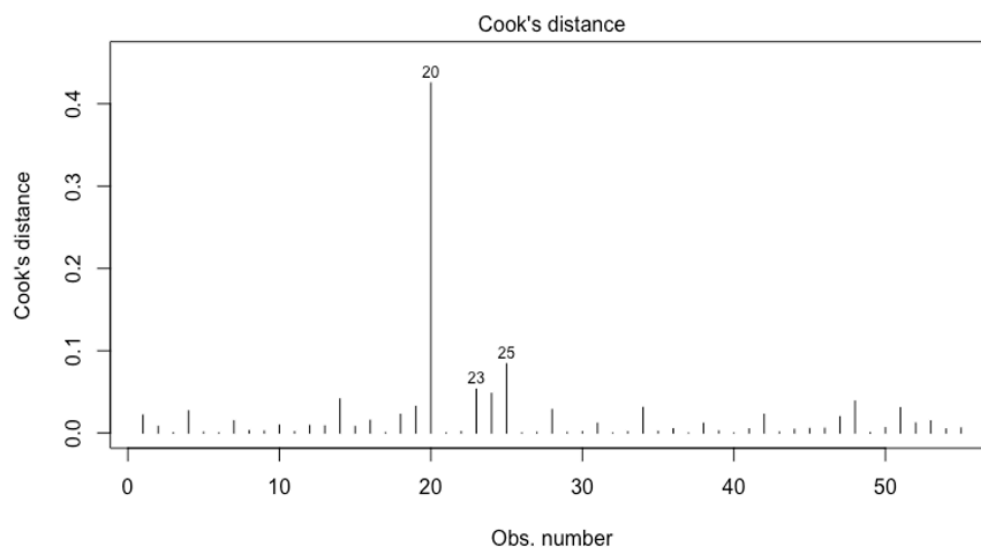


Figure S7 Distances de Cook pour le modèle complet liant les variables explicatives aux tendances des populations sur 10 ans. La grue cendrée (observation n°20), la pie-grièche écorcheur (observation n°23) et la linotte mélodieuse (observation n°25) semblent se démarquer des autres espèces. Ces trois espèces constituent également des outliers pour les tendances des populations. Néanmoins, les distances associées pour la pie-grièche et la linotte diminuent fortement après l'exclusion de la grue.

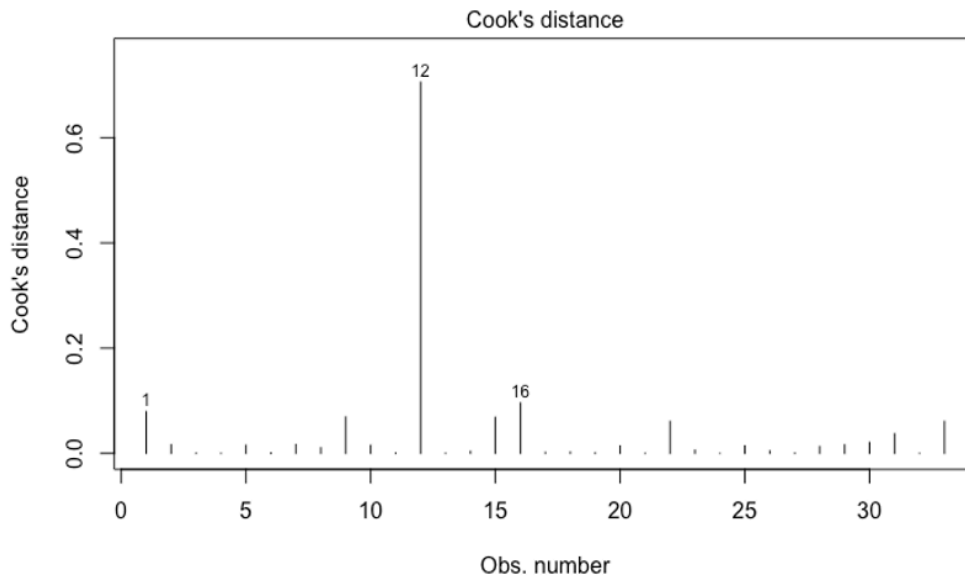


Figure S8 Distances de Cook pour le modèle complet, restreint aux migrants totaux, et liant les variables explicatives aux tendances des populations sur 10 ans. La grue cendrée (observation n°12), la barge à queue noire (*Limosa limosa* ; observation n°16) et la rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris* ; observation n°1) semblent se démarquer des autres espèces. Néanmoins, les distances associées pour la barge et la rousserolle diminuent fortement après l'exclusion de la grue.

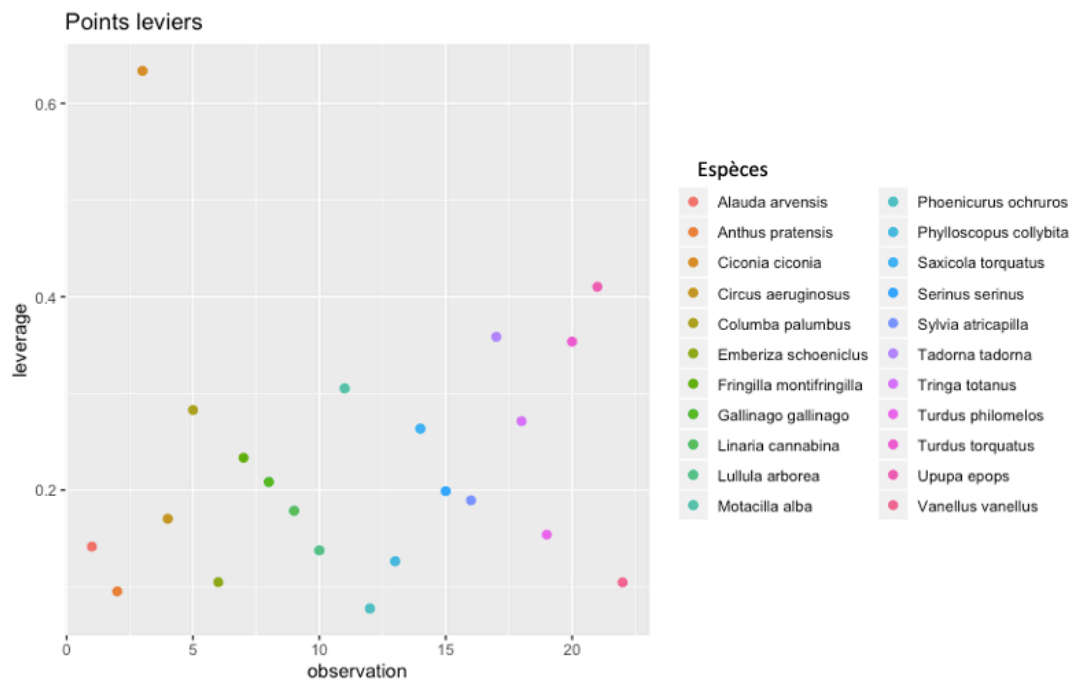


Figure S9 Points leviers pour le modèle complet, restreint aux migrants partiels, et liant les variables explicatives aux tendances des populations sur 10 ans. La cigogne blanche se démarque par un effet levier plus important ( $>0.5$ ). Cette espèce peut donc influencer les résultats de la modélisation.

