

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**ÉCOLOGIE DE LA MUE CHEZ LA GRANDE OIE DES
NEIGES (*CHEN CAERULESCENS ATLANTICA*)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ÉMILIE CHALIFOUR

Décembre 2012

UMI Number: 1526994

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI 1526994

Published by ProQuest LLC (2014). Copyright in the Dissertation held by the Author.

Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against unauthorized copying under Title 17, United States Code



ProQuest LLC.
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106 - 1346

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Martin-Hugues St-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Joël Bêty, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Eric Reed, examinateur externe, Environnement Canada – Service canadien de la
faune**

Dépôt initial le 10 septembre 2012

Dépôt final le 13 décembre 2012

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont aux nombreuses personnes qui ont contribué, de par leurs idées, leurs conseils, leurs coups de main et leurs patientes explications, à l'élaboration et la réalisation de cette étude. Joël, pour ton soutien constant et ton éternel optimisme. Ta passion pour le nord a été pour moi contagieuse et inspirante ! Merci d'avoir surmonté la mission jusque-là inconcevable de m'apprendre à siffler ! Ça en dit long sur ta persévérance ! J'offre ma reconnaissance éternelle à Alain et Nico, sans qui je serais encore en train de faire des stats en ce moment ! Jean-François Giroux, pour tes précieux commentaires et à toute ton équipe, merci de m'avoir reçue, guidée et encouragée ! Marc Bélisle et Josée Lefebvre, pour votre précieux apport scientifique. Élise et Marie-Hélène, pour en prendre autant sur vos épaules et être presque des mamans pour nous !

Merci à mes collègues des labos Bêty et Berteaux pour toute cette belle science, pour l'entraide et la complicité entre tous. Vous êtes tous, sans exception, des gens inoubliables ! Un clin d'œil tout spécial à Alex et Élise, mes fidèles complices dans les épreuves des études graduées ! Vos rires et sourires valent de l'or ! Quel réconfort Alex à toutes les fois où, dans un moment de découragement, je me suis retournée vers ton ordi et j'y ai vu un site hautement pertinent tel que RDS, bubble spinner ou un forum d'oiseaux ! Aux équipes de Bylot 2007-2008-2009-2010, vous faites tous partie de mes plus beaux souvenirs ! (Même le 24h jaune, hein Jeff !)

Merci aux colocs du labo St-Laurent pour tous vos précieux conseils de pros et tous les moments partagés ensemble, entre amis. Aux « Foubraks » d'avoir fait en sorte que mes mercredis après-midi aient été plus sportifs que productifs ! À ma famille, pour m'avoir toujours encouragé à poursuivre mes rêves...

Ce projet de recherche a été rendu possible grâce au support logistique et financier du Centre d'études nordiques, du Conseil de recherche en sciences et génie du Canada, du Fonds québécois pour la recherche sur la nature et les technologies, du ministère des Affaires indiennes et du Nord du Canada, du Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet et de l'Université du Québec à Rimouski.

RÉSUMÉ

Chez la Grande Oie des neiges, la majorité des adultes non-reproducteurs accomplit une migration de mue, au cours de laquelle ils migrent de leur aire de reproduction vers différentes régions de l'Arctique pour y muer. Les objectifs du projet étaient de décrire les patrons de migration de mue ainsi que les aires de mue, jusqu'à maintenant grandement méconnus. Le suivi de femelles adultes munies d'émetteur GPS/Argos nous a permis de localiser pour la première fois les aires de mue de Grandes Oies des neiges non-reproductrices dans l'Arctique canadien. Trente-sept sites de mue utilisés par 30 différentes femelles non-reproductrices ont été délimités. Nous avons observé que la Grande Oie semble accomplir une migration de mue vers le sud, découverte inusitée puisque ce comportement est contraire à celui généralement documenté chez les autres espèces d'oies en Amérique du Nord. Les aires de mue de la Grande Oie semblent chevaucher les aires de reproduction de la Petite Oie des neiges, ce qui était jusqu'à présent insoupçonné. Les zones identifiées pourraient représenter le principal point d'échange entre les deux sous-espèces. Les principaux facteurs de sélection d'un habitat de mue sont l'abondance de nourriture et la proximité de plans d'eau. Lors de la mue, la perte simultanée des plumes de vol rend les oies plus vulnérables à la prédation et ces sites seraient de meilleure qualité en termes d'alimentation ou de refuges contre la prédation. Nous avons aussi trouvé des évidences qui indiquent qu'il y a un processus de sélection hiérarchique de l'habitat de mue. De plus amples recherches pourraient permettre de valider les résultats de cette étude et mener à une meilleure compréhension des impacts locaux et des processus de sélection à plus fine échelle. Globalement, notre étude pourra contribuer à une meilleure gestion et conservation de cette espèce ainsi que des aires qu'elle utilise dans le Grand Nord.

Mots clés : Mue, migration, sélection d'habitat, Grande Oie des neiges, *Chen caerulescens atlantica*.

ABSTRACT

Most non-breeding Greater Snow geese (GSG; *Chen caerulescens atlantica*) undergo a molt migration, in which they migrate from breeding grounds to different regions of the Arctic to molt. This project aimed to describe molt migration patterns and molting sites, yet poorly known. By a deployment of GPS/Argos transmitters fitted to females, we were able to document for the first time location of non-breeding GSG molting sites in Canadian Arctic. Thirty-seven molting sites used by 30 different non-breeding females were delineated. We also observed that GSG seems to accomplish a southward molt migration, a surprising discovery because a northward molt migration is generally observed in others North American goose species. GSG molting sites also seemed to overlap some Lesser Snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*) breeding and molting grounds, which was yet unsuspected. Identified overlapping zones could be the main exchange point between those two sub-species. Main factors of molting habitat selection by GSG were food abundance and proximity of water. During molting period, simultaneous loss of flight feathers renders geese more subject to predation and molting sites should offer high feeding opportunities and availability of predator-safe refuges. We also found some evidences of the hierarchical nature of the molting habitat selection process. Further investigations could bring support to our results and lead to a better understanding of local impacts and fine-scale selection process. Globally, our study might contribute to better management and conservation opportunities of this species and its habitat in the high Arctic.

Keywords : Molt, migration, habitat selection, Greater Snow goose, *Chen caerulescens atlantica*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	IX
ABSTRACT	XI
TABLE DES MATIÈRES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES FIGURES.....	XVII
LISTE DES APPENDICES.....	XIX
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
LA MUE.....	2
MIGRATION DE MUE	7
CARACTÉRISTIQUES DE L’HABITAT DE MUE	9
FIDÉLITÉ AU SITE DE MUE.....	14
SÉLECTION D’HABITAT	16
LE CAS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES.....	18
OBJECTIFS.....	21
CHAPITRE 1 ÉCOLOGIE DE LA MUE ET CARACTÉRISTIQUES DE L’HABITAT DE MUE DES GRANDES OIES DES NEIGES (CHEN CAERULESCENS ATLANTICA) NON-REPRODUCTRICES	23
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L’ARTICLE.....	23
MOLT ECOLOGY AND MOLTING HABITAT REQUIREMENTS OF NON- BREEDING GREATER SNOW GOOSE (CHEN CAERULESCENS ATLANTICA)	25

ABSTRACT.....	25
INTRODUCTION.....	26
METHODS	28
RESULTS	33
DISCUSSION	36
MANAGEMENT IMPLICATION AND FUTURE RESEARCH.....	40
CONCLUSION	51
CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES	51
PORTÉE ET LIMITES DE NOTRE ÉTUDE.....	54
PERSPECTIVES FUTURES	55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	57

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Definitions of studied areas for molting habitat selection of Greater Snow geese. 43

Table 2. Descriptive parameters of molting sites location and utilization of 30 greater snow geese tracked with satellite transmitters between 2007 and 2010. Sample size is n=37 (including 6 birds tracked for more than one year), except for departure date (n=33^a), length of stay (n=33^a), distance to breeding colony (n=15) and interannual distance between molting sites recorded in successive years for the same individual (n=7). Value for 50% fixed kernels and 95% kernels are shown for comparison.....44

Table 3. Results of model selection process to explain variation in habitat characteristics of molting grounds at home-range and landscape scales for general molting sites and core molting sites. Models were evaluated using second-order Akaike’s information criterion (AICc). Number of estimated parameters (k), Δ AICc, Akaike weight (w_i) and an indication of model performance (pseudo-R² and AUC) are also presented for the two best models in each group. All models included random effects of “individual” and “year”.46

Table 4. Coefficients (β), standard errors (SE) and 95% confidence intervals (CI) of habitat variables included in most parsimonious model explaining Greater Snow geese molting habitat selection in general (kernels 95%) and core (kernels 50%) molting sites at home-range and landscape scales. All models included random effects of “individual” and “year”.47

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Location of wintering and breeding grounds of the Greater Snow Goose and of the 3 captures sites of females tracked with satellite transmitters in this study. The number of marked birds is indicated in parenthesis for each capture site.41
- Figure 2. Distribution of female Greater Snow Goose molting sites in 2007 (\diamond), 2008 (\oplus), 2009 (Δ) and 2010 (\square). Hollow and dark symbols respectively represent females from Bylot Island and unknown breeding colony. Multi-years individuals are associated with a letter (from a to f).....42
- Figure 3. Mean date \pm SD of arrival and departure in general molting sites for Greater Snow Geese tracked between 2008 and 2010.....45

LISTE DES APPENDICES

Appendix 1. Location and year of capture of female Greater Snow geese marked with GPS/Argos satellite transmitters.....	48
Appendix 2. Duty cycle used on solar GPS/Argos satellite transmitters deployed on Greater Snow geese between 2006 and 2010. Transmitters were programmed with 3 to 4 « seasons » which vary in frequency of data collection and Argos satellite uploading. .	48
Appendix 3. List of <i>a priori</i> candidate models used to explain molting habitat selection process of Greater Snow Goose, in relation to food resources and water proximity and abundance.	49

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Qu'ils se déplacent en volant, marchant ou nageant, les animaux migrateurs se retrouvent dans toutes les branches du règne animal. La migration se définit généralement comme un mouvement saisonnier et bidirectionnel entre différentes régions géographiques. Les animaux migrent principalement en réponse à une saisonnalité environnementale, c'est-à-dire à une variabilité spatiale et temporelle des ressources ou des conditions (Dingle & Drake 2007, Barta et al. 2008, Finstad & Hein 2012). Les migrations sont aussi étroitement liées à la variation des besoins individuels le long du cycle de vie. Ce dernier cas s'illustre bien chez les poissons anadromes, qui migrent de la mer vers l'eau douce en vue de la fraie (Finstad & Hein 2012). Chez les oiseaux en particulier, la migration s'effectue principalement entre une aire de reproduction et une autre région où l'espèce séjourne tout le reste de l'année, deux régions où les conditions sont alternativement favorables puis défavorables, et ce, de manière désynchronisée (Greenberg & Marra 2005, Barta et al. 2008). Certaines migrations du règne animal sont spectaculaires, notamment chez la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) qui parcourt parfois plus de 80 000 km annuellement (Egevang et al. 2010) et chez le caribou migrateur (*Rangifer tarandus*) qui en franchit 6000 au cours de la même période (Sharma et al. 2009). La migration peut être obligatoire ou facultative, cette dernière s'effectuant seulement en réponse à la détérioration des conditions du milieu (Dingle & Drake 2007) et typiquement chez les espèces pour lesquelles les fluctuations des conditions sont imprévisibles (Newton 2012). La migration chez une espèce peut être partielle si seule une partie de la population l'accomplit (Adriaensen & Dhondt 1990, Barta et al. 2008) ou différentielle si les individus d'une même population mais de classes d'âge ou de sexe différents suivent des patrons ou des stratégies de migration variables (Dingle & Drake 2007, Barta et al. 2008). L'existence de populations migratrices et résidentes au sein d'une même espèce, telles que l'omble

chevalier (*Salvelinus alpinus*; Finstad & Hein 2012), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*; Mysterud et al. 2011) et le rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*; Adriaensen & Dhondt 1990), est un exemple de migration partielle, tout comme la migration de mue chez les oiseaux, qui retiendra ici notre attention.

LA MUE

Physiologie et énergétique

Les plumes assument diverses fonctions permettant le vol, la flottaison, l'isolation, la protection, la communication (accouplement) ainsi que d'autres rôles sensitifs. Les plumes des oiseaux s'altèrent suite à leur exposition à des agents dégradants comme les rayons UV et les bactéries digérant la kératine ainsi que par l'abrasion mécanique (Barta et al. 2008). N'ayant pas la capacité de se réparer, la totalité des plumes doit être remplacée annuellement afin de continuer d'assumer leurs fonctions (Barta et al. 2008). Les plumes sont principalement constituées de protéines (jusqu'au tiers des protéines d'un individu) et leur renouvellement peut représenter un réel défi énergétique (Hohman et al. 1992). En effet, la disponibilité des protéines par rapport à d'autres types de nutriments est limitée dans la plupart des environnements et les oiseaux n'ont qu'une faible capacité de stockage et de conversion de protéines (King & Murphy 1985, Hohman et al. 1992, Fox et al. 1998).

De nombreux auteurs attribuent à la mue un coût énergétique important, voire même un stress nutritionnel (Lustick 1970, Ankney 1979, Hohman et al. 1992, Lindström et al. 1993, Portugal et al. 2007, Barta et al. 2008). Ankney (1979) mentionne trois stratégies pour pallier la hausse de la demande en nutriments au cours de la mue, soit la hausse de la consommation alimentaire, la réduction compensatoire des autres dépenses énergétiques et le catabolisme des réserves corporelles. La définition de Ankney (1979) modifiée par King & Murphy (1985) selon laquelle il y a stress nutritionnel lorsque qu'un catabolisme net des réserves corporelles affecte au moins une fonction vitale d'un individu, est généralement

acceptée (Hohman et al. 1992). Selon sa définition, Ankney (1979, 1984) conclut que la mue n'induit pas de stress nutritionnel chez la Petite Oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) ni chez la Bernache cravant (*Branta bernicla*). L'étude de Lindström et al. (1993) révèle que le coût de la mue est significativement corrélé au taux métabolique basal pondéré à la masse corporelle (BMR_M). Les espèces possédant un BMR_M élevé, en général les espèces de petites tailles, devraient supporter un coût plus élevé pour leur mue (Hohman et al. 1992, Lindström et al. 1993). La synchronie, le patron, la durée et la phénologie de la mue varient grandement selon les espèces et ces caractéristiques influencent la demande énergétique associée à la mue (Ankney 1979).

Synchronie, patron et durée

Le milieu de vie ainsi que le mode d'alimentation d'une espèce influencent la synchronie de la mue. Les espèces aquatiques ou s'alimentant dans les marais sont généralement des espèces à mue simultanée (Hohman et al. 1992). Les espèces fréquentant ces milieux peuvent facilement s'alimenter et fuir les prédateurs sans voler, ce qu'ils font généralement même lorsqu'ils ont la capacité de voler. Au contraire, les espèces terrestres et celles s'alimentant grâce au vol (e.g. passereaux, oiseaux de proie, oiseaux de mer, etc.) présentent rarement une mue simultanée puisqu'une réduction de leur capacité de vol les rendraient vulnérables à la prédation ou incapables de s'alimenter efficacement (Bridge 2006). La durée de la mue chez ces dernières est ainsi beaucoup plus longue, les oiseaux de mer ayant besoin de quelques mois à quelques années pour compléter leur mue (Bridge 2006). Le fait que les espèces pouvant risquer la mue simultanée choisissent cette stratégie laisse croire qu'elle constitue l'option la plus efficace (Hohman et al. 1992). Bien que la demande quotidienne en nutriments soit plus élevée lors d'une mue simultanée (Ankney 1979), l'investissement global en termes d'énergie et de temps serait moindre.

Chez les Anatidés (famille rassemblant les oies, les cygnes, les canards plongeurs et barboteurs, etc.), le patron de la mue est généralement lié au mode d'appariement. Les Ansérinés (sous-famille des Anatidés comprenant les oies, les bernaches et les cygnes), qui forment des couples durables et dont les individus des 2 sexes ont des plumages semblables, n'ont généralement qu'une seule mue complète par année (Hohman et al. 1992). Les Anatinés (sous-famille des Anatidés comprenant les canards plongeurs et barboteurs), qui forment des couples de courte durée et dont les individus sont annuellement et sexuellement dichromatiques, muent au moins deux fois par année (mues partielles; Hohman et al. 1992). De manière plus générale, chez les espèces d'oiseaux polygames, les mâles étant sujets à la sélection sexuelle sont susceptibles de présenter des mues multiples leur permettant un dichromatisme annuel (Tökölyi et al. 2008). Une mue unique représente un moindre investissement en termes de temps et d'énergie que des mues multiples.

De manière générale, la durée de la période sans vol durant la mue varie en moyenne entre 3 et 7 semaines chez les Anatidés (Hohman et al. 1992) et entre 3 et 5 semaines chez les Ansérinés (Kahlert 2003, Fox et al. 2009). La capacité de voler est restreinte peu avant la perte des plumes de vol et se poursuit jusqu'à ce que les nouvelles plumes atteignent environ 70% de leur taille finale (Hohman et al. 1992). Plusieurs paramètres peuvent influencer la durée de la mue dont les différences individuelles, l'état des réserves énergétiques, l'apport nutritionnel du régime alimentaire ainsi que les différences géographiques. Les espèces muant à des latitudes supérieures sont sous des contraintes de temps plus serrées et leur mue se concentre généralement sur une période plus restreinte (Caswell en prép., Hohman et al. 1992).

Phénologie

Dans les environnements saisonniers, la phénologie des activités du cycle annuel peut influencer considérablement les probabilités de survie et de reproduction d'un individu (Barta et al. 2008). De plus, certaines activités sont généralement asynchrones ; soit parce qu'elles requièrent chacune beaucoup d'énergie (e.g. mue et reproduction) ou parce qu'elles sont mutuellement exclusives (e.g. mue et migration) (Hohman et al. 1992, Bridge 2006). La chronologie et la phénologie des comportements sont donc régies par les lois de la sélection naturelle, de façon à ce que le fitness de l'individu soit maximisé (Barta et al. 2008, Tökölyi et al. 2008).

Divers scénarios de phénologie de la mue sont observés chez les oiseaux et plusieurs auteurs ont tenté de modéliser le moment optimal du cycle annuel pour la mue, qu'ils soient migrateurs ou non (Holmgren & Hedenström 1995, Barta et al. 2006, 2008). Les oiseaux migrateurs peuvent muer soit pendant la saison estivale immédiatement après la reproduction (mue post-nuptiale), soit sur les aires d'hivernage tandis que d'autres peuvent accomplir deux mues partielles ou même deux mues complètes (Kjellen 1994, Holmgren & Hedenström 1995, Barta et al. 2008). D'après le modèle de Barta et al. (2008), la distribution temporelle et spatiale des ressources alimentaires est le facteur clé influençant la phénologie de la mue chez les oiseaux migrateurs. Une mue estivale est privilégiée chez une espèce lorsque ses ressources alimentaires connaissent un pic saisonnier sur les aires d'estivage tandis qu'une moindre amplitude saisonnière survient sur les sites alternatifs. Lorsqu'un pic d'abondance des ressources survient à la fois sur les aires estivales et hivernales, le scénario de la mue hivernale devient optimal. Tous les migrateurs de courte-distance hivernant en milieu tempéré optent pour une mue estivale alors que seuls des migrateurs de longue-distance accomplissent une mue hivernale (Kjellen 1994, Barta et al. 2008). Les espèces à mue estivale sont souvent sous contraintes de temps serrées, liées à la faible durée de la saison de croissance, et ont tout avantage à muer plus hâtivement à l'intérieur de la saison estivale. Les avantages ont trait principalement à une végétation de

meilleure qualité qui entraîne la cascade suivante : une croissance des plumes accélérée par la plus grande valeur nutritive de la végétation, un plumage de meilleur qualité, une période de mue réduite, une plus longue période d'engraissement pré-migratoire et une migration automnale plus hâtive (Caswell en prép., Hohman et al. 1992). La majorité des oiseaux non-migrateurs des régions tempérées et tropicales accomplissent une mue post-nuptiale, bien que les espèces tropicales présentent des patrons beaucoup plus variables (Barta et al. 2006). Certaines de ces espèces accomplissent une mue pré-nuptiale, d'autres muent simultanément à leur reproduction tandis que les espèces à reproduction bisannuelle peuvent muer soit une fois entre leurs deux épisodes de reproduction ou encore après chacun de ces épisodes (Barta et al. 2006). De manière générale, lorsque la variation saisonnière dans la disponibilité des ressources est élevée, les oiseaux, migrants ou non, accomplissent une mue post-nuptiale.

Chez les Ansérinés, il existe une variabilité dans la phénologie de la mue à la fois selon le statut reproducteur et selon le sexe des individus reproducteurs (Hohman et al. 1992). L'investissement énergétique au cours de la période de reproduction varie selon le sexe, au désavantage des femelles. Tandis que les femelles sont pratiquement en jeûne tout au long de l'incubation, les mâles continuent à s'alimenter tout en défendant la femelle qui incube (Hohman et al. 1992). L'initiation de la mue chez les femelles reproductrices survient entre 3 et 28 jours après l'éclosion des jeunes, délai nécessaire pour restaurer les réserves énergétiques essentielles à la mue (Owen & Ogilvie 1979, Hohman et al. 1992). Les mâles, dont les réserves sont moins hypothéquées, prennent dès lors le relais pour une surveillance intensive des jeunes et initient en général leur mue quelques jours après les femelles (Ankney 1979, Hohman et al. 1992). La date d'initiation de la mue varie annuellement dans un intervalle de 2 à 3 semaines, selon la phénologie de la saison reproductrice, elle-même liée aux conditions environnementales locales (Owen & Ogilvie 1979, Lecomte et al. 2007). La fin de la mue coïncide généralement avec l'envol des jeunes (Hohman et al. 1992; mais voir Owen & Ogilvie 1979).

Les individus immatures, non-nicheurs où ayant eu un insuccès reproducteur (ci-après nommés les individus non-producteurs) initient leur mue plus tôt que les individus nicheurs et aucune différence significative n'apparaît entre la date d'initiation chez les deux sexes (Hohman et al. 1992). De manière générale chez les espèces d'oies nichant dans l'Arctique, les individus non-producteurs muent 15 jours avant les individus reproducteurs, différence qui s'estompe chez les espèces des régions tempérées (Van der Jeugd et al. 2003). L'initiation de la mue chez les non-producteurs est beaucoup plus flexible, permettant un meilleur ajustement aux conditions locales, puisque ceux-ci ne sont contraints ni par le temps ni par leurs réserves énergétiques (Hohman et al. 1992). Ils bénéficient donc des avantages à muer plus hâtivement par rapport aux reproducteurs. De plus, comme leurs réserves nutritives n'ont pas été épuisées par la production et l'incubation d'œufs, les non-producteurs peuvent se permettre de passer moins de temps à s'alimenter et plus de temps à entretenir des comportements anti-prédateurs, ce qui pourrait accroître leur survie (Hohman et al. 1992).

MIGRATION DE MUE

La migration de mue se définit généralement comme un mouvement migratoire saisonnier ayant lieu entre la période de reproduction et la migration automnale, impliquant le déplacement des individus d'une aire de reproduction à une aire particulière utilisée pour la mue (Salomonsen 1968, Hohman et al. 1992). Ce comportement est particulièrement répandu chez les Ansériformes (Caswell en prép., Hohman et al. 1992). Chez les Ansérinés d'Amérique du Nord, la migration de mue a été décrite pour la Bernache du Canada (*Branta canadensis*), l'Oie empereur (*Chen canagica*), l'Oie rieuse (*Anser albifrons*), la Bernache cravant et la Petite Oie des neiges (Blurton Jones 1972, Abraham 1980, Bollinger & Derksen 1996, Abraham et al. 1999, Ely et al. 2006, Hupp et al. 2007).

La migration de mue diffère de la migration automnale; la direction est souvent différente, voire opposée, seule une partie de la population l'accomplit et les aires de mue sont souvent très densément utilisées (Caswell en prép., Hohman et al. 1992). De façon générale, les oies nichant en régions tempérées et subarctiques accomplissent leur migration de mue vers le nord (Abraham 1980, Barta et al. 2008, Luukkonen et al. 2008). Ces migrations dans la direction opposée à l'aire d'hivernage peuvent accroître significativement la longueur de la migration annuelle (Caswell en prép., Kjellen 1994). Une migration de mue vers le nord peut toutefois s'avérer avantageuse par la hausse de la capacité de consommation alimentaire journalière (e.g. via une longueur du jour supérieure), par la présence d'une végétation de meilleure qualité (e.g. via une meilleure synchronie entre la mue et le pic de croissance végétale) et par un risque de prédation plus faible (Caswell en prép., McKinnon et al. 2010). De plus, les espèces muant à des latitudes supérieures étant sous des contraintes de temps plus serrées, leur mue se concentre généralement sur une période plus restreinte (Caswell en prép., Hohman et al. 1992).

Les déplacements des espèces à mue simultanée étant limités au cours de la période de mue, leur capacité à s'alimenter et à échapper à un prédateur s'en trouve réduite (Kahlert 2003, Portugal et al. 2007). En vue de cette période de vulnérabilité, certains individus entreprennent une migration vers des sites de mue présentant des caractéristiques avantageuses (Caswell en prép., Reed et al. 2003). La migration de mue demeure une migration partielle puisque ce comportement est absent chez les oies qui se reproduisent avec succès. Comme les jeunes de l'année n'ont pas encore acquis la capacité de voler au moment de l'initiation de la mue, les couples reproducteurs muent directement sur les aires de reproduction (Bollinger & Derksen 1996, Reed et al. 2003). Bien que les immatures constituent la majorité des migrants de mue, plusieurs adultes non-reproducteurs, ayant connus un échec et même certains ayant connu un succès mais perdu leurs jeunes hâtivement, accomplissent aussi une migration de mue (Fox et al. 1998, Luukkonen et al.

2008). Cette stratégie de migration pourrait s'être répandue chez la plupart des espèces d'oies car elle présente un bénéfice pour l'aptitude phénotypique via une hausse de la survie des oies (Caswell en prép.).

Une hypothèse alternative est qu'une compétition passive pour les ressources alimentaires limitées ou une exclusion active des non-producteurs par les adultes reproducteurs via des interactions agressives pourraient forcer les non-producteurs à quitter les aires de reproduction (Caswell en prép., Fox et al. 1998). Une dominance est en effet exercée par les groupes familiaux envers les individus non-producteurs lors de la période d'élevage des jeunes et d'engraissement pré-migratoire afin d'assurer l'accès aux ressources alimentaires lors de cette période critique pour les jeunes de l'année (Black & Owen 1989, Hohman et al. 1992). Bien que les raisons motivant le départ des aires de reproduction demeurent souvent matière à spéculation, des études de sélection d'habitat peuvent permettre d'identifier les caractéristiques communes de divers sites choisis afin d'investiguer les critères de sélection d'un habitat de mue.

CARACTÉRISTIQUES DE L'HABITAT DE MUE

Les ressources alimentaires

Comme mentionné précédemment, plusieurs espèces d'Anserinés utilisent peu ou pas leurs réserves endogènes pour combler leurs besoins en protéines au cours de la mue (Ankney 1979, 1984, Hohman et al. 1992; mais voir Fox et al. 2009). Ils doivent ainsi acquérir cet apport d'énergie par des sources exogènes. Pourtant, les oies ne consommeraient pas plus de nourriture en période de mue (Hohman et al. 1992, Portugal et al. 2007). De plus, il n'y aurait généralement pas de sélection pour les ressources alimentaires riches en protéines, celles-ci étant plutôt consommées de façon proportionnelle à leur disponibilité (Hohman et al. 1992). Toutefois, Fox et ses collaborateurs (1998) ont

plutôt observé une forte sélection pour *Puccinellia maritima* chez l'Oie cendrée en période de mue, et ce, malgré la distribution restreinte de cette ressource alimentaire. Cette espèce végétale possédait le contenu en protéines le plus élevé de toutes les espèces de graminées présentes sur leur site d'étude à l'exception des racines souterraines de *Scirpus maritimus*, ressource alimentaire toutefois difficile à extraire et consommer. L'apport en protéines semble dans tous les cas être maximisé par le fait que les oies en mue s'alimentent sur de jeunes pousses de graminoides en phase de croissance contenant plus de protéines et moins de fibres indigestes (Madsen & Mortensen 1987, Hohman et al. 1992).

La stabilité et la prédictibilité de la disponibilité des ressources sont des caractéristiques importantes des habitats utilisés en période de mue (Hohman et al. 1992). Les espèces muant dans des habitats où les ressources sont instables investiraient plus de temps à des activités de repos que d'alimentation, les coûts énergétiques de la quête de nourriture dépassant les gains potentiels. Les oies nichant dans l'Arctique muent dans des habitats où les ressources sont temporairement très abondantes et nutritives et peuvent ainsi passer beaucoup de temps à s'alimenter (Hohman et al. 1992). Toutefois, la plupart des espèces de sauvagine en mue augmentent le temps alloué aux activités de confort (ex. entretien et lissage des plumes) et de repos, ce qui pourrait indiquer qu'ils supportent bien cette période de haute demande énergétique par opposition à l'hyperphagie observée en période pré-migratoire ou pré-reproductrice (Hohman et al. 1992, Portugal et al. 2007).

Plusieurs auteurs ont documenté une telle réduction du temps alloué à l'alimentation chez les Anatidés en mue, au profit d'activités de confort et de repos. Ce changement de comportement, pouvant contribuer à la perte de poids observée chez certaines espèces en période de mue, permettrait de limiter le risque de prédation (Panek & Majewski 1990, Fox et al. 1998, Portugal et al. 2007). Malgré un accès illimité à de la nourriture de qualité et en absence de prédateur, Portugal et al. (2007) ont enregistré une réduction du temps

d'alimentation et une perte de poids chez des Bernaches nonette (*Branta leucopsis*) captives. Ces résultats sur des individus captifs montrent le caractère inné de la baisse d'activité lors de cette période de vulnérabilité accrue (Portugal et al. 2007). Selon les observations de Fox & Kahlert (1999), le temps alloué à l'alimentation chez les Oies cendrée en mue serait réduit d'environ 50% par rapport à l'investissement des individus pouvant voler. Les individus ne compenseraient pas cette réduction du temps alloué à l'alimentation par une hausse du taux de picorage (*peck rate*). Ces oies combleraient plutôt leur besoin accru en protéines par des modifications au niveau du système digestif leur permettant une plus grande absorption de l'azote, élément essentiel pour la synthèse de protéines (Fox & Kahlert 1999).

Selon Ankney (1979), il y aurait peu d'intérêt au maintien de grandes réserves, notamment de lipides, lorsque les ressources alimentaires sont hautement fiables. L'utilisation des réserves de lipides permettrait d'une part de passer moins de temps à s'alimenter et donc de réduire les risques de prédation en occupant des habitats plus sécuritaires (Portugal et al. 2007). D'autre part, il serait avantageux de limiter la mise en réserve afin de réduire les coûts de maintenance et de regagner plus rapidement la capacité de voler (Ankney 1979, Hohman et al. 1992, Portugal et al. 2007); les oiseaux les plus légers pouvant voler sur des plumes partiellement reconstruites (Owen & Ogilvie 1979). Les oiseaux ayant une masse plus importante à l'initiation de la mue subiraient une baisse de poids plus rapide et verraient leur période de mue raccourcie (Van der Jeugd et al. 2003). Tout ceci suggère que la priorité des oies lors de la période de mue n'est peut-être pas de s'alimenter mais bien d'éviter la prédation et que la perte de poids parfois observée au cours de la mue pourrait être une conséquence de la réduction volontaire des activités, voire une mesure adaptative afin de réduire la durée de cette période de vulnérabilité (Owen & Ogilvie 1979).

Les plans d'eau

Durant la période de mue, les oiseaux aquatiques s'alimentant sur terre demeurent généralement à proximité des plans d'eau. Les raisons expliquant ce phénomène ne sont toutefois pas complètement comprises à ce jour. Selon Kahlert (2003), plusieurs fonctions, qui ne sont pas mutuellement exclusives, peuvent être assumées par l'eau en période de mue et celles-ci n'ont pas été testées rigoureusement. La sélection d'un site à proximité de l'eau peut s'expliquer par 1) les besoins physiologiques en eau, puisqu'une grande disponibilité de l'eau près des sites d'alimentation permet aux oiseaux de réduire la dépense en énergie et en temps pour les déplacements vers des points d'eau et ainsi d'allouer plus de temps à l'alimentation et au repos (Owen 1972); 2) une meilleure quantité ou qualité des ressources alimentaires à proximité des plans d'eau (Loonen et al. 1991), sachant que les oies se nourrissent principalement de graminoides poussant en association avec les milieux humides (le terme « graminoides » renvoie à un ensemble de familles apparentées à celle des graminées (e.g. *Dupontia* spp), notamment celles de cypéracées (e.g. *Eriophorum* spp) et des joncacées (e.g. *Luzula* spp) (Gauthier et al. 1996, 2004)); 3) le potentiel de refuge contre la prédation qu'offrent les plans d'eau (Madsen & Mortensen 1987, Fox et al. 1998) et le fait que les coûts de vigilance augmentent en réponse au risque de prédation accru lorsque les individus s'éloignent de tels refuges (Kahlert 2003); 4) ceci peut finalement être le résultat involontaire d'un confinement induit par la réponse anti-prédatrice plutôt qu'une réelle adaptation comportementale visant à minimiser le risque de prédation. Selon cette dernière hypothèse, la zone terrestre la plus près de l'eau serait disproportionnellement visitée en conséquence des déplacements répétés entre la zone d'alimentation et le refuge (Kahlert et al. 1996, Kahlert 2003).

La disponibilité des ressources alimentaires et la proximité de l'eau pour s'abreuver (hypothèses 1 et 2) ont été les premiers critères utilisés pour prédire la distribution des oiseaux terrestres en période d'alimentation mais ceux-ci n'expliqueraient pas entièrement la distribution spatiale observée. Dans une étude réalisée par Kahlert (2003) sur des Oies

cendrée en période de mue, la fréquence des déplacements anti-prédateur était le principal facteur expliquant le patron de distribution des oies s'alimentant sur terre (99%), tandis que la distribution des ressources alimentaires n'expliquait que 57% de la distribution observée. La fréquence des déplacements anti-prédateurs étant elle-même influencée par le risque de prédation et le niveau de dérangement, Kahlert (2003) conclut que ces deux éléments sont les principaux déterminants du choix d'un site de mue chez les oies. La contrainte liée à la proximité d'eau pour s'abreuver est toutefois difficilement testable, puisque les oies peuvent s'abreuver dans des étangs temporaires, généralement largement disponibles dans le paysage.

Le risque de prédation et le niveau de dérangement

Selon Hohman et al. (1992), les deux facteurs influençant la sélection d'habitat chez les Anatidés en période de mue sont le risque de mortalité et la disponibilité de la nourriture. La perte du vol en période de mue limite les déplacements et réduit la capacité à échapper à un prédateur (Kahlert 2003, Portugal et al. 2007). La quête d'un site où le risque de prédation est moindre est de plus en plus acceptée comme étant un des critères majeurs de sélection d'un site de mue (Madsen & Mortensen 1987, Kahlert 2003, Reed et al. 2003). De nombreuses Oies cendrée non-productrices accomplissent une migration de mue vers l'île Saltholm au Danemark, île exempte de prédateur, où le dérangement humain est faible et la nourriture abondante (Fox et al. 1998). Toutefois, les Oies à bec court (*Anser brachyrhynchus*) nichant en Islande quitteraient des sites où la pression de prédation est faible pour des sites de mue situés au Groenland, où le risque de prédation est supérieur (Owen & Ogilvie 1979, Madsen & Mortensen 1987). Ces sites de mue présenteraient néanmoins des avantages en termes de disponibilité des refuges contre la prédation et des ressources alimentaires.

Les oies adultes n'étant pas ou peu sujettes à la prédation aviaire (mais voir Darling 1991), celles-ci n'ont que peu de prédateurs dans l'Arctique. Les oies semblent cependant percevoir le dérangement humain comme un risque de prédation pouvant induire une réponse comportementale anti-prédateur (Frid & Dill 2002, Madsen et al. 2009). Selon Owen (1972), le dérangement humain, perçu comme un risque de prédation, serait le principal facteur influençant la distribution des Oies rieuse sur leurs aires d'hivernage, alors même qu'elles peuvent voler. Étant un des groupes d'espèces les plus sensibles au dérangement (Madsen et al. 2009), en particulier lorsqu'elles ne peuvent voler, les oies non-productrices pourraient sélectionner des sites de mue au faible niveau de dérangement suite à une telle réponse anti-prédatrice. Une étude de Kahlert et al. (1996) démontre que les Oies cendrée en mue réagissent au passage de hérons ou d'hélicoptères en se réfugiant sur des plans d'eau ou encore présentent des comportements anti-prédateurs inhabituels (e.g. alimentation nocturne), réactions qu'elles ne démontrent pas lorsqu'elles ont la capacité de voler. En présence de stimuli de prédation d'une fréquence élevée, l'aggrégation près des plans d'eau peut être très importante, menant à une hausse de la compétition dans un espace restreint et à un épuisement des ressources locales (Kahlert 2003). Comme les oiseaux ne peuvent changer de sites suite à un tel épuisement des ressources survenant en cours de mue, la prédictibilité du risque de prédation et du niveau de dérangement devraient être des facteurs cruciaux dans le choix d'un site de mue (Kahlert 2003).

FIDÉLITÉ AU SITE DE MUE

Plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères sont philopatrices à leur lieu de naissance ou encore fidèles à leur site ou groupe de reproduction (Greenwood 1980, Pärt 1991). Bien que son usage soit maintenant élargi, le terme « philopatrie » a été traditionnellement employé pour désigner le retour sur le lieu de naissance (Greenwood 1980). Plus récemment, ce terme réfère au retour régulier à un lieu, e.g. de naissance ou de

reproduction, à une échelle régionale alors que la fidélité à un site réfère au retour à un endroit spécifique à une échelle locale (Ganter & Cooke 1998). La philopatrie est une variable liée au sexe; les mâles étant généralement plus philopatrics chez les oiseaux tandis que l'inverse est plus couramment observé chez les mammifères (les Anatidés semblant former une famille d'exception; Greenwood 1980, Gauthier 1990). Les bénéfices liés à la dispersion sont principalement une hausse du potentiel reproducteur liée à un accès accru à un partenaire, un territoire ou des ressources et une diminution du risque de consanguinité (Greenwood 1980, Moore & Ali 1984). À l'inverse, l'utilisation répétée d'un site peut accroître les probabilités de survie et le succès reproducteur (*fitness*) d'un individu par la familiarité qu'il acquiert avec la distribution des ressources alimentaires et des refuges contre la prédation (Greenwood 1980, Pärt 1991, Faille et al. 2010). Cette familiarité accroît l'efficacité de la quête alimentaire et la survie face à la prédation (Schieck & Hannon 1989). La fidélité à un site de reproduction, en plus des bénéfices liés à la familiarité du site, augmente les probabilités d'accouplement avec un partenaire connu. Schieck & Hannon (1989), Gauthier (1990) et Pärt (1991) ont respectivement observé une hausse du succès reproducteur chez le Lagopède des saules (*Lagopus lagopus*), le Petit Garrot (*Bucephala albeola*) et le Gobe-mouche à collier (*Ficedula albicollis*) démontrant une forte fidélité au site de reproduction. Ces auteurs expliquent leurs observations par une initiation plus hâtive de la reproduction chez les individus familiers, tant au site qu'au partenaire. La fidélité à un site peut aussi réduire les coûts d'occupation et de défense d'un territoire, suite à la reconnaissance et à la tolérance de voisins familiers (Schieck & Hannon 1989). Une espèce présentant un fort degré de fidélité à un site peut toutefois persister à utiliser un site traditionnel détérioré; la fidélité menant dans ce cas à une réduction du *fitness* (trappe écologique; Cooch et al. 1993, Ganter & Cooke 1998, Faille et al. 2010).

La tradition, élément important guidant le comportement des oies, fait en sorte que des sites reconnus comme étant sécuritaires, ou ayant des ressources en abondance, seront utilisés à répétition (Owen 1972). La tradition de sécurité jouerait un rôle particulièrement

important dans le choix des sites d'alimentation (Owen 1972). Les bénéfices liés à la familiarité d'un site devraient promouvoir la fidélité au site de mue. La fidélité au site de mue est un comportement qui peut évoluer si la survie des individus est accrue sur ce lieu soit à cause du faible risque de prédation, du faible dérangement humain ou encore de l'abondance ou de la qualité de la nourriture (Sterling & Dzubin 1967, Bowman & Brown 1992, Bollinger & Derksen 1996). La fidélité est toutefois un facteur pouvant accroître le risque de surexploitation d'un habitat (Cooch et al. 1993, Ganter & Cooke 1998). Les plus anciennes colonies de bernaches nonnette nichant à Svalbard sont celles qui ont connu les plus grandes hausses d'achalandage au cours des dernières décennies de même que les plus importants déclin de la taille des adultes (Black et al. 1998). Le confinement des oies en mue à proximité des plans d'eau est un élément supplémentaire pouvant contribuer à la surexploitation des ressources locales (Fox et al. 1998). De façon générale, les oies sont reconnues pour être fidèles à un site de mue (Sterling & Dzubin 1967, Bollinger & Derksen 1996, Ely et al. 2006; mais voir Loonen et al. 1991). Ce phénomène a été documenté chez la Bernache cravant (Bollinger & Derksen 1996), la Bernache du Canada (Sterling & Dzubin 1967), la Petite Oie des neiges (Cooch et al. 1993) et l'Oie rieuse (King & Hodges 1979).

SÉLECTION D'HABITAT

La sélection d'habitat vise à évaluer l'utilisation qu'un individu ou une espèce fait d'un habitat ou d'un de ses éléments, par rapport à sa disponibilité dans le paysage (Johnson 1980). La comparaison entre l'utilisation et la disponibilité permet d'affirmer quels éléments sont utilisés disproportionnellement à leur disponibilité, que ce soit en proportion supérieure (sélection) ou inférieure (évitement). Un des défis des études de sélection d'habitat consiste à définir la notion de « disponibilité » des habitats pour l'animal (Aebischer et al. 1993). Par ailleurs, l'utilisation et la disponibilité doivent être bien définis dans le temps et l'espace, deux dimensions qui varient en fonction de l'échelle d'étude considérée (Rettie & Messier 2000).

La sélection peut s'effectuer à divers niveaux hiérarchiques, ou échelles de sélection (Johnson 1980, Mayor et al. 2009). Le premier ordre correspond à la sélection de l'aire de répartition physique ou géographique de l'espèce ; le second ordre, à la sélection des domaines vitaux par les individus au sein de l'aire de répartition de l'espèce ; le troisième ordre, à la sélection de différents habitats à l'intérieur même du domaine vital, et le quatrième ordre, à l'acquisition des ressources, par exemple alimentaires, dans l'un de ces habitats (Johnson 1980). La sélection qui s'effectue à un ordre donné est dépendante des choix qui ont été faits aux ordres préalables (Johnson 1980, Rettie & Messier 2000, Mayor et al. 2009). Cette sélection hiérarchique reflète généralement la hiérarchie des facteurs limitant l'aptitude phénotypique des individus (Rettie & Messier 2000, Mayor et al. 2009). Les facteurs les plus limitants pour une espèce donnée influenceront la sélection d'habitat aux échelles les plus larges tandis que les facteurs de moindre importance joueront un rôle à plus fine échelle (McLoughlin et al. 2002, 2004). Par exemple, le caribou des bois (*Rangifer tarandus*) sélectionne à large échelle les habitats susceptibles de minimiser la prédation par le loup (*Canis lupus*) et l'exposition au ver des méninges (*Parelaphostrongylus tenuis*) tandis que les besoins alimentaires guident la sélection à plus fine échelle (Rettie & Messier 2000). Le sexe et le statut reproducteur des individus peuvent aussi influencer la sélection d'habitat. McLoughlin et al. (2002) ont démontré que les femelles grizzly accompagnées de jeunes sélectionnent des habitats évités par les mâles, comportement qui n'est pas observé chez les femelles sans jeune. Cette différence n'apparaît toutefois pas à toutes les échelles ; elle est absente au moment de la sélection d'un domaine vital et intervient plutôt à une échelle plus fine, soit lors de la sélection des habitats à l'intérieur du domaine vital. La sélection est généralement évaluée à l'intérieur d'aires dont la taille varie selon l'ordre de sélection (e.g. paysage, domaine vital, parcelle d'habitat) et l'intervalle de temps (e.g. saison, année, vie entière) considérés dans l'étude. Ces aires peuvent être délimitées par diverses méthodes dont les plus connues et utilisées sont la méthode des polygones convexes minimaux et la méthode du Kernel (Powell 2000). Le choix de la méthode devrait ultimement être basé sur la nature des objectifs de l'étude (Girard et al. 2006).

La fonction de sélection des ressources (RSF) (Manly et al. 2002), estimée par la régression logistique, est un indice de sélection de plus en plus utilisé afin d'étudier la sélection d'habitat à diverses échelles. La RSF fait le lien entre la distribution des individus et les variables d'habitats en confrontant les caractéristiques des habitats utilisés par un individu à celles de points aléatoires (Manly et al. 2002). Dans la RSF standard, les points aléatoires sont générés à l'échelle du domaine vital d'un individu tandis que la RSF conditionnelle consiste à jumeler une occurrence réelle à un ou des points aléatoires (Duchesne et al. 2010). Dans ce dernier cas, la distribution des points aléatoires est restreinte à une zone du domaine vital où l'individu aurait réellement pu se trouver à ce temps donné. L'intégration d'effets aléatoires dans le calcul de la RSF permet de prendre en considération que les forces de sélection peuvent varier d'un individu à un autre ou d'une année à une autre (Duchesne et al. 2010). Les résultats considérant ce type de variation (e.g. variation interindividuelle) sont plus susceptibles d'être représentatifs de la population entière (Gillies et al. 2006). D'autre part, la réponse fonctionnelle peut influencer les résultats des études de sélection d'habitat puisque la disponibilité relative d'un habitat peut moduler le coefficient de sélection (Gillies et al. 2006). Un individu peut démontrer un forte sélection pour une ressource donnée lorsque celle-ci est peu abondante ou, au contraire, présenter un évitement relatif lorsque celle-ci est très abondante (Mauritzen et al. 2003). L'incorporation de variables aléatoires dans les modèles de régression logistique peut venir en partie pallier à ce problème (Gillies et al. 2006). Une interprétation judicieuse des résultats en relation avec les traits d'histoire de vie de l'espèce à l'étude demeure toutefois de mise.

LE CAS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES

La Grande Oie des neiges (GON) est un herbivore strict pouvant avoir un impact majeur sur l'écosystème terrestre, particulièrement sur les milieux humides (Gauthier et al. 1996, 2004). Connaître son aire de distribution tout le long de son cycle annuel devient

primordial, en particulier suite à l'expansion démographique de la population à laquelle nous assistons depuis la seconde moitié du 20^e siècle (Batt 1998, Gauthier et al. 2004).

Chaque été depuis 1989, la population de GON est étroitement suivie sur la principale colonie reproductrice, située sur l'île Bylot au Nunavut. Cette colonie, accueillant environ 15% de la population mondiale, est la plus importante connue à ce jour (Reed et al. 1992, 2002). Selon Reed et al. (2003), la majorité des individus immatures ou non-producteurs accomplissent une migration de mue, au cours de laquelle ils se dirigent vers d'autres régions de l'Arctique pour muer. Ces individus peuvent représenter une partie importante de la population lors des années de faible reproduction. Lors de la période de mue, la perte simultanée des plumes de vol limite les déplacements des oies et les rend plus vulnérables à la prédation. Selon Reed et al. (2003), les migrateurs de mue se déplaceraient préalablement vers des sites de meilleure qualité en termes de ressources alimentaires ou de refuges contre la prédation. Suite à l'augmentation de la taille de la population, les sites de mue devraient être plus densément utilisés ou plus nombreux. La hausse du nombre d'individus sur un même site peut avoir de grandes implications écologiques. Un des risques les plus inquiétants est la surexploitation et la destruction de leurs habitats estivaux (habitats de reproduction et de mue). La destruction de grandes régions marécageuses par la Petite Oie des neiges a été largement documentée à La Pérouse Bay, sur la côte ouest de la Baie d'Hudson (Canada) (Cooch et al. 1993, Ganter & Cooke 1998, Abraham et al. 2005). L'importance de cette étude s'insère dans un contexte où les changements climatiques et l'exploitation grandissante de l'Arctique canadien sont appelés à exercer une pression accrue sur les écosystèmes nordiques. Les aires de mue de la GON dans l'Arctique canadien ainsi que les besoins en termes d'habitat lors de cette période demeurent toutefois grandement méconnus à ce jour (Reed et al. 2003). Une meilleure connaissance de ceux-ci permettrait de mieux anticiper les conséquences de ces changements globaux sur une des espèces clé de l'écosystème nordique.

Cycle annuel de la Grande Oie des neiges

La Grande Oie des neiges (GON) est une migratrice transfrontalière nichant dans l'est du Haut-Arctique canadien, du centre de l'île de Baffin au nord de l'île d'Ellesmere (Batt 1998). Vers la fin du mois d'août ou le début de septembre, les oies initient leur migration vers le sud, passant à travers le centre du Québec et faisant halte pendant 6 à 8 semaines dans le nord du Québec d'abord puis le long de l'estuaire du St-Laurent. Elles poursuivent ensuite leur route vers leurs aires d'hivernage situées sur la côte est américaine, du New Jersey jusqu'en Caroline du Nord (Batt 1998). Environ 4000 km séparent leurs aires d'hivernage de leurs aires d'estivage. Elles entament leur migration printanière au mois de mars et séjournent à nouveau 6 à 8 semaines le long de l'estuaire du St-Laurent puis dans le nord du Québec. Elles quittent ces haltes migratoires vers le milieu ou la fin du mois de mai pour finalement atteindre leurs aires de reproduction vers la fin mai ou au début de juin (Batt 1998).

Les femelles GON sont philopatrices à leur lieu de naissance et montrent une fidélité au site de reproduction, quoique d'un degré plus faible que la tendance généralement observée chez les oies. Lecomte et al. (2007) expliquent ce degré de fidélité moindre par l'instabilité de l'environnement nordique (variabilité interannuelle du patron spatial de fonte des neiges et du risque de prédation) et des avantages d'une ponte hâtive. La date médiane de ponte ainsi que la date médiane d'éclosion des jeunes, basées sur la moyenne enregistrée lors du suivi à long-terme (1989-2011) sur l'île Bylot, sont respectivement du 12 juin et 9 juillet (Gauthier et al. 2012).

Phénologie de la mue chez la Grande Oie des neiges

La mue chez la GON est initiée en moyenne à la mi-juillet (Gagnon & Berteaux 2009) et les oies sont incapables de voler pour une période d'environ 22 jours (Hohman et

al. 1992). La mue des non-producteurs est initiée au tout début du mois de juillet et même dès la fin du mois de juin tandis qu'elle débute plutôt vers la fin du mois de juillet chez les individus reproducteurs (Gagnon & Berteaux 2009). Cette différence liée au statut reproducteur influence l'occurrence d'une migration de mue (seuls les non-producteurs en accomplissent une) ainsi que sur la date d'initiation de la migration automnale. Une période de mue se terminant plus tôt permet une période d'engraissement pré-migratoire débutant plus hâtivement (Owen & Ogilvie 1979), contribuant chez la GON à devancer la date de départ vers les quartiers d'hiver. La migration automnale est initiée dès le début du mois d'août chez les non-producteurs (Reed et al. 2003). Les couples nicheurs doivent quant à eux attendre jusqu'à la fin du mois d'août que les jeunes aient acquis la capacité de voler sur une grande distance avant d'entamer leur migration automnale.

La fréquence et la phénologie de départ des migratrices de mue à partir de la colonie de l'île Bylot ont été étudiées par Reed et al. (2003). Bien que la migration de mue se fasse généralement vers le nord chez les Ansérinés (Hohman et al. 1992), Reed et al. (2003) soupçonnent la GON d'utiliser des sites de mue situés au sud des aires de reproduction. Toutefois, les aires utilisées et les besoins en termes d'habitat au cours de cette période demeurent grandement méconnus.

OBJECTIFS

Les objectifs de ce projet sont de répertorier les sites utilisés pour la mue et d'identifier les facteurs influençant la sélection des aires de mue. Bien que seules des femelles aient été suivies lors de cette étude, les critères de sélection d'habitat sont susceptibles d'être les mêmes pour les mâles puisque la GON forme des couples durables (Demers et al. 2003). De plus, le port de l'émetteur et du harnais est connu pour induire un changement de comportement chez la GON (Blouin et al. 1999) et semble avoir eu un effet négatif sur la reproduction puisque la majorité des femelles suivies ne semble pas avoir

initée de nids suite à la pose du GPS. Toutefois, nous émettons l'hypothèse que les facteurs influençant la sélection des habitats de mue ne devraient pas différer chez les individus non-producteurs, qu'ils soient munis ou non d'un émetteur. Bien que certaines critiques puissent être soulevées envers cette prémisse, le suivi par GPS/Argos est actuellement la seule méthode permettant d'étudier à distance le processus de sélection d'habitat à fine échelle. Cette nouvelle technologie comporte plusieurs avantages comme l'acquisition de données dans des endroits difficilement accessibles, la fréquence et la précision élevées des localisations et la récupération des données sans requérir la recapture de l'individu (Bairlein 2003, Ely et al. 2006, Lindberg & Walker 2007).

*CHAPITRE 1 ÉCOLOGIE DE LA MUE ET CARACTÉRISTIQUES DE L'HABITAT DE
MUE DES GRANDES OIES DES NEIGES (CHEN CAERULESCENS ATLANTICA)
NON-REPRODUCTRICES*

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

La Grande Oie des neiges (GON; *C. c. atlantica*) a un impact potentiel majeur sur l'écosystème terrestre. L'accroissement récent de sa population a fait ressortir le besoin de documenter leur distribution sur l'ensemble de leur cycle annuel. Le suivi à long-terme sur leur principale colonie reproductrice a révélé que la plupart des individus non-nicheurs ou ceux ayant connu un insuccès migrent vers d'autres régions de l'Arctique pour y muer. Toutefois, les régions utilisées pour la mue de même que les besoins en termes d'habitat lors de cette période demeurent à ce jour grandement méconnus. Cette étude a pour but de délimiter et caractériser les sites de mue et d'évaluer les facteurs impliqués dans le processus de sélection d'un habitat de mue. Entre 2006 et 2010, 85 émetteurs GPS-Argos à batterie solaire ont été installés sur des femelles capturées sur leur principale aire de reproduction dans le Haut-Arctique canadien ou sur leurs haltes migratoires printanières dans le sud du Québec. Trente-sept sites de mue utilisés par 30 différentes femelles non-reproductrices ont été délimités. Ces sites sont principalement distribués tout autour du bassin Foxe et une migration de mue vers le sud a été confirmée dans certains cas, ce qui est atypique pour une espèce d'oie d'Amérique du Nord. La distribution des sites de mue de la GON a révélé un chevauchement potentiel avec certains sites de reproduction et de mue de la Petite Oie des neiges (*C. c. caerulescens*). D'autre part, la sélection d'un habitat de mue était positivement corrélée au pourcentage de « graminoïdes » et « milieux humides » tandis qu'elle était négativement influencée par la surface couverte par la « végétation éparse » et les « sols nus ». L'augmentation de la distance à un plan d'eau réduisait aussi la probabilité d'utilisation d'un habitat. De plus, la force de la relation entre la probabilité d'utilisation d'un habitat et le pourcentage de « graminoïdes » et « milieux humides » était modulée par la distance à un plan d'eau. Les migrants de mue se déplacent typiquement vers des sites caractérisés par un fort potentiel alimentaire et une forte disponibilité de refuges contre les prédateurs (proximité des plans d'eau). La destruction des habitats estivaux par sur-broutement est une des conséquences les plus

préoccupantes de l'expansion actuelle de la population de GON. Cependant, cette étude a démontré que les GON, lorsqu'elles accomplissent une migration de mue, se déplacent vers de nombreuses régions largement dispersées. Ceci suggère une pression de broutement réduite sur chacun des sites par rapport à un scénario n'impliquant que peu de sites de mue exploités intensivement. De plus amples recherches directement sur les aires de mue pourraient mener à une meilleure compréhension des impacts locaux et des processus de sélection à plus fine échelle.

Cet article, intitulé « *Molt ecology and molting habitat requirements of non-breeding Greater Snow Goose (*Chen caerulescens atlantica*)* », fut corédigé par moi-même ainsi que par Joël Bêty, Marc Bélisle, Josée Lefebvre et Jean-François Giroux. Nous prévoyons soumettre cet article à la revue *The Condor*. Joël Bêty a fourni l'idée originale, a contribué à l'élaboration du projet, à la révision de l'article et supervisé la majeure partie du travail à titre de directeur de maîtrise. Marc Bélisle a fait profiter de son expertise en écologie spatiale, en particulier pour l'analyse des résultats. Josée Lefebvre, a agi à titre de référence au Service canadien de la faune (Environnement Canada) et a participé à la révision de l'article. Jean-François Giroux a grandement contribué à la révision de cet article de par son expertise en dynamique des populations et sa connaissance des populations surabondantes. L'ensemble des co-auteurs ont rendu possible l'achat et le déploiement des émetteurs. En tant que première auteure, j'ai participé à l'élaboration du projet de recherche, au développement de la méthode, à la récolte et l'analyse des données ainsi qu'à la rédaction de l'article.

*MOLT ECOLOGY AND MOLTING HABITAT REQUIREMENTS OF NON-BREEDING
GREATER SNOW GOOSE (CHEN CAERULESCENS ATLANTICA)*

Émilie Chalifour^{1*}, M. Bélisle², J. Lefebvre³, J.-F. Giroux⁴ and J. Bêty^{1*}

¹ Université du Québec à Rimouski et Centre d'études nordiques, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada, G5L

² Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Qc;

³ Service Canadien de la faune - Environnement Canada, Québec, Qc;

⁴ Université du Québec à Montréal, Montréal, Qc

*Corresponding authors: emilie.chalifour@uqar.ca ; joel.bety@uqar.ca

ABSTRACT

Greater Snow Geese (*Chen caerulescens atlantica*) can have strong impacts on terrestrial ecosystems and the recent population increase has led to an imperative need to document their year-round distribution. Long-term monitoring on their primary breeding colony revealed that most non-breeders or failed nesters migrate to different regions of the Arctic to molt. Nevertheless, those molting areas, as well as their molt habitat requirements, were yet poorly known. This project aimed to delineate and characterize molting sites and to evaluate factors involved in the molting habitat selection process. Between 2006 and 2010, 85 solar-powered GPS-Argos transmitters were fitted to females captured either on their breeding grounds in the Canadian Arctic or on spring staging grounds in southern Quebec. Thirty-seven molting sites used by 30 non-breeding females were delineated. These sites were mainly distributed around Foxe Basin and southward molt migration was confirmed in some cases, which is atypical for a North American goose species. The observed distribution of Greater snow goose molting grounds also showed a potential mixing with Lesser snow goose (*C. c. caerulescens*) on breeding and molting grounds. Molting habitat selection was positively related to the percentage of graminoids and

wetlands while it was negatively related to the percentage of areas covered with sparse vegetation and barren soil. Higher distance to water also reduced the likelihood of habitat use. Moreover, the strength of the relationship between probability of habitat use and percentage of graminoids or wetlands was modulated by the distance to water. Molt migrants typically moved to sites characterized by relatively high feeding opportunities and availability of predator-safe refuges (proximity of water). The destruction of summer habitats by overgrazing is one of the most concerning consequence of the actual goose population expansion. However, this study showed that molt migrating greater snow geese are using several broadly distributed areas suggesting that grazing pressure should be reduced compared to a scenario involving a few intensively used molting areas. Further local studies on molting grounds could lead to a better understanding of local impact and fine scale selection process.

INTRODUCTION

Migration is generally defined by the seasonal and bidirectional movement between two areas. Environmental seasonality, or spatiotemporal variability in predation risk and resource abundance and quality, are among the main drivers of animal migration (Dingle & Drake 2007, Barta et al. 2008, McKinnon et al. 2010). Birds may also undergo a molt migration, which consists in a partial migration undertaken by non-breeders or failed nesters (Adriaensen & Dhondt 1990, Barta et al. 2008). It usually occurs between breeding and fall migration when birds move to distant areas to molt, areas often located away from the wintering grounds (Salomonsen 1968). Molt migration is particularly common in the order Anseriformes (Hohman et al. 1992, Fox et al. 1998, Barta et al. 2008). Anatidae experience a simultaneous loss of all flight feathers and are flightless for 3 to 7 weeks (Hohman et al. 1992). During the flightless period, movements are restricted and thereby constrain foraging and predator escaping capacities (Kahlert 2003, Portugal et al. 2007). Moreover, molt can be a costly process that may even cause a nutritional stress (Ankney 1979, Lindström et al. 1993, Portugal et al. 2007). Before the onset of this vulnerability period, individuals are thus expected to move towards sites with high feeding potential or

low predation risk (Caswell in prep., Reed et al. 2003). Although molt migration has been describe in various species (Blurton Jones 1972, Abraham 1980, Bollinger & Derksen 1996, Abraham et al. 1999, Ely et al. 2006, Hupp et al. 2007), the location of molting sites and the habitat requirements during molt remain poorly documented in most arctic-nesting species (Robert et al. 2002). The rapid environmental changes and development of industrial activities occurring in polar regions (Schiermeier 2012) happen with actual or emerging consequences for wildlife (Frame et al. 2008, Madsen et al. 2009, Boulanger et al. 2012). A better knowledge of the molt ecology of arctic birds is needed to facilitate the management and conservation of species.

Greater Snow Goose (*Chen caerulescens atlantica*; hereafter referred as GSG) is a strict herbivore that can have strong local impacts on arctic terrestrial ecosystems, especially wetland habitats (Gauthier et al. 2006). It has been established that most non-breeders or failed nesters (hereafter referred as non-productive geese) undergo molt migration, whereby they migrate to different regions of the Arctic to molt (Reed et al. 2003). During years of low breeding propensity or low nesting success, molt migrating geese could thus represent up to 87% of the population (Reed et al. 2004). Because the population has increased by 2300% since the late 1960s (Reed et al. 1998, Calvert et al. 2007), there should be a growing number of molting sites or an increased use of a limited number of sites. Considering that geese are known to strongly affect the vegetation on their breeding habitats, a higher density of geese on their molting grounds could have an important local impact. The destruction of their summer habitats (breeding or molting habitats) by overgrazing is one of the most concerning consequence of such population expansion. Destruction of large marshes areas by the Lesser Snow Goose (LSG; *Chen caerulescens caerulescens*) has already been observed in La Perouse Bay, on the West Coast of the Hudson Bay (Manitoba, Canada) (Abraham et al. 2005).

Although the breeding, staging and wintering ecology of GSG are relatively well known (Batt 1998, Reed & Calvert 2007), their molt ecology, including the location of molting sites and habitat requirements during this period, remain poorly documented (Reed et al. 2003). Considering the potentially high impacts of this strict herbivore on arctic wetlands (Gauthier et al. 2006), describing and understanding its distribution during the entire annual cycle has become critical, especially in the context of the recent major population increase (Calvert et al. 2007). This study aims to delineate GSG molting sites and characterize molting habitat requirements by tracking non-breeding females marked with satellite transmitters.

METHODS

Study population

The Greater Snow Goose is a long-distance migrant breeding in the eastern part of the Canadian High Arctic, from northern Baffin Island to the north of Ellesmere Island, with some birds also breeding in western Greenland (Batt 1998). The main breeding colony is located on Bylot Island and supports about 15% of the world GSG population (Reed et al. 1992, 2002). At the end of August, GSG migrate south through central Quebec and stage from 6 to 8 weeks in southern Quebec. They then moves on the east coast of the United States for wintering, from New Jersey to North Carolina. Geese leave their wintering grounds in March. They stage again 6 to 8 weeks in southern Quebec before leaving by mid to late May to reach their breeding grounds by the end of May or early June (Batt 1998).

The GSG is a strict herbivore mainly foraging on graminoids (sedges and grasses) in wetland habitats but also in cornfields on spring staging grounds in southern Quebec (Batt 1998). In arctic regions, geese are mostly feeding on sedges like *Carex* sp and *Eriophorum* spp and grasses like *Dupontia* sp while the main food resources are *Scirpus* sp and *Spartina*

sp on staging and wintering grounds (Gauthier et al. 1996, 2004, Batt 1998). Arctic fox (*Vulpes lagopus*) is the primary predator of GSG, mainly preying on eggs and goslings but it can also prey on adults (Bêty et al. 2001, Giroux et al. 2012, Legagneux et al. 2012).

Data collection

Data were collected using solar-powered GPS/Argos transmitters (Microwave telemetry, Solar Argos/GPS PTT with factory modifications to enhance strength, model 45 gram except one unit of 70g). Devices were fitted to females captured either on the main breeding ground in the Canadian High Arctic (Bylot Island 2006-2008: 73°N, 80°W) during the brood-rearing period or on spring staging grounds in southern Quebec (Ile-aux-Oies 2009: 48°N, 70°W, Baie-du-Febvre 2009-2010: 46°N, 72°W) during migration (Figure 1). Females caught on Bylot Island (hereafter referred to as Bylot I.) were presumed to be successful breeders at the time of capture because failed breeders are known to leave the island prior to the molting period (Reed et al. 2003). Females caught on their spring staging grounds (pre-breeding period) represent a random sample of the entire adult female GSG population. Although only females were tracked in this study, our results should apply to males because pair members migrate together and forms long-lasting pair bonds in GSG (Demers et al. 2003).

From 2006 to 2010, 85 transmitters were deployed on three sites (Figure 1). Geese were captured by driving moulting adults and flightless goslings into capture nets (Bylot I.) or cannon-netting large groups of spring migrants (Ile-aux-Oies and Baie-du-Febvre). Transmitters were fixed on the backs of geese with harnesses comprised of tubular Teflon ribbon (Bally Ribbon Mills, Bally, PA) that encased elastic straps to allow for variation in body circumference. The mean total harness-transmitter weight \pm SD was 82.7 ± 3.2 g [range: 79 - 104 g], and represented on average $3.2 \pm 0.5\%$ [range: 2.4 – 4.0%] of the bird

body mass (mean 2595 ± 387 g [range: 2056 – 3343 g]). Satellite devices used in this study successfully transmitted positions for an average \pm SD of 197 ± 203 days (range: 6 – 1203 days, $n=80$; 4 were still working at the time data were analysed and 1 did not work at all). Tracking ended by bird mortality (including hunting), by the loss of the transmitter or by technical failure (battery, GPS, antenna). The numbers of marked birds by location and year of capture are shown in the Appendix 1. The duty cycle of the transmitters differed between 2006 and the following years (Appendix 2). Daily positions were generally obtained every 4 h between 06:00 and 18:00 all summer long (i.e., $4 \text{ positions} \cdot \text{day}^{-1} \cdot \text{bird}^{-1}$). Accuracy estimates from the manufacturer averaged 15 m but tests on Bylot I. resulted in a position accuracy of about 7 m.

Nest attendance of breeding females is increasing during laying period, reaching about 69% of time on nest after laying the penultimate egg (Poussart et al. 2000). It then reaches >91% of time when incubation starts (Reed et al. 1995, Poussart et al. 2001). While off the nest, they usually remain very close to their nests as Reed et al. (1995) found that more than 90% of all records were within 20 m of the nest (range 1-80 m). Thus, in order to confirm the status of molting females (i.e. non-breeders or early failed nesters vs. successful nesters), we examined their movements during late part of spring migration and laying/early incubation period (the long-term mean laying date on Bylot I. breeding colony is 12 June; Gauthier et al. 2012).

Spatial analysis

Location and utilization of molting grounds

We used two movement parameters in order to define individual molting periods within the documented molting period range (21 June to 21 August; Gagnon & Berteaux 2009), namely the instant and average speed of individuals. Instant speed was automatically

recorded by the transmitter and calculated from two GPS records obtained within seconds. Average speed was based on the distance covered between two successive GPS positions recorded within 1 to 12h. Knowing that geese cannot fly during the molting period, we defined two speed thresholds to identify the beginning and the end of the molt period. Based on the take-off speed of a Canada Goose (*Branta canadensis*; Usherwood et al. 2003) and the maximum sustainable free walking speed of a Barnacle Goose (*Branta leucopsis*; Nudds et al. 2010), we assumed that the instant and average speed of molting geese could not exceed 30.6 km/h and 5.3 km/h, respectively. We identified for each tracked individual a period of at least 22 days (mean length of molting period; Hohman et al. 1992), where these thresholds were never exceeded. Although we cannot exclude the possibility that some locations used in our analyses were recorded when birds were able to fly, uses of thresholds excluded long-distant movements so locations retained should be restricted to the molting area.

We delineated the landscape and home ranges used by molting geese during the individually defined molting period using the minimum convex polygon (MCP) and 95% or 50% fixed bivariate normal kernels with reference bandwidth as smoothing parameter (see Table 1). The location of molting home ranges was characterized by their respective centroids. Molting home range parameters included size, arrival and departure dates, length of stay, latitude, distance to shore and mean altitude. Arrival and departure date were determined as the first and last location recorded inside each molting home ranges (which could be outside the 21 June - 21 August restriction period used to define the individual molting periods; see above). Departure date and length of stay were not estimated for individual whose device stopped transmitting before the bird quit the molting site. For individuals tracked for two or three summers, we calculated the inter-annual distance between successive molting home ranges. For females marked on Bylot I., we also calculated the distance between their molting home ranges and the centroid of the nesting colony recorded on the year of marking. GSG show a female-biased philopatry and a nesting-site fidelity driven by females (Lecomte et al. 2007).

Molting habitat selection

We characterized the habitat composition of landscape sections using the 30-m spatial resolution dataset « *Circa-2000 Northern Land Cover of Canada* » produced by Natural Resources Canada (Olthof et al. 2009). The original 15 land cover types were merged into 6 biologically relevant classes for molting geese (Mowbray et al. 2000, Gauthier et al. 2006) : 1) graminoids, 2) shrubs, 3) sparsely vegetated, 4) wetlands, 5) barren, 6) water (including rivers and lakes). Habitat types not typically used by geese were excluded, namely glaciers and sea.

We evaluated habitat selection at both the landscape (second order of selection) and home range scale (third order; *sensu* Johnson 1980). At the landscape scale, we generated inside the landscape the same number of random points than the number of locations recorded in each molting home range type, all individuals merged together. The same procedure was done at the molting home ranges scale for each given individual. At both scales of selection, we then compared the proportion of each habitat type in a 45-m buffer around each used or random location. We also compared distance from used or random locations to the closest body of water (river, lake or sea).

Statistical analysis

Utilization of molting grounds

We performed one-way ANOVA to test for annual differences in area, arrival date, departure date and length of stay recorded in 2008 to 2010 on core and general molting sites. We excluded the unique observation in 2007 and kept only the second observation when birds were tracked for more than one year to avoid unbalanced replication. We verified assumptions of normality and homogeneity of variances and used Kruskal-Wallis Chi-squared nonparametric test when assumptions were not respected even after data transformation.

Habitat selection

We examined habitat characteristics in molting home ranges using mixed logistic regression with a set of 25 *a priori* candidate models (see Appendix 3). Variables included in the models were : % of graminoids (graminoid), % of shrubs (shrub), % of sparsely vegetated areas (sparse), % of wetlands (wetland), % of barren soil (barren), % of water (water) and distance to water (dist_water). We built three groups of candidate models based on : 1) food resources variables (n=4 models), 2) water-related variables (n=4 models) and finally, 3) addition or interaction of food resources and water-related variables (n=17 models). We examined collinearity among all habitat variables to exclude highly correlated variables from analyses (i.e. $r > 0.4$), but none were over that threshold. All models included random effects “individual” and “year”. The most parsimonious model was determined using second-order Akaike’s information criterion (Anderson & Burnham 2002) and we report McFadden pseudo- R^2 (McFadden 1974) and area under curve (AUC) as indications of the model performance (i.e., explanatory and predictive potential). We used model averaging with models having $\Delta AICc < 2$ (Burnham & Anderson 2002). We report coefficients (β), standard errors (SE; unconditional SE in case of model averaging) and 95% confidence intervals of the most parsimonious model. All statistical analyses were performed using R (version 2.13.0, R Development Core Team, 2011), with package lme4 for logistic regressions and MuMIn for model averaging.

RESULTS

We tracked 30 female GSG over at least one molting period between 2007 and 2010 (5 females for 2 summers and 1 over 3 summers), for a total of 37 identified molting sites (Figure 2). Among these females, 12 were marked on Bylot I and hence had a known breeding colony (see methods). We could thus estimate the distance between breeding and

molting sites ($n = 15$) in these cases. The other females ($n=18$) originated from unknown breeding colony.

Based on movement patterns, all tracked females were non-breeders or early failed nesters. Four of the 15 females marked on Bylot I. went back to their breeding colony during the laying period before undertaking a southward molt migration. Fine-scale movements indicated that one of these females may have nested and failed shortly after laying (star-shaped pattern of movements with female returning to a central point over 4 days). The three other birds spent an extended period of time on the island (≥ 8 days) but never stayed in the same location for >2 days. Among the 18 females with unknown breeding colony, 2 reached higher latitude before going back south for the molting period. Three birds stopped in an area for an extended period of time (≥ 8 days) but never stayed in the same location for >2 days. Hence, none of these females was suspected to have initiated a nest.

Location and utilization of molting grounds

Molting sites were distributed over a large geographic area, ranging from northern Quebec up to Devon Island (Figure 2). Most birds arrived on their general molting sites in late-June, early-July (mean 28 June) and spent about 8 weeks on average at those sites (Table 2). Mean arrival date ($F_{2, 27}=5.04$, $P=0.014$) and length of stay ($F_{2, 23}=4.10$, $P=0.030$) in general molting sites respectively varied by up to 10 days (range : 23 June to 3 July) and 11 days (range : 56 to 61 days) among years (Figure 3). Mean area ($F_{2, 27}=0.16$, $P=0.850$) and departure date ($F_{2, 23}=2.75$, $P=0.085$) in general molting sites did not differ between years. Same patterns were observed in core molting sites except that birds arrived later (mean 2 July), left earlier (mean 17 August) and stayed on average 6.5 weeks on those sites (Table 2). We noticed a weak significant difference of arrival date between years (F_2 ,

$t_{27}=3.45$, $P=0.046$), annual mean ranging from 27 June to 4 July. Departure date, length of stay nor area were significantly different among years (results not shown, all $P \geq 0.1$).

We observed a bimodal distribution of interannual distance between molting sites as 3 out of the 7 females tracked over more than 1 year moved less than 21 km between years (0.5 km, 1.4 km and 20.8 km) while the 4 others moved over 320 km (Table 2). In general, females showing a large interannual distance reached lower latitude or travelled shorter distance the first year following the attachment of the transmitter. All molting sites of birds with a known breeding colony (i.e. marked on Bylot I.) were located south of the breeding site, at a distance >33.4 km from their colony (none on Bylot I.; Table 2).

Molting habitat selection

The models including the five variables related to food resources, distance to water, as well as the interactions between graminoids or wetlands and distance to water best described general and core molting habitat selection (Table 3). This was found at both the landscape and home range scales (Table 3). Two best models ($\Delta AICc < 2$) were retained and averaged for core molting habitat selection at both scales. Indicators of model performance (pseudo- R^2 and AUC) showed in general a greater predictive potential (AUC ranging from 0.69 to 0.82) than explanatory value (pseudo- R^2 ranging from 0.07 to 0.25).

At the home range and landscape scale, the probability of habitat use by molting geese was positively related to the percentage of graminoids and wetlands while it was negatively related to the percentage of areas covered with sparse vegetation and barren soil (Table 4). The effect of shrub was also negative at all scales but one, the core molting sites (Kernel 50%; Table 4). Higher distance to water also reduced the likelihood of habitat use (Table 4). Moreover, the strength of the relationship between probability of habitat use and percentage of graminoids or wetlands was modulated by the distance to water, as indicated by the interaction terms (Table 3). For instance, at the home range scale, the positive effect

of graminoids on the probability of use was enhanced further away from water in both general and core molting sites (Table 4). An opposite interaction was found between wetlands and distance to water in the general molting site (Kernel 95%; Table 4). Interestingly, these patterns were essentially reversed at the landscape scale. The percentage of graminoids and wetlands had respectively a weaker and a stronger effect in sites located away from water.

DISCUSSION

Location of molting grounds

We found that molting sites of Greater Snow Goose (GSG) females tracked with satellite transmitters were broadly distributed, ranging from northern Quebec to Devon Island and covering over 21° of latitude and 28° of longitude. Although individuals were relatively well spread within this large area, a high number of molting sites were found around Foxe Basin, especially on Foxe Peninsula and in the Great Lakes region on the west coast of North Baffin.

Although breeding GSG are normally uncommon south of northern half of Baffin Island (Batt 1998, Gauthier et al. 2005), our study suggest that several molting birds can be found at lower latitudes. Consequently, some molting GSG are likely mixing or overlapping with breeding and molting Lesser Snow Geese (LSG; K. Abraham, pers.comm; Kerbes et al. 2006). This could be particularly true for GSG molting on the southwestern coast of Baffin Island where is located the largest breeding colony of LSG (Kerbes et al. 2006). A mixing may have many implications in regard to interspecific competition (Madsen & Mortensen 1987), ecological pressure on ecosystem, potential of hybridization and disease transmission (e.g. LSG is a known vector of avian cholera; (Samuel et al. 2005).

Molt migration

Salomonsen (1968) noted that for a genuine molt migration to occur, birds must molt in a special area that is reached through a pre-molt movement from normal breeding areas. We found evidence suggesting that GSG undertake a southerly migration to reach their molting grounds. A genuine southward molt migration was indeed confirmed for four females marked on Bylot I. (i.e. females that went back to their breeding colony before molting). Moreover, the fact that all females marked on Bylot I. molted south of their previous breeding colony indicate that this pattern is likely common. Finally, a high proportion of GSG molting grounds was located south or at the southernmost part of this sub-species breeding range.

This kind of southward movement is not common in geese, as non-productive individuals typically migrate to more northerly areas (Abraham 1980, Hohman et al. 1992, Barta et al. 2008, Luukkonen et al. 2008). There are few examples of molt migrations in a southerly direction. Nilsson et al. (2001) observed such pattern in greylag geese (*Anser anser*) in Sweden. As Caswell (in prep.) suggested, high-arctic nesting geese likely find all benefits of high latitude (i.e. longer day-length, better synchrony with peak nutrient levels in vegetation, reduced predation risk and disturbance) south of the breeding area, making further northward molt migration unnecessary. There may also be limited molt areas with suitable habitat available farther north of high arctic breeding areas in GSG.

Molting habitat characteristics

Food availability and proximity of water, as well as the interaction between these factors, seem to be the main habitat characteristics involved in molting site selection by GSG. Areas covered with graminoids and wetlands were over-represented in molting home ranges compared with proportions available in the landscape. At the opposite, areas covered with barren soil and sparse vegetation were under-represented showing that abundance of

food resources is likely a key factor influencing molting habitat selection. The fact that geese stayed on molting sites late in summer and until fall migration in most cases, suggest that molting sites likely support pre-migration hyperphagia (Glahder et al. 2007). This further support the apparent key role of food resources availability in molting habitat selection process.

Our results also showed that geese were using areas where water was closer than what normally occur in the landscape. Considering the high vulnerability of flightless molting geese and the fact that molting period is likely not energetically stressful in non-breeding geese (Ankney 1979, 1984), it was suspected that food availability was not the only factor driving molting habitat selection (Reed et al. 2003). Bodies of water can indeed act like predator-safe refuges (Madsen & Mortensen 1987, Fox et al. 1998, Kahlert 2003), but also provide a source of drinkable water (Owen 1972) and are often associated to higher quantity and quality food resources in geese (Loonen et al. 1991).

Models best explaining molting habitat selection all comprised interactions between main food resources (graminoid and wetland) and the distance to water. At the home range scale, the proportion of graminoids enhanced the probability of use of a habitat away from water. Hence, it indicates that when females took the risk of going relatively far from water (i.e. fewer predator-safe refuges), the probability of habitat use was much strongly determined by the availability of food resources. The opposite relationship found between wetlands and distance to water in the general molting site might be due to the limited abundance of wetlands apart from water. Reversed patterns were observed at the landscape scale. For instance, the percentage of graminoids had a weaker effect in sites located away from water. This suggests that variation in the level of food resources had weaker effect in home-ranges offering low protection against predators. However, among the sites offering more predator-safe refuges, geese were more likely to use those offering higher food availability. This shows the hierarchical nature of the molting habitat selection process.

Effect of transmitter

The satellite transmitters and the attachment technique used in our study seem to have negatively affected the breeding propensity as few females returned to their breeding grounds the year following marking. Such negative effect on breeding propensity very likely affected the main migration patterns observed in our study as most females migrated straight to their molting sites. This is not the expected pattern for most mature females because a high proportion should normally attempt to nest in most years (57% on average, range 13% to 100% (Reed et al. 2004) and undergo a molt migration in case of nest failure (Reed et al. 2003). The main migration pattern reported in this study, i.e. going straight to molting grounds without attempting to nest, is a possible consequence of the negative effect of transmitter on females breeding propensity but is very likely representative for most non-reproductive GSG.

Harness-attached transmitters are known to affect behavior, breeding propensity and success and in some cases, survival rate in geese species (Ward & Flint 1995, Blouin et al. 1999). Although transmitters seemed to negatively affect breeding propensity and success of individuals in our study system (i.e. no females were confirmed as successful breeders; see results), there is no reason to believe that parameters involved in molting habitat selection process would be strongly altered. Moreover, arrival dates of tracked birds on the molting areas are consistent with the timing of molt initiation in non-breeding GSG, based on traditional ecological knowledge (Gagnon & Berteaux 2009).

Few molting birds were tracked for more than one year and analysis of molting site fidelity also provides indication that our tracking technique affected the molt migration pattern. Inter-annual distance between molting sites recorded for the same individual showed high inter-individual variation as well as intra-individual variation. The distance was either very small or very large. Also, the female tracked over 3 molting periods moved a very large distance between the first two years and a very small distance between the last two years. In general, females showing a large inter-annual distance reached lower latitude

or travelled shorter distance on the first year following the deployment of the transmitter. This could be interpreted as a consequence of the negative effect of transmitter as other goose species such as Black Brant (*Branta bernicla*; Bollinger & Derksen 1996) and Greater White-fronted Goose (*Anser albifrons frontalis*; Marks 2010) are normally showing molting sites fidelity. In the present study, the low sample size as well as the constraint on migration caused by the transmitter could have partly masked this behaviour. Moreover, the potential impact of transmitters on migration distance may have caused an overestimation of the use of molting sites located at lower latitude.

MANAGEMENT IMPLICATION AND FUTURE RESEARCH

Although Greater Snow Goose has been largely studied over the past 25 years, little was known about their molting habitat requirements and locations (Reed et al. 2003). Using a substantial deployment of GPS/Argos transmitters, we were able to document for the first time location, utilization and habitat characteristics of non-breeding GSG molting sites in the Canadian Arctic, a region actually strongly affected by global warming and increasing human activities. We revealed that areas used during molting period are numerous and broadly distributed around Foxe Basin. Such distribution pattern likely contributes to a reduction in goose density and hence to a lower grazing pressure exerted on natural habitats. Further field investigations would nonetheless be needed to support this statement. Finally, more investigations should be conducted to confirm the potential mixing of molting Greater Snow Geese with Lesser Snow Geese in the Low-Arctic.

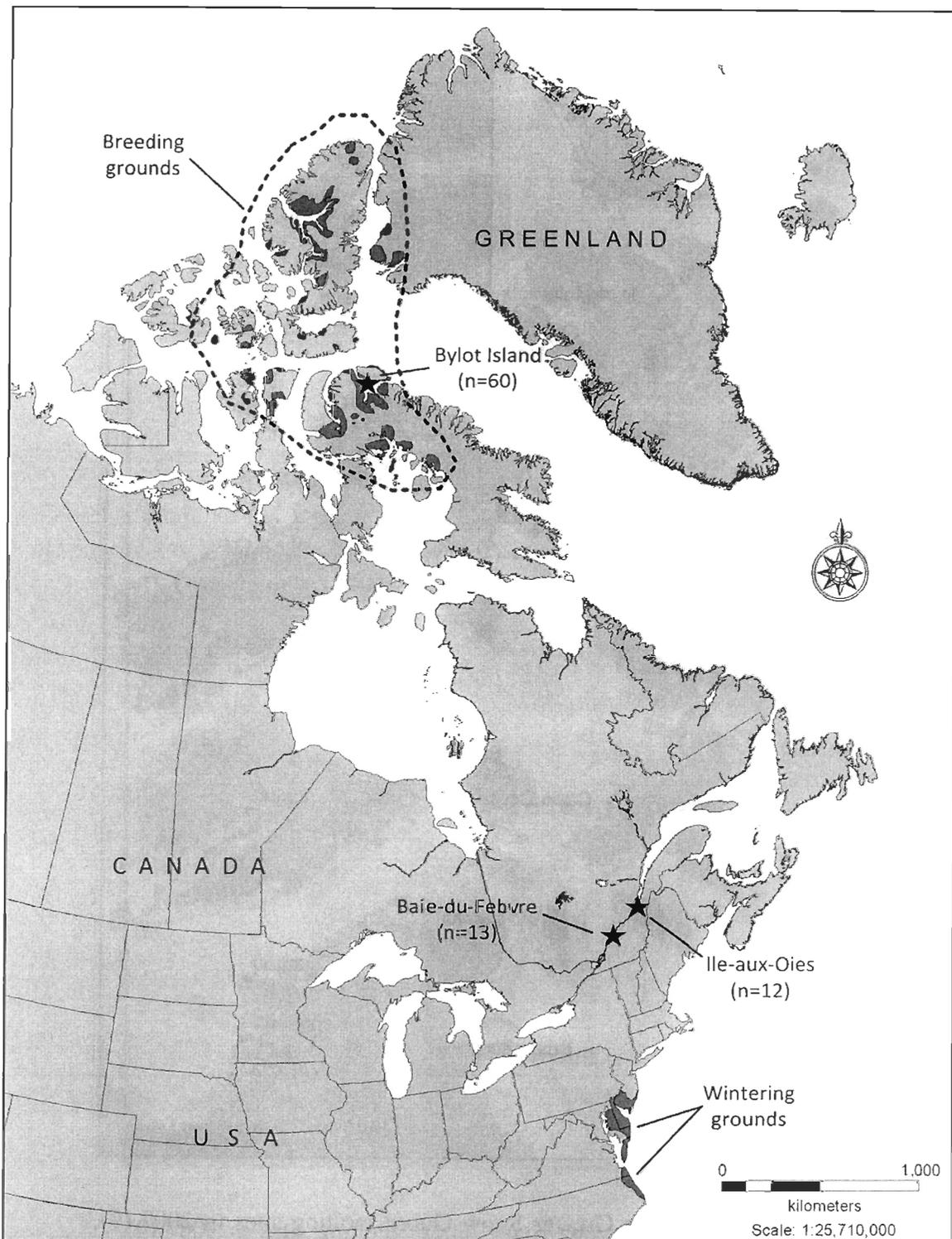


Figure 1. Location of wintering and breeding grounds of the Greater Snow Goose and of the three captures sites of females tracked with satellite transmitters in this study. The number of marked birds is indicated in parenthesis for each capture site.

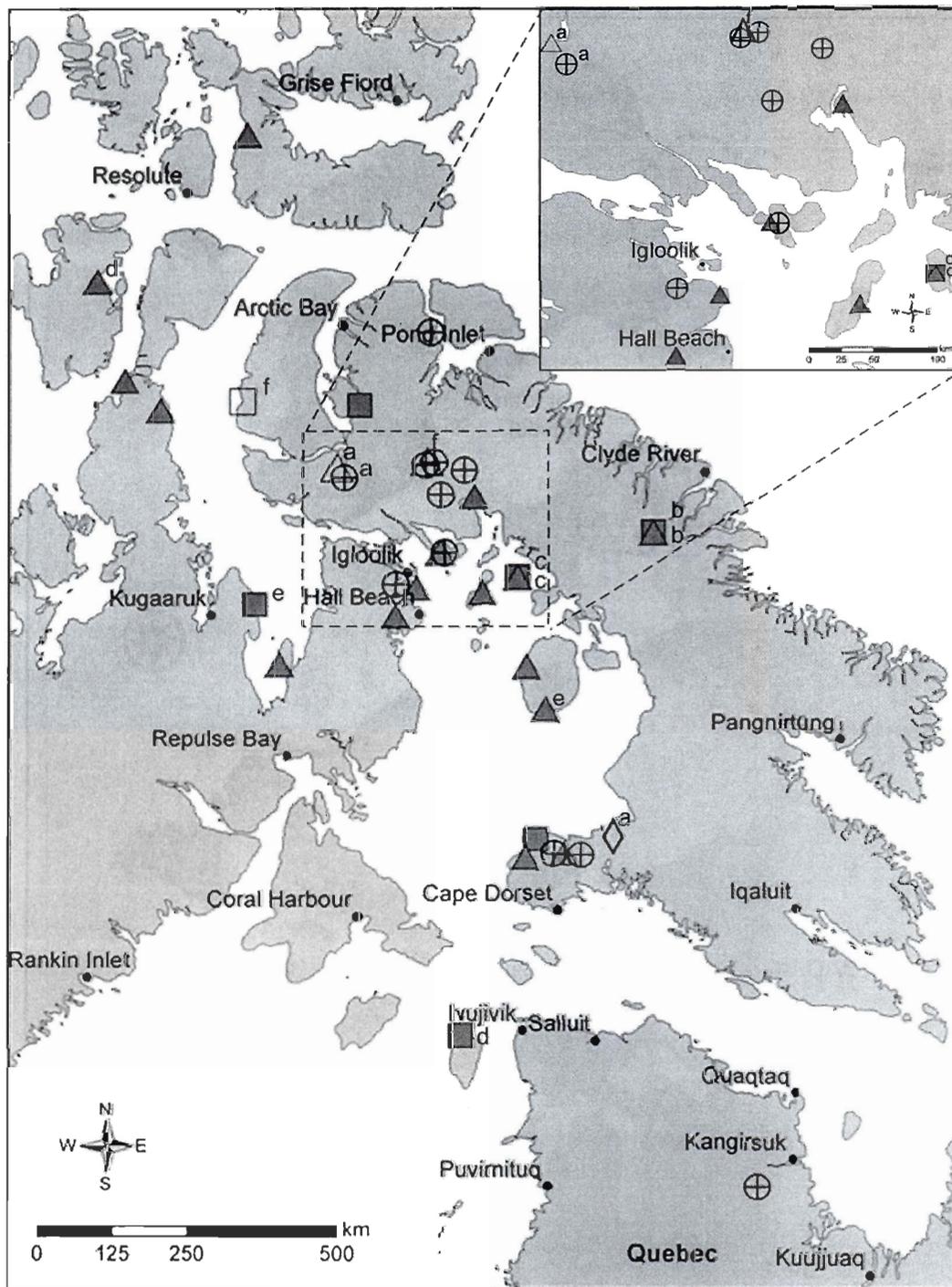


Figure 2. Distribution of female Greater Snow Goose molting sites in 2007 (\diamond), 2008 (\oplus), 2009 (\triangle) and 2010 (\square). Hollow and dark symbols respectively represent females from Bylot Island and unknown breeding colony. Multi-years individuals are associated with a letter (from a to f).

Table 1. Definitions of studied areas for molting habitat selection of Greater Snow geese.

Scale of selection	Method	Level	Description	Referred as	
Landscape	MCP 100%	Study population	100% of the locations recorded during individually defined molting period, all individuals together.	Landscape	
Home range	Fixed bivariate normal kernel 95% with reference bandwidth	Individual	95% of the locations recorded during individually defined molting period, for every given individual.	General molting site	} Molting home ranges
Home range	Fixed bivariate normal kernel 50% with reference bandwidth	Individual	50% of the locations recorded during individually defined molting period, for every given individual.	Core molting site	

Table 2. Descriptive parameters of molting sites location and utilization of 30 greater snow geese tracked with satellite transmitters between 2007 and 2010. Sample size is $n=37$ (including 6 birds tracked for more than one year), except for departure date ($n=33^a$), length of stay ($n=33^a$), distance to breeding colony ($n=15$) and interannual distance between molting sites recorded in successive years for the same individual ($n=7$). Value for 50% fixed kernels and 95% kernels are shown for comparison.

Variable	Kernel	Mean	SD	Min-Max
Area (km ²)	50%	50,5	± 76,1	(0,4 - 370,1)
	95%	405,8	± 636,6	(2,0 - 3034,3)
Arrival date (julian day)	50%	182,8	± 7,3	(171,0 - 208,0)
	95%	179,3	± 8,1	(162,0 - 205,0)
Departure date (julian day)	50%	228,8	± 8,6	(217,0 - 260,0)
	95%	237,7	± 9,8	(219,0 - 263,0)
Length of stay (days)	50%	46,1	± 9,8	(27,0 - 75,0)
	95%	57,9	± 13,3	(30,0 - 93,0)
Altitude (m)	50%	67,0	± 81,5	(4,5 - 348,8)
Latitude (decimal degrees)	50%	69,0	± 3,2	(59,7 - 75,7)
Distance to breeding colony (km)	50%	468,5	± 396,4	(33,4 - 1515,2)
Interannual distance (km)	50%	430,6	± 517,5	(0,5 - 1404,2)
Distance to coast (km)	50%	8,7	± 8,9	(0,2 - 31,0)

^a In four cases, transmission ended when birds were inside the molting home range.

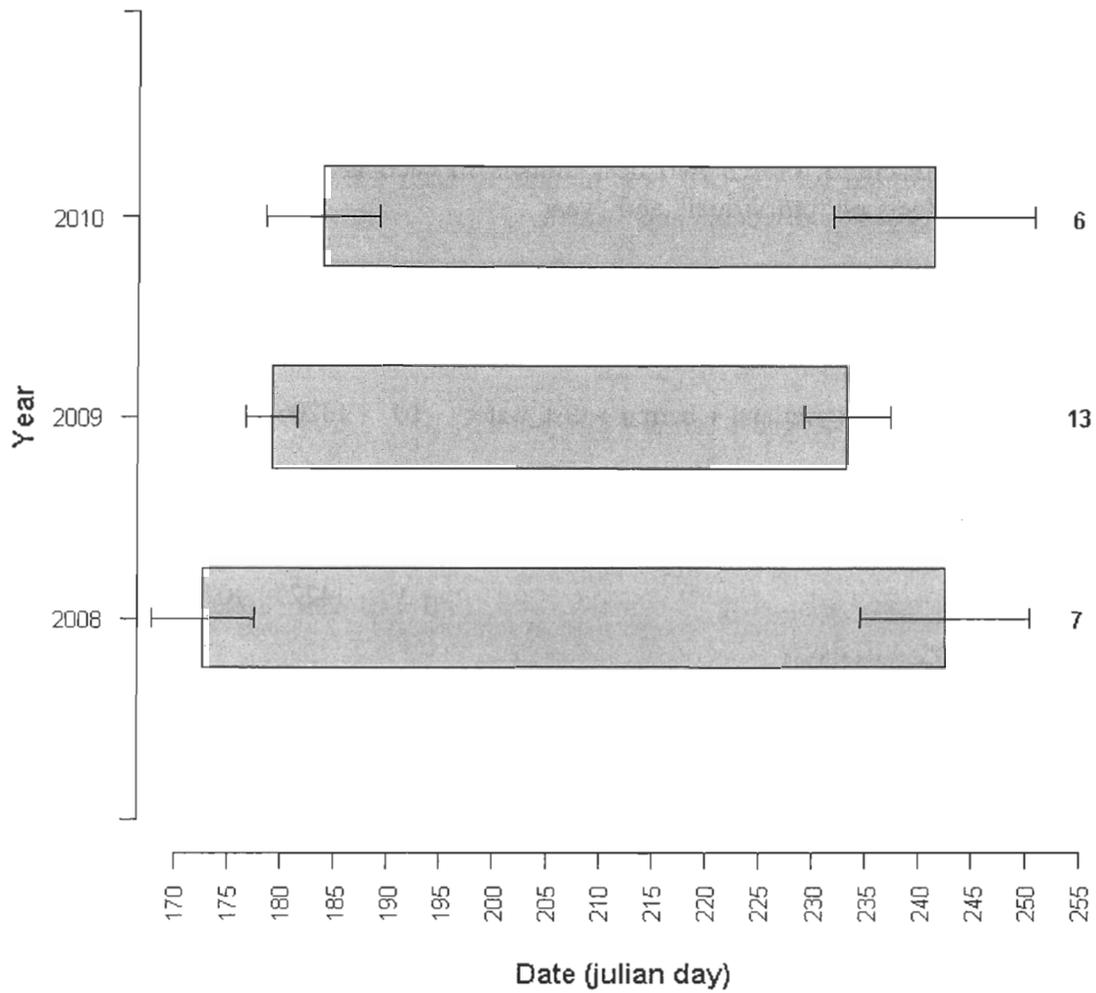


Figure 3. Mean date \pm SD of arrival and departure in general molting sites for Greater Snow Geese tracked between 2008 and 2010.

Table 3. Results of model selection process to explain variation in habitat characteristics of molting grounds at home-range and landscape scales for general molting sites and core molting sites. Models were evaluated using second-order Akaike's information criterion (AICc). Number of estimated parameters (k), Δ AICc, Akaike weight (w_i) and an indication of model performance (pseudo- R^2 and AUC) are also presented for the two best models in each group. All models included random effects of "individual" and "year".

Best models	K	AICc	Δ AICc	W_i	pseudo- R^2	AUC
Home-range scale						
Core molting site (Kernels 50%)						
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water	10	13206	0,0	0,66	0,07	0,69
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water + graminoid*dist_water	11	13208	1,9	0,25	0,07	0,69
nul	3	14229	1023,6	0,00	-	0,50
General molting site (Kernels 95%)						
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water + graminoid*dist_water	11	16655	0,0	0,76	0,10	0,71
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + graminoid*dist_water	10	16657	2,3	0,24	0,10	0,71
nul	3	18441	1786,3	0,00	-	0,50
Landscape scale						
Core molting site (Kernels 50%)						
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + graminoid*dist_water	10	10660	0,0	0,61	0,25	0,82
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water + graminoid*dist_water	11	10661	0,9	0,39	0,25	0,82
nul	3	14229	3569,3	0,00	-	0,50
General molting site (Kernels 95%)						
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water + graminoid*dist_water	11	14519	0,0	0,77	0,21	0,79
graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + graminoid*dist_water	10	14522	2,4	0,23	0,21	0,80
nul	3	18441	3921,6	0,00	-	0,50

Table 4. Coefficients (β), standard errors (SE) and 95% confidence intervals (CI) of habitat variables included in most parsimonious model explaining Greater Snow geese molting habitat selection in general (kernels 95%) and core (kernels 50%) molting sites at home-range and landscape scales. All models included random effects of “individual” and “year”.

Variable		Home-range scale		Landscape scale	
		Kernel 50% ¹	Kernel 95%	Kernel 50% ¹	Kernel 95%
graminoid	$\beta \pm SE$	0,74 \pm 0,09	0,82 \pm 0,09	1,27 \pm 0,11	1,25 \pm 0,10
	CI	0,57 0,91	0,65 0,98	1,05 1,49	1,06 1,44
shrub	$\beta \pm SE$	0,28 \pm 0,12	-0,23 \pm 0,10	-0,88 \pm 0,12	-0,56 \pm 0,11
	CI	0,06 0,51	-0,33 -0,13	-1,13 -0,64	-0,77 -0,35
sparse	$\beta \pm SE$	-1,05 \pm 0,09	-1,33 \pm 0,08	-2,25 \pm 0,09	-1,87 \pm 0,08
	CI	-1,23 -0,87	-1,41 -1,26	-2,43 -2,06	-2,03 -1,71
wetland	$\beta \pm SE$	1,38 \pm 0,15	1,22 \pm 0,15	1,23 \pm 0,17	0,98 \pm 0,16
	CI	1,08 1,68	1,07 1,37	0,89 1,57	0,67 1,29
barren	$\beta \pm SE$	-0,50 \pm 0,16	-1,52 \pm 0,13	-2,76 \pm 0,14	-2,20 \pm 0,12
	CI	-0,82 -0,18	-1,64 -1,39	-3,04 -2,47	-2,43 -1,97
near_water	$\beta \pm SE$	-1,65 \pm 0,09	-0,78 \pm 0,06	-0,48 \pm 0,05	-0,46 \pm 0,04
	CI	-1,83 -1,47	-0,84 -0,72	-0,57 -0,38	-0,54 -0,39
graminoid*dist_water	$\beta \pm SE$	0,49 \pm 0,20	0,39 \pm 0,19	-0,75 \pm 0,10	-0,41 \pm 0,08
	CI	0,11 0,88	0,20 0,59	-0,95 -0,56	-0,57 -0,26
wetland*dist_water	$\beta \pm SE$	0,04 \pm 0,15	-0,45 \pm 0,10	0,20 \pm 0,18	0,36 \pm 0,18
	CI	-0,25 0,33	-0,55 -0,35	-0,16 0,56	0,02 0,71
intercept	$\beta \pm SE$	0,71 \pm 0,29	0,76 \pm 0,20	1,04 \pm 0,11	0,88 \pm 0,10
	CI	0,14 1,28	0,57 0,96	0,82 1,26	0,68 1,08

¹ Averaged final model based on 2 best models ($\Delta AICc < 2$).

Appendix 1. Location and year of capture of female Greater Snow geese marked with GPS/Argos satellite transmitters.

Capture location	2006	2007	2008	2009	2010	Total
Bylot Island	25	20	15			60
Baie-du-Febvre				10	3	13
Ile-aux-Oies				12		12
Total	25	20	15	22	3	85

Appendix 2. Duty cycle used on solar GPS/Argos satellite transmitters deployed on Greater Snow geese between 2006 and 2010. Transmitters were programmed with 3 to 4 « seasons » which vary in frequency of data collection and Argos satellite uploading.

Year	Season	Start Date	End Date	Receiver Start Hour (local time)	Receiver End Hour (local time)	Hour Step	TX Duty Cycle (Transmit every "x" days)
2006	1	Feb 15	July 7	4	20	1	3
	2	July 8	Aug 1	4	19	5	12
	3	Aug 2	Dec 15	4	20	1	3
	4	Dec 16	Feb 14	4	19	5	12
2007-2010	1	April 1	May 15	6	21	1	3
	2	May 16	June 30	6	18	4	3
	3	July 1	March	6	18	4	12

Appendix 3. List of *a priori* candidate models used to explain molting habitat selection process of Greater Snow Goose, in relation to food resources and water proximity and abundance.

No	Candidate Models	K
1	graminoid	4
2	wetland	4
3	graminoid * wetland	6
4	barren + shrub	5
5	water	4
6	dist_water	4
7	water + dist_water	5
8	water * dist_water	6
9	graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + water	9
10	graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water	9
11	graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water	10
12	graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + graminoid*dist_water	10
13	graminoid + shrub + sparse + wetland + barren + dist_water + wetland*dist_water + graminoid*dist_water	11
14	graminoid * water	6
15	graminoid * dist_water	6
16	wetland * water	6
17	wetland * dist_water	6
18	graminoid + wetland + water	6
19	graminoid + wetland + dist_water	6
20	graminoid + wetland + water + dist_water	7
21	wetland + graminoid * water	7
22	wetland + graminoid * dist_water	7
23	graminoid * water + wetland * water	8
24	graminoid * dist_water + wetland * dist_water	8
25	graminoid * dist_water + wetland * dist_water + water	9
	NULL	3

CONCLUSION

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

Notre étude localise pour la première fois les aires de mue utilisées par les Grandes Oies des neiges (GON) non-productrices dans le Haut-Arctique canadien et identifie leurs besoins en termes d'habitat lors de la période de mue. Cette étude comble ainsi une lacune importante au niveau des connaissances sur la distribution géographique de cet herbivore strict sur un segment de son cycle annuel. Ce besoin devenait d'autant plus primordial suite à l'expansion démographique de la population que l'on observe depuis la seconde moitié du 20^e siècle et le développement industriel accéléré des régions arctiques.

Suite à un accroissement marqué de la population de Petite Oie des neiges à partir des années 60, les sites de nidification situés en région subarctique canadienne ont été largement dégradés (Abraham et al. 2005). Un suivi de l'impact du broutement par la GON a été entrepris sur l'île Bylot dès 1990 afin de voir apparaître d'éventuels signes de surexploitation de l'écosystème terrestre. Les résultats ont démontré que la biomasse aérienne végétale est réduite en fin de saison par le broutement des oies (Gauthier & Hughes 1995). Toutefois, aucun effet négatif ne persiste d'année en année puisque la tendance à long-terme indique plutôt un accroissement de la production primaire aérienne nette depuis 1990 (Gauthier et al. 2012). Bien que la capacité de support de l'écosystème terrestre n'ait vraisemblablement pas encore été atteinte sur les aires de reproduction de la GON, le risque de dégradation de l'habitat terrestre demeure sur les aires de mue et l'identification de ces sites prend toute son importance.

À l'aide d'un déploiement massif d'émetteurs satellites GPS/Argos, 30 femelles non-reproductrices ont été suivies à travers 4 années sur 37 sites de mue. Nous avons démontré que les aires de mue de la Grande Oie des neiges se distribuent à travers un large éventail de latitudes. Une concentration de sites a été observée sur la péninsule Foxe au sud-ouest de l'île Baffin. Cette région accueille la plus grande colonie reproductrice de Petite Oie des neiges, celle de la Grande Plaine de Koukdjuak (Kerbes et al. 2006). Les aires de mue de la GON situées dans cette région méridionale sont susceptibles de chevaucher les aires de reproduction et de mue de la Petite Oie des neiges (K. Abraham, pers.comm). Cette région géographique pourrait constituer le principal point d'échange génétique entre les sous-espèces, mais aussi de contamination infectieuse. Une utilisation combinée de cette région par les deux espèces d'oies augmente les risques de dégradation de l'habitat par surbroutement.

Un autre résultat digne de mention concerne la migration de mue, qui semble être orientée vers le sud. Selon la définition de Salomonsen (1968), une migration de mue est le mouvement saisonnier qui prend place entre la migration printanière et la migration automnale et qui implique le déplacement d'une aire de reproduction vers une aire de mue. Une migration de mue répondant à cette définition ne peut être confirmée que pour les femelles dont le site de reproduction est connu, soit les 12 femelles suivies dans notre étude ayant été capturées sur l'île Bylot lors de la période d'élevage des jeunes. Seules 4 de ces 12 femelles se sont rendues sur l'île Bylot avant d'entamer une migration de mue, migrations orientées vers le sud dans tous les cas. Malgré ce faible nombre d'observations, il est toutefois intéressant de noter que la totalité des femelles marquées sur l'île Bylot ont mué sur des sites situés au sud de l'île. D'autre part, les aires exploitées pour la mue sont situées au sud ou à la limite sud des aires de reproduction, reconnues comme étant rares au sud de l'extrême nord de l'île Baffin (Batt 1998). Ainsi, il semble approprié de croire qu'une large proportion des individus a accompli leur migration de mue vers le sud.

Les migrations de mue sont généralement dirigées vers le nord chez une vaste majorité d'espèces d'oies (Abraham 1980, Hohman et al. 1992, Barta et al. 2008, Luukkonen et al. 2008). La Grande Oie des neiges pourrait s'ajouter à la courte liste d'espèces d'oies accomplissant leur migration de mue vers une direction autre que le nord, telles que l'Oie cendrée (Nilsson et al. 2001), l'Oie à bec court (Glahder et al. 2007) et la Bernache nonnette (Madsen & Mortensen 1987). Ces espèces nichant toutes à des latitudes extrêmes, celles-ci pourraient retrouver tous les bénéfices liés aux latitudes nordiques (i.e. longueur du jour supérieure, meilleure synchronie avec le pic énergétique des végétaux, baisse du risque de prédation et du dérangement) au sud de leurs aires de reproduction, réduisant la rentabilité d'une migration de mue vers le nord (Caswell en prép.). Il se peut également que les habitats propices pour la mue soient limités au nord des sites de reproduction situés dans le Haut-Arctique.

Notre base de données, couplée à des cartes d'habitat du Service canadien de télédétection, nous a permis d'évaluer les paramètres d'habitat influençant le choix d'un site de mue en vue de cette période critique du point de vue de l'énergétique et de la vulnérabilité. La disponibilité des ressources alimentaires ainsi que la proximité des plans d'eau se révèlent être tous deux des facteurs influençant la sélection d'un site de mue par les femelles non reproductrices. Bien que la mue représente un coût pour les GON, il a été démontré par Ankney (1979, 1984) qu'il n'y a pas à proprement dit « stress » énergétique. En regard de ce fait, il était suspecté que la disponibilité alimentaire n'était pas le seul facteur impliqué dans le choix d'un site de mue chez les non-reproducteurs (Reed et al. 2003). En raison de leur grande vulnérabilité en période de mue, les Grandes Oies semblent dépendantes et étroitement associées aux plans d'eau, qui peuvent jouer de multiples rôles tels qu'offrir un refuge contre les prédateurs (Madsen & Mortensen 1987, Fox et al. 1998, Kahlert 2003), fournir une source d'eau potable (Owen 1972) ou encore favoriser la présence de ressources alimentaires en quantités et qualités supérieures à ce qui est disponible aux sites mésiques (Loonen et al. 1991). Les femelles à l'étude ont tardé à quitter leur site de mue bien après la fin de la période de mue et elles se sont rarement

rendues sur un site alternatif avant d'entreprendre leur migration automnale. Ceci laisse croire que les sites exploités sont de bonne qualité alimentaire, qualité suffisante pour supporter l'hyperphagie nécessaire à l'engraissement pré-migratoire (Glahder et al. 2007).

PORTÉE ET LIMITES DE NOTRE ÉTUDE

La sélection d'un site de mue chez la GON étant grandement influencée par le statut reproducteur de chaque individu, les conclusions rapportées dans cette étude ne peuvent être généralisées à l'ensemble de la population. Alors que les couples reproducteurs accompagnés de jeunes demeurent sur les aires de reproduction pour la période de mue, la vaste majorité des adultes non reproducteurs quittent les aires de reproduction vers un site de mue (Reed et al. 2003). Les conclusions de cette étude, basées sur des observations faites sur des individus non-producteurs, peuvent toutefois être extrapolées à l'ensemble de cette catégorie d'individus. Bien que seules des femelles aient été suivies lors de cette étude, les sites de mue ainsi que les critères de sélection d'habitat sont susceptibles d'être les mêmes pour les mâles puisque la GON forme des couples durables (Demers et al. 2003).

De manière générale, les émetteurs externes fixés à l'aide de harnais chez les oies sont reconnus pour induire des effets sur le comportement, sur la propension à nicher, sur le succès reproducteur et dans certains cas, sur la survie des individus (Ward & Flint 1995, Blouin et al. 1999). Dans le cas de la GON, le port du harnais et de l'émetteur est connu pour induire un changement de comportement (Blouin et al. 1999). Le dispositif semble avoir eu un effet négatif sur la propension à nicher des femelles de cette étude. Pennycuik et al. (2011) ont démontré que la hausse de la résistance aérodynamique ("drag") ainsi que le poids du dispositif dans une moindre mesure auraient un impact significatif sur la distance de migration ainsi que sur la quantité de réserves de graisses à l'arrivée. C'est toutefois par ce déploiement d'émetteurs satellites qu'il nous a été possible de répertorier pour la première fois les aires exploitées par des Grandes Oies des neiges en mue. Nous

n'avons pas de raison de croire que les facteurs impliqués dans le processus de sélection d'un habitat de mue identifiés dans cette étude puissent être différents de ceux des oiseaux non marqués. Les dates d'arrivée sur les aires de mue correspondent aux dates d'initiation de la mue identifiées dans la littérature pour des individus non-reproducteurs (Gagnon & Berteaux 2009). Il est raisonnable de croire que les sites de mue localisés dans cette étude sont représentatifs des sites utilisés par l'ensemble des oiseaux non-nicheurs. L'utilisation des sites situés à des latitudes plus méridionales pourrait toutefois être surestimée.

Ce système d'étude ne nous permet toutefois pas de répondre à certaines questions, notamment celles concernant directement le comportement migratoire ou encore la reproduction (succès et phénologie de la reproduction, sélection d'habitat de nidification). Cette étude aborde par exemple prudemment la question de la fidélité au site de mue. Alors que les oies montrent généralement une importante fidélité au site de mue (Bollinger & Derksen 1996), la faible taille de l'échantillon ainsi que la contrainte liée au port de l'émetteur ont pu masquer ce comportement dans la présente étude. Ceci souligne l'importance de bien considérer l'effet du coût énergétique supplémentaire induit par le port de l'émetteur et de bien choisir les questions de recherche susceptibles de ne pas être affectées par un tel effet.

PERSPECTIVES FUTURES

La dispersion des sites de mue sur une large zone géographique laisse présager une pression de broutement plus faible que dans un scénario où l'on aurait localisé plusieurs individus sur un même site. Il serait toutefois important de valider cette hypothèse en augmentant le nombre d'individus suivis, en se rendant sur ces sites afin d'évaluer l'ampleur de l'utilisation et en surveillant d'éventuels changements dans l'utilisation des sites si la population continue de s'accroître. Les sites susceptibles d'être exploités à la fois par la Grande et la Petite Oie devraient être surveillés en priorité puisque l'effet combiné des deux sous-espèces pourrait s'avérer dommageable pour l'écosystème. Si une utilisation

simultanée par ces deux espèces est confirmée au sud de l'île Baffin, il serait intéressant d'étudier la compétition interspécifique et la distribution spatiale de ces sous-espèces en sympatrie. Une vérification sur le terrain permettrait de juger de la densité d'utilisation des sites. Toutefois, le large nombre de sites recensés laisse croire à une densité d'utilisation modérée, se traduisant en une pression de broutement plus restreinte sur chacun de ceux-ci. Cet aspect revêt une importance majeure dans un contexte de conservation des habitats puisque la pression locale sur l'habitat est directement liée à la densité d'utilisation.

Les meilleurs modèles identifiés dans notre étude ont montré un pouvoir de prédiction intéressant. Ceux-ci pourraient servir de base afin de cartographier le potentiel d'habitat sur l'ensemble du territoire susceptible d'être utilisé par la GON en période de mue. Cette cartographie pourrait à son tour orienter de futures validations sur le terrain.

L'avancée constante de la science et le développement des nouvelles technologies amènent la création d'émetteurs performants de plus en plus légers. L'utilisation d'émetteurs de nouvelles générations ayant moins d'impact sur le comportement animal permettra de valider nos conclusions et de répondre à de nouvelles questions qui n'ont pu être abordées dans cette étude. Avec l'usage de cartes d'habitat plus précises couplé à des visites sur le terrain, il serait possible dans l'avenir d'évaluer la sélection d'habitat de mue à plus fine échelle. Finalement, dans le contexte des changements globaux, l'habitat terrestre nordique est appelé à se modifier. Il n'est donc pas impossible qu'une désynchronisation entre le pic de nutriments dans les végétaux et le pic de la demande énergétique des oiseaux en mue survienne et entraîne un changement dans le patron d'utilisation des sites de mue, tel qu'un déplacement des sites de mue vers le Nord. De plus, l'exploitation grandissante des ressources naturelles dans l'Arctique pourrait affecter des sites de mue critiques pour la GON.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraham, K. F., 1980. Moulting migration of Lesser Snow Geese. *Wildfowl*, 31: 89-93.
- Abraham, K. F., R. L. Jefferies & R. T. Alisauskas, 2005. The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology*, 11: 841-855.
- Abraham, K. F., J. O. Leafloor & D. H. Rusch, 1999. Molt migrant Canada Geese in Northern Ontario and Western James Bay. *The Journal of Wildlife Management*, 63: 649-655.
- Adriaensen, F. & A. A. Dhondt, 1990. Population dynamics and partial migration of the European Robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. *Journal of Animal Ecology*, 59: 1077-1090.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson & R. E. Kenward, 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74: 1313-1325.
- Anderson, D. & K. Burnham, 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management*, 66: 912-918.
- Ankney, C. D., 1979. Does the wing molt cause nutritional stress in Lesser Snow Geese? *The Auk*, 96: 68-72.
- Ankney, C. D., 1984. Nutrient reserve dynamics of breeding and molting Brant. *The Auk*, 101: 361-370.
- Bairlein, F., 2003. The study of bird migrations – some future perspectives: Capsule Routes and destinations have been unveiled but modern techniques offer the chance to explore much more. *Bird Study*, 50: 243-253.
- Barta, Z., A. I. Houston, J. M. McNamara, R. K. Welham, A. Hedenström, T. P. Weber & O. Feró, 2006. Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. *Oikos*, 112: 580-593.
- Barta, Z., J. M. McNamara, A. I. Houston, T. P. Weber, A. Hedenström & O. Ferà, 2008. Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 211-229.

- Batt, B. D. J., 1998. The Greater Snow Goose: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Bêty, J., G. Gauthier, J.-F. Giroux & E. Korpimäki, 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93: 388-400.
- Black, J. M., E. G. Cooch, M. J. J. E. Loonen, R. H. Drent, M. Owen, F. Mehlum & J. Madsen, 1998. Body size variation in barnacle goose colonies: evidence for local saturation of habitats. *Norsk Polarinstitut. Skrifter*: 129-140.
- Black, J. M. & M. Owen, 1989. Agonistic behaviour in barnacle goose flocks: assessment, investment and reproductive success. *Animal Behaviour*, 37, Part 2: 199-209.
- Blouin, F., J.-F. Giroux, J. Ferron, G. Gauthier & G. J. Doucet, 1999. The use of satellite telemetry to track Greater Snow Geese. *Journal of Field Ornithology*, 70: 187-199.
- Blurton Jones, N. G. B., 1972. Molt migration of Emperor Geese. *Wildfowl*, 23: 92-93.
- Bollinger, K. S. & D. V. Derksen, 1996. Demographic characteristics of molting Black Brant near Teshekpuk Lake, Alaska. *Journal of Field Ornithology*, 67: 141-158.
- Boulanger, J., K. G. Poole, A. Gunn & J. Wierzchowski, 2012. Estimating the zone of influence of industrial developments on wildlife: a migratory caribou Rangifer tarandus groenlandicus and diamond mine case study. *Wildlife Biology*, 18: 164-179.
- Bowman, T. D. & P. W. Brown, 1992. Site fidelity of male Black Ducks to a molting area in Labrador. *Journal of Field Ornithology*, 63: 32-34.
- Bridge, E. S., 2006. Influences of morphology and behavior on wing-molt strategies in seabirds. *Marine Ornithology*, 34: 7-19.
- Burnham, K. & D. Anderson, 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer, New York, NY.
- Calvert, A. M., G. Gauthier, E. T. Reed, L. Bélanger, J.-F. Giroux, J.-F. Gobeil, M. Huang, J. Lefebvre & A. Reed, 2007. Temporal changes in harvest. Pages 5-63 in E. T. Reed & A. M. Calvert (éd.) An evaluation of the special conservation measures for Greater Snow Geese: report of the Greater Snow Goose Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, ON.
- Caswell, J., en prép. Molt migration in geese: A review of adaptive theories.
- Caswell, J., in prep. Molt migration in geese: A review of adaptive theories.

- Cooch, E. G., R. L. Jefferies, R. F. Rockwell & F. Cooke, 1993. Environmental change and the cost of philopatry: An example in the Lesser Snow Goose. *Oecologia*, 93: 128-138.
- Darling, P., 1991. Great Skua killing Brent Goose. *British Birds*, 84: 507.
- Demers, F., J.-F. Giroux, G. Gauthier & J. Bêty, 2003. Effects of collar-attached transmitters on behaviour, pair bond and breeding success of snow geese *Anser caerulescens atlanticus*. *Wildlife biology*, 9: 161-170.
- Dingle, H. & V. A. Drake, 2007. What is migration? *BioScience*, 57: 113.
- Duchesne, T., D. Fortin & N. Courbin, 2010. Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. *Journal of Animal Ecology*, 79: 548-555.
- Egevang, C., Iain J. Stenhouse, R. A. Phillips, A. Petersen, J. W. Fox & J. R. D. Silk, 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 2078-2081.
- Ely, C. R., K. S. Bollinger, J. W. Hupp, D. V. Derksen, J. Terenzi, J. Y. Takekawa, D. L. Orthmeyer, T. C. Rothe, M. J. Petrula & D. R. Yparraguirre, 2006. Traversing a boreal forest landscape: Summer movements of Tule Greater White-fronted Geese. *Waterbirds*, 29: 43-55.
- Faille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M.-H. St-Laurent & C. Dussault, 2010. Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, 143: 2840-2850.
- Finstad, A. G. & C. L. Hein, 2012. Migrate or stay: terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char. *Global Change Biology*, 18: 2487-2497.
- Fox, A. D., K. A. Hobson & J. Kahlert, 2009. Isotopic evidence for endogenous protein contributions to greylag goose *Anser anser* flight feathers. *Journal of Avian Biology*, 40: 108-112.
- Fox, A. D. & J. Kahlert, 1999. Adjustments to nitrogen metabolism during wing molt in greylag geese, (*Anser anser*). *Functional Ecology*, 13: 661-669.
- Fox, A. D., J. Kahlert & H. Etrrup, 1998. Diet and habitat use of moulting Greylag Geese (*Anser anser*) on the Danish island of Saltholm. *Ibis*, 140: 676-683.
- Frame, P. F., H. D. Cluff & D. S. Hik, 2008. Wolf Reproduction in Response to Caribou Migration and Industrial Development on the Central Barrens of Mainland Canada. *Arctic*, 61: 134-142.
- Frid, A. & L. M. Dill, 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6.

- Gagnon, C. A. & D. Berteaux, 2009. Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: a question of scale. *Ecology and Society*, 14.
- Ganter, B. & F. Cooke, 1998. Colonial nesters in a deteriorating habitat: site fidelity and colony dynamics of Lesser Snow Geese. *The Auk*, 115: 642–652.
- Gauthier, G., 1990. Philopatry, nest-site fidelity, and reproductive performance in Buffleheads. *The Auk*, 107: 126–132.
- Gauthier, G., J. Bety, J. F. Giroux & L. Rochefort, 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 119–129.
- Gauthier, G., M. C. Cadieux, J. Lefebvre, J. Bêty & D. Berteaux, 2012. Population study of Greater Snow Geese and its nesting habitat on Bylot Island, Nunavut in 2011: a progress report. Québec, Canada.
- Gauthier, G., J. F. Giroux & L. Rochefort, 2006. The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands. *Acta Zoologica Sinica*, 52 (supplement): 108–111.
- Gauthier, G., J.-F. Giroux, A. Reed, A. B chet & L. B langer, 2005. Interactions between land use, habitat use, and population increase in Greater Snow Geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, 11: 856–868.
- Gauthier, G. & R. J. Hughes, 1995. Effect of grazing by greater snow geese on the production of graminoids at an arctic site (Bylot Island, NWT, Canada). *Journal of Ecology*, 83: 653.
- Gauthier, G., L. Rochefort & A. Reed, 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, 23: 253–259.
- Gillies, C. S., M. Hebbewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Friar, D. J. Saher, C. E. Stevens & C. L. Jerde, 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75: 887–898.
- Girard, I., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois & A. Caron, 2006. Balancing number of locations with number of individuals in telemetry studies. *Journal of Wildlife Management*, 70: 1249–1256.
- Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor & J. B ty, 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, 81: 533–542.
- Glahder, C., D. F. Anthony, O. Mark, J. Martin & J. Madsen, 2007. Eastward moult migration of non-breeding pink-footed geese (*Anser brachyrhynchus*) in Svalbard. *Polar Research*, 26: 31–36.
- Greenberg, R. & P. P. Marra, 2005. *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. JHU Press.

- Greenwood, P. J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140-1162.
- Hohman, W. L., C. D. Ankney & D. H. Gordon, 1992. Ecology and management of postbreeding waterfowl. Pages 128-189 *in* B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, & G. L. Krapu (éd.) *Ecology and management of breeding waterfowl*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota.
- Holmgren, N. & A. Hedenström, 1995. The scheduling of molt in migratory birds. *Evolutionary Ecology*, 9: 354-368.
- Hupp, J. W., J. A. Schmutz, C. R. Ely, J. E. E. Syroechkovskiy, A. V. Kondratyev, W. D. Eldridge & E. Lappo, 2007. Molt migration of emperor geese *Chen canagica* between Alaska and Russia. *Journal of Avian Biology*, 38: 462-470.
- Van der Jeugd, H., E. Gurtovaya, G. Eichhorn, K. Litvin, O. Mineev & M. van Eerden, 2003. Breeding barnacle geese in Kolokolkova Bay, Russia: number of breeding pairs, reproductive success and morphology. *Polar Biology*, 26: 700-706.
- Johnson, D., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61: 65-71.
- Kahlert, J., 2003. The constraint on habitat use in wing-moulting Greylag Geese *Anser anser* caused by anti-predator displacements. *Ibis*, 145: 45-52.
- Kahlert, J., A. D. Fox, H. Ettrup & H. Kahlert, 1996. Nocturnal feeding in moulting greylag geese *Anser anser*-An anti-predator response? *Ardea*, 84: 15-22.
- Kerbes, R. H., K. M. Meeres, R. T. Alisauskas, F. D. Caswell, K. F. Abraham & R. K. Ross, 2006. Surveys of nesting mid-continent Lesser Snow Geese and Ross's Geese in Eastern and Central Arctic Canada, 1997-98. Technical Report Series, Canadian Wildlife Service, Prairie and Northern Region, Saskatoon, Saskatchewan.
- King, J. G. & J. I. Hodges, 1979. A preliminary analysis of goose banding on Alaska's arctic slope. Pages 176-188 *in* R. L. Jarvis & J. C. Bartonek (éd.) *Management and biology of Pacific Flyway geese*. Oregon State Univ. Book Stores, Corvallis, Oregon.
- King, J. R. & M. E. Murphy, 1985. Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: Fact or fiction? *American Zoologist*, 25: 955-964.
- Kjellen, N., 1994. Molt in relation to migration in birds-a review. *Ornis Svecica*, 4: 1-24.
- Lecomte, N., G. Gauthier & J.-F. Giroux, 2007. Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: the influence of habitat and nesting success in greater snow geese. *Oecologia*, 155: 33-41.

- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M.-C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, L. McKinnon, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. Morissette & C. J. Krebs, 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93: 1707-1716.
- Lindberg, M. S. & J. Walker, 2007. Satellite telemetry in avian research and management: Sample size considerations. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1002-1009.
- Lindström, Å., G. H. Visser & S. Daan, 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiological Zoology*, 66: 490-510.
- Loonen, M. J. J. E., M. Zijlstra & M. R. Van Eerden, 1991. Timing of wing moult in Greylag Geese *Anser anser* in relation to the availability of their food plants. *Ardea*, 79: 253-260.
- Lustick, S., 1970. Energy requirements of molt in Cowbirds. *The Auk*, 87: 742-746.
- Luukkonen, D. R., H. H. Prince & R. C. Mykut, 2008. Movements and survival of molt migrant Canada Geese from Southern Michigan. *Journal of Wildlife Management*, 72: 449-462.
- Madsen, J. & C. E. Mortensen, 1987. Habitat exploitation and interspecific competition of moulting geese in East Greenland. *Ibis*, 129: 25-44.
- Madsen, J., I. Tombre & N. E. Eide, 2009. Effects of disturbance on geese in Svalbard: implications for regulating increasing tourism. *Polar Research*, 28: 376-389.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. MacDonald & W. P. Erickson, 2002. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. Second Edition. Kluwer Academic Publishers, Norwell, U.S.A.
- Marks, D., 2010. Midcontinent Greater White-fronted Goose banding in Alaska. U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska.
- Mauritzen, M., S. E. Belikov, A. N. Boltunov, A. E. Derocher, E. Hansen, R. A. Ims, O. Wiig & N. Yoccoz, 2003. Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos*, 100: 112-124.
- Mayor, S. J., J. A. Schaefer, D. C. Schneider & S. P. Mahoney, 2009. The spatial structure of habitat selection: A caribou's-eye-view. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 35: 253-260.
- McFadden, D., 1974. Conditional logit analysis of qualitative choice behavior. Pages 105-142 in P. Zarembka (éd.) *Frontiers in econometrics*. Academic Press, New York.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison & J. Bêty, 2010. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science*, 327: 326-327.

- McLoughlin, P. D., R. L. Case, R. J. Gau, H. D. Cluff, R. Mulders & F. Messier, 2002. Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Arctic. *Oecologia*, 132: 102-108.
- McLoughlin, P. D., L. R. Walton, H. D. Cluff, P. C. Paquet, M. A. Ramsay & J. G. Kie, 2004. Hierarchical Habitat Selection by Tundra Wolves. *Journal of Mammalogy*, 85: 576-580.
- Moore, J. & R. Ali, 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related. *Animal Behaviour*, 32: 94-112.
- Mowbray, T. B., F. Cooke & B. Ganter, 2000. Snow Goose (*Chen caerulescens*). The Birds of North America Online.
- Mysterud, A., L. E. Loe, B. Zimmermann, R. Bischof, V. Veiberg & E. Meisingset, 2011. Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes - a role for density dependence? *Oikos*, 120: 1817-1825.
- Newton, I., 2012. Obligate and facultative migration in birds: ecological aspects. *Journal of Ornithology*, 153: 171-180.
- Nilsson, L., J. Kahlert & H. Persson, 2001. Moults and moult migration of greylag geese *Anser anser* from a population in Scania, south Sweden. *Bird Study*, 48: 129-138.
- Nudds, R. L., J. D. Gardiner, P. G. Tickle & J. R. Codd, 2010. Energetics and kinematics of walking in the barnacle goose (*Branta leucopsis*). *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156: 318-324.
- Olthof, I., R. Latifovic & D. Pouliot, 2009. Development of a circa 2000 land cover map of northern Canada at 30 m resolution from Landsat. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 35: 152-165.
- Owen, M., 1972. Movements and feeding ecology of white-fronted geese at the New Grounds, Slimbridge. *Journal of Applied Ecology*, 9: 385-398.
- Owen, M. & M. A. Ogilvie, 1979. Wing molt and weights of Barnacle Geese in Spitsbergen. *The Condor*, 81: 42-52.
- Panek, M. & P. Majewski, 1990. Remex growth and body-mass of Mallards during wing molt. *The Auk*, 107: 255-259.
- Pärt, T., 1991. Philopatry pays - A comparison between Collared flycatcher sisters. *American Naturalist*, 138: 790-796.
- Pennycuik, C. J., P. L. F. Fast, N. Ballerstädt & N. Rattenborg, 2011. The effect of an external transmitter on the drag coefficient of a bird's body, and hence on migration range, and energy reserves after migration. *Journal of Ornithology*, 153: 633-644.

- Portugal, S. J., J. A. Green & P. J. Butler, 2007. Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *Journal of Experimental Biology*, 210: 1391-1397.
- Poussart, C., G. Gauthier & J. Larochelle, 2001. Incubation behaviour of greater snow geese in relation to weather conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 671.
- Poussart, C., J. Larochelle & G. Gauthier, 2000. The thermal regime of eggs during laying and incubation in Greater Snow Geese. *The Condor*, 102: 292-300.
- Powell, R. A., 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Pages 65-110 in L. Boitani & T. K. Fuller (éd.) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York.
- Reed, A., H. Boyd, P. Chagnon & J. Hawkings, 1992. The numbers and distribution of greater snow geese on Bylot Island and near Jungersen Bay, Baffin Island, in 1988 and 1983. *Arctic*, 45: 115-119.
- Reed, A., J. F. Giroux & G. Gauthier, 1998. Population size, productivity, harvest and distribution. Pages 5-13 in B. D. J. Batt (éd.) *The Greater Snow Goose: report of the Arctic Goose Habitat Working Group*. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Reed, A., R. J. Hughes & H. Boyd, 2002. Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl*, 53: 53-65.
- Reed, A., R. J. Hughes & G. Gauthier, 1995. Incubation behavior and body mass of female Greater Snow Geese. *The Condor*, 97: 993-1001.
- Reed, E. T., J. Bêty, J. Mainguy, G. Gauthier & J.-F. Giroux, 2003. Molt migration in relation to breeding success in Greater Snow Geese. *Arctic*, 56: 76-81.
- Reed, E. T. & A. M. Calvert, 2007. An evaluation of the special conservation measures for Greater Snow Geese: report of the Greater Snow Goose Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. Pages 5-63. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, ON.
- Reed, E. T., G. Gauthier & F. Giroux, 2004. Effects of spring conditions on breeding propensity of greater snow goose females. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27: 35-46.
- Rettie, W. & F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23: 466-478.
- Robert, M., R. Benoit & J.-P. L. Savard, 2002. Relationship among breeding, molting, and wintering areas of male Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) in Eastern North America. *The Auk*, 119: 676-684.

- Salomonsen, F., 1968. The moult migration. *Wildfowl*, 19: 5-24.
- Samuel, M. D., D. J. Shadduck, D. R. Goldberg & W. P. Johnson, 2005. Avian cholera in waterfowl: the role of Lesser Snow and Ross's geese as disease carriers in the Playa lakes region. *Journal of Wildlife Disease*, 41: 48-57.
- Schieck, J. O. & S. J. Hannon, 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia*, 81: 465-472.
- Schiermeier, Q., 2012. The great Arctic oil race begins. *Nature*, 482: 13-14.
- Sharma, S., S. Couturier & S. D. Côté, 2009. Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou. *Global Change Biology*, 15: 2549-2562.
- Sterling, T. & A. Dzubin, 1967. Canada goose molt migrations to the Northwest Territories. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 32: 355-373.
- Tökölyi, J., V. Bókony & Z. Barta, 2008. Seasonal colour change by moult or by the abrasion of feather tips: a comparative study. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 711-721.
- Usherwood, J. R., T. L. Hedrick & A. A. Biewener, 2003. The aerodynamics of avian take-off from direct pressure measurements in Canada geese (*Branta canadensis*). *Journal of Experimental Biology*, 206: 4051-4056.
- Ward, D. H. & P. L. Flint, 1995. Effects of harness-attached transmitters on premigration and reproduction of Brant. *The Journal of Wildlife Management*, 59: 39-46.

