

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

LES IRRUPTIONS CYCLIQUES DU LAGOPÈDE DES SAULES (*Lagopus lagopus*)  
DANS LE CENTRE DU QUÉBEC MÉRIDIONAL : STRUCTURE DE LA  
POPULATION EN MOUVEMENT

PAR  
MICHELLE ST-GELAIS  
B. SC. BIOLOGIE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES



## RÉSUMÉ

Le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*), au Québec, fait une irruption au sud de son aire de répartition de manière cyclique en général aux dix ans, comme ce fut le cas pour l'hiver 2010–2011. Les informations sur la population qui effectue cette irruption, de même que sur l'espèce en général dans la province de Québec, sont très rares. La présente étude avait pour objectif principal de contribuer à l'avancement des connaissances sur la population de lagopèdes qui effectue une irruption dans les régions du Saguenay–Lac-Saint-Jean et de Chibougamau.

Avec la collaboration des chasseurs, un échantillon d'ailes de lagopèdes a été constitué afin de pouvoir étudier cette espèce. Les oiseaux ont été sexés par analyse génétique d'un morceau de tissu musculaire. Les adultes et les jeunes ont été différenciés grâce au patron de mue particulier de ces derniers qui conservent leurs primaires 9 et 10 juvéniles. Une observation fortuite a permis de confronter une nouvelle méthode de détermination de l'âge avec les méthodes déjà connues pour en valider l'efficacité. Il s'est avéré que l'observation des ailes sous la lumière UV amène une brillance différente des primaires 9 et 10 par rapport aux autres primaires chez les jeunes, alors que la brillance est la même chez les adultes. La différence de classification entre la méthode visuelle et la méthode UV était de l'ordre de 0,9% et une seconde observation a réduit ce résultat à 0,3%. De plus, la méthode UV a permis de déterminer l'âge de 10 individus qui n'auraient pu être utilisés pour la méthode visuelle en raison de la détérioration de leur plumage.

Une fois l'âge et le sexe des individus identifiés, la structure de la population présente au nord de la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean et dans le secteur de Chibougamau a pu être déterminée à partir d'un échantillon de 416 individus pour l'hiver 2010–2011 et 108 pour 2011–2012, pour lesquels un lieu de capture était disponible. Ceci a permis de déterminer que les jeunes femelles formaient la majorité de la population durant le premier hiver avec 79,09% alors que les femelles adultes représentaient 92,59% des individus durant le

deuxième hiver. Ainsi, lors des irruptions hivernales du lagopède des saules dans le Québec méridional, les femelles, et particulièrement les jeunes lors de la première année d'irruption, forment le segment de la population qui va se déplacer le plus au sud.

Comme au Québec les irruptions de lagopèdes des saules semblent se faire avec de moins en moins d'individus et sur de moins longues distances par rapport aux informations historiques, ceci soulève un questionnement quant à l'état de l'espèce dans la province. Ainsi, de plus amples études devront être faites sur cette espèce afin d'en faire une gestion qui correspond à la dynamique naturelle de ses populations.

## REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier Jacques Ibarzabal. Étrangement, malgré le fait qu'il ne m'ait jamais enseigné officiellement (sauf rendu à la maîtrise...), il a fortement influencé mon cheminement de vie depuis la première fois où je l'ai croisé au Carrefour de la recherche forestière en 2007. Un gros merci pour tes encouragements, tes « feedbacks » positifs par rapport à mes idées! Merci surtout de m'avoir proposé ce projet, moi la fille qui n'envisageait pas vraiment de faire une maîtrise au départ!

Un gros merci à tous les chasseurs qui ont bien voulu collaborer avec nous et nous fournir une aile de chacune de leurs précieuses captures de lagopèdes.

Merci aux bureaux du Ministère (MRNF à l'époque, MFFP maintenant!) de Dolbeau-Mistassini, Roberval, Alma, Chicoutimi et Chibougamau d'avoir récolté les ailes des chasseurs.

Merci à Claire Fournier pour tout le matériel et le local fournis, mais surtout les encouragements.

Que Germain Savard soit remercié pour son aide et surtout son grand intérêt envers les lagopèdes et cette recherche.

Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada pour la Bourse d'études supérieures du Canada Alexander-Graham-Bell et au Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies pour la bourse de maîtrise en recherche. Ces bourses m'ont permis de mettre tout le temps nécessaire à la réalisation de cette recherche. Merci à mon employeur, le Cégep de St-Félicien d'avoir appuyé ma demande de libération m'ayant permis d'avancer dans ma rédaction.

Finalement, je crois que je ne peux passer sous silence l'appui indéfectible de mon partenaire de vie, David, qui a toujours cru en moi. Merci David! Toi qui comprendra mieux que quiconque la conclusion de ces remerciements!

Maintenant, il est temps de passer à autre chose...

## TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	III
Remerciements.....	V
Table des matières .....	VI
Liste des figures .....	VIII
Liste des tableaux.....	X
Introduction générale .....	1
Les mues et l'âge .....	4
Mouvements et cycles d'abondance .....	6
La chasse au Québec.....	8
Objectifs et structure du mémoire.....	8
Chapter 1 - Age determination of willow ptarmigan ( <i>Lagopus lagopus</i> ) using ultraviolet light .....	10
Abstract .....	11
Introduction.....	12
Methods .....	16
Visual method .....	16
UV-light method .....	16
Pigmentation on p8 and p9 .....	18
Statistical analysis.....	19
Results.....	19
Discussion.....	23
Difference between uv and visual method.....	24
Ageing using the p9:p8 pigmented-area ratio.....	24
How to interpret uv readings .....	26
Conclusion .....	27

Chapitre 2 - Les irrptions cycliques du lagopède des saules ( <i>Lagopus lagopus</i> ) dans le centre du Québec méridional: Structure démographique et potentiels impacts du prélèvement sur la population en mouvement .....	29
Résumé.....	30
Introduction.....	31
Problématique et objectifs .....	37
Méthode .....	38
Obtention des ailes et aire d'étude .....	38
Détermination du sexe .....	39
Détermination de l'âge.....	40
Analyses statistiques .....	40
Résultats.....	42
Aire d'étude .....	42
Variation temporelle .....	42
Variation spatiale .....	44
Manicouagan VS l'aire d'étude .....	46
Kujjuuaq VS l'aire d'étude .....	47
Discussion.....	48
Variations temporelles .....	48
Variations spatiales .....	50
Comparaison avec d'autres secteurs .....	51
Implication sur l'exploitation et l'aménagement de la ressource .....	51
Conclusion .....	53
Conclusion générale.....	54
Liste des références.....	56

## LISTE DES FIGURES

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

Figure 1. Répartition du lagopède des saules au Québec (MFFP 2015)..... 2

Figure 2. Représentation des cycles de mue des lagopèdes des saules de la naissance au cycle définitif avec précisions concernant la mue des primaires et l'âge attribué aux oiseaux dans ce mémoire. Nomenclature des mues issue de Pyle (2008) et Howell (2010)..... 6

### CHAPTER 1

Figure 1. Difference between pigmentation found on primaries 8 and 9 (p8 and p9) in young and adult willow ptarmigans. (A) Pigmented areas are equal on both primaries (adult); (B) Pigmented areas are greater on p8 (adult); (C–D), Pigmented areas are greater on p9 (young)..... 14

Figure 2. Sampling locations and the year of capture of the willow ptarmigan samples. The distribution of willow ptarmigans is based on MFFP (2015). ..... 17

Figure 3. Willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) wings under ultraviolet light, photographed using a yellow filter. Young (A) have a contrast in brightness for primaries 9–10 and primary covert 9 relative to the other feathers. Adult specimens (B) show no contrast between the primaries and primary coverts relative to the other feathers. .... 18

Figure 4. Measurements used for determining the pigmented area (mm<sup>2</sup>). Maximum length and width of the pigmentation zone were measured, as described in Bergerud *et al.* (1963)..... 19

Figure 5. Distribution of p9:p8 pigmented-area ratios of 125 willow ptarmigans for young and adult birds. The dashed line separates the ratios corresponding to a young (> 1.0) or adult (≤ 1.0) according to Bergerud *et al.* (1963). The horizontal dispersal of points within each age group highlights the distribution of the different observed ratios. .... 23

Figure 6. Outer primaries from a left wing of a young willow ptarmigan that lacked pigmentation on the vane. Pigmentation on the shaft does not extend further toward the tip of the ninth primary compared to the eighth primary as normally expected in young (Parker *et al.* 1985). ..... 25

Figure 7. Comparison of primaries from the wings of young (left) and adult (right) willow ptarmigans; (A) picture from Bergerud *et al.* (1963) from a Newfoundland population, (B) typical wings from the Quebec population..... 26



## CHAPITRE 2

- Figure 1. Provenance des ailes de lagopèdes des saules selon les secteurs et l'année de récolte et répartition de l'espèce au Québec (modifié de MFFP (2015)). ..... 39
- Figure 2. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules prélevés selon l'année de l'irruption hivernale dans l'aire d'étude. Hiver 2010-2011 (n = 416) et hiver 2011-2012 (n = 108). ..... 43
- Figure 3. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon le mois de prélèvement (décembre à avril) durant l'année d'irruption hivernale 2010-2011 dans l'aire d'étude (Décembre n = 10, Janvier n = 141, Février n = 91, Mars n = 44, Avril n = 34). ..... 44
- Figure 4. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules pour trois classes de latitude, soit  $49,75^{\circ}$  N (n = 99),  $49,75^{\circ}$  -  $50,24^{\circ}$  N (n = 236),  $\geq 50,25^{\circ}$  N (n = 81), prélevés durant l'année d'irruption hivernale 2010-2011 dans l'aire d'étude. .... 46
- Figure 5. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon leur lieu de prélèvement, soit l'aire d'étude (n = 416) et le secteur du réservoir Manicouagan (n = 22), durant l'hiver 2010-2011..... 47
- Figure 6. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon leur lieu de prélèvement, soit l'aire d'étude (n = 108) et le secteur du village de Kuujuaq (n = 14), durant l'hiver 2011-2012. .... 48

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPTER 1

Table 1. Comparison of the visual and UV-light methods for the age determination of 683 willow ptarmigans.....	20
Table 2. The age determination of 125 willow ptarmigans based on the pigment-ratio method in comparison with the UV-light and visual methods (each of the latter obtained identical results) .....	20
Table 3. Comparison of the pigmented areas of primaries 8 and 9 and the p9:p8 pigment-area ratio for 89 young and 36 adults of willow ptarmigan aged by both the UV-light and visual methods.....	22

### CHAPITRE 2

Tableau 1. Proportions de femelles et mâles lagopèdes des saules dans les aires de reproduction et d'hivernage durant la période hivernale rapportées dans différentes études .....	33
Tableau 2. Répartition des lagopèdes des saules de l'échantillon provenant de l'aire d'étude durant l'irruption hivernale selon l'année de récolte, le sexe et l'âge .....	42
Tableau 3. Répartition des lagopèdes des saules de différents groupes d'âge et de sexe prélevés en fonction de trois classes de latitude. Par cellule, on retrouve le nombre récolté, le nombre prédit et la valeur partielle de $\chi^2$ . Les cinq valeurs de $\chi^2$ partiel qui contribuent le plus au $\chi^2$ global sont rehaussées en gras.....	45

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*) est un oiseau de l'ordre des Galliformes, de la famille des Phasianidés et de la sous-famille des Tétrioninés. Il fait partie des trois espèces de lagopèdes qui sont retrouvées en Amérique du Nord. Alors que le lagopède à queue blanche (*L. leucura*) est limité aux montagnes rocheuses, le lagopède alpin (*L. muta*) et le lagopède des saules partagent une distribution circumpolaire, ayant tous deux développés plusieurs adaptations physiologiques et comportementales pour la vie dans la toundra arctique (Hannon *et al.* 1998).

Au Québec, l'aire de reproduction du lagopède des saules (Figure 1) se trouve dans la toundra et la taïga du centre et du nord de la province et s'étend au sud jusqu'à 50°30'N pour la portion est de la province (Hannon *et al.* 1998). Quant à son aire d'hivernage, elle se trouve pour la plus grande partie dans son aire de reproduction, mais des individus peuvent parfois se déplacer sur de plus grandes distances au sud de la limite de la végétation arborescente (Lamothe et Doyon 1995).

Le nom du lagopède des saules vient du grec *lagos* qui veut dire lièvre, et *pous* qui signifie pied. Comme son nom l'indique, cet oiseau a les pattes entièrement couvertes de plumes blanches, rappelant des pattes de lièvre (Donovan et Ouellet 1993). Celles-ci, en plus d'agir comme isolant, augmentent la surface de contact avec le sol et agissent ainsi comme des raquettes, permettant aux oiseaux de se déplacer facilement sur la neige (Höhn 1977). L'hiver, le reste de son plumage est également entièrement blanc sauf pour ce qui est de sa queue qui est noire. C'est ce plumage blanc qui lui vaut le nom populaire de « perdrix blanche » (Lamothe et Doyon 1995). Ces plumes ont des barbules avec des cavités d'air qui, d'une part, augmentent l'isolation et, d'autre part, contribuent au camouflage, car ces barbules augmentent la ressemblance du plumage avec la neige (Stokkan 1992).



Figure 1. Répartition du lagopède des saules au Québec (MFFP 2015).

Il existerait six sous-espèces de lagopède des saules en Amérique du Nord. Celle qui niche et hiverne dans le nord du Québec et du Labrador serait la sous-espèce *Lagopus lagopus ungavus* et les lagopèdes se trouvant dans le centre-sud du Québec seraient de la sous-espèce *L. l. albus* (Pyle 2008). Cependant, des études de l'ADN de sous-espèces se trouvant en Europe, en Russie et dans l'ouest de l'Amérique du Nord ont montré des contradictions quant à la classification taxonomique actuelle démontrant que ces désignations nécessitent une révision (Höglund *et al.* 2013).

Pendant la saison de reproduction, les lagopèdes des saules sont généralement retrouvés dans des habitats arbustifs plutôt secs. À Terre-Neuve, ils occupent également des territoires ouverts riches en éricacées avec, à proximité, des parcelles de sapins baumiers (*Abies balsamea*) et d'épinettes noires (*Picea mariana*) utilisées comme couvert de protection. Une fois les jeunes éclos, les individus se déplacent vers des habitats plus humides (Hannon *et al.* 1998). Durant la période hivernale, les groupes d'oiseaux semblent préférer les habitats avec un meilleur couvert végétal que dans les habitats de reproduction, ce qui leur permet de s'enfouir sous la neige par temps froids (Hannon *et al.* 1998).

En période hivernale (septembre à mai), le lagopède des saules se nourrit principalement de bourgeons et brindilles de saules (*Salix* spp.) (Christie *et al.* 2014; Christie et Ruess 2015) ou de bouleaux glanduleux (*Betula glandulosa*). Durant l'été, il mange plusieurs espèces de plantes (fleurs, feuilles, tiges, baies) et de petites quantités d'insectes, araignées ou escargots (Weeden 1963).

Cette espèce compte de nombreux prédateurs, notamment les goélands (*Larus* spp.), de nombreux rapaces diurnes et nocturnes tels que la buse pattue (*Buteo lagopus*) et le grand-duc d'Amérique (*Bubo virginianus*), ainsi que des mammifères comme le carcajou (*Gulo gulo*), le renard arctique (*Vulpes lagopus*) et même l'ours polaire (*Ursus maritimus*) (Hannon *et al.* 1998).

Si les mâles lagopèdes des saules sont parfois polygames (Hannon *et al.* 1998), cette espèce est généralement monogame et elle est la seule de la sous-famille des Tétrioninés chez qui le mâle demeure présent jusqu'à ce que les petits soient indépendants (Wittenberger 1978). Les nichées comptent de quatre à quatorze petits qui vont éclore vers la fin juin-début juillet (Hannon *et al.* 1998).

## LES MUES ET L'ÂGE

Les oisillons du lagopède des saules sont nidifuges, c'est-à-dire qu'ils quittent le nid peu après l'éclosion. Ils doivent donc rapidement être en mesure d'échapper aux prédateurs. Ainsi, le duvet des nouveau-nés est rapidement remplacé par le plumage juvénile brun-gris par une mue appelée préformative auxiliaire (Pyle 2008). De même, huit premières primaires (foncées) sont mises en place en seulement dix jours, permettant aux oisillons de voler (Hannon *et al.* 1998; Howell 2010). Par la suite, les primaires 9, 10 et leurs couvertures commenceront à pousser (blanches) pour atteindre la taille des primaires des adultes en même temps que les oisillons grandissent (Howell 2010). Le plumage juvénile est conservé peu de temps, alors que s'enclenche la mue préformative (PF, Figure 2; parfois appelée première mue prébasique). Lors de cette mue, toutes les plumes du plumage juvénile sont changées, excepté les primaires 9, 10 et leurs couvertures qui demeurent en place. À ce moment, les jeunes deviendront entièrement blancs, avec les rectrices noires comme les adultes (Hannon *et al.* 1998). Ils seront alors considérés comme étant dans leur premier cycle de plumage jusqu'à l'automne suivant, lorsque leurs primaires seront renouvelées lors de la mue prébasique (Pyle 2008).

Les lagopèdes présentent une stratégie de mue parmi les plus complexes chez les oiseaux. En effet, le lagopède des saules adulte arbore trois types de plumage différents dans une année, qu'il acquiert en effectuant trois mues distinctes (Howell 2010). Chez le lagopède, le plumage de base est le plumage blanc, avec des rectrices noires, présent durant la période hivernale. Pour acquérir ce plumage, l'entièreté des plumes est changée lors de la mue prébasique (PB, Figure 2) qui a lieu après la période de reproduction. C'est lors de cette

mue que s'effectue le remplacement annuel des plumes de corps et de vol (Pyle 2008). La mue des primaires commence au début de l'été et se termine au début du mois d'octobre (Pyle 2007), moment du changement de cycle chez le lagopède (Pyle 2008). La différence, au niveau du plumage, entre les oiseaux dans leur premier cycle de mue et ceux dans leur cycle définitif s'observe uniquement par l'allure des primaires 9, 10 et de leurs couvertures. Celles-ci sont plus courtes, plus étroites, pointues et moins brillantes dans le premier cycle par rapport aux autres plumes nouvellement renouvelées et à celles présentes dans les cycles définitifs (Pyle 2008).

Si aucune différenciation ne peut être faite entre les mâles et les femelles en plumage de base, à partir du printemps les mues diffèrent entre les sexes (Pyle 2008). Les oiseaux subissent deux mues partielles, soit la mue présupplémentaire (PS) et la mue préalterne (PA) qui ne se produisent pas dans le même ordre pour les mâles et les femelles (Pyle 2007).

La mue présupplémentaire inclue davantage les plumes de la tête et du cou, amenant des plumes généralement roussâtres et unies, alors que la mue préalterne inclue des plumes de la tête et du corps qui deviennent brunâtres, marbrées de noir, beige et blanc (Pyle 2008). Chez le mâle, c'est la mue présupplémentaire qui arrive d'abord, d'avril à mai, et elle servirait à arborer les caractères sexuels secondaires pour la cour (tête et cou roux). La mue préalterne a ensuite lieu de la fin mai au début juillet, s'étendant jusqu'au plumage de corps pour permettre d'acquérir un plumage qui se fond davantage dans l'environnement (Pyle 2007). Chez la femelle, la mue préalterne a lieu d'avril à juin pour lui procurer un plumage permettant un meilleur camouflage pour la nidification. La mue présupplémentaire, qui a lieu en juillet et ne modifie que les plumes de la tête et du cou, s'explique difficilement, mais pourrait augmenter le camouflage à mesure que l'été avance (Pyle 2007).

Cycle de mue	Premier cycle													Cycle définitif															
Mois	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Mues plumes de corps	PFa																	PB											
	PF																	PB											
Mues des primaires	PFa																	PB											
	PF																	PB											
Durée des primaires <sup>1</sup>	PFa <sup>2</sup>				Primaires 9 et 10 acquises de PFa													Primaires 1 à 10 définitives de PB											
					Primaires 1 à 8 acquises de PF																								
Âge	Première année													Deuxième année										Troisième année					
Âge dans ce mémoire	Jeune ou Young													Adulte ou Adult															

PFa: Mue préformative auxiliaire, PF: Mue préformative, PB: Mue prébasique, PA: Mue préalterne, PS: Mue présupplémentaire

- 1) L'identification des primaires inclue du même coup les couvertures de primaires qui leur sont associées
- 2) Installation rapide de huit primaires juvéniles, qui sont remplacées lors de la mue préformative quelques semaines plus tard, puis des primaires juvéniles 9 et 10 un peu plus tard, qui sont retenues jusqu'à la fin du premier cycle

Figure 2. Représentation des cycles de mue des lagopèdes des saules de la naissance au cycle définitif avec précisions concernant la mue des primaires et l'âge attribué aux oiseaux dans ce mémoire. Nomenclature des mues issue de Pyle (2008) et Howell (2010).

Suivant les cycles de mue exposés précédemment et dans le but d'alléger la lecture du mémoire, un oiseau se trouvant dans son premier cycle sera nommé jeune (jusqu'à la perte des primaires et couvertures des primaires juvéniles 9 et 10), alors qu'un individu dans son cycle définitif sera appelé adulte.

## MOUVEMENTS ET CYCLES D'ABONDANCE

Chez la plupart des populations de lagopèdes des saules, il y a des mouvements durant la période automnale. À certains endroits, ces déplacements sont étendus et ont les caractéristiques d'une migration, à d'autres ils ne sont observés que durant certaines années, possiblement durant un pic d'abondance de population (Weeden 1963). Ces mouvements effectués par le lagopède sont assez bien documentés pour l'ouest de l'Amérique du Nord et pour Terre-Neuve.



À l'automne, les lagopèdes, regroupés en bandes, quitteraient leur territoire autour du mois de décembre pour trouver un endroit où le couvert est plus adéquat (Mossop 1988; Gruys 1993). Les mouvements réalisés à ce moment présentent généralement une différence en fonction du sexe des oiseaux. Alors que les mâles auraient tendance à demeurer plus près de l'aire de reproduction, les femelles chercheraient refuge plus au sud, dans la forêt boréale plutôt que dans la toundra (Weeden 1964; Irving *et al.* 1967; Gruys 1993; Hörnell-Willebrand *et al.* 2014). Au retour du printemps, ce serait les mâles, adultes puis les jeunes, qui s'établiraient plus tôt sur les sites de reproduction, suivi des femelles (Mossop 1988). Les adultes semblent être assez fidèles à leurs sites de reproduction (Mossop 1988; Brøseth *et al.* 2005; Hörnell-Willebrand *et al.* 2014) et les femelles auraient tendance à fréquenter les mêmes aires d'hivernage au fil des années (Hörnell-Willebrand *et al.* 2014).

En plus de ces mouvements se déroulant sur une base annuelle, le lagopède des saules semble connaître un cycle d'abondance qui se produit à toutes les décennies, soit entre 8 et 12 ans (Comeau 1909; Hannon et Barry 1986; Gosselin *et al.* 1990; Boutin *et al.* 1995; Schwab *et al.* 2005). Au Québec, à tous les 8 à 12 ans des individus peuvent être observés plus au sud de leur aire de répartition habituelle durant l'hiver. On retrouve des traces de ces incursions hivernales dans divers écrits (Mailloux 1879; Comeau 1909; Bouchard 2002; Savard non publié). Une hypothèse populaire disant que les lagopèdes se retrouveraient plus au sud dû à des chutes de verglas dans le nord était déjà avancée à la fin du 18<sup>e</sup> siècle (Mailloux 1879) et persiste encore aujourd'hui. Comeau (1909) imagina même une migration en cercle autour du Québec qui mettait dix ans avant qu'il soit possible de voir le retour des lagopèdes. Quoi qu'il en soit, malgré que les connaissances et les outils mis à notre disposition aient grandement évolués, les causes de ces mouvements cycliques demeurent encore inconnues.

Ailleurs dans le monde, une diminution de l'amplitude des cycles d'abondance est observée depuis le début des années 2000 pour le lagopède des saules (Mossop 2011), mais aussi

pour d'autres Tétraoïnés, des micromammifères, ainsi que des insectes dans les régions subarctiques (Ims *et al.* 2008; White 2011).

## LA CHASSE AU QUÉBEC

Le lagopède des saules est chassé depuis très longtemps au Québec, tout d'abord par les Amérindiens et Inuits, puis par les colons venus s'établir, à qui on avait donné libre accès au territoire pour la chasse (Martin 1990). Malgré les tentatives de réglementer celle-ci par les autorités, à partir de 1721 notamment pour les espèces de perdrix, les chasseurs ne s'imposent aucune limite (Guay 1983). De nombreuses chasses de grande ampleur sont rapportées pour l'île aux Coudres (Mailloux 1879), la Côte-Nord (Comeau 1909) et le Lac St-Jean (Bouchard 2002), allant jusqu'à 60 000 individus en une année (Guay 1983). Au Saguenay–Lac-Saint-Jean, les incursions de lagopèdes ont été rares depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle. Durant les hivers 1990-1991 et 1999-2000 les lagopèdes se sont retrouvés dans cette région et à l'image des chasses d'autrefois, ce fut perçu comme un « massacre » (Savard non publié). La limite de prise journalière est établie à 10 oiseaux, la limite de possession à 30 individus et la chasse est permise dans toutes les régions du Québec jusqu'au 30 avril (MFFP 2018).

## OBJECTIFS ET STRUCTURE DU MÉMOIRE

L'idée de cette étude a vu le jour pendant la dernière irruption du lagopède des saules au nord du Saguenay–Lac-Saint-Jean, durant l'hiver 2010-2011. En fait, plusieurs aspects des mouvements entrepris par les lagopèdes des saules demeurent méconnus dans l'Est de l'Amérique du Nord, particulièrement au Québec et notamment en ce qui concerne la structure de la population impliquée dans les irruptions hivernales vers le sud de l'aire de distribution habituelle de cette espèce. Ce mémoire s'est concentré sur l'utilisation d'ailes prélevées lors de la chasse avec l'objectif d'identifier des paramètres qui permettraient d'évaluer cette structure de population et éventuellement procurer des outils plus simples pour en faire le suivi.

Le présent mémoire se divise en deux chapitres. Le premier se concentre sur l'identification d'une méthode qui permettrait de déterminer l'âge des individus. Celui-ci sera soumis pour publication dans le *Journal of field ornithology* et les auteurs en sont Michelle St-Gelais et Jacques Ibarzabal. Le second chapitre apporte une description de la structure de la population de lagopède des saules ayant effectué une irruption hivernale au cours des hivers 2010-2011 et 2011-2012.

**CHAPTER 1**  
**AGE DETERMINATION OF WILLOW PTARMIGAN (*LAGOPUS LAGOPUS*)**  
**USING ULTRAVIOLET LIGHT**

## ABSTRACT

We present a novel UV-light approach for determining the age (young versus adult) of willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*). We then compared our age estimates to those obtained through two common methods that are based on physical differences related to the known moult patterns of the primaries. The ninth and tenth primaries (p9 and p10, respectively) as well as the ninth primary covert (pcov9) have a greater brightness under exposure to UV light than other wing feathers, and this pattern of brightness is related to moult pattern, thereby providing an age determination. Our UV-based age determinations of 672 wings were almost identical (0.9% difference) to those obtained via the visual observation of shape, wear, and extent of the pigmented shaft toward the tip of the ninth primary. When ages determined via the UV-light method were compared with ages determined by the ratio of p9:p8 pigmented areas, only four of the 125-sample subset differed in age between the two methods. As identification and measurement of pigmented areas can be difficult and subjective, especially for feathers having scattered pigmentation, age determination via UV light provides a more objective, simple, and a quicker approach for determining the age of willow ptarmigan. Furthermore, it is a method that can be applied to the feathers of atypical young or for wings where the ends of the essential primaries are missing, a common occurrence for wings collected by hunting. Although the actual physiological mechanisms controlling the brightness of feathers under UV light remain unknown, we discuss possible reasons why p9, p10, and pcov9 in willow ptarmigan differ in brightness with age.

## INTRODUCTION

Every ten years or so, willow ptarmigans (*Lagopus lagopus*) migrate farther south than its normal winter distribution area in Quebec; this pattern has been observed since the end of the 19<sup>th</sup> century (Comeau 1909; Gosselin *et al.* 1990; Lamothe et Doyon 1995). Historically, the willow ptarmigan has been a popular game bird for hunters in the southern part of the province (Guay 1983). However, both the extent of this occasional southern expansion and the number of ptarmigans heading farther south have been decreasing over the decades (Gosselin *et al.* 1990; Lamothe et Doyon 1995). Understanding the population and geographical dynamics of this species remains difficult as there is very little knowledge about willow ptarmigans in Quebec.

Over the course of multiple winters in the southern portion of Quebec, Comeau (1909) examined hundreds of ptarmigan specimens; he found only 25% to be male. At the time of Comeau's research, however, only information regarding the sex of these southern willow ptarmigans was noted, and it was not possible to determine a specimen's age. Much has since been learned regarding the moult of this species, and it is now possible to determine whether white individuals are in their first basic plumage or a subsequent basic plumage (Pyle 2008).

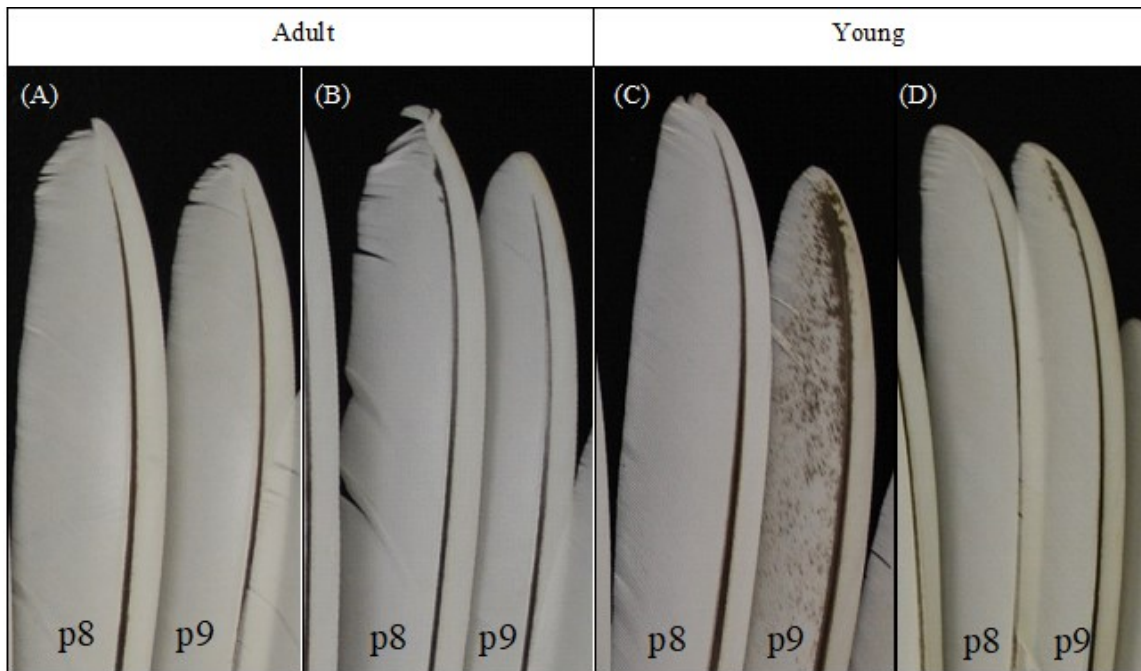
The terminology of the moulting cycle remains a point of debate (Pyle 1997) and the origin of this terminology is not certain (Pyle 2007). Nonetheless, wing-feather growth (flight feathers) is well understood and shows different patterns for first-cycle birds (here named young) and adult birds (Pyle 2008). Wings, therefore play a central role in age determination as the basal plumage of young and adults differ only at the level of primaries 9, 10 and primary covert 9 (labelled hereafter p8, p9, and pcov9). In young, these feathers may have a greater amount of pigmentation and are more pointed as they are juvenal feathers that are retained during the preformative (or first prebasic) moult (Hannon *et al.* 1998).

After hatching, eight brown juvenal primaries begin to grow on chicks from the first to tenth day of life (Hannon *et al.* 1998), enabling the young to escape predators. The ninth and tenth primaries, which are white, begin to grow a couple of days later and reach the size of the adult primaries when fully grown (Howell 2010). With the beginning of the preformative moult, juvenal primaries one to eight are replaced to allow for growth of the basic white primaries. They are dropped in the following order (feather number (number of days following hatching)): p1 (18), p2 (25), p3 (30), p4 (35), p5 (40), p6 (46), p7 (53), p8 (65) (Westerskov 1956). At 120 days of age, the primary moult is completed (Bergerud 1970). Dwight (1900) reported a young willow ptarmigan specimen that had its ninth and tenth primaries almost fully grown, whereas the first and second (p1 and p2) primaries had been dropped, the second just beginning to point out. Thus, p9 and p10 may be fully grown not long after 25 days of age. These feathers and their corresponding primary coverts (pcov9 and pcov10 (rudimentary)) will not be replaced until the following summer, during the second cycle (Pyle 2008). Adult ptarmigans replace their primaries once a year, the moult beginning in June with the first primary (Pyle 2007). The moult ends around the beginning of October, with the tenth primary and, in some cases, the ninth primary still growing at that time (Bergerud *et al.* 1963).

Previous studies have attempted to use primaries and primary coverts to determine the age of willow ptarmigans. As described by Bergerud *et al.* (1963), adults and young can be differentiated by comparing the shape and wear (including gloss) of p8 and p9. Juvenile p9 and p10 feathers are narrower, more pointed, and more worn than p8. However, this technique can be limited if feathers are broken or not newly moulted. Bergerud *et al.* (1963) also tested the pigmentation-age hypothesis, whereby the ratios of the dark pigmented areas between p8 and p9 differ between adults and young (see details in the methods section below; Figure 1). Applying this approach, Bergerud *et al.* (1963) aged correctly 96 adults (out of 100) and 100 young (out of 100) of known age. They also pointed out that a more accurate technique for measuring the pigmented area would have resulted in the correct

identification of all samples. The p9:p8 pigmented area ratio can be used until the young shed their outer primaries during the prebasic moult in their second year.

This pigmentation-age relationship was also tested on Svalbard rock ptarmigans (*Lagopus muta hyperborean*,  $n = 135$ ). Parker *et al.* (1985) found that 9% of young did not have a pigmentation pattern that was typical for young birds, that is more pigmentation on p9 than p8. For all these atypical birds, named atypical young, the pigmentation along the feather shaft extended further toward the tip of the ninth primary than the eighth primary; this was not the case for adults (Parker *et al.* 1985).



© Michelle St-Gelais

Figure 1. Difference between pigmentation found on primaries 8 and 9 (p8 and p9) in young and adult willow ptarmigans. (A) Pigmented areas are equal on both primaries (adult); (B) Pigmented areas are greater on p8 (adult); (C–D), Pigmented areas are greater on p9 (young).

Ultraviolet light is used for age determination in different species of owls, including the northern saw-whet owl (*Aegolius acadicus*), the barn owl (*Tyto alba*), and the barred owl (*Strix varia*). This method relies on a known moult pattern and fresh feathers containing



porphyrin pigments, which fluoresce pink under UV light (Weidensaul *et al.* 2011). Porphyrins found in feathers give them a reddish-brown colour. As this protein is not found in white feathers (Negro *et al.* 2009), it is impossible to rely on such an indicator to determine the age of a white-feathered bird. However, Pearlstein *et al.* (2015) experimented the accelerated UVA-ageing of white feathers leading to a yellowing of the barbs and a yellow-white fluorescence under UV-induced visible fluorescence because of the chemical alteration of keratin.

During preliminary tests under UV light, we noted that the wing of a willow ptarmigan showed varying degrees of brightness. In some cases, p9, p10, and pcov9 seemed more brilliant than the other feathers. These feathers correspond to those conserved by young birds after their preformative moult (Pyle 2008). Given this, could this property be used to age willow ptarmigans? To answer this question, this study evaluates the use of UV light to determine the age of willow ptarmigans. This novel approach is then compared with age-determination methods derived from the observation of the shape and wear of primaries and the measurement of the pigmentation ratio between p8 and p9 (Bergerud *et al.* 1963).

We hypothesized that there is a relationship between brilliant feathers scanned under UV light and the moult pattern as age criterion used by Bergerud *et al.* (1963). The most brilliant and contrasting feathers should be p10, p9, and pcov9 (pcov10 being minute) due to their more extensive exposure to UVA in sunlight (Pearlstein *et al.* 2015).

## METHODS

Hunters voluntarily contributed 683 wings of willow ptarmigan, 560 and 123 wings during the winter irruption of 2010–11 and 2011–12, respectively. Birds were hunted from the regions of Saguenay–Lac-Saint-Jean, Chibougamau, the Manicouagan Reservoir and Kuujuaq (the two former regions lie in the region of occasional southern expansion of willow ptarmigans, the latter two regions are respectively close or inside the wintering areas of the species; Figure 2). Hunters collected only one of the pair of wings. We kept all wings for the sample; this included bloodstained wings or wings having broken feathers to have a representative type of sample for this kind of field monitoring. For each collected wing, hunters provided the geographic area and hunt date. All wings were classified with a numbered tag and were placed in an individual plastic bag. Samples were stored in a freezer (-18 °C) until analysis.

### **Visual method**

We classified all wings as adults or young by visual observation of p8 and p9. We relied on three criteria: 1) differences in pigmentation, including the extent of shaft pigmentation, when necessary. Young have more pigmentation on p9 than p8, whereas adults have less or the same amount of pigmentation on p9 as p8 (Bergerud *et al.* 1963; Parker *et al.* 1985); 2) comparison of shape. In young, p9 is narrower and more pointed than the broad and truncated shape of adult feathers (Bergerud *et al.* 1963; Pyle 2008); and 3) comparison of feather wear. Juvenile p9 is more worn than p8, whereas adult p9 is as glossy as p8 (Bergerud *et al.* 1963; Pyle 2008).

### **UV-light method**

We analyzed all wings under a shortwave ultraviolet lamp in a dark setting. We wore yellow-tinted glasses for eye protection. When we observed a contrast in brightness for p9, p10, and pcov9 relative to the other feathers, we considered the individual to be a young,

based on the known moult pattern (Bergerud *et al.* 1963; Pyle 2007; Pyle 2008). When we observed no contrast, we considered the specimen to be an adult (Figure 3).

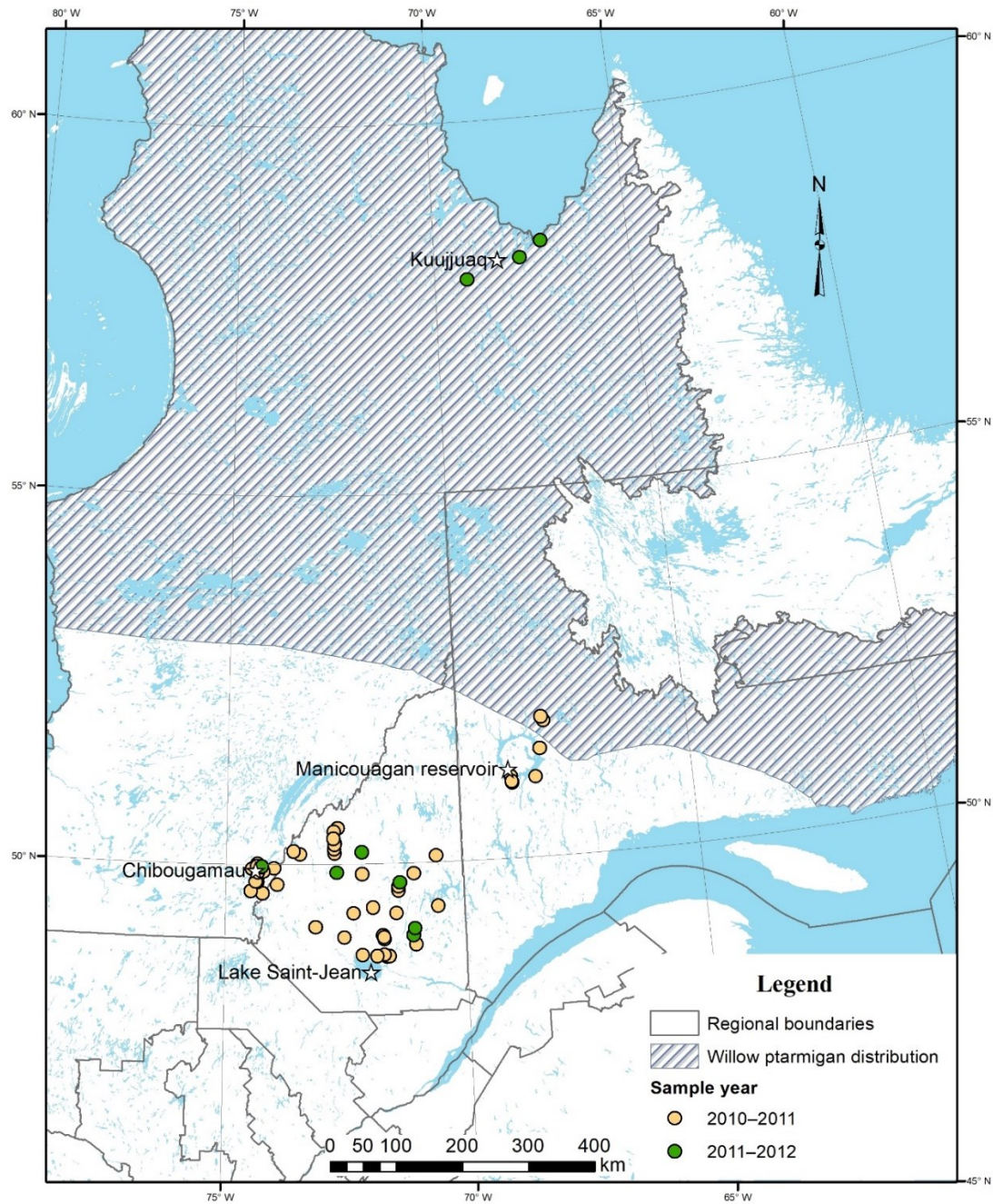
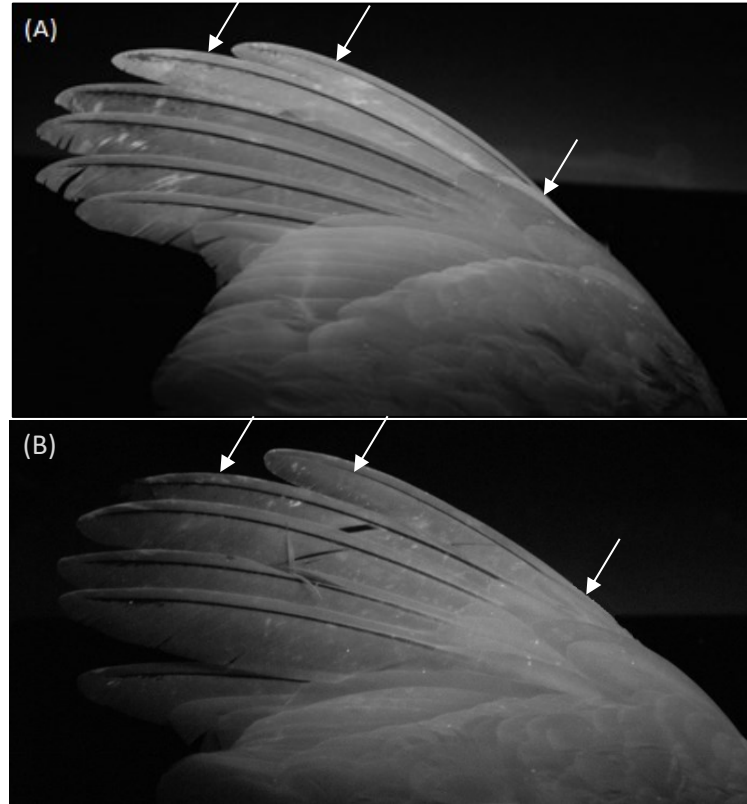


Figure 2. Sampling locations and the year of capture of the willow ptarmigan samples. The distribution of willow ptarmigans is based on MFFP (2015).



© Michelle St-Gelais

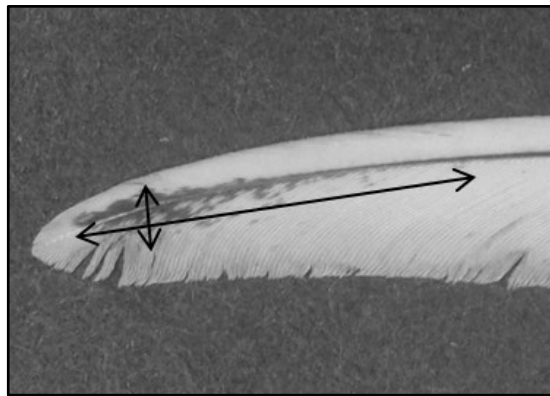
Figure 3. Willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) wings under ultraviolet light, photographed using a yellow filter. Young (A) have a contrast in brightness for primaries 9–10 and primary covert 9 relative to the other feathers. Adult specimens (B) show no contrast between the primaries and primary coverts relative to the other feathers.

### Pigmentation on p8 and p9

Using a subsample of 125 wings, we measured the dark pigmented areas of p9 and p8 as described in Bergerud *et al.* (1963); Figure 4) and calculated the p9:p8 pigmented area ratio. To avoid division by zero in the calculation of this ratio, we applied a value of 0.1 when a p8 lacked pigmentation. When p9 also had no pigmentation, then we automatically gave the value of 1.0 for the ratio. The obtained ratio had a value of  $\leq 1.0$  for adults and  $> 1.0$  for young (Bergerud *et al.* 1963).

### Statistical analysis

Given the non-normal distribution of the data, we used a Wilcoxon signed rank test to compare p8 and p9 pigmented areas for young and adults and we ran a Wilcoxon–Mann–Whitney test to compare p9:p8 pigmented area ratios between young and adult ptarmigans (JMP 10, SAS 2012).



© Michelle St-Gelais

Figure 4. Measurements used for determining the pigmented area ( $\text{mm}^2$ ). Maximum length and width of the pigmentation zone were measured, as described in Bergerud *et al.* (1963).

### RESULTS

Age determination was possible for 672 wings (98.4%) via the visual method and 682 wings (99.9%) via the UV method (Table 1). Ten wings had missing tips of the essential feathers for the visual method; these were likely broken during hunting. One wing did not have p9 and p10.

For the 672 wings where we could apply both the visual and UV methods, the results were the same for 666 wings and six samples gave contradictory results upon initial observation. Five birds classified as adults based on the visual method presented a contrast in brightness under UV light, and were therefore classified as young based on the latter method. Inversely, one wing was considered as juvenile based on the visual method but as adult under UV light (Table 1). Thus, we found only a 0.9% (6/672) difference in agreement between the ageing of willow ptarmigan's wings between the visual and UV-light methods.

Table 1. Comparison of the visual and UV-light methods for the age determination of 683 willow ptarmigans

		Identified by the UV method			Total identified by the visual method
		Young	Adult	Unknown	
Identified by the visual method	Young	469	1	0	470
	Adult	5	197	0	202
	Unknown	4 <sup>a</sup>	6 <sup>a</sup>	1 <sup>b</sup>	11
Total identified by the UV method		478	204	1	683

<sup>a</sup> Tips of diagnostic feathers were broken. <sup>b</sup> Diagnostic feathers were absent.

For the subsample of 125 wings for which pigmentation was measured and a ratio calculated, we used wings that have no differences in classification between the visual and the UV methods. The pigment-ratio method correspond to the age determination established by the visual and UV methods for 121 wings, so it differed for 3.2% of the wing samples (Table 2).

Table 2. The age determination of 125 willow ptarmigans based on the pigment-ratio method in comparison with the UV-light and visual methods (each of the latter obtained identical results)

		Identified by the UV and visual methods		Total identified by the pigment-ratio method
		Young	Adult	
Identified by the pigment-ratio method	Young	88	3	91
	Adult	1	33	34
Total identified by the UV and visual methods		89	36	125

The mean pigmented area on p9 was greater than that of p8 in young ( $X_{\text{pig\_area\_p9}} = 326 \text{ mm}^2$ ;  $X_{\text{pig\_area\_p8}} = 15 \text{ mm}^2$ ;  $\text{Med}_{\text{pig\_area\_p9}} = 146 \text{ mm}^2$ ;  $\text{Med}_{\text{pig\_area\_p8}} = 0 \text{ mm}^2$ ;  $S = -1958.0$ ;  $\text{prob} < S < 0.0001$ ; Table 3). We observed the opposite pattern for adults ( $X_{\text{pig\_area\_p9}} = 59 \text{ mm}^2$ ;  $X_{\text{pig\_area\_p8}} = 77 \text{ mm}^2$ ;  $\text{Med}_{\text{pig\_area\_p9}} = 0 \text{ mm}^2$ ;  $\text{Med}_{\text{pig\_area\_p8}} = 0 \text{ mm}^2$ ;  $S = 44.0$ ;  $\text{prob} > S = 0.0103$ ; Table 3). Comparison of p9:p8 pigmented-area ratios highlighted a significant difference between young and adults ( $X_{\text{ad\_ratio}} = 0.89$ ;  $X_{\text{juv\_ratio}} = 1607$ ;  $Z = -8.68$ ;  $p < 0.0001$ ). Thus, the mean ratio for young was greater than 1.00, and the ratio was less than zero for adults. However, a minimum ratio observed in young samples was 1.0, a value normally representing an adult. We also observed a maximum value of 1.66 in the adult samples, a value that should normally correspond to a juvenile (Table 3). Of the four samples that were classified differently using the pigment ratio than the UV and visual methods, three samples had ratios slightly above 1.0 (1.06, 1.66 and 1.13) but had been classified as adults via the UV light and visual methods. The fourth sample had a ratio of 1.0 (normally an adult value) but was classified as a young using the two latter methods.

Table 3. Comparison of the pigmented areas of primaries 8 and 9 and the p9:p8 pigment-area ratio for 89 young and 36 adults of willow ptarmigan aged by both the UV-light and visual methods

	Age with UV and visual methods	
	Young ( <i>n</i> = 89)	Adult ( <i>n</i> = 36)
<b>Primary 8</b>		
Mean pigmented area (mm <sup>2</sup> )*	15.0 ± 5.1	77.2 ± 28.9
Minimum	0	0
First quartile	0	0
Median	0	0
Third quartile	8.3	58.5
Maximum	400	816
<b>Primary 9</b>		
Mean pigmented area (mm <sup>2</sup> )*	326.2 ± 37.4	59.3 ± 23.5
Minimum	0	0
First quartile	29.4	0
Median	145.5	0
Third quartile	603.8	20.3
Maximum	1 137.5	515
<b>Ratio of pigmented areas (p9:p8)**</b>		
Mean	1 606.89 ± 305.82	0.89 ± 0.05
Minimum	1	0.1
First quartile	25.4	0.9
Median	220	1.0
Third quartile	1 440	1.0
Maximum	11 310	1.7

\* Mean ± standard error (SE)

\*\*Areas of 0.0 mm<sup>2</sup> for p8 have been replaced by 0.1 to permit the calculation of the ratio. When p9 also had no pigmentation, the value of 1.0 was automatically given for the ratio.

The highest obtained ratio was 11 310. In this case, p9 had a particularly highly pigmented area, and the p8 was almost white. Given that there were extremely high ratio values, we applied a logarithmic scale to the y-axis to help visualize the distribution of ratios between young and adults (Figure 5).



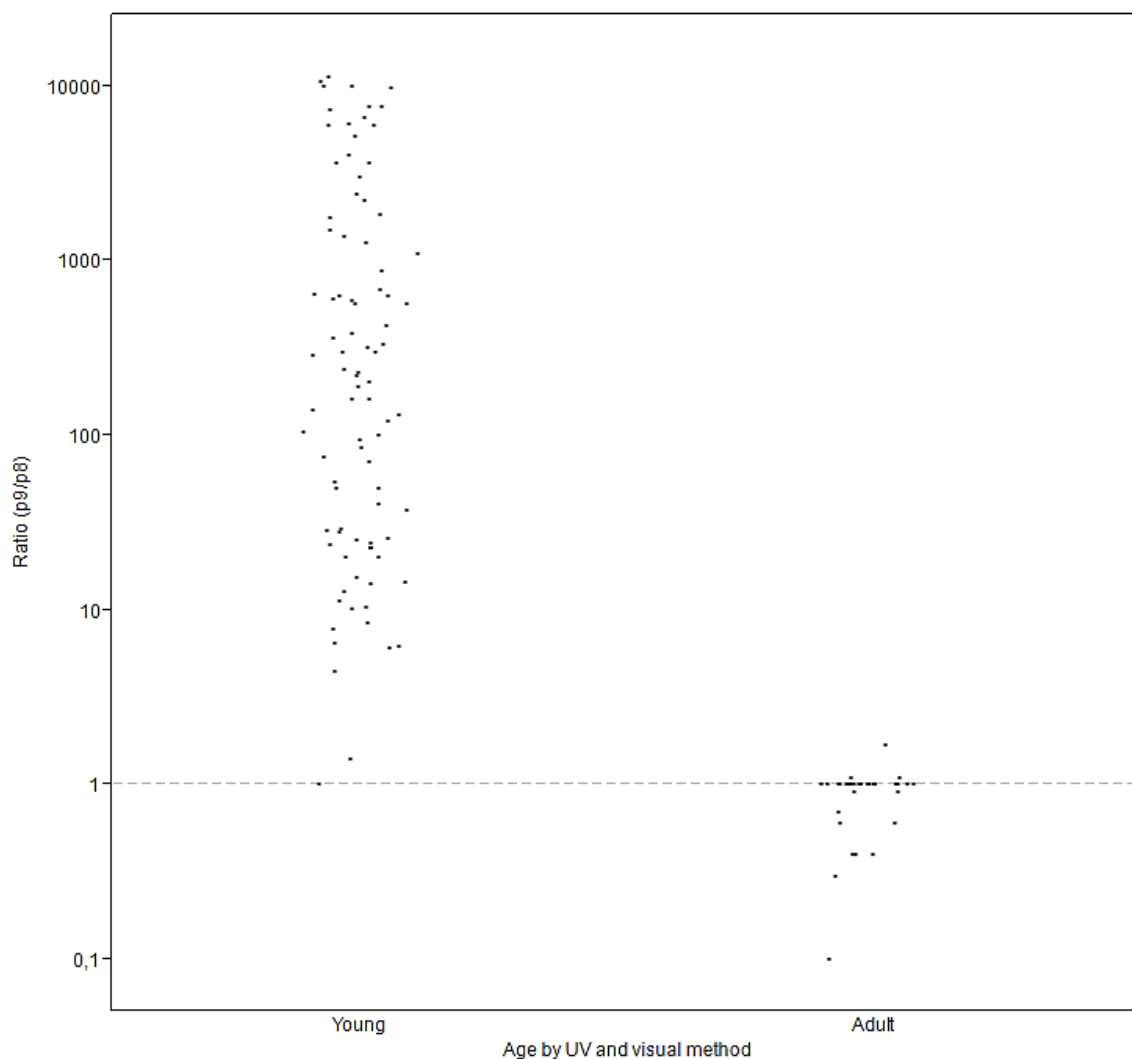


Figure 5. Distribution of p9:p8 pigmented-area ratios of 125 willow ptarmigans for young and adult birds. The dashed line separates the ratios corresponding to a young ( $> 1.0$ ) or adult ( $\leq 1.0$ ) according to Bergerud *et al.* (1963). The horizontal dispersal of points within each age group highlights the distribution of the different observed ratios.

## DISCUSSION

This study compared three age-determination methods for willow ptarmigan. Our results indicated that the vast proportion of wings examined under ultraviolet light had the same age classification as when determined via the visual method (Bergerud *et al.* 1963; Pyle 2008) or the p9:p8 pigmentation-ratio method of Bergerud *et al.* (1963).

### **Difference between UV and visual method**

Observations of the sampled wings revealed aspects that heighten the difficulty of classifying an age for willow ptarmigan:

- 1) the presence of blood on the wings due to the manner of collecting the sample, i.e., hunting;
- 2) the limited difference in shape and wear of diagnostic feathers for some individuals;
- 3) a similar amount of pigmentation on the feathers, pigmentation being widespread on both p8 and p9, and the pigmentation along the shaft extending not much farther on p9 compared to p8 for some young;
- 4) adults having pigmentation on p8 that was quite scattered, and pigmentation on p9 being more clustered;
- 5) some individuals having no pigmentation on the diagnostic feathers.

### **Ageing using the p9:p8 pigmented-area ratio**

Our calculations of the mean pigmented areas of p8 and p9, as well as the obtained ratios, corroborate the pigmentation-age hypothesis of Bergerud *et al.* (1963) (Table 3; Figure 5). Determining the pigmentation area involves a certain degree of interpretation; for example, small spots are sometimes hard to see, as they are often isolated on the edge of the feather. Do these small spots need to be included in the measurements? This decision can alter the measured total area and thereby modify the age determination. This is particularly true in the case of small spots scattered over the entire feather. We observed this scenario in three of the four misclassified wings. For these samples, a second evaluation that included all the scattered spots produced a ratio in agreement with the UV and visual methods of age determination. The pigmented areas on these wings can be confusing given the dispersal of the spots over the feathers.

In our sample, one wing was problematic using the pigment-ratio method (Figure 6). It presented a ratio  $\leq 1.0$ ; however, the wear and pointed shape of p9 and p10, in relation to the other primaries, left no doubt as to the feathers representing the bird's first basic

plumage. The brightness of p9 and p10 under UV light also confirmed this individual as a young. Unlike atypical young rock ptarmigans, as described by Parker *et al.* (1985), it was impossible to observe an extent of the pigmentation along the shaft to the tip of p9 on this wing.

Overall, we noted some individual samples that were atypical and therefore difficult to classify as young or adults; however, these samples represented a minute proportion of the total number of sampled wings. Among all tested approaches, the UV-light method provided a more objective diagnostic, whereas the visual and pigment-ratio methods—being multi-criteria—can lead more easily to erroneous observations and requires subjective decision-making. Observation under UV light clearly detected the presence of juvenal feathers retained after the preformative moult in young individuals (primaries and primary coverts 9 and 10).



© Michelle St-Gelais

Figure 6. Outer primaries from a left wing of a young willow ptarmigan that lacked pigmentation on the vane. Pigmentation on the shaft does not extend further toward the tip of the ninth primary compared to the eighth primary as normally expected in young (Parker *et al.* 1985).

The mean pigmented values obtained by Bergerud *et al.* (1963), from a population of willow ptarmigans in Newfoundland, were higher than those of this study. As reported by Pyle (2008), resident ptarmigans in Newfoundland are included in the subspecies *Lagopus lagopus alleni*, which exhibits greater dark mottling on the primaries compared to the subspecies found in Quebec (*L. l. ungavus* or *albus*). Figure 7 compares the pigmentation on the primaries of these two subspecies to highlight the differences in pigmented areas. In our dataset, mean values ( $\pm$  SE) of pigmented areas for p8 and p9 were respectively  $15.0 \pm 5.1 \text{ mm}^2$  and  $326.2 \pm 37.4 \text{ mm}^2$  for young and  $77.2 \pm 28.9 \text{ mm}^2$  and  $59.3 \pm 23.5 \text{ mm}^2$  for adults (Table 3). Bergerud *et al.* (1963) recorded higher p8 and p9 mean pigmented areas ( $\pm$  SE) of  $360.8 \pm 27.8 \text{ mm}^2$  and  $695.9 \pm 37.7 \text{ mm}^2$  for young and  $484.5 \pm 32.0 \text{ mm}^2$  and  $351.1 \pm 28.5 \text{ mm}^2$  for adults. Despite these differences, the pigmented-area ratio method can be applied to subspecies of willow ptarmigan or, at least, to other populations having whiter plumage, as the one of this study.

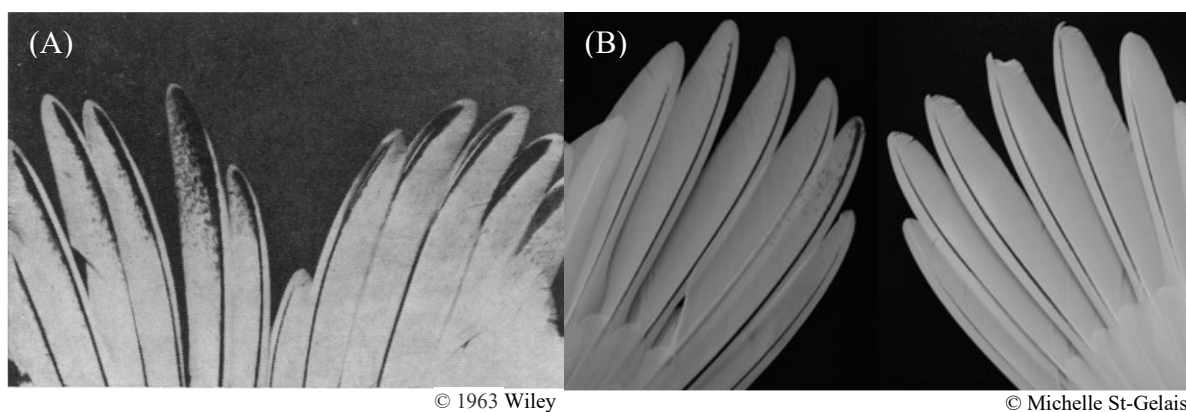


Figure 7. Comparison of primaries from the wings of young (left) and adult (right) willow ptarmigans; (A) picture from Bergerud *et al.* (1963) from a Newfoundland population, (B) typical wings from the Quebec population.

### How to interpret UV readings

Why feathers express variable degrees of brightness under UV light remains unknown and lies outside of the scope of this study. However, these differences could be explained by the quality of the feathers. Juvenal plumage is usually of poorer quality than the basic plumage causing this earlier-stage plumage to be abraded and worn down at a faster pace (Pyle

2008). The lower quality of juvenal plumage is likely because young birds must grow their feathers rapidly and simultaneously to ensure thermoregulation, access to food, and the ability to avoid predators. These feathers do not need to be durable; they must only support a bird that is not fully grown, as these feathers will be replaced soon after by stronger ones (Howell 2010). In ptarmigans, juvenal feathers are moulted during the preformative moult, except for flight feathers p9, p10, pcov9, and pcov10. The two outer primaries grow later and reach nearly the size of adult feathers, but they conserve a narrower and more pointed shape, characteristic of juvenal feathers (Pyle 2008). Pearlstein *et al.* (2015) noted that the ageing and alteration of keratin in white feathers (of white Turkey (*Meleagris gallopavo*)) that were subjected to UVA light causes fluorescence. As juvenal feathers are of poorer quality, they are likely to be more affected by UVA, thereby explaining the difference of brightness relative to adult feathers observed under UV light. In this scenario, the difference would be observable until the next moult of the primaries at the end of the following summer; this difference may also increase over time.

Considering how feathers are acquired in the first year, these differences in brightness for flight feathers p9 and p8 could be explained by the difference in the age of those feathers. The two outer primaries of young willow ptarmigans are about two months older than the preformative flight feathers (without considering initial feather quality). During these two months, the two outer primaries are more exposed to degradation, including via direct summer sunlight, and their keratin could be more altered than feathers acquired later during the preformative moult. If true, it leads to asking how much time can pass before the differences are less discernable as the relative difference of age between feathers will be great in the autumn but will fade approaching the following summer.

## CONCLUSION

As expected, the brilliance of ptarmigan wing feathers observed under UV light is related to the moult pattern criteria used currently for age determination (young versus adult). The UV-light method is as reliable for determining the age of willow ptarmigans as the more

traditional approaches. Visual and pigment-ratio methods require some experience to interpret reliably all the small details related to feathers and their pigmentation to ensure a good assessment of a bird's age. These details include plumage wear, the shape of the feather tip, the extent of pigments along the shaft, the amount of pigmentation on p8 and p9, and the length and width of the pigmented portions to determine accurately pigmentation area. In contrast, the UV method provides a fast, simple, and objective approach as the only observation required is the difference in brightness of p9, p10 and their primary coverts relative to the other primaries and primary coverts of the wing. The observation of the brilliance of willow ptarmigan feathers under UV light does not require technicians to have vast experience with bird plumage as needed for the visual approach. Furthermore, the UV-light method is much faster than the pigment-ratio method for which the pigmented area must be measured. In case of atypical young or wings having missing tips, the UV-light method is much more effective in determining the age of a bird than the more common means. The UV-light method was only tested in a dark environment and has proven to be an excellent tool for laboratory settings, but there may be a way to develop a method to use in the field with live birds.

## **CHAPITRE 2**

# **LES IRRUPTIONS CYCLIQUES DU LAGOPÈDE DES SAULES (*LAGOPUS LAGOPUS*) DANS LE CENTRE DU QUÉBEC MÉRIDIONAL: STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE ET POTENTIELS IMPACTS DU PRÉLÈVEMENT SUR LA POPULATION EN MOUVEMENT**

## RÉSUMÉ

Les mouvements effectués par les lagopèdes des saules sont assez bien connus chez certaines populations dans l'est de l'Amérique du Nord, plus particulièrement à Terre-Neuve. Si les distances sont variables, de manière générale, des différences de mouvements sont observées entre les groupes de sexe et d'âge différents, les femelles se retrouvant plus au sud, les mâles ayant tendance à demeurer plus près des territoires de reproduction. La population au Québec qui effectue une irruption environ aux 10 ans dans le nord de la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean et dans le secteur de Chibougamau est peu connue. Des ailes ont été obtenues grâce à l'aide des chasseurs en 2010-2011 et 2011-2012 et elles ont servi à déterminer le sexe et l'âge des individus. Les proportions dans la composition des groupes d'âge et de sexe présentent une différence entre les deux hivers. Les jeunes femelles forment la majorité de la cohorte en 2010-2011 alors que les femelles adultes dominent en 2011-2012. Les secteurs du nord du Saguenay–Lac-Saint-Jean et de Chibougamau sont homogènes en termes de proportions des âges et sexes pour les deux années. Lorsque comparées avec des secteurs près ou dans l'aire normale de répartition, les proportions diffèrent, avec une présence accrue de mâles. Ceci est similaire à ce qui est mentionné dans la littérature, mais fait en sorte que ce sont les jeunes femelles qui subissent davantage de pression de la part des chasseurs lors des années d'irruption et les femelles adultes l'année subséquente, qui seraient possiblement les mêmes oiseaux, retraçant leur mouvement printanier vers une aire d'hivernage connue. La faible proportion de jeunes qui les accompagnent pourrait être reliée au déclin de la population suite au pic d'abondance. Le déclin général des lagopèdes des saules au Québec lors du dernier siècle soulève des questions par rapport à la chasse qui pourrait avoir un impact sur cette espèce.



## INTRODUCTION

Les lagopèdes des saules sont connus pour effectuer des mouvements d'ampleur variable, certaines populations étant résidentes, d'autres se déplaçant sur de courtes distances entre leur aire de reproduction et leur aire d'hivernage et d'autres encore effectuant des migrations sur de longues distances (Hannon *et al.* 1998). Les distances parcourues à différents endroits par les lagopèdes des saules sont très variables. Alors que des populations écossaises résidentes se déplacent rarement plus loin que 1,5 km de leur lieu de reproduction, au Manitoba des oiseaux ont été retrouvés 800 km au sud des sites de nidification de la toundra (Hannon *et al.* 1998). En Amérique du Nord, les mouvements sont assez bien documentés pour les secteurs de Terre-Neuve, de la Colombie-Britannique et de l'Alaska.

À l'automne, les oiseaux sont généralement regroupés en bandes et les mouvements, lorsqu'effectués, viseraient à trouver un lieu offrant un meilleur couvert arbustif (Mossop 1988; Gruys 1993) et ne seraient pas dus à un manque de nourriture (Mossop 1988). En décembre, les lagopèdes quitteraient leur territoire lorsque la quantité de neige ne permet plus un couvert arbustif adéquat, c'est-à-dire lorsque la hauteur de la végétation devient inférieure à un mètre (Mossop 1988; Gruys 1993). En général, le sexe des individus influe sur l'ampleur des mouvements automnaux pour rejoindre les habitats hivernaux. Les femelles auraient tendance à se déplacer sur de plus grandes distances vers les sites hivernaux situés plus au sud, c'est-à-dire davantage dans la forêt boréale que la toundra (Weeden 1964; Irving *et al.* 1967; Gruys 1993; Hörnell-Willebrand *et al.* 2014). Quant aux mâles, ils auraient tendance à rester plus près de l'aire de reproduction. En Colombie-Britannique entre 1970 et 1974, la proportion moyenne de mâles demeurés dans l'aire de reproduction durant l'hiver était de 80%, les adultes (43%) étant plus nombreux que les jeunes (Mossop 1988). Même si la ségrégation des sexes n'est pas complète, il semble y avoir une différence de mouvement et de préférence quant aux habitats hivernaux (Weeden 1964; Mossop 1988; Gruys 1993). Plusieurs hypothèses sont avancées concernant les différences de mouvement selon le sexe et l'âge des individus. Parmi celles-ci il y a

l'hypothèse de la taille corporelle (les plus gros individus survivraient mieux aux températures des hautes latitudes ou altitudes), l'hypothèse de la dominance, c'est-à-dire que les individus dominants demeureraient dans des lieux plus près de l'aire de reproduction et les dominés seraient forcés plus loin (Cristol *et al.* 1999). D'autres suggèrent que la ségrégation s'expliquerait en partie par l'hypothèse de la stratégie reproductive selon laquelle les mâles auraient tendance à maximiser leurs chances de reproduction. En effet, les mâles lagopèdes des saules demeureraient plus près de l'aire de reproduction en hiver par rapport aux femelles, pour qui il semblerait plus important de trouver un meilleur couvert de protection en se déplaçant dans la forêt (Gruys 1993). Cependant, la ségrégation étant incomplète, il y aurait d'autres facteurs que le sexe qui joueraient un rôle dans le mouvement des lagopèdes, tels que l'âge ou le statut social des individus (Gruys 1993). D'ailleurs, les jeunes auraient tendance à se déplacer avec les femelles adultes, quoique non exclusivement (Mossop 1988). Dans le patron de ségrégation décrit concernant des lagopèdes des saules en Alaska, les femelles se retrouvent au sud, les mâles adultes au nord et les jeunes mâles dans une latitude intermédiaire (Irving *et al.* 1967). Pour des populations de lagopèdes des saules dans l'ouest du Labrador, le même type de ségrégation est observé. Le site plus au nord comptait davantage de mâles, majoritairement adultes et le site plus au sud une majorité de femelles (Schwab *et al.* 2005). Pour ce dernier site, des données sont disponibles durant deux années consécutives. Si les proportions au niveau des sexes restent les mêmes (78% et 77% de femelles), une différence dans l'âge des individus est présente entre les années, les jeunes femelles passant de 70 à 47% et les jeunes mâles de 22 à 13% (Schwab *et al.* 2005).

D'autres exemples de ségrégation des sexes durant la période hivernale pour le lagopède des saules ont été rapportés dans la littérature (Tableau 1). La tendance générale observée est une présence plus importante de mâles dans l'aire de reproduction de l'espèce (limite sud des arbres et toundra) et une proportion plus grande de femelles dans l'aire d'hivernage (forêt boréale).

Au printemps, les mâles arriveraient plus tôt aux sites de reproduction (Weeden 1964; Irving *et al.* 1967; Martin et Hannon 1987; Gruys 1993; Schwab *et al.* 2005). Les mâles adultes et jeunes qui étaient présents durant l'hiver sont les premiers à s'établir sur les territoires dans l'aire de nidification. Plus tard, des volées de mâles arrivent, majoritairement des jeunes, puis, en dernier, les femelles (Mossop 1988). En Alaska, une plus grande proportion de femelles a été observée dans les secteurs les plus au sud vers la fin de l'hiver, particulièrement des jeunes, probablement parce qu'elles seraient les dernières à migrer et que ce sont elles qui se déplacent le plus loin (Irving *et al.* 1967). Celles-ci sont d'ailleurs les dernières à s'établir sur les territoires occupés par des mâles (Mossop 1988).

Tableau 1. Proportions de femelles et mâles lagopèdes des saules dans les aires de reproduction et d'hivernage durant la période hivernale rapportées dans différentes études

Étude	Aire de reproduction		Aire d'hivernage	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
Weeden (1963) Ontario (irruption)	-	-	94,3%	5,7%
Weeden (1963) Alaska	39,5%	60,5%	87,5%	12,5%
Weeden (1964) Alaska	26,6%	73,4%	92,3%	7,7%

Les adultes qui survivent à l'hiver et au printemps reviennent majoritairement sur le même territoire de reproduction que les années antérieures ou à proximité de celui-ci (Mossop 1988; Brøseth *et al.* 2005; Hörnell-Willebrand *et al.* 2014). Les jeunes mâles reviennent assez près de leur lieu de naissance et tentent de s'établir près de leur père, alors que les femelles vont se disperser (Martin et Hannon 1987; Hörnell-Willebrand *et al.* 2014). Il semblerait que ces dernières passent directement de leur lieu d'hivernage à un lieu de reproduction, sans chercher de sites à proximité de leur lieu de naissance (Hörnell-Willebrand *et al.* 2014). Comme ce sont les mâles qui établissent leur territoire en premier,

les femelles éviterait la consanguinité en allant s'établir plus loin (Martin et Hannon 1987). L'hiver suivant, par contre, elles auraient tendance à retourner dans une aire d'hivernage qu'elles connaissent en retraçant leur mouvement printanier (Hörnell-Willebrand *et al.* 2014).

### ***Cycle d'abondance***

Plusieurs auteurs rapportent que le lagopède suivrait un cycle d'abondance oscillant entre 8 et 12 ans (Comeau 1909; Hannon et Barry 1986; Gosselin *et al.* 1990; Boutin *et al.* 1995; Schwab *et al.* 2005). À Terre-Neuve, des pics de populations ont été observés dans les années 1929-31, 1940-41, 1950-51 et 1960-61 suggérant un cycle d'abondance réparti sur environ 10 ans (Bergerud 1970). De manière générale, les années juste avant et après un pic semblent marquées par une montée et un déclin plutôt brusques (Hannon et Barry 1986; Mossop 1988; Boutin *et al.* 1995; Mossop 2011).

Au Québec, tous les 8 à 12 ans, des individus peuvent être observés beaucoup plus au sud de leur aire de répartition qu'à l'habitude. Dans différents numéros de la revue du Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Le Harfang), plusieurs mentions d'observations ont été faites sur le lagopède des saules pour les hivers de 1980-1981 (Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean (COASLSJ) 1981), 1990-1991 (COASLSJ 1991b; 1991a) et 1999-2000 (COASLSJ 2000). Pour les hivers précédents ou suivants ces années, de rares mentions peuvent être faites, puis plus rien pendant quelques années (COASLSJ 1980b; 1980a; 1990; 1993; 1999; 2002). Comeau (1909) a fait les mêmes observations à la fin du 19<sup>e</sup> siècle et au début du 20<sup>e</sup> siècle. Les périodes d'abondance qu'il a notées près de Godbout étaient pour les années 1863-1864, 1872-1873, 1883-1885, 1895, 1903-1904. Il mentionne une absence totale des oiseaux entre 4 et 6 ans entre ces périodes d'abondance. De telles irruptions du lagopède des saules se feraient avec de moins en moins d'individus au fil des décennies (Gosselin *et al.* 1990; Lamothe et Doyon 1995).

Au Yukon, les cycles semblent réguliers (environ aux 10 ans) et synchronisés entre les populations du nord et du sud, bien que la densité moyenne soit plus élevée dans les populations plus au sud. Normalement, au sein d'une population, le pic observé est une augmentation de deux à trois fois la densité moyenne à long terme, mais les changements aux pics seraient plus brusques chez les populations nordiques (Mossop 2011). Ces changements sont difficilement explicables, mais ils ne sembleraient pas liés à un manque de nourriture (Mossop 1988). Le changement de proies de la part des prédateurs, c'est-à-dire s'ils délaissent leurs proies primaires pour chasser davantage les lagopèdes, pourrait avoir un lien, mais n'est pas nécessaire pour que des populations soient cycliques (Moss et Watson 2001). Sur les sites de reproduction, les lagopèdes se distribuent de manière proportionnelle à la qualité et la taille de l'habitat et le succès reproducteur est semblable dans les sites ayant une densité élevée que ceux avec une faible densité (Kvasnes *et al.* 2015). Il n'y aurait donc pas de comportement agressif de la part de mâles dominants accaparant de grands territoires au détriment des plus jeunes, relégués à des habitats de moindre qualité, ce qui ferait varier les taux de population (Mossop 1988). Bref, les chercheurs ne s'entendent pas sur les mécanismes responsables de la régulation de la population (Hannon *et al.* 1998).

Une étude menée sur quatre ans au Manitoba et 12 ans en Colombie-Britannique a permis de montrer que le lagopède des saules est caractérisé par un temps de génération court (1,8 à 2,6 ans) et aurait une asymétrie vers les jeunes femelles au niveau de la distribution d'âge au sein des populations au printemps sur les sites de reproduction (Sandercock *et al.* 2005). Au niveau de la croissance des populations, il semblerait que le taux de survie des jeunes serait le premier facteur d'influence (Moss et Watson 2001; Sandercock *et al.* 2005), suivi de la fécondité des jeunes femelles durant leur première année de reproduction, puis de la survie de ces jeunes femelles jusqu'à l'année suivante (Sandercock *et al.* 2005; Martin et Wilson 2011). Les premières années de vie sont donc primordiales pour les populations.

## *Au Québec*

### Historique de la chasse

Le lagopède des saules fait partie depuis longtemps des espèces de gibier prisées par les chasseurs. Il était déjà tué par centaines au début de la colonisation. En 1721, il y a une première intervention de l'État qui établit une période d'interdiction de chasse pour l'ensemble des espèces de perdrix. De telles interdictions sont réitérées à plusieurs reprises, mais les chasseurs ne s'imposent aucune limite (Guay 1983). En 1648, il y aurait eu 1200 lagopèdes tués en un mois à Beauport (MacPherson Le Moine 1887). En 1791, il y a eu de nombreux lagopèdes qui se sont retrouvés à l'île aux Coudres, si nombreux que les gens en tuaient par milliers (Guay 1983). Il est également fait mention de chasses atteignant probablement 10 000 individus au Lac St-Jean en 1871 (MacPherson Le Moine 1887). À la fin 1800, les lagopèdes étaient nombreux à remplir les garde-manger des postes de traite de la Compagnie de la Baie d'Hudson (Martin 1990). Entre Mingan et Godbout, des chasses de grandes ampleur ont été rapportées en 1885 (60 000), 1895 (30 000; Guay 1983) et 1904 (14 000; Comeau 1909). Au fil du 19<sup>e</sup> siècle, des observateurs notent qu'il est nécessaire de s'éloigner de plus en plus loin des villes et villages pour faire une bonne chasse, mais il semblerait que les préoccupations concernant une possible disparition de la ressource ne sont pas présentes (Guay 1983).

S'ils étaient présents sur la rive nord du Saint-Laurent au 19<sup>e</sup> siècle, depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle les lagopèdes se limitent davantage aux zones de la forêt et la toundra où il y a moins d'habitants. La question se pose à savoir ce qui a pu causer un tel changement. Une modification de climat ou de la tenure des terres aurait-elle diminué la présence de petites espèces de saules ou autres jeunes arbustes consommés par les lagopèdes ou encore cette espèce a-t-elle été réduite à cause de la chasse (Martin 1990)?

Au Saguenay–Lac-Saint-Jean, les incursions de lagopèdes en grand nombre ont été rares depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle. Il y en a eu autour de 1912, en 1932-1933, 1953-1954, puis les oiseaux ont été de retour aux hivers 1990-1991 et 1999-2000. Il semble que durant ces

deux incursions, la mentalité des chasseurs n'était pas bien différente qu'autrefois puisque la chasse a été qualifiée de « massacre » durant ces hivers (Savard non publié).

### **Problématique et objectifs**

De manière générale, le lagopède des saules a fait l'objet de nombreuses études dans l'ouest de l'Amérique du Nord, plus particulièrement en Alaska et en Colombie-Britannique, et également en Europe. Par contre, peu d'études ont été faites dans la partie est du Canada, si ce n'est à Terre-Neuve, une population insulaire circonscrite. Aucune étude ne concerne la structure de la population lors d'une irruption au Québec. Malgré tout, cet oiseau fait l'objet d'une forte pression de chasse dans ces zones, alors que la limite de prise journalière (dix) et de possession (trente) est le double de celle de la Gélinotte huppé (*Bonasa umbellus*) et du Tétrás du Canada (*Falcipennis canadensis*). De plus, la période de chasse de ces dernières espèces débute environ à la mi-septembre et se termine à la mi-janvier, alors que celle du lagopède des saules, débutant au même moment, se prolonge jusqu'à la fin du mois d'avril (MFFP 2018).

Étant donné les modifications actuelles dans les cycles de diverses espèces, incluant les populations de Tétraoninés, il est possible de croire que les lagopèdes du Québec ne sont pas à l'abri de tels changements. Cependant, en l'absence de connaissances sur la structure des populations, il est impossible de prendre des mesures de conservation ou de gestion durable de cette ressource.

L'objectif de la présente étude est d'établir la structure d'âge et de sexe du lagopède des saules au Québec lors d'une irruption hivernale au sud de son aire de répartition habituelle, soit dans les régions du Saguenay–Lac-Saint-Jean et de Chibougamau. Nous souhaitons également vérifier si cette structure d'âge et de sexe varie temporellement et spatialement lors de ces irruptions.

À la lumière des connaissances existantes sur cet oiseau, nous émettons l'hypothèse que la population étudiée comportera un nombre plus élevé de femelles et majoritairement des jeunes, puisque ce sont elles qui se déplaceraient le plus au sud lors de ces irruptions. Finalement, nous supposons que davantage d'individus adultes et de mâles se retrouveront plus au nord, à proximité des aires de nidification.

## MÉTHODE

### **Obtention des ailes et aire d'étude**

Au cours des hivers 2010-2011 et 2011-2012, des ailes de lagopède des saules ont été bénévolement récoltées par des chasseurs dans une aire d'étude incluant la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean et Chibougamau (48,74° N à 50,49° N et 74,48° O à 70,56° O; Figure 1).

Une aile de lagopède par spécimen a été conservée au congélateur, dans des sacs numérotés et auxquels ont été associés la date de la prise de l'oiseau et les coordonnées ou le lieu géographique approximatif de l'abattage. Les ailes sélectionnées sont celles pour lesquelles le sexe, l'âge et le lieu d'abattage est connu. Au total, l'échantillon est constitué de 524 ailes, provenant de l'aire d'étude. À cela s'ajoute 22 ailes provenant du pourtour du réservoir Manicouagan (près de l'aire de reproduction) et 14 des environs de Kuujjuaq (dans l'aire de reproduction; Figure 1). Ces deux derniers secteurs ont été utilisés à titre comparatif avec l'aire d'étude, pour les années 2010-2011 et 2011-2012 respectivement.

Tel qu'assumé par Schwab *et al.* (2005), l'utilisation d'un échantillon d'ailes obtenu avec l'aide de chasseurs n'amène pas de biais puisque les oiseaux de cette espèce ne montrent aucun dimorphisme apparent lié à l'âge ou au sexe. Ainsi la discrimination des chasseurs étant improbable envers ce gibier, l'échantillon serait représentatif de la population de laquelle il a été prélevé.



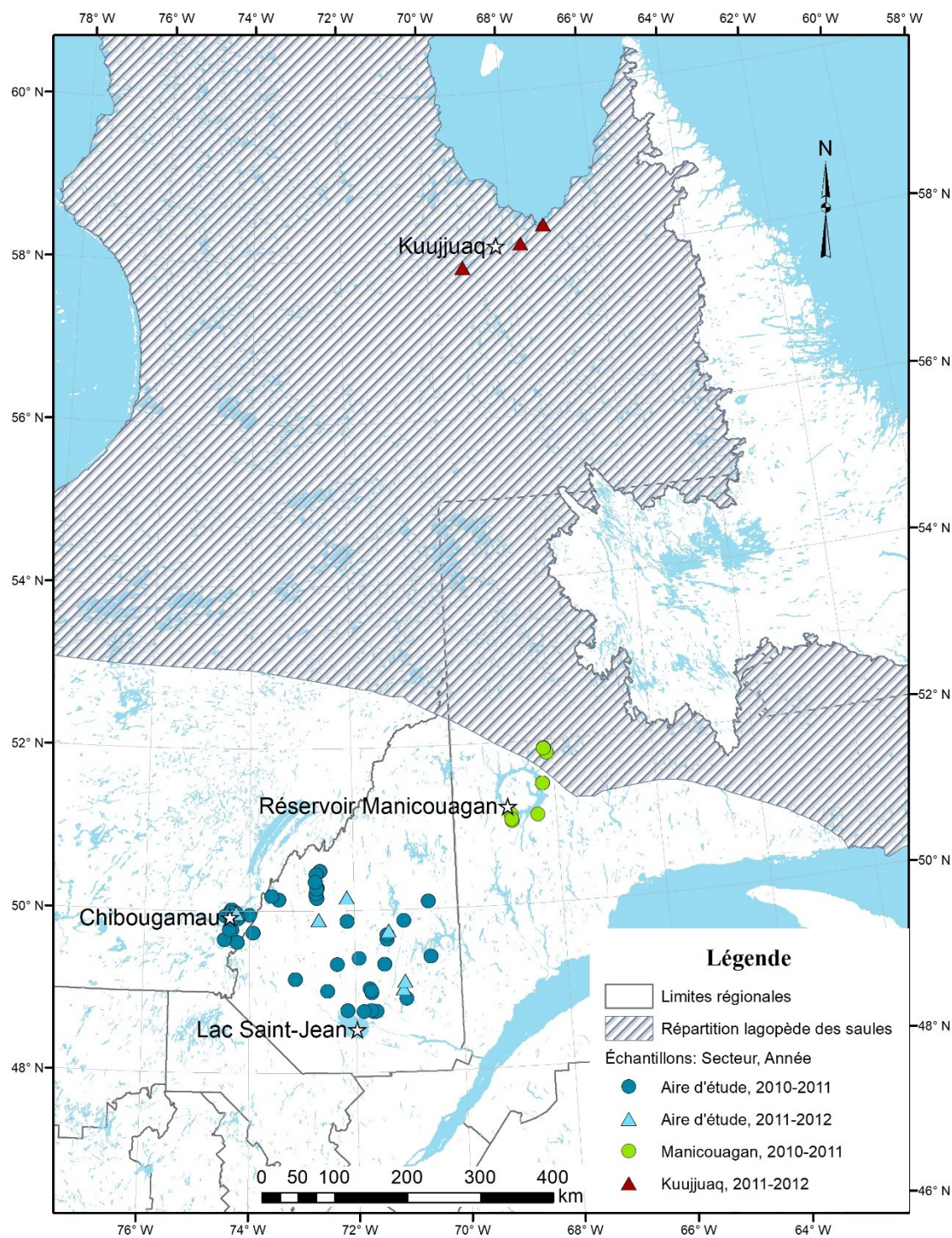


Figure 1. Provenance des ailes de lagopèdes des saules selon les secteurs et l'année de récolte et répartition de l'espèce au Québec (modifié de MFFP (2015)).

### **Détermination du sexe**

Pour chaque spécimen, un prélèvement de tissu musculaire de l'aile a été effectué. Cet échantillon devait mesurer environ entre 8 et 10 mm<sup>3</sup> et être conservé dans un flacon individuel d'éthanol à 95%. Ces tissus ont été envoyés à l'Université de Sherbrooke pour une analyse d'ADN, dans le Laboratoire d'écologie moléculaire et évolutive (LEME) sous la direction du professeur Dany Garant. Le sexe de chacun des individus a été déterminé par amplification des gènes *chromo-helicase-DNA-binding* (CHD) (Griffiths *et al.* 1998; Fridolfsson et Ellegren 1999) à l'aide d'une méthode légèrement modifiée et décrite par Lessard *et al.* (2014). Les bandes amplifiées de CHD-W et CHD-Z ont été visualisées sur des gels d'agarose à 3%.

### **Détermination de l'âge**

La détermination de l'âge a été faite avec la méthode de comparaison de l'aire pigmentée des primaires 8 et 9, couplée à une observation de la forme et de l'usure des plumes (Bergerud *et al.* 1963; Pyle 2008). Le tout a été appuyé par une observation sous lumière ultraviolette (Chapitre 1). Les individus ont été classés comme étant des jeunes ou des adultes.

### **Analyses statistiques**

Les données sont composées de deux sexes (F ou M) et de deux âges (J ou A) qui offrent ainsi la possibilité de rencontrer quatre catégories composant la population (FJ, FA, MJ, MA) qui sont regroupées sous la variable sexe-âge. La distribution de fréquence des groupes sexe-âge pour l'ensemble des individus de l'aire d'étude a été comparée à une distribution théorique où il y aurait égalité entre les catégories de cette variable (FJ = FA = MJ = MA). Ensuite, pour examiner la composition démographique de la population à travers le temps et l'espace, les distributions de fréquences des groupes sexe-âge ont été comparées entre les années, les mois de prélèvement et avec certains secteurs hors de l'aire d'étude. De plus, la distribution spatiale a été examinée à l'aide de

comparaisons de la composition de fréquence des groupes sexe-âge pour trois classes de latitudes ( $< 49,75^\circ$ ;  $< 50,25^\circ - 49,75^\circ$  ;  $\geq 50,25^\circ$  N) qui permettaient de répartir au mieux les individus. Des valeurs de khi carré de Pearson ( $Q_P$ ) ont été obtenues à partir d'analyses de tableau de contingence (Stokes *et al.* 1995). Lorsque les données font en sorte qu'une large proportion des cellules ont un effectif théorique inférieur à cinq, il est possible que les conditions d'utilisations du khi carré ne soient pas rencontrées justifiant l'emploi du test exact de Fisher (Stokes *et al.* 1995). Dans pareil cas, la distribution des  $Q_P$  partiels est présentée pour guider l'interprétation.

Pour ces analyses spatiales, seules les données de 2010-2011 ont été traitées. En effet, l'année 2011-2012 permet difficilement ce genre d'analyse puisque 60 des 108 individus prélevés provenaient du même lieu géographique, la même journée (1<sup>er</sup> février 2012). Également, l'échantillonnage en termes de longitude laisse à désirer puisque le prélèvement des oiseaux provient principalement des abords des grands chemins d'accès nécessaires à l'exploitation forestière. Ces accès sont tous orientés nord-sud de sorte que les longitudes varient peu dans les échantillons et lorsqu'elles varient, c'est par bonds importants. De plus, les accès à l'ouest de l'aire d'étude sont presque exclusivement situés dans la portion nord. Ainsi, aucune analyse n'a été effectuée par rapport à la longitude.

## RÉSULTATS

### Aire d'étude

L'échantillon utilisé pour l'analyse de la structure de la population, dans l'aire d'étude, compte 524 ailes. La distribution des groupes sexe-âge diffère d'une distribution théorique homogène au sein de la population ( $Q_p = 313, 7$ ;  $dl = 3$ ;  $p < 0,0001$ ). En effet, les 171 adultes qui composaient l'échantillon de 524 individus représentent à peine (33%) pour ce segment. D'autre part, seulement 17 mâles, soit 3% de tous les individus prélevés, participent à la composition de l'échantillon pour les deux années (Tableau 2).

Tableau 2. Répartition des lagopèdes des saules de l'échantillon provenant de l'aire d'étude durant l'irruption hivernale selon l'année de récolte, le sexe et l'âge

Hiver	Nombre	Sexe	Âge
2010-2011	416	399 femelles	329 jeunes
			70 adultes
		17 mâles	16 jeunes
			1 adulte
2011-2012	108	108 femelles	8 jeunes
			100 adultes

### Variation temporelle

La structure de la population était différente entre les deux années d'irruption (Test exact de Fisher :  $p < 0,0001$ ;  $n = 524$ ; Figure 2). Ce sont les femelles qui contribuent à cette différence car leur proportion varie d'un hiver à l'autre. En effet, à l'hiver 2010-2011 la proportion de jeunes femelles correspond à 79,1% des individus prélevés alors que cette même proportion descend à 7,4% l'hiver suivant. À l'inverse, les femelles adultes comptent pour 16,8% des individus récoltés la première année, et cette proportion atteint 92,6% l'hiver suivant (Figure 2). Au premier hiver, les mâles forment au total un faible contingent avec 3,9% de jeunes (16) et 0,2% d'adultes (1). Aucun mâle n'est présent lors du deuxième hiver (Figure 2).

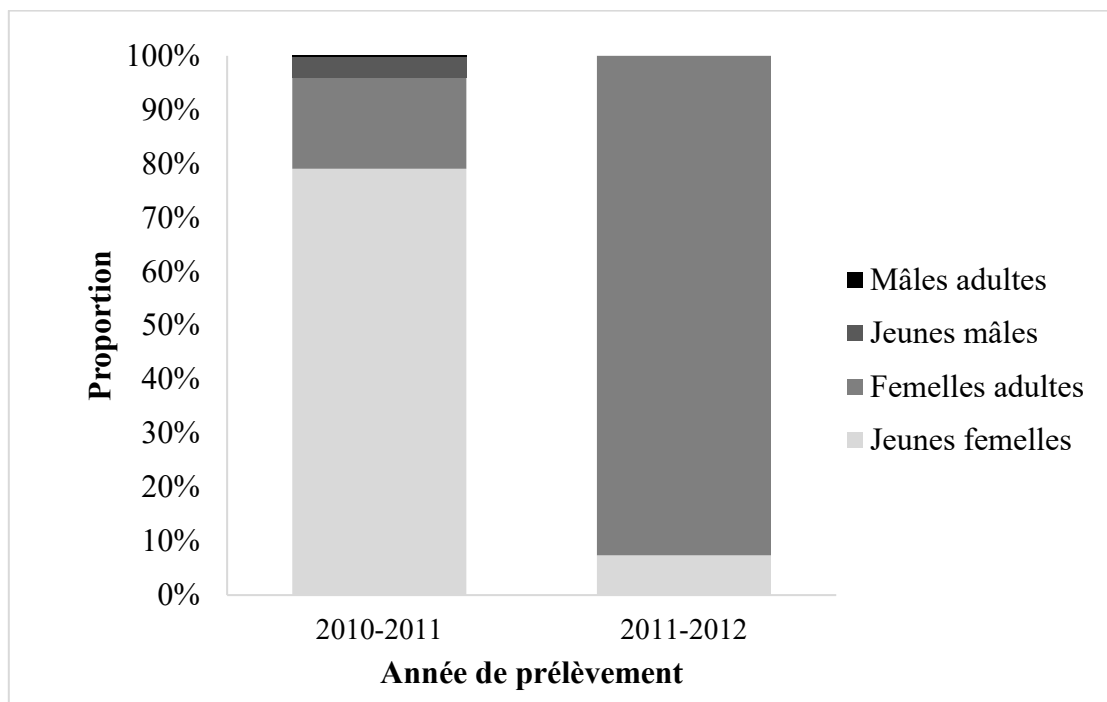


Figure 2. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules prélevés selon l'année de l'irruption hivernale dans l'aire d'étude. Hiver 2010-2011 (n = 416) et hiver 2011-2012 (n = 108).

Pour 320 des 416 individus de l'année 2010-2011, le mois de capture était disponible permettant ainsi d'illustrer les proportions des groupes d'âge et de sexe pour les mois de décembre à avril (Figure 3). En 2010-2011, 10, 141, 91, 44, et 34 lagopèdes ont été prélevés respectivement en décembre, janvier, février, mars et avril. Au cours de ces mois, la composition de la population est restée similaire (Test exact de Fisher :  $p = 0,18$ ;  $n = 320$ ). Les jeunes mâles sont en faible proportion au mois de janvier (3,5%; 5 sur 141) et celle-ci diminue en février (2,2%; 2 sur 91) et mars (2,3%; 1 sur 44) pour se retrouver nulle en avril. Les jeunes femelles sont les seules présentes en décembre (100%; 10 sur 10), puis cette proportion diminue à 80% en janvier (113 sur 141), jusqu'à 72,5% en février (66 sur 91) pour ensuite remonter à 94,1% des individus rencontrés en avril (32 sur 34). Une proportion de 16,3%, de femelles adultes est présente en janvier (23 sur 141), atteint son maximum en février (25,3%; 23 sur 91), diminue en mars à 20,5% (9 sur 44) puis jusqu'à 5,9% en avril (2 sur 34).

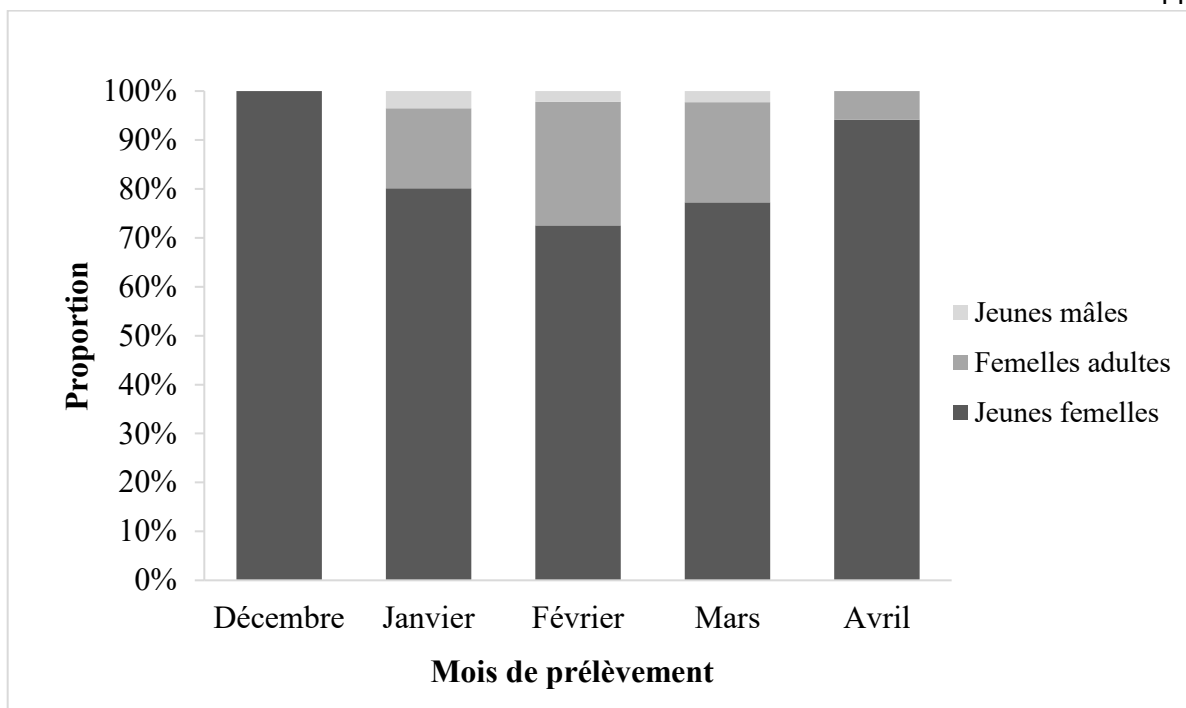


Figure 3. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon le mois de prélèvement (décembre à avril) durant l'année d'irruption hivernale 2010-2011 dans l'aire d'étude (Décembre n = 10, Janvier n = 141, Février n = 91, Mars n = 44, Avril n = 34).

En 2011-2012, aucun mâle n'a été prélevé alors que 15, 85 et 8 femelles ont été prélevées en janvier, février et mars respectivement. La proportion de jeunes femelles et de femelles adultes n'est statistiquement pas différente entre ces mois (Test exact de Fisher :  $p = 0,64$ ;  $n = 108$ ). Les oiseaux ont majoritairement été abattus en février (78,7%; 85 sur 108). Les quelques oiseaux tués durant les mois de janvier et mars étaient tous des femelles adultes (15 et 8 respectivement), alors qu'en février, une petite proportion de jeunes femelles (9,4%; 8 sur 85) était présente avec les femelles adultes. Il faut noter que 60 des 108 individus ont été prélevés le même jour (1<sup>er</sup> février 2012) au même endroit.

### Variation spatiale

Pour l'hiver 2010-2011, les lagopèdes constituant l'échantillon ont été prélevés entre les latitudes 48,74° et 50,49° N soit une distance d'approximativement 200 km (nord-sud). La

composition des quatre catégories sexe-âge présente des différences entre la distribution observée et prédite selon les trois classes de latitudes définies (Test exact de Fisher :  $p = 0,003$ ;  $n = 416$ ; Tableau 3, Figure 4). Même si les conditions d'utilisation d'un  $\chi^2$  ne sont pas atteintes (42% des cellules prédites  $< 5$ ), les valeurs de  $\chi^2$  partiels des cellules peuvent toutefois guider l'interprétation en identifiant les cellules qui contribuent le plus au  $\chi^2$  global. Ainsi, cinq cellules cumulent 86% de la valeur du  $\chi^2$  global. Globalement, ces résultats suggèrent que : 1) les mâles sont davantage représentés dans la classe la plus nordique; 2) les femelles adultes sont surreprésentées entre  $49,75^\circ - 50,24^\circ$  N alors qu'elles sont sous représentées en deçà de la latitude  $49,75^\circ$  N; 3) les jeunes femelles sont surreprésentées au sud de l'aire d'étude.

Tableau 3. Répartition des lagopèdes des saules de différents groupes d'âge et de sexe prélevés en fonction de trois classes de latitude. Par cellule, on retrouve le nombre récolté, le nombre prédit et la valeur partielle de  $\chi^2$ . Les cinq valeurs de  $\chi^2$  partiel qui contribuent le plus au  $\chi^2$  global sont rehaussées en gras.

Classe de latitude	Jeunes femelles	Femelles adultes	Jeunes mâles	Mâles adultes	Total
$< 49,75^\circ$ N	89	8	2	0	99
	78,30	16,66	3,81	0,24	
	<b>1,46</b>	<b>4,50</b>	0,86	0,24	
$49,75^\circ - 50,24^\circ$ N	180	49	7	0	236
	186,64	39,71	9,08	0,57	
	0,24	<b>2,17</b>	0,48	0,57	
$\geq 50,25^\circ$ N	60	13	7	1	81
	64,06	13,63	3,12	0,20	
	0,26	0,03	<b>4,84</b>	<b>3,33</b>	
Total	329	70	16	1	416

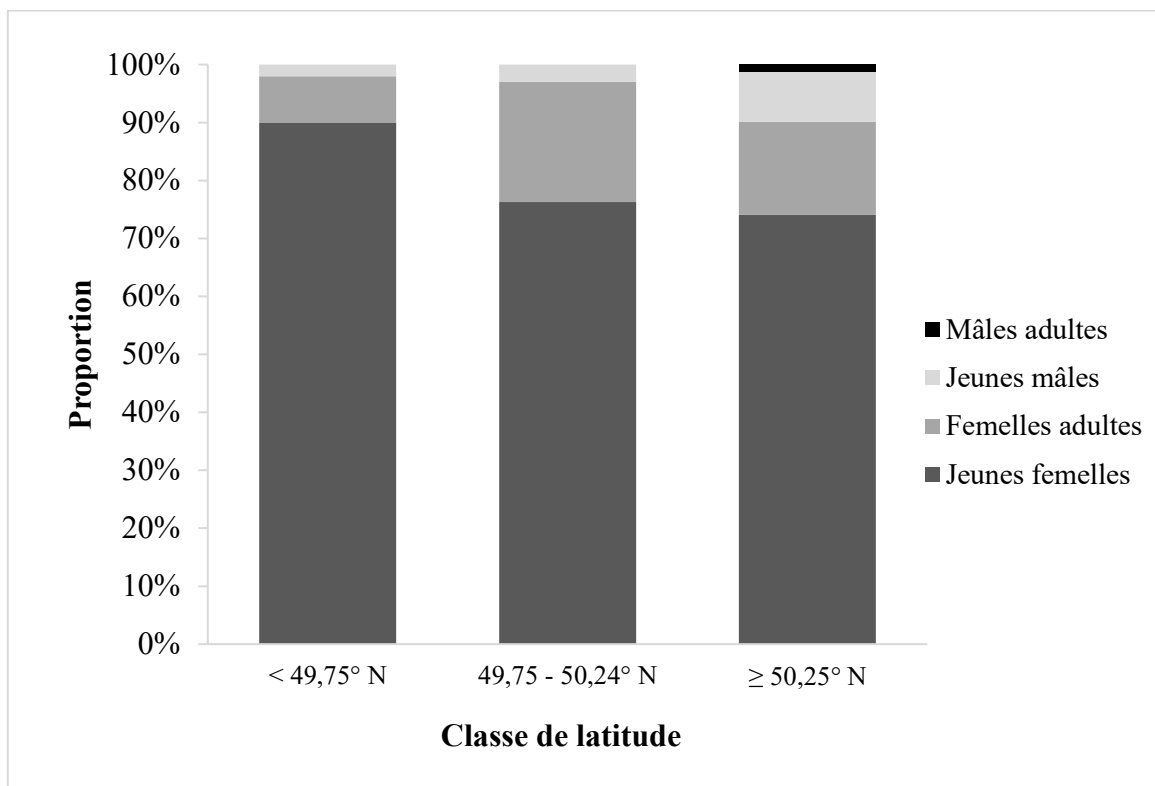


Figure 4. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules pour trois classes de latitude, soit  $49,75^{\circ}$  N ( $n = 99$ ),  $49,75^{\circ}$  -  $50,24^{\circ}$  N ( $n = 236$ ),  $\geq 50,25^{\circ}$  N ( $n = 81$ ), prélevés durant l'année d'irruption hivernale 2010–2011 dans l'aire d'étude.

### Manicouagan VS l'aire d'étude

Les 22 lagopèdes prélevés dans le secteur Manicouagan à l'hiver 2010-2011 étaient distribués de la manière suivante : jeunes femelles (54,55%); femelles adultes (18,18%); jeunes mâles (13,64%); mâles adultes (13,64%). La distribution des groupes sexe-âge de Manicouagan est différente de celle retrouvée dans l'aire d'étude pour le même hiver (Test exact de Fisher :  $p < 0,0001$ ;  $n = 438$ ; Figure 5). La différence dans la proportion des mâles contribue largement à cette distinction.



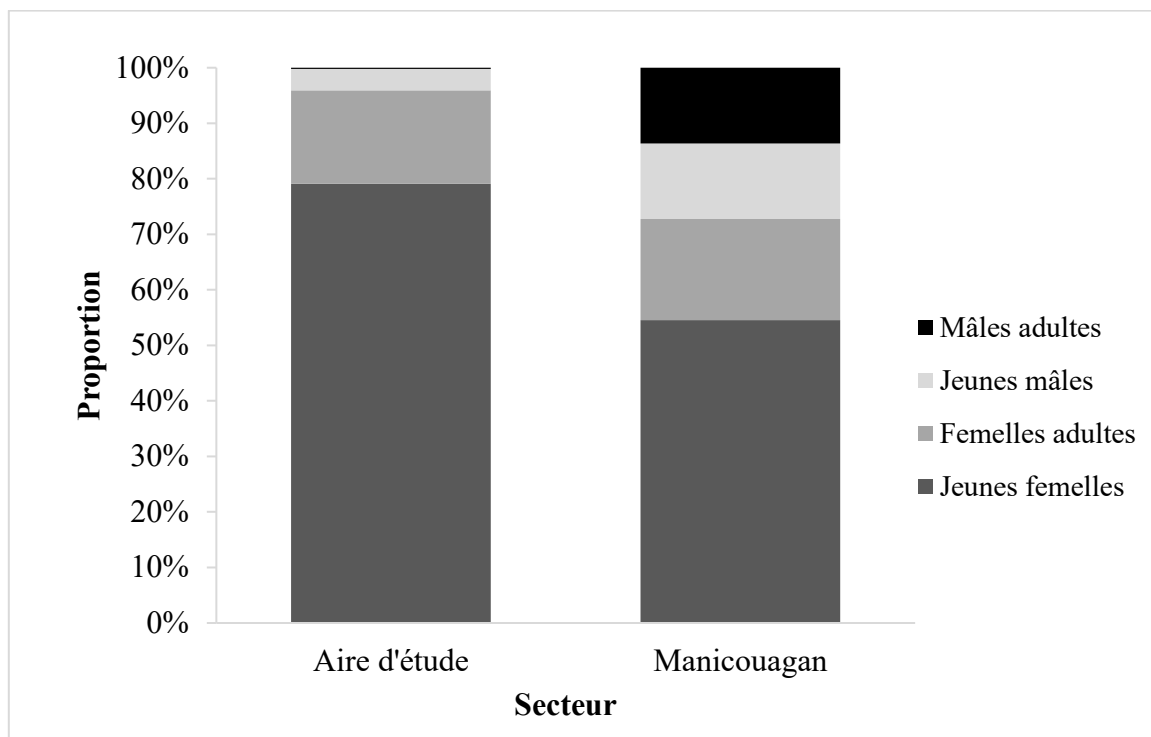


Figure 5. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon leur lieu de prélèvement, soit l'aire d'étude ( $n = 416$ ) et le secteur du réservoir Manicouagan ( $n = 22$ ), durant l'hiver 2010-2011.

### **Kujjuuaq VS l'aire d'étude**

Les 14 lagopèdes prélevés dans le secteur de Kujjuuaq à l'hiver 2011-2012 se distribuaient ainsi : jeunes femelles (7,14%); femelles adultes (14,29%); jeunes mâles (14,29%); mâles adultes (64,29%). La distribution des groupes sexe-âge de Kujjuuaq est différente de celle retrouvée dans l'aire d'étude pour le même hiver (Test exact de Fisher :  $p < 0,0001$ ;  $n = 122$ ; Figure 6).

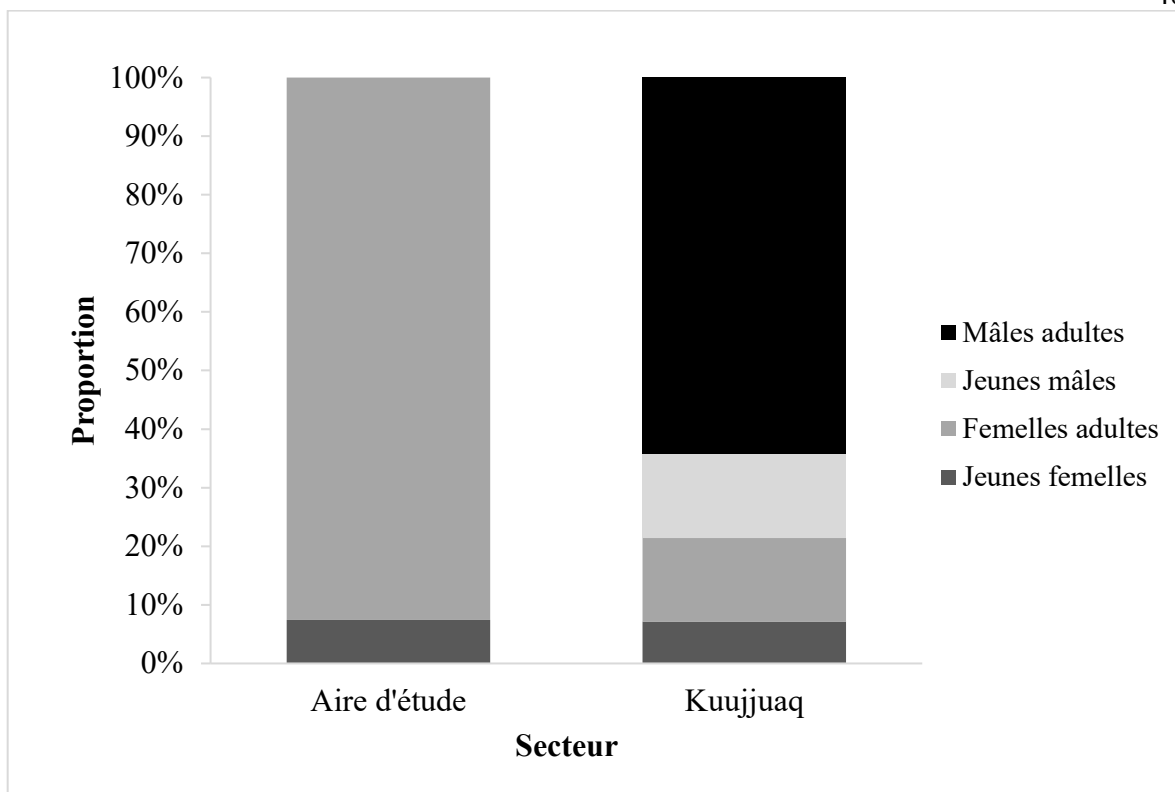


Figure 6. Proportion des différents groupes d'âge et de sexe de lagopèdes des saules selon leur lieu de prélèvement, soit l'aire d'étude (n = 108) et le secteur du village de Kuujjuaq (n = 14), durant l'hiver 2011-2012.

## DISCUSSION

### Variations temporelles

À l'hiver 2010-2011, année la plus importante de l'irruption, la population de lagopèdes des saules est constituée d'une grande majorité de femelles. Tel que nous l'avions énoncé dans nos hypothèses, ceci concorde avec les études qui ont eu lieu dans l'ouest de l'Amérique du Nord et à Terre-Neuve mentionnant une majorité de femelles se retrouvant plus au sud que les mâles en hiver (Weeden 1963; 1964; Gruys 1993; Schwab *et al.* 2005). De plus, les résultats montrent que ce mouvement est majoritairement constitué de jeunes individus. Dans la littérature, il est mentionné que les jeunes auraient tendance à suivre les femelles lors de ces mouvements (Irving *et al.* 1967; Hannon *et al.* 1998; Schwab *et al.* 2005), ce qui pourrait expliquer la supériorité des individus jeunes à l'hiver 2010-2011. En

effet, considérant le fait que la nichée du lagopède des saules varie entre environ quatre et quatorze œufs (Hannon *et al.* 1998), il est fort possible que les jeunes de l'année en irruption soient issus des nichées des femelles adultes qui, elles aussi, se déplacent. Toutefois, en décembre, l'échantillon est composé uniquement de dix jeunes femelles ce qui pourrait remettre en cause cette hypothèse de déplacement combiné des femelles adultes et jeunes. Il serait pertinent de vérifier cette hypothèse avec des données additionnelles où en validant de possibles liens parentaux entre les individus de petits groupes circulant ensemble sur le terrain.

À l'hiver 2011-2012, la tendance change complètement, les femelles adultes se retrouvant majoritaires dans l'aire d'étude et l'échantillon ne comptant aucun mâle. Ceci demeure conséquent avec les études mentionnées plus haut affirmant que les femelles se déplacent plus au sud. De plus, cela suit la tendance observée au Labrador où les jeunes femelles étaient nettement majoritaires alors que l'année suivante, la proportion de femelles adultes avait augmentée (Schwab *et al.* 2005). Comme les femelles adultes auraient tendance à retourner dans l'aire d'hivernage qu'elles ont connue étant jeunes (Hörnell-Willebrand *et al.* 2014), peut-être que ces femelles adultes font partie des jeunes femelles qui sont descendues plus au sud lors de l'hiver précédent. Considérant le fait que les jeunes femelles sont minoritaires, il est possible de croire qu'on ait affaire à un brusque déclin de population suivant un pic de densité (Hannon et Barry 1986; Mossop 1988; Boutin *et al.* 1995; Mossop 2011). Le faible succès de reproduction des femelles de retour dans l'aire d'hivernage ou encore un haut taux de mortalité des jeunes durant l'été et l'automne, pourraient expliquer cette faible proportion de jeunes.

Finalement, bien que des variations soient présentes dans les proportions des différents groupes de sexe et d'âge, en fonction du temps dans le même hiver, notre échantillon ne nous permet pas de distinguer des changements dans leur composition. Cette hypothèse de changements dans la population demeure plausible et demandera d'autres investigations puisque les échantillons en décembre (10), mars (44) et avril (34) étaient faibles pour

permettre ces comparaisons. Malgré tout, certaines tendances, qui sont également présentes dans la littérature, sont observées. Par exemple, les plus grandes proportions de femelles adultes se retrouvent en février puis elle diminue les deux mois suivants (Irving *et al.* 1967). Cette observation provenant de Crevice Creek et Beetles en Alaska (Irving *et al.* 1967) était près de l'aire de reproduction. Dans leur cas, les femelles adultes dominaient au mois de février, puis déclinaient pour être supplantées par les jeunes femelles les mois suivants (Irving *et al.* 1967).

Les oiseaux constituant l'échantillon de l'hiver 2011-2012 étaient en faible nombre pour une analyse par mois (108 au total) et ils étaient également mal répartis dans le temps alors que 60 des 108 captures provenaient du même lieu géographique le 1<sup>er</sup> février 2012. Cependant, les résultats peuvent être résumés ainsi : lors des irruptions dans le Québec méridional, les femelles dominent les populations lors de la première (surtout jeunes) et la seconde année (surtout adultes) et ce, peu importe le mois.

### **Variations spatiales**

À notre connaissance, cette étude est la seule qui explore la composition de la population à l'intérieure d'une aire d'étude restreinte lors d'une irruption hivernale. Nous avons observé des différences dans la composition sexe-âge des individus prélevés selon la latitude, en 2010-2011. Les jeunes femelles semblent ainsi avoir tendance à se déplacer légèrement plus au sud que les femelles adultes. Encore une fois, cette information semble en opposition avec l'hypothèse selon laquelle les jeunes suivraient les femelles adultes (Irving *et al.* 1967; Hannon *et al.* 1998; Schwab *et al.* 2005). L'échantillon compte peu de mâles jeunes (16) et adultes (1), soit 4,1% de l'échantillon de 2010-2011 et ils ne font pas partie des oiseaux qui ont été abattus le plus au sud. Tel qu'amené par Irving *et al.* (1967), les jeunes mâles auraient tendance à se retrouver dans des latitudes intermédiaires entre les mâles adultes, plus au nord, et les femelles, ce qui semble être le cas ici.

### **Comparaison avec d'autres secteurs**

L'échantillon récolté près du Réservoir Manicouagan au cours de l'hiver 2010-2011, était constitué de 25% de mâles, dont trois adultes et trois jeunes. À Kuujjuaq à l'hiver 2011-2012, les mâles comptent pour onze individus sur les quatorze, neuf étant des adultes. Dans les deux cas les structures de la population, même si elles comportaient peu d'individus, étaient différentes de celle retrouvées dans l'aire d'étude. Ceci peut s'expliquer par le fait que les mâles sont reconnus pour demeurer plus près de leur territoire de reproduction (Mossop 1988; Gruys 1993) et le secteur de Manicouagan se trouve très près de la zone de répartition connue pour le lagopède des saules (ex. Monts Groulx), alors que Kuujjuaq est à l'intérieur de celle-ci (MFFP 2015).

### **Implication sur l'exploitation et l'aménagement de la ressource**

Les résultats démontrent que lors de la première année d'irruption la plus grande partie des lagopèdes récoltés ont été chassés en janvier, février et mars. Durant, cette période de chasse, ce sont les groupes à la base de la dynamique des populations de lagopèdes des saules qui sont récoltés, soit les femelles et plus particulièrement les jeunes femelles (Moss et Watson 2001; Sandercock *et al.* 2005; Martin et Wilson 2011). Ceci est d'autant plus vrai que ce sont elles qui atteignent les latitudes les plus au sud (Figure 4). Étant donné que les lagopèdes ont un temps de génération court (1,8 à 2,6 ans) et que la population au printemps sur les aires de reproduction est asymétrique envers les jeunes femelles (59%; Sandercock *et al.* 2005), c'est principalement sur celles-ci que reposera la reproduction l'été suivant. En subissant une grande pression de chasse durant les années d'irruption, ce groupe ne peut plus remplir son rôle. Il en est de même pour les femelles adultes retrouvées au sud de l'aire habituelle au deuxième hiver. Il est également possible de supposer que cette pression de chasse est exacerbée de décennie en décennie alors que le réseau routier poursuit son développement vers le nord.

Puisque l'aire normale de répartition du lagopède se trouve majoritairement dans la région Nord-du-Québec où la densité de population humaine est très faible (0,1 habitant par km<sup>2</sup>;

ISQ 2015), il est possible de penser que les mâles, qui se retrouvent davantage dans ce secteur durant l'hiver, subissent une moins forte pression de chasse. Ainsi, le prélèvement plus important de femelles risque de modifier le sexe ratio dans l'aire de reproduction et possiblement laisser des mâles solitaires.

L'historique de la présence des lagopèdes des saules au Québec montre une diminution marquée par rapport à ce qui a été observé par le passé, autant au niveau de l'abondance que de la distance parcourue vers le sud (Gosselin *et al.* 1990; Lamothe et Doyon 1995). La chasse a été abondante pendant une longue période, même que les limites de prélèvement imposées n'ont souvent pas été respectées (Martin 1990), même rendu à la fin du 20<sup>e</sup> siècle (Savard non publié). De plus, au Québec, la chasse aux lagopèdes s'étend sur une longue période (mi-septembre à fin avril), en comparaison avec les autres espèces de tétraoninés (mi-septembre à mi-janvier; MFFP 2018).

Plusieurs éléments de la démographie et de la cyclicité des populations de lagopèdes sont à élucider notamment ce qui amène les lagopèdes à se déplacer plus au sud de leur aire habituelle aux dix ans. Lors de ces irruptions, est-ce un surplus de population qui entraîne un déplacement aussi loin au sud? Dans ce cas, un aménagiste pourrait spéculer que la chasse faite au sud touche seulement « les intérêts » d'une population en santé. Toutefois, dans le cas où ce serait une détérioration de l'habitat (accessibilité à la nourriture) qui entraîne un large mouvement vers le sud à l'hiver, le prélèvement fait au sud de l'aire habituelle serait alors un « emprunt » sur le « capital ».

Compte tenu de tout ce questionnement, de la biologie de reproduction du lagopède, de son temps de génération, du fait que ce soit les femelles qui vont le plus au sud lors d'une irruption (particulièrement les jeunes) et que, ce faisant, elles sont les plus susceptibles à la chasse, il y a lieu de revoir la réglementation relative à la chasse au lagopède des saules, du moins dans les zones touchées par les irruptions hivernales. La période de chasse, la limite journalière et la limite de possession devraient, entre autres, faire l'objet de cette révision.

## CONCLUSION

L'ampleur de la distance parcourue lors des migrations par les lagopèdes des saules au Québec n'est pas connue, pas plus que l'origine des oiseaux en irruption, ni l'abondance de l'espèce, par contre, les informations recueillies durant la présente étude, permettent de mieux connaître la population, plus particulièrement celle qui fait irruption au sud de son aire de répartition normale, au Saguenay–Lac-Saint-Jean et à Chibougamau. Tout comme ailleurs en Amérique du Nord, ce sont les femelles qui constituent les populations qui se retrouvent le plus au sud au Québec lors des irruptions. Si ce sont les jeunes femelles qui sont en abondance durant l'année d'irruption, les femelles adultes prennent la place l'année suivante dans l'ensemble de l'aire d'étude.

Tout ceci met en lumière le fait que la population qui subit la pression de chasse durant la période hivernale, au sud de l'aire de répartition normale de l'espèce, est constituée en très grande partie des individus à la base de la croissance de la population. Puisque le lagopède est chassé sur une longue période et que les limites de prise et possession sont élevées, la réglementation pourrait être revue en attendant de comprendre les mécanismes de ces mouvements.

Puisque cette étude a été réalisée lors d'une unique irruption, il serait primordial de poursuivre l'acquisition de données lors de prochaines irruptions afin de pouvoir confirmer la structure de la population. Il serait également adéquat de documenter l'évolution de la structure de population dans l'aire de reproduction et de comprendre la contribution/variation du succès reproducteur, ainsi que la disponibilité des ressources, notamment durant les années précédant une irruption.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de cette étude permettent de faire un pas en avant sur les connaissances de la population québécoise de lagopède des saules qui fait la joie des chasseurs et des observateurs d'oiseaux lors de ses irruptions hivernales au nord de la région du Saguenay–Lac-Saint-Jean et dans les environs de Chibougamau. En effet, elle a permis de lever le voile sur la composition en termes d'âge et de sexe de cette population. Cependant, la présence majoritaire de jeunes femelles suscite beaucoup de questionnements par rapport à la pression de chasse subie par ces futures reproductrices et l'effet qu'elle pourrait avoir sur l'espèce. Cet effet est d'autant plus préoccupant pour les femelles adultes qui composent la très grande majorité du groupe de l'irruption lors d'années subséquentes, du moins pour l'irruption 2010-2012 documentée ici.

La récolte extensive d'ailes d'oiseaux tués par les chasseurs, lors des années d'irruptions, mais aussi lors des autres années pourrait permettre une connaissance accrue de la composition de la population au fil du temps. La technique pour déterminer l'âge grâce à la lumière ultraviolette, mise au point dans le premier chapitre, pourrait être mise à profit par les chercheurs pour faciliter et augmenter la précision de la classification des oiseaux. En effet, cette méthode est simple à utiliser puisqu'il suffit d'observer si les p9, p10 et pcov9 présentent une brillance plus marquée par rapport aux autres primaires et couvertures de primaires sous une lumière UV. La présence d'une différence de brillance permet de conclure aisément à un individu jeune, puisque p9, p10 et pcov9, les plumes plus brillantes, correspondent aux plumes que les jeunes conservent lors de la mue préformative (première prébasique). Chez les adultes les plumes sont toutes muées lors de la mue prébasique et présentent la même brillance.

Le Québec est un grand territoire où de nombreux secteurs sont peu accessibles pour les chercheurs souhaitant étudier le lagopède. De nos jours, de nombreuses méthodes permettraient d'acquérir davantage de connaissances sur l'aire de reproduction des oiseaux et sur l'ampleur des mouvements migratoires qu'ils effectuent. Les isotopes stables sont



utilisés pour déduire l'origine géographique de différentes espèces, basé sur le fait que la concentration d'isotopes stables dans les tissus des animaux reflète la concentration dans les réseaux trophiques et qu'il existe un gradient naturel dans la nature (Hobson 2007). Une forte relation a été démontrée entre le ratio de deutérium, isotope stable de l'hydrogène, dans les plumes et celui des précipitations en Amérique du Nord (Chamberlain *et al.* 1997; Hobson et Wassenaar 1997). Dans un tissu inerte au niveau métabolique, tel que les plumes, le ratio de deutérium est celui présent au lieu où le tissu s'est formé (Hobson 2007). Ainsi, des analyses pourraient être effectuées sur les primaires qui sont changées sur les lieux de reproduction pour tenter de déterminer l'origine géographique approximative des oiseaux et ainsi avoir une idée de la distance qu'ils parcourent à l'automne. Dans le même ordre d'idée, des oiseaux pourraient être équipés de balises satellites qui, avec l'amélioration des technologies, réduisent sans cesse en masse, ce qui permettrait de suivre leurs mouvements tout au long des saisons.

De telles récoltes d'informations sont primordiales dans un monde où les changements climatiques et l'exploitation des ressources obligent la mise en place de plans de conservation et de gestion durables. Ces plans sont indispensables afin de permettre la sauvegarde de cet élément de biodiversité particulier que représente le lagopède des saules dans la province de Québec.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Bergerud AT. 1970. Population dynamics of the Willow Ptarmigan *Lagopus lagopus alleni* L. in Newfoundland 1955 to 1965. *Oikos*, 21 : 299-325.
- Bergerud AT, Peters SS et McGrath R. 1963. Determining sex and age of Willow ptarmigan in Newfoundland. *The Journal of Wildlife Management*, 27 : 700-711.
- Bouchard R. 2002. La vie quotidienne à Chicoutimi au temps des fondateurs. Extraits des mémoires de la famille Petit, 1873-1882. Tome 4. Chicoutimi-Nord, Québec, 593 p.
- Boutin S, Krebs CJ, Boonstra R, Dale MRT, Hannon SJ, Martin K, Sinclair ARE, Smith JNM, Turkington R, Blower M, Byrom A, Doyle FI, Doyle C, Hik D, Hofer L, Hubbs A, Karels T, Murray DL, Nams V, O'Donoghue M, Rohner C et Schweiger S. 1995. Population changes of the vertebrate community during a Snowshoe Hare cycle in Canada's boreal forest. *Oikos*, 74 : 69-80.
- Brøseth H, Tufto J, Pedersen HC, Steen H et Kastdalen L. 2005. Dispersal patterns in a harvested Willow Ptarmigan population. *Journal of Applied Ecology*, 42 : 453-459.
- Chamberlain CP, Blum JD, Holmes RT, Feng XH, Sherry TW et Graves GR. 1997. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia*, 109 : 132-141.
- Christie KS et Ruess RW. 2015. Experimental evidence that ptarmigan regulate willow bud production to their own advantage. *Oecologia*, 178 : 773-781.
- Christie KS, Ruess RW, Lindberg MS et Mulder CP. 2014. Herbivores influence the growth, reproduction, and morphology of a widespread arctic willow. *Plos One*, 9.
- COASLSJ. 1981. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Jonquière*, Vol. 4, No. 3 : 48.
- COASLSJ. 1980a. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Jonquière*, Vol. 3, No. 6 : 25.
- COASLSJ. 1980b. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Jonquière*, Vol. 3, No. 4 : 51.
- COASLSJ. 1990. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Jonquière*, Vol. 13, No. 2, : 42.

- COASLSJ. 1991a. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 14, No. 2 : 50.
- COASLSJ. 1991b. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 14, No. 1 : 76.
- COASLSJ. 1993. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 16, No.2 : 82.
- COASLSJ. 1999. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 22, No. 2 : 39.
- COASLSJ. 2000. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 23, No. 2 : 31.
- COASLSJ. 2002. Le Harfang, Club des ornithologues amateurs du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Vol. 25, No. 2 : 43.
- Comeau NA. 1909. Life and sport on the North shore of the lower St. Lawrence and Gulf : containing chapters on salmon fishing, trapping, the folk-lore of the Montagnais Indians and tales of adventure on the fringe of the Labrador Peninsula. Telegraph Printing Co., Quebec, 440 p.
- Cristol DA, Baker MB et Carbone C. 1999. Differential migration revisited, Latitudinal segregation by age and sex class. In : Nolan V, *et al.* édés. Current ornithology, Volume 15. Springer, Boston, MA.
- Donovan LG et Ouellet H. 1993. Dictionnaire étymologique des noms d'oiseaux du Canada. Guérin, Montréal, xvii, 349 p.
- Dwight J. 1900. The moult of the North American Tetraonidae; (Quails, Partridges and Grouse). The Auk, 17 : 34-51.
- Fridolfsson A-K et Ellegren H. 1999. A Simple and Universal Method for Molecular Sexing of Non-Ratite Birds. Journal of Avian Biology, 30 : 116-121.
- Gosselin M, Yank R et Aubry Y. 1990. The winter migration, December 1, 1989 - February 28, 1990, Quebec region. American birds, 44 : 233-235.
- Griffiths R, Double MC, Orr K et Dawson RJG. 1998. A DNA test to sex most birds. Molecular Ecology, 7 : 1071-1075.
- Gruys RC. 1993. Autumn and winter movements and sexual segregation of Willow Ptarmigan. Arctic, 46 : 228-239.

- Guay D. 1983. Histoires vraies de la chasse au Québec. VLB Editeur, Montréal, 285 p.
- Hannon SJ et Barry TW. 1986. Demography, breeding biology and predation of Willow Ptarmigan at Anderson River Delta, Northwest Territories. *Arctic*, 39 : 300-303.
- Hannon SJ, Eason PK et Martin K. 1998. Willow Ptarmigan (*Lagopus lagopus*), version 2.0. In : The Birds of North America (AF Poole and FB Gill, Editors, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bna.369>
- Hobson KA. 2007. Isotopic tracking of migrant wildlife. In : Michener RH et Lajtha K éd. Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Pub., Malden, MA, p. xxvi, 566.
- Hobson KA et Wassenaar LI. 1997. Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia*, 109 : 142-148.
- Höglund J, Wang B, Axelsson T et Quintela M. 2013. Phylogeography of willow grouse (*Lagopus lagopus*) in the Arctic: taxonomic discordance as inferred from molecular data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110 : 77-90.
- Höhn EO. 1977. The "snowshoe effect" of the feathering on ptarmigan feet. *The Condor*, 79 : 380-382.
- Hörnell-Willebrand M, Willebrand T et Smith AA. 2014. Seasonal movements and dispersal patterns: Implications for recruitment and management of Willow Ptarmigan (*Lagopus lagopus*). *Journal of Wildlife Management*, 78 : 194-201.
- Howell SNG. 2010. Peterson reference guide to molt in North American birds. Houghton Mifflin Harcourt, 280 p.
- Ims RA, Henden J-A et Killengreen ST. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 : 79-86.
- Irving L, West GC, Peyton LJ et Paneak S. 1967. Migration of Willow Ptarmigan in arctic Alaska. *Arctic*, 20 : 77-85.
- ISQ. 2015. 10 - Le Nord-du-Québec ainsi que ses municipalités régionales de comté (MRC) Institut de la statistique du Québec, Gouvernement du Québec, Consulté le 10/09/2018, [www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/profils/region\\_10/region\\_10\\_00.htm](http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/profils/region_10/region_10_00.htm)
- Kvasnes MAJ, Pedersen HC, Solvang H, Storaas T et Nilsen EB. 2015. Spatial distribution and settlement strategies in willow ptarmigan. *Population Ecology*, 57 : 151-161.

- Lamothe P et Doyon MR. 1995. Lagopède des saules. Dans : Gauthier J et Aubry Y éd. Les Oiseaux nicheurs du Québec : atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Montréal, p. xviii, 1295.
- Lessard A, Bourret A, Bélisle M, Pelletier F et Garant D. 2014. Individual and environmental determinants of reproductive success in male tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68 : 733-742.
- MacPherson Le Moine J. 1887. Chasse et pêche au Canada. N. S. Hardy, 300 p.
- Mailloux A. 1879. Histoire de l'Île-aux-Coudres, depuis son établissement jusqu'à nos jours, avec ses traditions, ses légendes, ses coutumes. La compagnie de lithographie Burland-Desbarats, Montréal, 91 p.
- Martin K et Hannon SJ. 1987. Natal philopatry and recruitment of Willow Ptarmigan in North Central and Northwestern Canada. *Oecologia*, 71 : 518-524.
- Martin K et Wilson S. 2011. Ptarmigan in North America: Influence of life history and environmental conditions on population persistence. Pages 45-54. In : Watson RT, *et al.* éd. Gyrfalcons and Ptarmigan in a changing world, Volume 1 The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA, p. <http://dx.doi.org/10.4080/gpcw.2011.0105>.
- Martin PL. 1990. La chasse au Québec. Les Éditions du Boréal, 409 p.
- MFFP. 2015. Répartition du lagopède des saules (*Lagopus lagopus*) au Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitants, Gouvernement du Québec, Consulté le 06/06/2017, <http://mffp.gouv.qc.ca/faune/chasse/gibiers/pdf/repartition-lagopede-saules.pdf>
- MFFP. 2018. Chasse sportive au Québec, Principales règles 1er avril 2018 au 31 mars 2020, Périodes de chasse, limites et cartes - Version imprimable. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec, Consulté le 12/09/2018, <http://mffp.gouv.qc.ca/publications/enligne/faune/reglementation-chasse/impression/index.asp>
- Moss R et Watson A. 2001. Population cycles in birds of the grouse family (Tetraonidae). 53-111 p.
- Mossop D. 2011. Long-term studies of Willow Ptarmigan and Gyr Falcon in the Yukon territory: A collapsing 10-year cycle and its apparent effect on the top predator.

- Mossop DH. 1988. Winter survival and spring breeding strategies of Willow Ptarmigan. In : Bergerud AT et Gratson MW éds. Adaptive Strategies and Population Ecology of Northern Grouse. University of Minnesota Press, Minneapolis, p. 330-377.
- Negro JJ, Bortolotti GR, Mateo R et García IM. 2009. Porphyrins and pheomelanins contribute to the reddish juvenal plumage of black-shouldered kites. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 153 : 296-299.
- Parker H, Ottesen H et Knudsen E. 1985. Age determination in Svalbard ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus*. 1985, 3 : 2.
- Pearlstein E, Hughs M, Mazurek J, McGraw K, Pesme C, Riedler R et Gleeson M. 2015. Ultraviolet-induced visible fluorescence and chemical analysis as tools for examining featherwork. Journal of the American Institute for Conservation, 54 : 149-167.
- Pyle P. 1997. Identification guide to North American birds, Part I, Columbidae to Ploceidae. Slate Creek Press, Bolinas, California, 732 p.
- Pyle P. 2007. Revision of molt and plumage terminology in ptarmigan (Phasianidae: *Lagopus* spp.) based on evolutionary considerations. The Auk, 124 : 508-514.
- Pyle P. 2008. Identification guide to North American birds, Part II, Anatidae to Alcidae. Slate Creek Press, Bolinas, California, 835 p.
- Sandercock BK, Martin K et Hannon SJ. 2005. Demographic consequences of age-structure in extreme environments: Population models for arctic and alpine ptarmigan. Oecologia, 146 : 13-24.
- Savard M. non publié. Les incursions de perdrix blanches au Québec : mythes et réalités. 15 p.
- Schwab FE, Simon NPP et Nash S. 2005. Age and sex segregation of wintering Willow Ptarmigan in Labrador. Northeastern Naturalist, 12 : 113-118.
- Stokes ME, Davis CS et Koch GG. 1995. Categorical data analysis using the SAS system. Cary, N.C., U.S.A.
- Stokkan K-A. 1992. Energetics and adaptations to cold in ptarmigan in winter. Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology), 23 : 366-370.
- Weeden RB. 1963. Management of ptarmigan in North America. The Journal of Wildlife Management, 27 : 673-683.

- Weeden RB. 1964. Spatial separation of sexes in Rock and Willow Ptarmigan in winter. *The Auk*, 81 : 534-541.
- Weidensaul CS, Colvin BA, Brinker DF et Huy JS. 2011. Use of ultraviolet light as an aid in age classification of owls. *Wilson Journal of Ornithology*, 123 : 373-377.
- Westerskov K. 1956. Age determination and dating nesting events in the Willow Ptarmigan. *The Journal of Wildlife Management*, 20 : 274-279.
- White TCR. 2011. What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? *Basic and Applied Ecology*, 12 : 481-487.
- Wittenberger JF. 1978. The evolution of mating systems in grouse. *The Condor*, 80 : 126-137.

