



LE PAYSAGE DE LA PEUR EN MILIEU AGRICOLE : LE CAS DE LA GRANDE OIE DES  
NEIGES

par

Pierre-Alexandre Dumas

mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, 28 octobre 2016

Le 28 octobre 2016

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Pierre-Alexandre Dumas  
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Marc Bélisle  
Directeur de recherche  
Département de biologie

Professeur Fanie Pelletier  
Évaluateur interne  
Département Biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet  
Président-rapporteur  
Département de Biologie

## SOMMAIRE

Depuis environ 40 ans, l'intensification des pratiques agricoles a grandement transformé le paysage agricole et ce tant, dans les Amériques qu'en Europe. Quoique, plusieurs espèces animales soient affectées négativement par ces changements, certaines espèces en bénéficient. C'est le cas de la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) qui a vu sa population croître de façon importante et ce, au point de devenir problématique. De fait, la Grande Oie des neiges cause des dommages importants aux cultures du Québec (1 646 229\$ ± 800 000\$ par an entre 2009 et 2015) et aux écosystèmes qu'elle utilise lorsqu'elle fait halte dans la vallée du Saint-Laurent, Québec, Canada. Bien que plusieurs actions aient été tentées pour contrôler sa population le problème persiste.

La quête alimentaire des animaux est entre autres modulée par les comportements anti-prédateurs, tels que le temps passé en vigilance et une utilisation différentielle des habitats. Ces comportements sont à leur tour affectés par le risque de prédation et la vie en groupe. En effet, le risque de prédation perçu par un individu dépend entre autres (1) de la taille du groupe auquel il appartient ; (2) de la densité et de l'activité des proies et des prédateurs dans l'environnement ; (3) de son niveau de connaissance de l'environnement ; et (4) des caractéristiques du paysage qu'il occupe. Il s'ensuit que le risque de prédation varie dans l'espace et dans le temps. La représentation cartographique de ce risque à un moment donné consiste en un paysage de la peur, où chaque location ou chaque élément d'un paysage se voit associé un risque de prédation. On s'attend donc à ce que la quête alimentaire des individus, tant dans leur utilisation des habitats que dans leur budget d'activité, soit affectée par la structure du paysage de la peur. Par conséquent, on peut se demander si le paysage de la peur peut être utilisé comme outil de gestion d'une espèce, notamment pour la Grande Oie des neiges.

Mon objectif est de quantifier comment la perception du risque de prédation par la Grande Oie des neiges varie en fonction de différents éléments des paysages agricoles visités par les oies, mais aussi de quantifier cette variation selon différentes contraintes énergétiques et temporelles durant leurs haltes migratoires. Ceci afin de voir si le paysage de la peur pourrait être utilisé comme outil de gestion. À ce titre, je vise à mesurer l'effet du type de cultures, de la nature de l'élément paysager, de la distance de celui-ci et du niveau de compétition intraspécifique au sein des sites d'alimentation et ce, durant les deux migrations, sur l'utilisation des habitats et le budget d'activité des oies. Je pose que les oies prendront plus de risques si les contraintes temporelles sont fortes, de même que si elles se nourrissent dans une parcelle alimentaire de haute qualité et si elles subissent une plus forte de compétition.

Pour ce faire, j'ai parcouru les Basses-Terres-du-Saint-Laurent de Salaberry-de-Valleyfield jusqu'à l'Islet lors des printemps 2014 et 2015 et de l'automne 2014. J'ai ainsi repéré et observé 141 groupes d'oies exploitant des terres agricoles pour lesquels j'ai noté la position des individus dans les champs et mesuré leur taux de vigilance, de même que noté divers facteurs qui pourraient affecter ces deux comportements, dont le type de cultures exploitées et le fait d'être ou non au sein d'une zone où la chasse est permise.

Au printemps, le taux de vigilance des oies était, plus élevé dans les cultures de maïs, plus bas si la densité locale d'oies augmentait et plus bas dans les sanctuaires (i.e., en absence de chasse). Alors qu'à l'automne, le taux de vigilance était, plus élevé à proximité d'une route ou d'un fossé et plus élevé en bordure du groupe. Au printemps, la distance aux éléments du paysage potentiellement dangereux était, plus grande face à une bordure de forêt et plus faible face à la route. La distance était plus petite dans les cultures de maïs, plus élevée dans le foin et plus faible dans les sanctuaires. À l'automne, les effets des différents éléments étaient semblables à ceux du printemps. La distance était plus grande si la taille du groupe augmentait et plus petite dans les sanctuaires. De plus, les oies semblaient montrer un évitement des

bordures forestières alors que les autres éléments du paysage étudiés ne semblent pas être sélectionnés ou évités.

Les oies subissent des contraintes différentes au printemps et à l'automne. Ces contraintes semblent moduler la prise en compte du risque de prédation entre les saisons. En effet, les oies semblent privilégier l'alimentation au détriment de la prise de risques au printemps, une décision probablement liée à la reproduction dont le succès dépend d'une arrivée relativement hâtive sur les aires de nidification arctiques et donc, des réserves énergétiques accumulées sur les haltes migratoires. En opposition, les oies semblent prendre davantage conscience du risque de prédation dans leur quête alimentaire à l'automne, ce qui pourrait être lié au fait qu'elles sont accompagnées de leurs jeunes et à une contrainte énergétique et temporelle plus faible qu'au printemps.

En bref, les oies semblent subir les effets de la peur reliée à la chasse. Mes résultats semblent indiquer que le paysage de la peur pourrait être utilisé dans les stratégies de gestion. Par exemple, en instaurant des haies brise-vent dans les secteurs où le risque de dommages agricoles est élevé, le risque de prédation perçu par les oies y serait plus élevé et pourrait ainsi diminuer l'utilisation de ces secteurs.

Mots clés : Grande Oie des neiges, paysage, peur, risque de prédation, chasse, migration, vigilance, utilisation de l'habitat.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche Marc Bélisle pour ses excellents conseils tout au long de ma maîtrise, pour nos discussions sur l'ornithologie qui m'ont permis de me changer les idées et pour m'avoir permis de continuer à faire de la capture d'oiseaux tout au long de ma maîtrise. J'aimerais aussi remercier mes collègues du laboratoire de Marc Bélisle et des autres laboratoires du Département de biologie pour les nombreuses discussions et conseils qui m'ont servi à mieux orienter ma maîtrise. Je tiens à remercier Benoit Gendreau qui fut sans contredit une des personnes qui m'a le plus influencé à faire cette maîtrise, mais aussi pour me poser les bonnes questions et pour me conseiller sur la biologie de la Grande Oie des neiges. Je voudrais remercier ma famille pour son éternel support dans mes études, particulièrement ma mère Sylvie Leclerc et mon père Richard Dumas. Je voudrais aussi remercier Josée Lefebvre du Service canadien de la faune pour sa contribution au projet, notamment pour m'avoir fourni des photos pour mes présentations, de même que pour sa contribution pour l'installation d'émetteurs GPS sur les oies. Je remercie aussi Joël Bêty de l'Université du Québec à Rimouski, Jean-François Giroux de l'Université du Québec à Montréal et Marc Bélisle de l'Université de Sherbrooke pour leurs contributions à l'installation de ces émetteurs. J'aimerais remercier Environnement Canada et l'Université de Sherbrooke pour leur soutien financier pour ces deux années de maîtrise. Finalement, je voudrais remercier Eliza-Jane Morin pour son support, son aide en anglais, et aussi, pour me faire sortir à l'extérieur lorsque nécessaire.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE .....	iv
REMERCIEMENTS .....	vii
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	x
LISTE DES TABLEAUX .....	xi
LISTE DES FIGURES .....	xii
CHAPITRE 1 .....	13
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	13
1.1. Les effets de l'intensification agricole.....	14
1.1.1. Conflits Homme-faune.....	15
1.1.2. Utilisation de nouvelles régions .....	16
1.1.3. Gestion des conflits Homme-faune.....	18
1.2. Contexte théorique.....	20
1.2.1. Alimentation.....	22
1.2.2. Risque de prédation, vie en groupe et taux de vigilance .....	24
1.2.3. Paysage de la peur.....	31
1.3. Modèle d'étude.....	35
1.4. Pertinence, objectifs et hypothèses .....	40
CHAPITRE 2 .....	43
BEHAVIORAL RESPONSES OF MIGRATING GREATER SNOW GEESE TO PREDATION RISK WHEN FORAGING IN AGRICULTURAL LANDSCAPES .....	43
2.1. Abstract .....	44
2.2. Introduction.....	45
2.3. Methods.....	49
2.3.1. Study area and periods .....	49
2.3.2. Data collection.....	52
2.3.3. Statistical analyses .....	55
2.4. Results .....	60
2.4.1. Vigilance rate .....	60
2.4.2. Distance to the nearest landscape element .....	67
2.4.3 Position with respect to spatial constraints .....	73
2.5. Discussion.....	76
2.6. Acknowledgements.....	81
2.7. References.....	82
Appendix 1 .....	90
CHAPITRE 3 .....	93
DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION .....	93
3.1. Saisonnalité.....	93
3.2. Facteurs d'importances.....	95



3.2.1. Temps passé en vigilance.....	95
3.2.2. Positionnement dans le champ .....	98
3.3. Paysage de la peur et gestion .....	100
3.4. Points à corriger dans ce type d'étude .....	101
3.5. Conclusion .....	102
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>104</b>

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

### Chapitre 2 - Methodology

Régions : SLG (Saint-Louis-de-Gonzague)  
RR (Rivière Richelieu)  
BDF (Baie-du-Febvre)  
STB (Saint-Barthélémy)  
STA (Sainte-Anne-de-la-Pérade)  
STC (Sainte-Croix)  
CAP (Cap Tourmente)  
MON (Montmagny)  
VIC (Victoriaville)  
SFX (Saint-François-Xavier-de-Brompton)  
MTR (Montérégie)  
LSP (Lac Saint-Pierre)  
QUE (Québec)  
ESTU (Estuaire)

SD (Standard deviation)  
GIS (Geographical information system)  
GPS (Global positioning system)  
ID (Identifiant)  
PLD (Plowed)

Variables : FO (Distance to the nearest forest)  
DI (Distance to the nearest ditch)  
RO (Distance to the nearest road)  
BU (Distance to the nearest building)  
ZO (Position of the focal zone)  
CR (Crop type)  
TI (Time of the observation)  
NG (Number of geese in the flock)  
NA (Number of flying geese in a 500 m radius around the flock)  
DE (Geese density in the focal zone)  
JR (Juvenile ratio)  
RE (Region)  
S (Hunting sanctuary)

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 :	Dates importantes en ce qui a trait à la gestion de la Grande Oie des neiges ( <i>Chen caerulescens atlantica</i> ).....	38
Tableau 2:	Composition of agricultural lands <sup>a</sup> , estimated hunting pressure, and sampling effort <sup>b</sup> for the different regions we visited when searching for foraging Greater Snow Geese flocks.....	51
Tableau 3 :	Composition of the generalized linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields.....	58
Tableau 4 :	Composition of the linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings.....	59
Tableau 5:	Selection of the generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to quantify the influence of fixed effects on the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields.....	62
Tableau 6:	Selection of the linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings.....	64
Tableau 7:	Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of the fixed effects included in the generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to model the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in spring.....	68
Tableau 8:	Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of the fixed effects included in the generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to model the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall.....	71

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 :	Taux de vigilance individuel en fonction de la taille du groupe .....	30
Figure 2 :	Paysage de la peur théorique. Tirée de Laundré <i>et al</i> (2001).....	32
Figure 3 :	Distribution de la Grande Oie des neiges en Amérique du Nord. Tiré de <a href="http://www.cen.ulaval.ca/bylot/fr_intro.html">http://www.cen.ulaval.ca/bylot/fr_intro.html</a> .....	36
Figure 4 :	Location of the regions (shaded polygons) visited for observing Greater Snow Geese flocks. See Table 2 for region acronyms and details. Modified from Google Earth 2015.....	50
Figure 5:	Location of focal zones (solid black squares) within flocks of Greater Snow Geese (cross hatched area) foraging in agricultural fields (dotted rectangle).....	54
Figure 6:	Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in spring as a function of (A) crop type and (B) geese density in the focal zone .....	65
Figure 7:	Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall as a function of (A) the distance to the nearest ditch and (B) the distance to the nearest road.....	66
Figure 8:	Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall as a function of (A) the time after sunrise and (B) geese density in the focal zone.....	69
Figure 9:	Predicted distance at which Greater Snow Geese foraged from risky landscape elements in agricultural fields in spring as a function of (A) crop type, (B) the type of the landscape element, and (C) the region of the observation. ....	72
Figure 10:	Predicted distance at which Greater Snow Geese foraged from risky landscape elements in agricultural fields in fall as a function of (A) the type of the landscape element. ....	74
Figure 11:	Contrast between the distance that foraging Greater Snow Geese kept between themselves and different (nearest) landscape elements associated with the presence of hunters in agricultural fields and the distance expected if they had foraged at random (square) or at the centroid (triangle) of fields.....	75

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Depuis quelques décennies en Amérique du Nord, en Europe et en Asie, les pratiques agricoles ont été graduellement modifiées de manière à passer d'une agriculture extensive vers une agriculture intensive (Robinson et Sutherland 2002 ; Jobin *et al* 2013). L'intensification agricole entraîne entre autre une modification du paysage agricole dans sa composition (proportions relatives des divers types d'habitats) et dans sa configuration (agencement spatial des différentes parcelles d'habitats). Par exemple, les paysages qui se composaient majoritairement de cultures fourragères et de pâturages se composent maintenant de cultures céréalières, principalement de maïs et de soja (Jobin *et al* 2013). Ces transformations peuvent ainsi affecter négativement plusieurs espèces qui dépendent des cultures extensives par le biais d'une perte d'habitat et de nourriture (Donald *et al* 2001 ; Ghilain et Bélisle 2008). La configuration des paysages agricoles s'est aussi vue modifiée par une hausse de la superficie des champs (Jobin *et al* 2013). Ceci a par le fait même entraîné la diminution de la densité d'habitats de bordures, tel que les haies et les fossés. Or, ces bordures ont des effets positifs sur la biodiversité (Hamer *et al* 2006) et peuvent faciliter le déplacement des individus (St-Clair *et al* 1998). Globalement, l'intensification des pratiques agricoles peut affecter plusieurs espèces animales et de plantes, qu'elles soient dépendantes ou non des milieux agricoles (Robinson et Sutherland 2002). Ces modifications des pratiques agricoles et leurs différents impacts ont aussi eu lieu au Québec. Dans plusieurs régions de cette province, c'est maintenant la culture céréalière intensive qui domine sur l'élevage laitier extensif (Jobin *et al* 2013).

## 1.1. Les effets de l'intensification agricole

L'un des groupes d'espèces les plus touchées par l'intensification agricole est celui des oiseaux de prairies (ICOAN Canada 2012). Dans les dernières décennies, plusieurs espèces de ce groupe ont vu leurs populations décliner (ICOAN Canada 2012). Par exemple, le Goglu des prés (*Dolichonyx oryzivorus*) a vu sa population diminuer de 88% en 40 ans au Canada (COSEPAC 2010). Ce déclin est principalement causé par la perte des pâturages, les changements de régime de coupes des cultures fourragères et par une utilisation plus importante de pesticides (Mineau et Whiteside 2013). Un autre groupe d'oiseaux sévèrement touché par l'intensification agricole est celui des insectivores aériens (ICOAN Canada 2012). Leur déclin serait fortement lié à la perte d'habitat de nidification, tels que les bordures et les milieux humides (ICOAN Canada 2012), mais aussi à l'augmentation de l'utilisation des pesticides et à la diminution de l'abondance de leurs proies (Nebel *et al* 2010).

Il demeure que ce n'est pas toutes les espèces qui sont affectées négativement par l'intensification des pratiques agricoles. En effet, une quantité non-négligeable d'espèces a su s'adapter et prendre avantage de ces changements, en particulier en profitant des ressources alimentaires offertes par l'agriculture pour accroître leur condition physique (Gauthier *et al* 2005 ; Jefferies et Drent 2006 ; Strickland et Demarais 2008 ; Massei *et al* 2015) et leur succès reproducteur (Mainguy *et al* 2002 ; Massei *et al* 2015). Par exemple, la taille de population de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) au Mississippi a subi une hausse importante suite à ces changements agricoles (Strickland et Demarais 2008). Quelques espèces aviaires ont aussi bénéficié des changements agricoles. Celles-ci incluent le Dindon sauvage (*Melleagris gallopavo*), le Goéland à bec-cerclé (*Larus delawarensis*) et le Pigeon biset (*Columba livia*), dont les individus ont profité des résidus et dérivés de l'agriculture comme ressources alimentaires pour augmenter leur survie et leur succès reproducteur, avec pour conséquence, un accroissement de leurs populations (Jobin *et al* 1996 ; Rioux *et al* 2009). Toutefois, les exemples les plus frappants sont probablement chez les Anatidés, tels que le

Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), la Bernache du Canada (*Branta canadensis*), ou encore l'Oie des neiges (*Chen caerulescens*), dont les populations ont montré ou présentent toujours des taux de croissance importants principalement lié à l'intensification agricole (Gauthier *et al* 2005 ; AGJVTC 2008 ; CWSWC 2011). En effet, ces oiseaux peuvent tirer beaucoup d'énergie des céréales échappées lors de la récolte, notamment du maïs (Joyner *et al* 1987 ; Krapu *et al* 2004), et ainsi arriver sur les sites de reproduction en meilleure condition, ce qui améliore leur fécondité (Mainguy *et al* 2002 ; Reed *et al* 2004).

### 1.1.1. Conflits Homme-faune

Suite à des croissances populationnelles importantes, certaines espèces peuvent affecter les écosystèmes dont elles font parties (Batt 1997). C'est le cas de la Petite Oie des neiges (*Chen c. caerulescens*). Celle-ci a connu une explosion démographique dans les dernières décennies due, entre autres, à un apport alimentaire substantiel et de grande qualité découlant de la hausse des cultures céréalières au sein des prairies du Centre de l'Amérique du Nord (Ankney 1996). Cette hausse de la population a causé une pression d'herbivorie très élevée sur les aires de reproduction en Arctique, lesquelles sont maintenant dégradées (Abraham *et al* 2005). Cette dégradation nuit non seulement aux oies, mais aussi à plusieurs espèces qui dépendent de cet écosystème (Rockwell *et al* 2003 ; Jefferies *et al* 2004).

En plus des dommages aux écosystèmes que peuvent entraîner ces croissances populationnelles importantes, celles-ci peuvent entraîner des conflits avec l'Homme. Par exemple, la déprédation des ressources agricoles par les animaux ne se fait pas toujours sans coût pour les agriculteurs. À ce titre, Rao *et al* (2002) ont montré que près des réserves écologiques, où la densité d'animaux est plus élevée, les dommages agricoles étaient plus importants. Dans cette étude réalisée en Inde, les dommages étaient principalement causés par

le sanglier (*Sus scrofa*) et l'entelle d'Hanuman (*Presbytes entellus*). Par ailleurs, le cerf de Virginie, dont les populations ont bénéficié de l'agriculture dans plusieurs régions des Amériques, peut réduire la récolte de maïs destiné à l'ensilage de 5 à 43% (Stewart *et al* 2006). Pour ce qui est des Oies des neiges, elles peuvent aussi avoir des impacts négatifs sur l'agriculture ayant cours au sein de leurs aires d'hivernages et près de leurs haltes migratoires (Patton et Frame 1981 ; Bédard *et al* 1986 ; Merkens *et al* 2012). Par exemple, lorsque ces oiseaux vont se nourrir dans les champs de foin, ils retirent les jeunes pousses et leurs racines, ce qui réduit les récoltes subséquentes (Merkens *et al* 2012). Bédard et Lapointe (1991) ont montré que les oies pouvaient réduire en moyenne de 25% la récolte de foin dans les champs qu'elles ont utilisés. Au Québec, outre les dommages au foin, les oies peuvent aussi avoir accès au blé d'automne lors de la migration automnale et causer des dommages significatifs à ce type de culture (Environnement Canada 2005). De plus, selon la phénologie de la migration printanière, les oies peuvent avoir accès aux semences, ce qui peut entraîner des pertes monétaires importantes (B. Gendreau, comm. pers.). Par contre, les dommages agricoles causés par les oies ont principalement lieu lors de la migration printanière lorsque les résidus de maïs sont rares ou de faible qualité (Krapu *et al* 2004), faisant en sorte que les oies doivent se rabattre sur d'autres sources alimentaires, dont le foin et les semences.

### **1.1.2. Utilisation de nouvelles régions**

En situation de fortes abondances, on peut s'attendre à ce que la compétition pour l'espace et d'autres ressources entraîne une diversification des habitats utilisés, voire une expansion de l'aire de distribution d'une espèce (Williams *et al* 1994 ; Milá *et al* 2006). Chez la Grande Oie des neiges (*Chen c. atlantica*), le problème des dommages agricoles s'est d'ailleurs étendu à plusieurs régions au Québec (Financière agricole du Québec 2015). En effet lors de leurs haltes migratoires, les oies fréquentent de façons plus importantes des régions qu'elles ne visitaient pas il y a 20 ans. Par exemple, les oies fréquentent maintenant de façon régulière le



Lac St-Jean, le Centre-du-Québec et l'Estrie (Johansen *et al* 2012). Or, en se dispersant dans de nouvelles régions, on peut supposer que la gestion de la population et des conflits qu'elle occasionne devient plus complexe, puisque les ressources monétaires et les actions deviennent plus diluées puisque le territoire à protéger est plus étendu.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'utilisation de nouveaux habitats et la colonisation de nouvelles régions par une espèce abondante. La compétition pour des ressources alimentaires limitées peut entraîner la colonisation de nouveaux secteurs (Williams *et al* 1994). La création d'habitats favorables, par l'Homme ou par le biais de causes naturelles, peut aussi entraîner la modification de l'aire de répartition (Norling et Kautsky 2007 ; Leuven *et al* 2009 ; Cristofoli *et al* 2010). Un autre facteur important de la colonisation de nouvelles régions, particulièrement dans le cas des espèces chassées, est le dérangement. Par exemple, dans le cas de la Grande Oie des neiges, Bélanger et Bédard (1989) et Béchet *et al* (2004a) montrent que plus le taux de dérangement est élevé (pression de chasse et autres activités humaines), plus les oies ont tendance à se déplacer sur de longues distances pour se nourrir. De plus, plus les oies se font déranger fréquemment, moins elles sont fidèles à leurs sites de repos (Béchet *et al* 2004a), ce qui pourrait mener à l'utilisation de nouveaux sites de repos. Or, avec l'instauration d'une chasse printanière envers cette espèce en 1999, le taux de dérangement a augmenté durant la migration printanière. De plus, le fait de permettre aux chasseurs de pratiquer la chasse à l'approche depuis 1999 est aussi susceptible d'avoir augmenté les dérangements subits par la Grande Oie des neiges. Ces deux modifications ont possiblement augmenté la fréquence et la distance de leurs déplacements, favorisant ainsi la rencontre de régions propices à leur établissement (Percival et Percival 1997 ; Béchet *et al* 2003). Il faut aussi savoir qu'originellement, la chasse à l'oie n'avait lieu que près du fleuve Saint-Laurent, ce qui créait une zone où la pression de chasse sur les oies était très importante. Ceci dit, on ne peut exclure que les oies se soient dispersées pour éviter la compétition désormais trop élevée dans les régions originellement utilisées. En effet, avec la hausse de population observée à la fin des années 1980 (Gauthier *et al* 2005), l'espace et la nourriture disponible sur les sites de repos et autour de ceux-ci (champs et marais) étaient susceptibles de devenir contraignantes.

Ceci est appuyé en partie par le fait que certains sites de repos commençaient à montrer des dommages dû au broutement par les oies (Gauthier *et al* 2005). Or, pour éviter cette forte compétition, il se peut que les oies aient cherché à explorer d'autres régions et s'y établir durant leurs haltes migratoires.

### 1.1.3. Gestion des conflits Homme-faune

Une des mesures les plus répandues pour gérer les conflits de la faune avec l'Homme est la compensation monétaire par le biais de fonds publics des dommages occasionnés (e.g., pertes de récoltes ou rendement, bris de propriétés) par la ou les espèces problématiques. Cette mesure est souvent implantée dans le but de protéger l'espèce qui cause des dommages, particulièrement si celle-ci est d'un statut précaire de conservation (Wagner *et al* 1997). Cette mesure est fréquemment utilisée dans les cas de dommages agricoles par des herbivores (Wagner *et al* 1997 ; Bandara et Tisdell 2002 ; Hofman-Kamińska et Kowaczyk 2012). Une autre mesure souvent utilisée est l'effarouchement. L'effarouchement consiste à déranger les animaux de manière à ce que ces derniers quittent les zones de conflits potentiels ou réels. L'effarouchement peut s'effectuer, soit à l'aide d'effaroucheurs patrouillant les secteurs à protéger ou encore par des systèmes sonores automatiques ou par des répliques visuelles de prédateurs. Cette mesure est souvent intéressante pour limiter les dommages dans certaines parcelles critiques (e.g., champs, vergers, vignobles, zones ou bassins d'aquaculture) et laisser l'espèce cible s'alimenter dans les parcelles où elle fait peu ou pas de dommages. Cette mesure est par exemple utilisée pour protéger les cultures de mollusques contre les canards de mers (macreuses et eiders ; Ross *et al* 2001), ou pour protéger les champs de foin contre différentes les oies (Percival *et al* 1997; Frid et Dill 2002; Tombre *et al* 2005). L'utilisation de barrières physiques servant à empêcher la faune d'accéder à des zones de conflits potentiels ou réels est une autre mesure utilisée, particulièrement lorsque l'espèce problématique est terrestre ou lorsque les zones de conflits couvrent une faible superficie. À ce titre, cette mesure

fut particulièrement efficace pour prévenir le broutage de la régénération forestière par le cerf de Virginie sur l'Île Anticosti (VerCauteren *et al* 2006), ou encore pour éviter la déprédation des cultures de moules par les canards de mers (Dionne *et al* 2006). Par contre, l'efficacité de cette mesure peut être compromise par la nécessité de protéger une troisième dimension, telle que lorsque l'espèce problématique est un oiseau, ce qui entraîne une hausse importante des coûts. Les barrières physiques sont intéressantes même si elles ne s'attaquent pas à la source du problème, car dans la mesure où ces barrières sont entretenues, elles sont plus permanentes que les deux mesures précédentes. Il demeure que toutes ces mesures peuvent être d'une faible utilité si l'espèce ou les espèces problématiques sont très abondantes.

La chasse, qu'elle soit sportive ou de contrôle, est une autre mesure pour réduire les conflits pouvant survenir entre l'Homme et la faune. Cette mesure est d'ailleurs fréquemment utilisée envers des ongulés et des anatidés et comporte certains avantages, dont le plus intéressant est que la chasse s'attaque à la source du problème, soit la surabondance des espèces problématiques (Conover 2001 ; Geisser et Reyer 2004). De plus, elle contribue à l'effarouchement des individus, ce qui peut les éloigner des secteurs problématiques (Béchet *et al* 2003). Par contre, il y a aussi des désavantages à la chasse. Tout d'abord, la chasse ne peut pas avoir lieu partout et à tout moment pour des fins de sécurité et son impact dépend fortement de la pression de chasse qui peut être exercée. À ce titre, l'acceptation publique de cette mesure et l'accessibilité aux sites de chasse sont susceptibles de compromettre l'efficacité de la chasse.

Ceci dit, toutes ces mesures entraînent des coûts, qu'ils soient monétaires ou non. Quoique les coûts sont généralement couverts par les gouvernements ou des organismes parapublics sous forme d'indemnités monétaires ou par le biais d'assurances récoltes, les producteurs agricoles doivent souvent assumer des frais et pour ce qui est de la chasse, c'est souvent le chasseur lui-même qui devra défrayer les coûts. Le choix entre ces mesures dépend donc de l'objectif visé et des contraintes temporelles, physiques et monétaires. Dans l'optique de

maximiser l'efficacité de ces mesures et ce, en diminuant les coûts et en maximisant les bénéfices, il se peut que l'aménagement du territoire puisse amplifier les effets indirects de la chasse (e.g., Gill et Sutherland 1996, Gill *et al* 2001). En effet, si les animaux viennent à associer un risque de prédation élevé à certains types d'élément paysagers (e.g., les bordures de forêts où des chasseurs peuvent se mettre à l'affût), la structure des paysages pourrait être modifiée de manière à réduire la disponibilité ou l'attraction de certains sites pour les espèces problématiques.

## 1.2. Contexte théorique

Les contraintes temporelles, environnementales et énergétiques varient selon le stade de vie et l'étape du cycle vital d'un individu, ce qui peut entraîner des changements de comportement. Par exemple, l'effort de reproduction variera selon l'âge de l'individu (Tuomi *et al* 1983; Bérubé *et al* 1999). Il en est de même pour l'utilisation des habitats qui varie selon l'âge des individus (Schlosser 1987) et les saisons (Piersma 2007). Chez plusieurs organismes, particulièrement chez les oiseaux, une étape importante du cycle de vie annuel est la migration (Alerstam et Henström 1998). À la différence de la dispersion, la migration consiste en des mouvements périodiques et non permanents entre deux régions, lesquelles consistent généralement en un secteur d'hivernage et un secteur de reproduction. Celle-ci se déroule généralement en une série de déplacements plus ou moins longs entrecoupés d'arrêts d'une durée variable dans des haltes migratoires (Alerstam et Hedenström 1998). Les animaux migrent possiblement pour deux raisons principales, soit pour profiter d'une production importante de ressources alimentaires localisées (Alerstam *et al* 2003), ou encore, pour échapper à la prédation durant une étape du cycle vital où les individus sont vulnérables (Zaret et Suffern 1976). Il est connu que la migration occasionne une forte pression de sélection sur les individus et ce, tant par son effet sur la survie (Alerstam et Hedenström 1998 ; Hutto 1998 ; Scheiffarth *et al* 2002 ; Piersma 2007), que sur le succès reproducteur (Bêty *et al* 2004).

Par conséquent, il est important d'en apprendre davantage sur les facteurs qui influencent le succès de cette étape dans le cycle de vie. Durant les haltes migratoires, les individus passent la majorité de leur temps à acquérir de l'énergie pour refaire leurs réserves pour leurs prochains déplacements (Green *et al* 2002 ; Jefferies et Drent 2006). Les individus doivent alors prendre plusieurs décisions relativement à la durée des arrêts (Farmer et Parent 1997 ; Dierschke et Delingat 2001 ; Bêty *et al* 2004), à la quantité d'énergie à emmagasiner (Warnock et Bishop 1998 ; Jefferies et Drent 2006), ou encore, à la longueur et à la fréquence des déplacements pour se nourrir (Farmer et Parent 1997 ; Dierschke et Delingat 2001). Toutes ces décisions sont susceptibles d'impliquer un fort potentiel de sélection. Plusieurs facteurs environnementaux peuvent affecter ces décisions, les plus importants incluent les conditions météorologiques (Dierschke et Delingat 2001 ; Green *et al* 2002), le moment de l'année (Dierschke et Delingat 2001) et la qualité de la halte migratoire (Aborn et Moore 1997 ; Béchet *et al* 2010). Par exemple, chez la Grande Oie des neiges, le temps passé dans la vallée du Saint-Laurent au printemps dépend surtout du front de neige qui module la disponibilité de la nourriture et des sites de repos et affecte ainsi le taux d'acquisition de nutriments (Béchet *et al* 2003). Pour ce qui est du moment de l'année, la plupart des études s'entendent sur son importance dans la détermination du temps d'exploitation d'une halte migratoire et ce, relativement à des événements clés du cycle vital des individus (Warnock et Bishop 1998 ; Scheiffarth *et al* 2002 ; Bêty *et al* 2004). Par exemple, chez le Bécasseau d'Alaska (*Calidris mauri*), Warnock et Bishop (1998) montrent que plus un individu arrive tardivement sur la halte migratoire par rapport à la date moyenne, moins il y séjournera longtemps. Ce comportement serait possiblement relié à l'intensité de la compétition pour les sites de reproduction en milieu arctique (Coulson 1968). De fait, arriver tardivement dans la zone de reproduction pourrait restreindre l'accès aux meilleurs sites de reproduction (Coulson 1968). De plus, les réserves de nutriments acquises lors de ces haltes migratoires peuvent avoir un impact important pour la reproduction, surtout pour les plus gros oiseaux (Meijer et Drent 1999). C'est le cas des organismes décrits comme « capital breeders », qui vont se servir des nutriments acquis durant la migration pour concevoir les œufs ou les jeunes (Drent et Daan 1980). Par exemple, Gauthier *et al* (2003) montre qu'entre 15% et 35% des nutriments des œufs de la Grande Oie des neiges ne proviennent pas de l'Arctique et doivent ainsi être

accumulés avant pendant ou avant la migration. Considérant cette importance des haltes migratoires sur les traits d'histoire de vie, mon projet portera davantage sur la dynamique reliée à l'acquisition des ressources alimentaires lors des haltes migratoires plutôt que sur les déplacements migratoires.

### 1.2.1. Alimentation

L'acquisition de ressources alimentaires est une composante cruciale du budget d'activités des organismes faisant halte lors de leurs migrations (Erni *et al* 2002). L'analyse de ce qui affecte cette acquisition s'avère donc importante. Chez les oiseaux, on suppose généralement que les individus doivent optimiser leur taux d'acquisition de ressources alimentaires (énergie/temps) de manière à ultimement réduire les coûts en temps de leurs migrations (Alerstam et Hedenström 1998). Deux stratégies sont possibles pour augmenter le taux d'acquisition de nourriture. La première est d'augmenter la quantité d'énergie, par une plus grande quantité de nourriture ou une meilleure qualité de celle-ci. La seconde est de réduire le temps d'acquisition, à l'aide d'une recherche de nourriture plus efficace ou encore par des temps de manipulation de la nourriture plus courts. Plusieurs paramètres biotiques et abiotiques du système affecteront ces options par l'imposition de contraintes et ainsi, le taux d'acquisition de nourriture.

En ce qui a trait au choix des ressources alimentaires, les individus ne sont pas toujours libres dans leurs choix de parcelles de ressources. En plus d'être contraints dans la distribution et la disponibilité des parcelles, les conditions météorologiques peuvent moduler la recherche, l'accessibilité et l'exploitation des parcelles et ce, en affectant les coûts et les bénéfices associés à ces différents comportements (Baldassare et Bolen 1984 ; Béchet *et al* 2003). Par exemple, le vent et les précipitations sont susceptibles d'affecter les capacités de déplacements

des individus (Alerstam et Hedenström 1998), ce qui affecterait les coûts de déplacement et ainsi le choix des parcelles d'alimentation. Le paysage énergétique illustre bien cette réalité, en particulier chez les oiseaux qui planent, comme les rapaces, du fait que leurs déplacements sont fortement affectés par les conditions météorologiques (Shepard *et al* 2013). De plus, en conditions météorologiques difficiles, les individus peuvent aussi favoriser la protection face aux intempéries en choisissant, par exemple, des parcelles à l'abri même si celles-ci sont de moindre qualité sur le plan de l'alimentation (Hilton *et al* 1999). Enfin, Baldassarre et Bolen (1984) montrent que les conditions météorologiques peuvent aussi affecter directement la disponibilité de la nourriture au sol pour les anatidés (neige, gel). Il s'ensuit que ce n'est pas toutes les parcelles qui sont disponibles pour les individus ou encore accessibles pour ceux-ci.

L'avancement de la saison peut aussi venir affecter la disponibilité de la nourriture. En milieu agricole, par exemple, la saison peut affecter fortement la quantité et la qualité des ressources alimentaires. En automne juste après les récoltes, les résidus agricoles sont frais et abondants (surtout en ce qui concerne le maïs) (Krapu *et al* 2004). Par contre, au printemps, les résidus agricoles restants se sont dégradés sous la neige (Krapu *et al* 2004). Ainsi, les individus pourraient alors avoir à utiliser une source de nourriture alternative. De plus, au printemps une grande partie des champs de cultures céréalières ont été labourés, ce qui peut augmenter les coûts de recherche de nourriture dans ces champs et ainsi, diminuer les bénéfices alimentaires au sein de ces parcelles. Cette différence pourrait résulter en des patrons saisonniers d'utilisation des habitats agricoles. Effectivement, Ely et Raveling (2011), ainsi que Pearse *et al* (2013), ont montré que l'Oie à front blanc (*Anser albifrons*) modifie sa diète selon les saisons et la disponibilité des ressources. De plus, la date au sein d'une même saison peut aussi avoir des conséquences sur l'alimentation. En effet, avec l'avancement de la saison au printemps, de plus en plus de cultures céréalières sont détériorées et donc de moindre qualité (Béchet *et al* 2003). Par contre, la phénologie des cultures fourragères sera plus avancée, donc plus attrayante (Béchet *et al* 2003). De plus, le nombre de champs labourés augmentera avec l'avancement du printemps. Pour ce qui est de l'automne, c'est le scénario contraire, au début de la saison, les champs de maïs ne sont pas encore disponibles, car ils ne sont pas encore

récoltés (P-A. Dumas, obs. pers; M. Tollenaar, comm. pers.). Par contre, on peut supposer que les cultures fourragères peuvent encore offrir une certaine qualité nutritive. Plus l'automne avance, plus il y aura de champ de maïs récoltés, faisant en sorte que ces champs seront de plus en plus utilisés, d'autant plus que l'utilisation des cultures fourragères par les oies diminuerait puisque que leur qualité diminue avec l'avancement de la saison (Van Soest *et al* 1978). La phénologie de migration va aussi avoir un effet sur le nombre d'oiseaux dans les différentes régions (Béchet *et al* 2010) et ainsi affecter la compétition intra-spécifique (Arzel *et al* 2006). Or, si la compétition est plus importante, il est fort probable que les champs de plus hautes qualités n'aient pas la capacité suffisante pour que tous les oiseaux d'un secteur s'y nourrissent. On peut donc supposer que si le nombre d'oiseaux dans un secteur est plus important, certains groupes devront se nourrir dans des parcelles de moindre qualité (Sutherland 1983).

En bref, la vitesse d'acquisition des réserves énergétiques dépend grandement de la disponibilité des ressources alimentaire, laquelle est affectée par la météo, la saison et la date. Ceci dit, la vitesse d'acquisition des réserves énergétiques risque d'être également affectée par la densité des individus, notamment dans le cas des espèces grégaires où les comportements alimentaires sont affectés par les caractéristiques du groupe dans lequel les individus se situent.

### **1.2.2. Risque de prédation, vie en groupe et taux de vigilance**

La prédation est généralement reconnue pour être un facteur important dans l'évolution de par son impact sur la survie des individus. Jusqu'à la fin des années 1980, on ne considérait pas que la prédation avait des effets indirects. Or, en plus des effets directs de la prédation, par le prélèvement d'individus de la population de proies, la prédation peut aussi avoir des effets



indirects. Entre autres, la prédation peut diminuer la quantité d'habitats favorables disponibles (Ripple et Beschta 2003), entraîner une modification du budget d'activité par une hausse du taux de vigilance (Laundré *et al* 2001), et augmenter le niveau de stress métabolique chez les proies (Clinchy *et al* 2013). Tous ces effets ont pour résultats d'augmenter les contraintes énergétiques des individus et ainsi, entraîner la famine et la mort chez certains de ceux-ci (Brown *et al* 1999, Schmitz *et al* 1997 ; 2004). Ces effets indirects résultant du risque de prédation peuvent être aussi importants que les effets directs de la prédation (Schmitz *et al* 1997). Le risque de prédation se définit comme la probabilité d'être attaqué et tué par un prédateur. Ce risque est un déterminant important du comportement des individus du fait qu'il est relié directement et indirectement à leur taux de survie et leur succès reproducteur (Abrams 2000). Une caractéristique importante du risque de prédation est que, celui-ci varie dans le temps et dans l'espace (Brown *et al* 1999 ; Laundré *et al* 2001). Les proies ont développé des comportements pour minimiser le risque de prédation, entre autres, la modulation de leur vigilance et l'agrégation sociale (Bednekoff et Lima 2004 ; Beauchamp 2008 ; Laundré *et al* 2010). En effet, le taux de vigilance peut avoir un impact significatif sur le taux de prédation (Brown *et al* 1999 ; Laundré *et al* 2001 ; Watson *et al* 2007), car celui-ci affecte la détection des prédateurs et permet la fuite. Par ailleurs, plusieurs études montrent que la vie en groupe peut modifier le risque de prédation (Foster et Treherne 1981 ; Roberts 1996 ; Hugie et Dill 1994) et donc, affecter la survie. Ces deux stratégies, en plus de l'utilisation d'habitats présentant un moins grand risque de prédation, sont particulièrement importantes, car très plastiques dans le temps et dans l'espace. Ainsi, avec ces trois stratégies, les proies peuvent répondre à des risques de prédation variables dans le temps et dans l'espace. L'inclusion de la taille de groupe dans les études sur la prédation est importante, car celle-ci affectera le temps en vigilance pour la compétition, mais aussi pour le risque de prédation (Bednekoff et Lima 2004).

Quoique le taux de vigilance augmente généralement avec le risque de prédation (Brown *et al* 1999 ; Laundré *et al* 2010), l'effet de ce dernier est néanmoins modulé par différents facteurs dont, la présence de jeunes auprès des parents, le niveau de connaissance de l'environnement

des proies, de même que le type de prédateurs auxquels les proies doivent faire face et la capacité de la proie à détecter ces prédateurs. Par exemple, Xu *et al* (2013) montrent que lorsqu'un groupe de Grue à cou noir (*Grus nigricollis*) contient des jeunes, ce qui les rend plus vulnérables aux prédateurs, le taux de vigilance du groupe est plus élevé que lorsqu'il n'y a pas de jeune. Ceci a également été observé chez les bisons (*Bison bison*) et les wapitis (*Cervus elaphus*) (Laundré *et al* 2001). Le niveau de connaissance dont il est question ici, se définit comme la connaissance du milieu environnant, incluant ce qu'il contient en termes de conspécifiques, de prédateurs et de proies. Or, les connaissances s'acquièrent par l'expérience, donc plus un individu est vieux et qu'il a parcouru fréquemment son territoire, meilleure devrait être sa connaissance de la distribution et de l'abondance des prédateurs. Avec cette connaissance, les individus devraient pouvoir ajuster leur vigilance (Brown *et al* 1999). Par exemple, dans une région contenant très peu de prédateurs, un individu bien informé qui se retrouve près d'un élément du paysage normalement associé à un grand risque de prédation pourra diminuer son taux de vigilance (Laundré *et al* 2001; Benhaïmen *et al* 2008; Jayakody *et al* 2008) et ce, puisque la probabilité réelle qu'il se fasse attaquer est faible. Par contre, l'effet de la connaissance n'a été que très peu étudié en milieu naturel, car il faudrait idéalement suivre les mêmes individus sur plusieurs années pour mesurer l'effet de l'expérience sur la prise de risques. Néanmoins, on peut supposer que les proies ont un taux de vigilance de base et qu'avec leur connaissance du milieu et selon leurs besoins, ils peuvent modifier leur vigilance pour optimiser leur situation et limiter les compromis que leur imposent les prédateurs. C'est aussi ce que proposent Brown *et al* (1999) dans leur modèle de réponse face au paysage de la peur. Le paysage de la peur est la représentation cartésienne qui illustre les variations du risque de prédation dans l'espace ; les concepts qui y sont reliés seront abordés dans la prochaine section. Finalement, la capacité à détecter les prédateurs viendra elle aussi moduler le risque de prédation. Par exemple, les individus d'espèces vivant généralement en milieux ouverts et se trouvant momentanément dans un secteur où le niveau d'obstruction visuelle est grand ont tendance à être plus vigilants que ceux bénéficiant d'une visibilité sans obstruction (Blackwell *et al* 2012 ; Beauchamp 2015). Ceci suggère que le risque de prédation s'accroît avec le niveau d'obstruction visuelle, à tout le moins pour les espèces de milieux ouverts (Laundré *et al* 2010). Il s'ensuit que l'ajout ou le retrait de bordures forestières dans

les milieux agricoles pourrait altérer le risque de prédation perçu par les oiseaux de milieux ouverts.

Selon Brown *et al* (1999), plus le taux de rencontres avec les prédateurs est important, plus le taux de vigilance d'un individu sera élevé du fait que celui-ci percevra un risque de prédation plus élevé. Par extension, on peut supposer que les mouvements du prédateur affectent le risque de prédation. Par exemple, dans un système où la densité des proies et des prédateurs sont fixes et où le prédateur est actif (poursuite active de proie), la probabilité de rencontre entre prédateurs et proies sera plus élevée que dans un scénario où le prédateur est passif (chasse à l'affût). On peut donc supposer que le taux de vigilance des proies dans un système où les prédateurs sont actifs sera plus élevé. Par contre, ceci n'a pas ou a été très peu étudié. D'un autre côté, en considérant que les proies modifient la perception du risque selon le type de prédateurs (e.g., aériens vs terrestres, Pitt 1999 ; étoiles de mer vs oursins, Drolet *et al* 2004), il s'ensuit que les proies devraient aussi modifier leur comportement selon l'activité des prédateurs (Ripple et Beschta 2004).

La taille de groupe affectera le risque de prédation perçu par les individus composant celui-ci. Ce phénomène est reconnu chez différents taxons, dont les poissons (Stankowich et Blumstein 2005), les mammifères (Lian *et al* 2007) et les oiseaux (Beauchamp 2008). Plusieurs facteurs affectent la relation entre le risque de prédation et la taille de groupe, tels que l'effet de dilution, la probabilité de détection des prédateurs et la visibilité des proies.

Tout d'abord, le risque de prédation individuel va diminuer avec une hausse de la taille de groupe via le simple effet de dilution (Lima et Zollner 1996). C'est-à-dire, que plus le nombre de proies augmente dans le groupe, plus la probabilité qu'un prédateur s'attaque à un individu en particulier sera faible. Pour une probabilité d'attaque donnée, le risque de prédation individuel diminue donc avec la taille de groupe. Toute chose étant égale par ailleurs, il serait

ainsi avantageux pour un individu de se joindre à un groupe, puisque celui-ci subira toujours un risque de prédation moins élevé. Un autre impact de la vie en groupe sur le risque de prédation est une probabilité accrue de détection des prédateurs par les proies (Fairbanks et Dobson 2007). La probabilité de détection augmentant avec la taille de groupe, les individus ont ainsi la possibilité de réduire jusqu'à un certain point leur propre taux de vigilance. On s'attend généralement à ce que le taux de vigilance individuel suive une courbe exponentielle négative en fonction de la taille du groupe (Figure 1 : courbe bleue). Malgré cette baisse du taux de vigilance individuel avec la taille de groupe, la quantité absolue de vigilance (i.e., vigilance totale du groupe) peut augmenter avec la taille de groupe (Équation 1, où  $a$  est le taux de vigilance de base de l'individu,  $b$  représente l'effet négatif de la taille de groupe sur le taux de vigilance,  $c$  une constante reliée à l'espèce étudiée et  $n$  représente la taille de groupe).

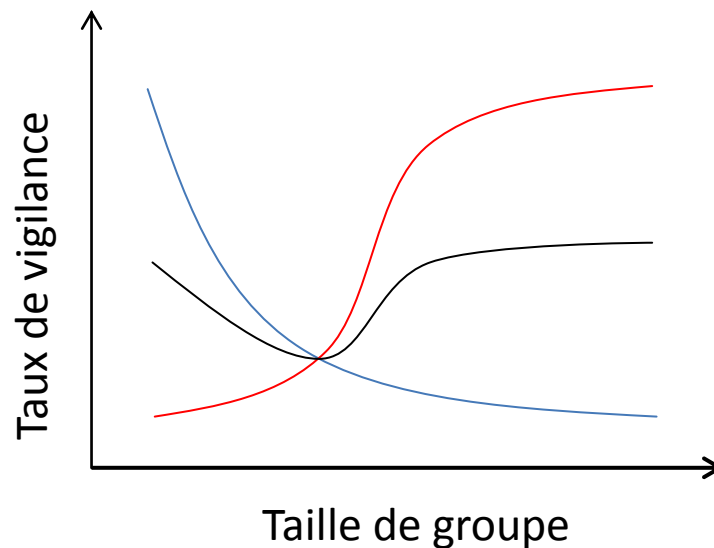
Équation 1 
$$\text{Quantité absolue de vigilance} = a * e^{(-bn)} - c$$

Plusieurs bénéfices de la vie en groupe ont souvent été rapportés dans la littérature. Par exemple, Fairbanks et Dobson (2007) montrent que les spermophiles du Columbia (*Spermophilus columbianus*) profitent d'une hausse du nombre d'individus dans le groupe principalement par les bénéfices apportés par un niveau accru de détection des prédateurs. Toutefois, comme mentionné précédemment, les bénéfices apportés par la vie en groupe ne sont pas mutuellement exclusifs et une meilleure détection des prédateurs s'accompagne aussi de l'effet de dilution (Lima et Zollner 1996). À ce titre, deux autres mécanismes apportent des bénéfices à la vie de groupe comme stratégie anti-prédatrice. La confusion du prédateur qui augmente avec le nombre d'individus dans le groupe et la défense active (Jescke et Tollrian 2007, Tambling *et al* 2012). Par contre, comme c'est le cas pour ce projet, ce n'est pas dans toutes les dynamiques prédateur-proie où il y a de la défense active. Tous ces mécanismes composent ce qu'on peut appeler l'hypothèse de la prédation qui explique l'effet positif de la taille de groupe sur le taux de vigilance et ainsi expliquerait la baisse du risque de prédation par la taille de groupe.

Un autre facteur qui peut venir modifier la relation entre le risque de prédation et la vigilance est la compétition (Lima *et al* 1999; Xu *et al* 2013). En effet, il existe un autre mécanisme pouvant causer des variations dans le taux de vigilance individuel en fonction de la taille du groupe et qui est partiellement indépendant, voire totalement indépendant, du risque de prédation, c'est la compétition pour les ressources. Tout d'abord, il faut distinguer deux types de compétition, avec et sans interactions agonistiques. Premièrement, dans le cas où il n'y a pas d'interaction agonistique, la taille de groupe a un effet strictement négatif sur le taux de vigilance individuel. Cette relation peut être expliquée par l'effet de dilution ou par l'hypothèse alternative de la compétition pour les ressources. En effet, dans un environnement où les ressources sont limitées, les individus devraient se nourrir plus rapidement et passer plus de temps à manipuler de la nourriture au détriment de la vigilance envers des prédateurs (Lima *et al* 1999). Ce changement dans le budget d'activité provient du fait que pour une quantité de ressources donnée, si la taille de groupe augmente, la compétition pour la nourriture, qu'elle soit par exploitation ou par interférence, augmentera elle aussi. De ce fait, les individus devront compenser cette hausse de la compétition par une alimentation plus intensive pour avoir la même quantité d'énergies, ce qui entraîne une baisse du taux de vigilance. Beauchamp et Livoreil (1997) appuient cette hypothèse chez le Capucin damier (*Lonchura punctulata*). Il faut alors rester prudent sur les conclusions émises quant aux effets de la taille de groupe sur le taux de vigilance.

Dans le cas où il n'y a pas de prédation et où il y a présence d'interactions agonistiques, le taux de vigilance individuel devrait suivre une courbe logistique selon la taille de groupe (Figure 1 : courbe rouge). Ceci découlerait du fait qu'à petites tailles de groupe, avant le premier point d'inflexion, un individu surveille ses comparses, mais puisqu'ils sont peu nombreux, le taux de vigilance reste faible. Entre les deux points d'inflexion, les interactions augmentent entre les individus, donc un individu doit être davantage vigilant. Après le deuxième point d'inflexion, la courbe devient asymptotique, car un individu doit consacrer un minimum de temps à l'alimentation pour subvenir à ses besoins primaires, ce qui limite le taux de vigilance sous le maximum de 100%. Enfin, en additionnant l'effet de la compétition avec

interactions agonistiques et celui de dilution/compétition pour les ressources, on devrait obtenir une courbe semblable à la courbe noire de la Figure 1 et où le taux de vigilance diminue avec la taille de groupe quand celle-ci n'est pas trop importante.



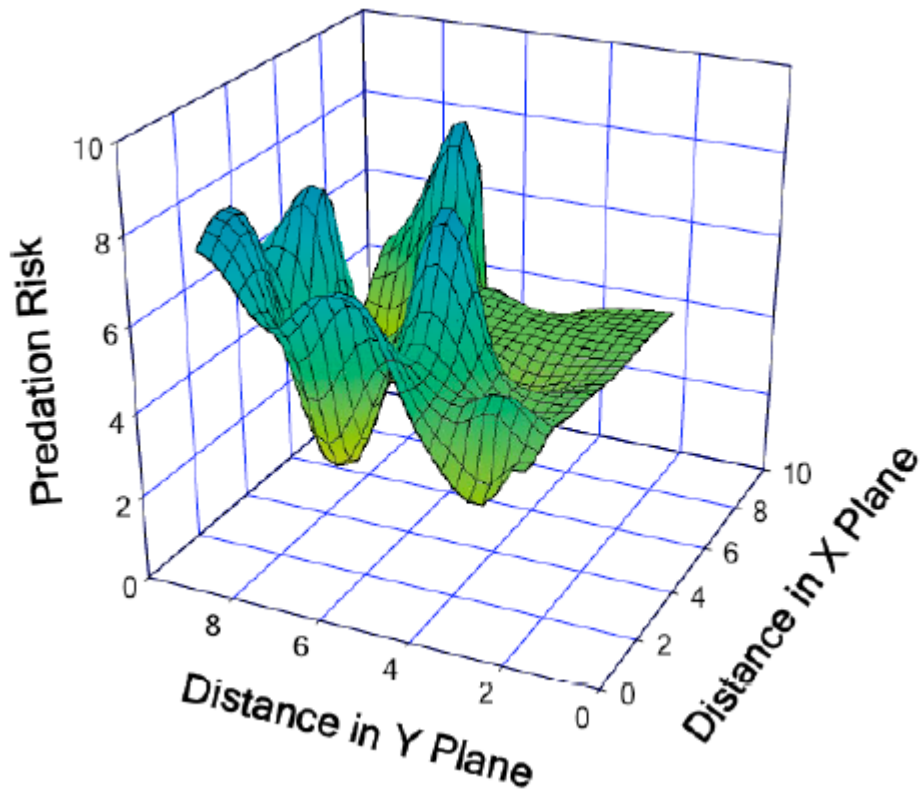
**Figure 1 : Taux de vigilance individuel en fonction de la taille du groupe** En bleu : la relation en considérant seulement l'effet de dilution du risque de prédation ou la compétition pour les ressources. En rouge : la relation en considérant seulement la compétition agonistique. En noir : la relation en considérant l'effet combiné de dilution/compétition pour les ressources et la compétition agonistique.

La taille de groupe est une variable clé dans cette relation, car elle affecte le risque de prédation et le niveau de compétition pour les ressources, lesquels affectent le taux de vigilance. De plus, le risque de prédation varie probablement selon l'emplacement des individus au sein du groupe et ce, en lien avec la structure du paysage, laquelle détermine la distribution des ressources alimentaires et des prédateurs, de même que la facilité avec laquelle une proie peut détecter les prédateurs, s'en enfuir, ou encore les éviter. Ainsi, il devient très difficile d'identifier le ou les mécanismes qui expliquent la variation du taux de vigilance chez une espèce.

### 1.2.3. Paysage de la peur

Le taux de vigilance étant déterminé par le risque de prédation, il s'ensuit que si le risque de prédation est plus élevé à un moment ou dans un endroit, les proies seront alors plus vigilantes que si celui-ci est faible. Laundré *et al* (2001) montrent à ce titre que les bisons et les wapitis sont plus vigilants dans un endroit avec loups gris (*Canis lupus*) que dans un endroit sans loup. Quoique les animaux auraient avantage à utiliser des endroits non-risqués, ils sont généralement contraints d'utiliser ces endroits par manque de disponibilité d'habitats non-risqués. Ainsi, ils voient leur quête alimentaire altérée puisqu'ils doivent passer plus de temps en vigilance dans ces endroits risqués ou encore, passer moins de temps dans ces zones par le biais d'une ingestion plus rapide de nourriture (Brown *et al* 1999).

La Figure 2 (tirée de Laundré *et al* 2001) présente un exemple de paysage de la peur théorique où les axes en Y et X représentent les coordonnées géographiques et l'axe Z représente le risque de prédation. Naturellement, le concept de paysage de la peur n'est pas nécessairement restreint à une surface et pourrait être étendu à un volume pour les organismes habitant des milieux aériens ou aquatiques. De plus, il est important de reconnaître que le paysage de la peur est hétérogène non pas seulement dans l'espace, mais aussi dans le temps (Altendorf *et al* 2001 ; Ripple et Beschta 2003 ; Searle *et al* 2008 ; Bonnot *et al* 2013).



**Figure 2 : Paysage de la peur théorique.** Tirée de *Laundré et al (2001)* En X et Y les coordonnées géographiques, en Z le risque de prédation.

Plusieurs facteurs peuvent entraîner des différences temporelles dans le risque de prédation. Parmi ceux-ci, on note des variations temporelles dans la densité de prédateurs (Ripple et Beschta 2004), la densité de proies (Brown 1989) et dans les conditions météorologiques (Brown 1989 ; Cresswell *et al* 2009). Pour commencer, la densité de prédateurs affecte le paysage de la peur via l'intensité du risque. En effet, on peut supposer que plus il y a de prédateurs dans un secteur donné, plus le taux de rencontres y sera élevé et plus les proies y manifesteront des comportements visant à limiter le risque de prédation. C'est ce que montrent Ripple et Beschta (2004) avec les wapitis du parc de Yellowstone (USA) qui perçoivent un risque de prédation plus élevé dans les zones où la densité de loups gris est élevée. Ceci se traduit en une régénération végétale plus importante dans les secteurs risqués, car les wapitis n'utilisent pas ces habitats de façon aussi intensive qu'avant la réintroduction du loup. Le deuxième facteur pouvant influencer le risque de prédation est la densité de proies (Brown



1989). L'effet de la densité de proies peut être positif ou négatif sur le risque perçu. En effet, certaines espèces ont tendance à fuir plus ou moins rapidement à mesure que la taille de groupe augmente (Stankowich et Blumstein 2005). Il faut néanmoins prendre en compte que la vigilance peut augmenter avec une hausse de la densité de proies du fait de la compétition (Brown *et al* 1999), ce qui pourrait biaiser les mesures de risques basées sur les budgets d'activité. En effet, les études portant sur les effets de la taille de groupe sur le risque de prédation montrent des résultats équivoques quant au rôle du taux de vigilance sur le risque de prédation (Stankowich et Blumstein 2005), rendant ainsi difficile l'émission de toute prédiction. Un autre facteur susceptible de modifier la dynamique temporelle du paysage de la peur est les conditions météorologiques qui peuvent affecter l'utilisation des habitats et le budget d'activité des proies, ce qui peut aussi moduler les risques de prédation (Brown 1989 ; Cresswell *et al* 2009).

Outre les facteurs temporels, il y a aussi des facteurs spatiaux qui influencent le paysage de la peur. Ces aspects spatiaux sont représentés comme étant la structure du paysage, c'est-à-dire la topographie de même que la nature, la forme géométrique et l'agencement spatial des parcelles d'habitats. Par exemple, la structure du paysage (e.g., collines, végétation dense) affecte le paysage de la peur en influençant les mouvements d'approche ou de fuite ou en créant des obstacles visuels qui permettent au prédateur de s'approcher des proies plus discrètement (Brown 1989 ; Ripple et Beschta 2004). L'influence de la structure du paysage dépendra nécessairement de l'espèce de prédateur et de la proie du fait que celles-ci peuvent être plus ou moins adaptées à certains types d'habitats (e.g., les milieux ouverts vs obstrués), ce qui entraîne une variation spatiale dans le risque de prédation (Brown 1989). Ripple et Beschta (2004) mentionnent que plus la proie s'éloigne des éléments pouvant abriter des prédateurs, plus le risque de prédation est faible. Ainsi, le centroïde d'une parcelle carrée d'habitat favorable serait plus sécuritaire qu'au sein d'une parcelle rectangulaire de même superficie. Dans le cas d'un organisme vivant en milieu ouvert, comme la Grande Oie des neiges, celui-ci aurait donc avantage à s'éloigner le plus possible des obstacles visuels ou des endroits où les prédateurs (chasseurs) peuvent se cacher (e.g., fossés, bordures forestières) et

par conséquent, sélectionner des parcelles d'habitats présentant de faibles ratios bordures : surface. Finalement, la structure du paysage peut déterminer l'emplacement des sites de repos et par le fait même, affecter le paysage de la peur (Stankowich et Blumstein 2005). En effet, Brown (1989) montre que la distance aux terriers, lesquels agissent en tant que sanctuaires contre les prédateurs, est le principal facteur qui influence le paysage de la peur pour les rongeurs.

Le paysage de la peur peut avoir de fortes implications pour les animaux, notamment en ce qui concerne leur utilisation des habitats d'alimentation et leur quête alimentaire qui seront modulées par l'utilisation de comportements anti-prédateurs (Brown *et al* 1999). À ce titre, Schmitz *et al* (2004) définissent les stratégies anti-prédatrices comme « tout comportement visant à éviter la prédation ou à diminuer le risque de prédation ». Par exemple, un risque de prédation plus élevé peut diminuer l'utilisation de certains habitats plus risqués (Brown 1989 ; Stankowich et Blumstein 2005 ; Matassa et Trussel 2011), voire mener à l'abandon complet de certains secteurs (Matassa et Trussel 2011), et modifier les stratégies de migration (Lank *et al* 2003 ; Ydenberg *et al* 2004 ; Hope *et al* 2011). Ceci pourrait impliquer que certaines parcelles d'habitats de bonne qualité pourraient être moins disponibles et ainsi augmenter la pression sur les autres parcelles. Par exemple, si le risque de prédation diminue l'accès à certains champs pour des Grandes Oies des neiges, celui-ci pourrait contribuer aux dommages agricoles causé par cette espèce dans d'autres secteurs. De plus, les oies se déplacent davantage lorsqu'elles sont dérangées (Béchet *et al* 2003). On peut alors supposer qu'une pression de chasse (risque de prédation) uniformément élevée dans le paysage contribuerait à la surdispersion des oies. En lien avec ceci, Merkens *et al* (2012) proposent de laisser disponibles des champs riches en nourriture et sans chasse pour y attirer les oies afin de diminuer les dommages dans des champs d'intérêt (e.g., cultures fourragères). Finalement, le risque de prédation peut aussi avoir des effets sur les budgets d'activité et diminuer de façon importante le taux d'alimentation des individus (Stankowich et Blumstein 2005). La cause de ce changement est qu'un individu qui ne modifie pas son utilisation des habitats doit

compenser la hausse du risque de prédation par une hausse du taux de vigilance (Brown *et al* 1999).

L'ensemble de ces changements sur le comportement de quête alimentaire n'est pas sans effet sur la condition corporelle des individus. Par exemple, Ydenberg *et al* (2002) proposent que la cause de la baisse de masse corporelle du Bécasseau d'Alaska sur certaines haltes migratoires depuis quelques années s'explique par une augmentation du risque de prédation provenant du retour en abondance du Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). Aussi, Mainguy *et al* (2002) montrent que les Grandes Oies des neiges ont vu leur condition corporelle diminuée à leur arrivée en Arctique suite à l'instauration d'une chasse printanière. On peut donc supposer que la chasse a un effet indirect sur ces oiseaux.

En résumé, le paysage de la peur varie dans le temps. De plus, plusieurs facteurs biologiques et physiques peuvent affecter le risque de prédation. Pour terminer, le risque de prédation peut avoir des impacts importants sur l'accessibilité aux ressources et l'alimentation des animaux.

### 1.3. Modèle d'étude

La Grande Oie des neiges est un oiseau migrateur herbivore faisant partie de la famille des anatidés. Tel que décrit dans Gauthier *et al* (2005), la Grande Oie des neiges hiverne sur la côte Est des États-Unis, principalement dans les états de la Virginie, de la Caroline du Nord, du Delaware, du New Jersey et de la Pennsylvanie. Vers la mi-mars, les oies quittent les aires d'hivernage pour un voyage d'environ 4 000 km pour se rendre en Arctique canadien afin de s'y reproduire dans la toundra (Johansen *et al* 2012). La colonie de Grande Oie des neiges la plus importante se situe sur l'Île Bylot (72° à 74° N, 75° à 82° O), où environ 15% des couples

reproducteurs (i.e., 35 000 couples) nichent (Gauthier *et al* 2005). Les autres colonies sont dispersées dans l'Est de l'Arctique canadien (Mowbray *et al* 2000). Au mois d'août, les adultes accompagnés de leurs juvéniles quittent l'Arctique pour redescendre vers les aires d'hivernages (Johansen *et al* 2012). Durant les deux migrations, la principale halte migratoire se situe dans les Basses-Terres-du-Saint-Laurent, où les oies suivront le fleuve Saint-Laurent et ses affluents, vers le nord-est au printemps ou vers le sud-ouest en automne, et ce afin de refaire leurs réserves énergétiques en se nourrissant à proximité des sites de repos (Béchet *et al* 2003). Les deux arrêts (printemps et automne) s'étirent sur une période d'environ sept semaines chacune (Johansen *et al* 2012). La Figure 3, provenant du Projet Île Bylot du Centre d'étude Nordique, illustre la distribution de la Grande Oie des neiges en Amérique du Nord, durant l'hiver, la migration et la reproduction.



**Figure 3 : Distribution de la Grande Oie des neiges en Amérique du Nord. Tiré du Centre d'Étude Nordique 2016**

Lors de son passage au Québec, la Grande Oie des neiges se retrouve maintenant tout le long du fleuve Saint-Laurent et de son estuaire entre Salaberry-de-Valleyfield et la Gaspésie/Côte-Nord (Johansen *et al* 2012 ; Sullivan *et al* 2009). De plus, elle fréquente en grands nombres les régions de la Montérégie, aux environs du lac Champlain et de la rivière Richelieu, le Centre-du-Québec, l'Estrie et Chaudière-Appalaches (Sullivan *et al* 2009). En automne, les oies utilisent davantage les régions situées au sud du fleuve Saint-Laurent, où les petits lacs et réservoirs servent de sites de repos (Olson 2001 ; Béchet *et al* 2004b). Au printemps, par contre, elles utilisent davantage les régions adjacentes au fleuve Saint-Laurent, puisque la plupart des lacs et réservoirs sont encore gelés lors de leur passage (Béchet *et al* 2004b) et car les champs de foin sont plus abondants près du fleuve (Béchet *et al* 2003).

Considérant que mon projet d'étude porte entre autres sur l'utilisation des habitats lors des haltes migratoires au sein des Basses-Terres-du-Saint-Laurent, les prochains points traiteront uniquement de la biologie de la Grande Oie des neiges dans ce secteur. Lors de ces deux arrêts, les oies se nourrissent dans les marais à Scirpe d'Amérique (*Schoenoplectus americanus* Pers.) situés sur les berges du fleuve et de l'estuaire du Saint-Laurent (Giroux et Bédard 1987). Les oies vont aussi se nourrir dans les champs agricoles, où elles consomment principalement des grains de maïs, le foin et autres petites céréales (avoine, orge ou blé) (Béchet *et al* 2003). Par contre, les oies se nourriront très peu de soja, car celui-ci est peu digeste pour les anatidés et se dégrade plus rapidement dans les champs, particulièrement en hiver (Krapu *et al* 2004). En ce qui a trait à la prédation, Béchet *et al* (2003) mentionnent que l'humain est le seul prédateur significatif pour la Grande Oie des neiges en migration. En effet, la chasse serait responsable d'au moins 46% du taux de mortalité (ca. 9% de la population par année) chez cette espèce ; la mortalité restante (54%, ca. 10% de la population) serait principalement reliés à la prédation en Arctique et à la mort par causes naturelles autres que la prédation (Gauthier *et al* 2001).

J'ai choisi la Grande Oie des neiges comme modèle d'étude et ce, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, c'est une espèce surabondante (Anonyme 2013) qui cause des dommages importants aux cultures (environ 1.1 million \$ en 2015 au Québec ; moyenne de 1 646 229\$ ± 800 000\$ dans les 6 dernières années ; Financière agricole du Québec 2015). Ensuite, puisque l'espèce est très abondante, les possibilités d'observations sont fréquentes dans la plupart des régions qu'elle utilise au Québec. De plus, la Grande Oie des neiges se retrouve sur une grande partie du Sud du Québec qui est hétérogène au niveau de l'agriculture et des pressions de chasse (Bélanger et Grenier 2002 ; Jobin *et al* 2013). Finalement, considérant la morphologie des anatidés, les comportements anti-prédateurs sont facilement observables. En effet la position de vigilance est facilement discernable en observant la position de la tête par rapport au corps (Lazarus 1978).

**Tableau 1 : Dates importantes en ce qui a trait à la gestion de la Grande Oie des neiges**

Auteurs	Dates	Intérêts
Bédard <i>et al</i> (1986)	Avant 1980	Début des études sur les dommages aux cultures causés par la Grande Oie des neiges.
Bédard <i>et al</i> (1986); Béchet <i>et al</i> (2004b)	1980-1990	Expansion de l'habitat de la Grande Oie des neiges vers les terres agricoles (principalement en automne) au Québec.
Bélanger et Lefebvre (2006)	1999	Légalisation de la chasse à l'approche (abolition de la « loi des 12 appelants »).
Béchet <i>et al</i> (2003)	1999	Instauration de la chasse printanière pour stabiliser la population de Grande Oie des neiges et diminuer les dommages aux cultures.
Johansen <i>et al</i> (2012)	2000-2012	Utilisation de plus en plus importante des terres agricoles par la Grande Oie des neiges lors de ses haltes migratoires.

Au début des années 1900, la population de la Grande Oie des neiges était très faible (i.e., 3 000 individus ; Environnement Canada 2005). Pour protéger cette population, les gestionnaires américains et canadiens ont établi un réseau de sanctuaires dans l'estuaire du Saint-Laurent et dans les aires d'hivernages. Suite à cette mesure, une première croissance de

la population a eu lieu (Environnement Canada 2005). Avec cette hausse de la taille de la population, la compétition dans les marais à scirpes a augmenté et a probablement contribué au fait que la Grande Oie des neiges s'est déplacée vers les champs agricoles pour se nourrir (Tableau 1). Ce changement d'utilisation des habitats et de diète ont entraîné une deuxième hausse de population, cette fois de façon exponentielle (Gauthier *et al* 2005). Les effectifs de la population de Grande Oie des neiges ont alors atteint des niveaux assez importants pour préoccuper les gestionnaires et les scientifiques du fait qu'elle cause d'importants dommages aux récoltes et parce qu'on craint qu'elle ne dégrade les écosystèmes qu'elle utilise pour la reproduction (Anonyme 2013). Des mesures de chasse de contrôle furent ainsi implantées : chasse printanière (en plus de celle de l'automne), utilisation d'appeaux électroniques et retrait d'un règlement obligeant les chasseurs à chasser dans un champ en posant des appelants avant que les oies n'arrivent (Tableau 1). Il était alors en effet interdit de chasser les oies à l'approche ; une technique de chasse via laquelle les chasseurs utilisent des éléments du paysage pour s'approcher d'un groupe d'oies. Depuis l'abolition de ce règlement, la chasse à l'oie est devenue une activité plus abordable et plus populaire avec pour conséquence que les oies se font déranger plus fréquemment lorsqu'elles se nourrissent dans les champs (Bélanger et Lefebvre 2006 ; voir Tableau 1).

Malgré l'instauration de mesures spéciales de conservation (chasse printanière, chasse à l'approche, appeau électronique, libéralisation des quotas), la taille de la population de la Grande Oie des neiges est encore loin de l'objectif visé par les gestionnaires (i.e., 500 000 à 700 000 oies ; Bélanger et Lefebvre 2006). De plus, les dommages agricoles sont en constante augmentation et ont atteint des sommets dans les dernières années (Anonyme 2013).

Tel que mentionné précédemment, les oies se nourrissent de plus en plus dans les champs agricoles (Bédard *et al* 1986 ; Béchet *et al* 2004b ; Johansen *et al* 2012). Généralement, les oies complètent deux voyages par jour vers les champs pour s'alimenter, un premier en avant-midi et un deuxième vers la fin de l'après-midi (Béchet *et al* 2003 ; Krapu *et al* 1995 ; Pearse

*et al* 2013). Les principaux champs visités, lorsque disponibles, sont les champs de maïs, les champs de foin et ensuite les champs de céréales, tels que le blé, l'orge ou l'avoine (Gauthier *et al* 2005). Le maïs est très riche en énergie et très digeste pour l'Oie des neiges (Alisauskas et Ankney 1992), ce qui en fait une ressource de grande qualité. En plus d'utiliser les champs agricoles pour son alimentation, la Grande Oie des neiges se nourrit également de rhizomes de Scirpe d'Amérique et d'autres plantes aquatiques (Gauthier *et al* 2005). Par contre, avec la croissance importante de la population, les marais à scirpes de l'estuaire du Saint-Laurent ne peuvent plus supporter le broutage (Bélanger et Bédard 1995). Ceci crée une compétition importante pour la nourriture sur les sites de repos de l'estuaire du Saint-Laurent et c'est ce qui a probablement poussé les oies à utiliser les champs agricoles pour se nourrir (Gauthier *et al* 2005). Or, ce nouvel attrait pour les terres agricoles s'est aussi transmis aux chasseurs, amenant ainsi une hausse du dérangement des oies en alimentation. Une des hypothèses pour limiter les dommages agricoles pourrait donc être d'utiliser cette hausse de dérangement ou encore, de risque de prédation, pour éloigner la Grande Oie des neiges des champs agricoles à préserver.

#### **1.4. Pertinence, objectifs et hypothèses**

L'objectif général de mon projet vise à déterminer si la Grande Oie des neiges subit un risque de prédation qui varie dans l'espace et dans le temps lors de son transit dans le Sud du Québec et ce, afin d'évaluer la pertinence du concept de paysage de la peur pour l'élaboration de stratégies de gestion de la population surabondante de cette espèce. Plus spécifiquement mon objectif est de quantifier comment la perception du risque de prédation par la Grande Oie des neiges varie en fonction de différents éléments des paysages agricoles visités par les oies et ce, par le biais du positionnement et du taux de vigilance des individus dans les champs agricoles. En effet, des éléments paysagers tels que les bordures de forêt, les fossés, les routes et les bâtiments pourraient dissimuler des chasseurs et être ainsi associés à un plus grand risque de



prédation. De plus, je veux quantifier si la réponse des oies face au risque de prédation varie selon les contraintes énergétiques et temporelles auxquelles elles doivent faire face lors de leurs haltes migratoires. À ce titre, je vise à mesurer l'effet du type de cultures et du niveau de compétition intraspécifique au sein des sites d'alimentation et ce, durant les deux migrations.

Ma première hypothèse est la suivante : la Grande Oie des neiges subit des effets indirects de la chasse dans son utilisation des habitats et son budget d'activité et modifie ces comportements en conséquence. À ce titre, je prédis que les oies prennent moins de risques quand elles s'alimentent dans des cultures présentant une faible valeur en énergie ou en protéines. On pourrait s'attendre, par exemple, à ce que les oies se tiennent à une plus grande distance des éléments paysagers risqués lorsqu'elles s'alimentent dans des champs de petites céréales, de soya, ou de labours par rapport au maïs et au foin. Par ailleurs, je prédis que les oies prennent plus de risques pour s'alimenter si la compétition pour les ressources ou les contraintes temporelles de la migration sont plus importantes. Dans un tel cas, on pourrait par exemple s'attendre à ce que les oies prennent plus de risques au printemps qu'à l'automne. Finalement, je pose l'hypothèse que les oies perçoivent un risque de prédation différentiel selon le type d'éléments paysagers pouvant abriter des chasseurs qui les entourent et selon la distance qui les sépare de ces éléments. À ce titre, on pourrait s'attendre, par exemple, à ce que les éléments paysagers les plus risqués seront, en ordre décroissant, les bordures de forêt, les fossés, les routes et les bâtiments.

Mon projet de maîtrise est important pour plusieurs raisons. Premièrement, il quantifie les effets indirects de la chasse en matière d'utilisation de l'habitat et du budget d'activité d'une espèce gibier jugée surabondante et qui cause des dommages agricoles importants. Ces mesures pourraient, entre autres, aider à la gestion des espèces gibiers par la prise en compte de l'écologie de la peur dans les analyses des impacts de la chasse tant sportive que de contrôle. Deuxièmement, mon projet apporte des connaissances dans la dynamique des paysages agricoles et comment l'homme peut indirectement affecter les espèces via

l'aménagement de ces paysages. Enfin, mon projet apporte aussi des connaissances fondamentales sur les compromis que doivent faire les oiseaux migrateurs lors de leur quête alimentaire en présence de variations spatiotemporelles tant au niveau de la disponibilité et de la qualité des ressources que du risque de prédation.

## CHAPITRE 2

### **BEHAVIORAL RESPONSES OF MIGRATING GREATER SNOW GEESE TO PREDATION RISK WHEN FORAGING IN AGRICULTURAL LANDSCAPES**

#### DESCRIPTION DE L'ARTICLE ET CONTRIBUTIONS :

L'étude suivante a pour objectif de quantifier les variations du risque de prédation dans l'espace et le temps chez la Grande Oie des neiges en alimentation au cours de ses migrations. Plus précisément, cette étude porte sur les effets de différents éléments paysagers pouvant être associés à la présence de chasseurs sur le taux de vigilance et le positionnement des oies en alimentation dans des champs agricoles. Considérant que je suis le principal responsable de la récolte des données, de l'élaboration des bases de données, de l'analyse de ces données, de l'interprétation des résultats et de la rédaction de l'ébauche de cet article, je suis premier auteur de cet article. Pour son rôle de supervision pour la quête et l'analyse des données, au niveau de l'interprétation des résultats et de la correction et la rédaction de cet article, Marc Bélisle est le deuxième et seul co-auteur de cet article. L'article qui suit sera soumis au périodique scientifique *The Condor*.

## 2.1. Abstract

After more than 50 years of intensive agricultural practices, some species have become overabundant and now cause crop and ecosystem damages. Management policies have so far generally failed to remedy this problem. Here we assess whether the landscape of fear concept could be used as a management tool for migrating Greater Snow Geese. For this, we quantified the fear (predation risk) perceived by geese foraging in agricultural fields based on their vigilance rate and the distance they kept with respect to different landscape elements used by hunters. Field observations were made in spring (2014 and 2015) and fall (2014) in the St. Lawrence lowlands, Quebec, Canada, a major stopover for Snow Geese. Vigilance rate and distance to landscape elements were measured for 317 25-m<sup>2</sup> focal zones within 140 flocks. In spring, geese were less vigilant in soy and cereal fields than in corn fields. Vigilance decreased with the density of geese in the focal zone and dropped by 57% in hunting sanctuaries. In fall, vigilance increased when the focal zone showed a decreasing geese density, was at the edge of the flock, or when it was closer to a ditch or road. The distance that geese kept relative to risky landscape elements in spring, was lower in hunting sanctuaries as well as in corn fields compared to in soy or small cereal fields. Geese also kept themselves farther from forest edges than either buildings, roads or ditches. In fall, geese also kept farther from forest edges than any other risky landscape element in addition of maintaining a greater distance to these features when foraging in large flocks. When pooling spring and fall data, Greater Snow Geese clearly avoided forest edges, but showed no avoidance or attraction toward other risky landscape elements. The seasonal patterns we observed likely stem from the combined fact that spring migrating geese are under greater time constraints than in fall, as they must accumulate energy reserves and reach their Arctic breeding grounds rapidly, and are less likely to be accompanied by juveniles. Overall, our results suggest that the landscape of fear of migrating Greater Snow Geese is partly driven by the distribution of forest edges and that implementing forested hedgerows in strategic areas could alter the habitat use of this overabundant species.

## 2.2. Introduction

Predation and its indirect effects through the risk it imposes are major selective forces that drive the behavior of prey species (Lima 1998, Brown *et al* 1999, Stankowich and Blumstein 2005). Indeed, predation risk has been found to affect many behavioral aspects, such as time budgeting (Caraco *et al* 1980), energy reserve management (McNamara *et al* 2005), foraging strategy and performance (Brown & Kotler 2004), movement (Fortin *et al* 2005), habitat use (Werner *et al* 1983), and migration route and phenology (Hope *et al* 2011), all of which have an important bearing on the survival and reproductive success of individuals. For instance, Brown (1989) experimentally found that three species of rodents (*Perognathus amplus*, *Dipodomys merriami*, and *Spermophilus tereticaudus*) modulate their foraging behavior as a function of the predations risk they perceive in the landscape. Specifically, they found that rodents left greater amounts of food in depletable patches located far from shelter against predators before they moved on. Greater giving-up densities in risky environments suggest that animals trade-off foraging costs and benefits, accepting to feed in risky patches only if they can experience high return rates (Brown & Kotler 2004). By measuring predation risk or anti-predator behavior (or correlates of these) at numerous locations of a landscape section within a given time period, one can define the landscape of fear experienced by an organism, which is a three (or four, if time is included) dimension vectorial representation of predation risk (Laundré *et al* 2010). Such a spatio-temporal representation of predation risk is thought to be key to address the causal paths that may occur among landscape structure (e.g., habitat), environmental conditions (e.g., weather), and the distribution of predators and their prey, and thereby habitat selection processes and the patterns they generate (Kotler & Brown 2007, Cresswell *et al* 2010, Laundré *et al* 2010).

Predation risk can be estimated directly through the likelihood that a prey be attacked (Cresswell *et al* 2010), or indirectly through the responses of potential prey or variables associated with attack rates or anti-predator behaviors. For example, while some studies used

the time spent in vigilance (Laundré *et al* 2001, Benhaïem *et al* 2008), others used cover proximity or density (Schmitz *et al* 1997, Ripple & Beschta 2003), food giving-up density (Morris & Davidson 2000, van der Merwe & Brown 2008), habitat use (Todd & Cowie 1990, Bonnot *et al* 2013), and measures of physiological / psychological stress (Clinchy *et al* 2013). Vigilance is one of the main and most studied anti-predator behaviors (Caro 2005). Its effect at preventing predation increases with group size, beyond and above the protection that the presence of others may convey through risk sharing (dilution), as well as confusing and deterring predators, because there are “more eyes” to detect danger (Caro 2005). These anti-predator advantages linked to social conditions have been used to explain why the time spent vigilant generally decreases with group size (Elgar 1989, Beauchamp 2008). Yet, vigilance is also used by organisms to monitor competitors (aggressive or not, Roberts 1996) and for detecting scrounging (kleptoparasitism) opportunities (Barta *et al* 2004). Moreover, it can vary with the group composition as exemplified by adults accompanied by juveniles which are more vigilant than lone ones (Jónsson & Afton 2009). Nevertheless, vigilance is likely a good proxy of the predation risk perceived by organisms given its high impact on survival and reproductive success (Watson *et al* 2007), partly because of the trade-off it can occasion with foraging time (Lima & Bednekoff 1999, Laundré *et al* 2001, Coolen & Giraldeau 2003, Benhaïem *et al* 2008).

The fact that non-lethal effects of predation determine where, when, and how individuals exploit the resources of their environment not only impinge on individual survival and reproductive output, but can affect the structure and dynamics of both populations and communities (Brown *et al* 1999, Kotler & Brown 2007, Creel & Christianson 2008, Zanette *et al* 2011, Suraci *et al* 2016). For instance, top-predators and the fear they impose can induce a trophic cascade that can alter the productivity and habitat use of their prey to the point that the composition and configuration of the landscape they inhabit is modified, which in turn affects the composition and interactions within ecological communities (Terborgh & Estes 2010, Suraci *et al* 2016). Such a cascade of events is often exemplified by the transformations that followed the reintroduction of gray wolves (*Canis lupus*) into Yellowstone National Park,

USA (e.g., Ripple and Beschta 2003; 2004; 2006, Fortin *et al* 2005, but see Ford & Goheen 2015). The far-reaching, non-lethal effects of predation led to the contention that fear could be used as a management tool to displace individuals from or into specific areas, control populations or restore “balance” among trophic levels (Creel & Christianson 2008, Terborgh & Estes 2010, Suraci *et al* 2016). For example, modulating sport hunting effort and the fear it causes in game species could be used to displace pest herbivorous species from specific agricultural areas (e.g., Benhaïem *et al* 2008, Stankowich 2008, Grignolio *et al* 2011). Similarly, modifying the structure of agricultural landscapes such that fields are surrounded by “predator / hunter cover” or planting valuable or grazing-sensitive crops in such risky areas may limit damages, especially if there are safer and less conflictual areas into which pest individuals can redistribute (e.g., Gill *et al* 1996, Gill & Sutherland 2000).

Waterfowls compose one group of species for which manipulating the landscape of fear may help mitigate the conflicts they have with humans. Indeed, many waterfowl species have benefitted from the abundance of high quality food brought by agricultural intensification and thereby increased their population levels to the point that many are now considered overabundant in certain areas because of the damage they cause to agricultural productions or ecosystems (Ankney 1996). One such species is the North American Arctic breeding Greater Snow Goose (*Chen caerulescens atlantica*). The large-scale conversion of forage crops and pastures associated with dairy farming into intensive productions of corn and other cereals in the St. Lawrence Lowlands of Québec, Canada (Bélanger & Grenier 2002), coincided with both a greater use of agricultural lands by the Greater Snow Goose during spring and fall migrations and an exponential growth of its population from ca. 200,000 birds in the mid-1980s to ca. 1 million birds in the early 2000s (Béchet *et al* 2004b, Gauthier *et al* 2005). Given concerns with respect to the degradation of natural habitats due to overgrazing and crop damages (mainly through the uprooting of seedlings; Bédard *et al* 1986), a series of conservation measures were undertaken to reduce these negative impacts and control or reduce the Greater Snow Goose population (e.g., establishment of a spring hunt, liberalization of hunting regulations, scaring; Gauthier *et al* 2005). Despite those measures, the goose

population and the amount of crop damages it occasions (ca. 1 million Canadian dollars per year since the late 1990s in Québec) remain relatively stable over the years (Anonymous 2013). Moreover, the disturbance created by the new hunting practices and scaring program appears to have led to a wider and potentially less predictive distribution of geese among agricultural areas of Southern Québec (Béchet *et al* 2003). Given that human hunters are the only prevalent predators of the Greater Snow Goose outside the breeding season (Béchet *et al* 2003, Gauthier *et al* 2005) and that these appear to be decreasing in numbers, wildlife managers are actively searching for new ways to control this species or its negative impacts (Anonymous 2013).

Because habitat selection processes likely operate at different levels of a hierarchy of spatial scales (Johnson 1980, Kotliar & Wiens 1990), it is legitimate to hypothesize that the landscape of fear influences habitat selection differently and to different extents across spatial scales. Here we assess the non-lethal effects of hunting on the vigilance and positioning of migrating Greater Snow Geese once they have opted to forage in a specific agricultural field. Specifically, we quantify the effects of the proximity to four different landscape elements that geese may associate to the presence of hunters, namely forest edges, ditches, roads, and buildings. Indeed, hunters use primarily forest edges and ditches to place their hides and to conceal themselves while approaching geese flocks. Although hunters are not allowed to shoot closer than a 100 m or more from any road or building (depending on regulations that vary across municipalities), these landscape elements are nevertheless the source of hunters and other human disturbances. Hypothesizing that foraging geese respond to predation risk by modulating their level of vigilance and their position with respect to risky areas (Cresswell *et al* 2010), we predict that geese will be more vigilant closer to risky landscape elements and that they will avoid these elements as permitted by the surrounding landscape structure. We also predict that these effects should decrease if the geese can position themselves beyond the hunters' range of action (ca. 50 m). We also hypothesize that geese can assess the level of predation risk posed by different landscape elements as well as recognize when such elements pose no to very low threat. Hence, we predict that geese will show an increasing fear as they



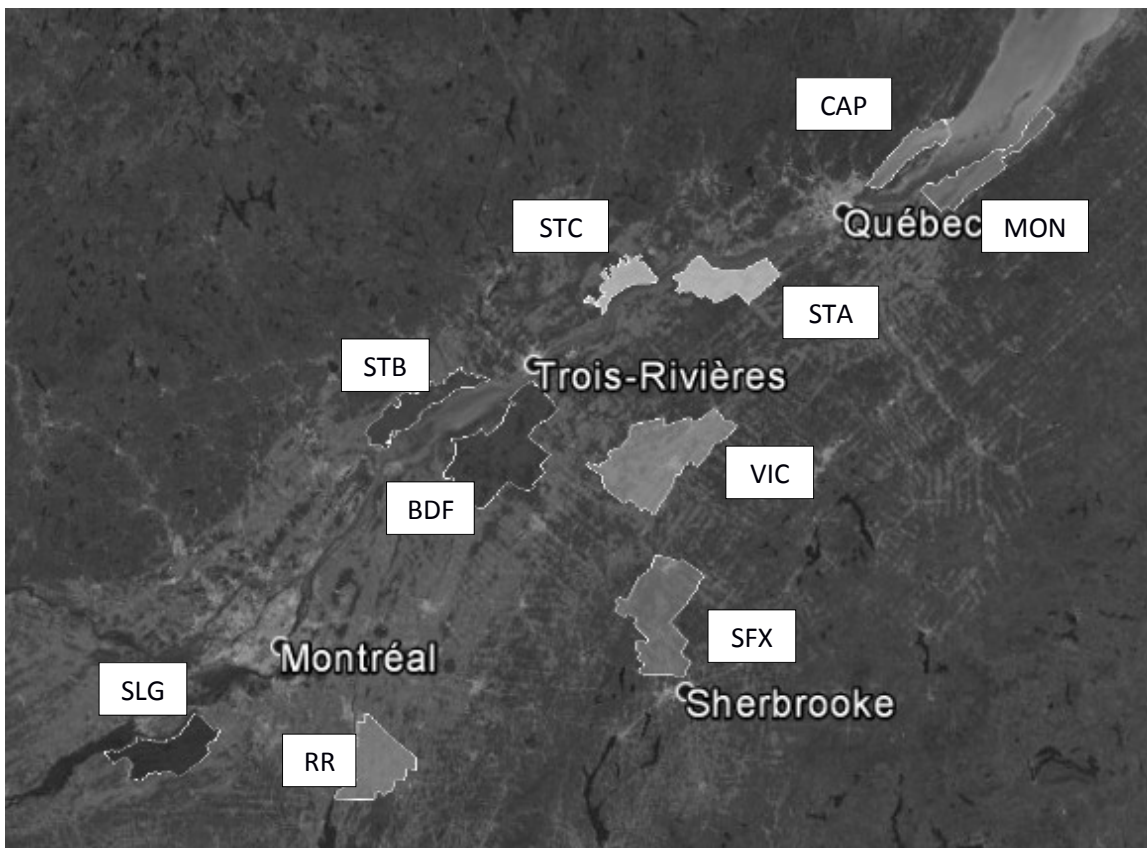
face roads, buildings, ditches, and forest edges. In addition, we predict that geese should show reduced fear when foraging in areas where hunting is not allowed (e.g., wildlife sanctuaries or conservation areas). Quantifying non-lethal effects of hunting on foraging Greater Snow Geese will help assess the potential of using hunting or agricultural landscape management to manipulate the landscape of fear of this overabundant species in order to limit the crop damage it causes.

## **2.3. Methods**

### **2.3.1. Study area and periods**

We searched for flocks of foraging Greater Snow Geese by travelling along farm roads of the St. Lawrence River Lowlands, Québec, Canada, during both the spring and fall migration. The St. Lawrence River Lowlands contain most of the agricultural lands found in Québec and encompass the main stopover areas used by Greater Snow Geese during both seasonal migrations. Our study area stretched from Sainte-Barbe (45°09'N, 74°11'W) in the south-west to L'Islet (47°06'N, 70°21'W) in the north-east, covering roughly 30,000 km<sup>2</sup>. We delineated 10 regions into which we concentrated our sampling effort based on their agricultural profile, relative hunting pressure, and time of use by geese with respect to migration phenology (Tableau 2, Figure 4). All regions contained at least one roosting site used by at least 20,000 geese during most of at least one seasonal migration. In spring, we visited the regions of Saint-Louis-de-Gonzague (SLG; 45°12'N, 74°07'W), Richelieu River (RR; 45°08'N, 73°14'W), Baie-du-Febvre (BDF; 46°08'N, 72°43'W), Saint-Barthélémy (STB; 46°15'N, 72°57'W), Sainte-Anne-de-la-Pérade (STA; 46°36'N, 72°13'W), Sainte-Croix (STC; 46°35'N, 71°47'W), Cap Tourmente (CAP; 47°03'N, 70°48'W), and Montmagny (MON; 46°57'N, 70°34'W). In fall, we visited Cap Tourmente, Montmagny, Victoriaville (VIC; 46°04'N,

71°58'W), and Saint-François-Xavier-de-Brompton (SFX; 45°32'N, 72°02'W). Beside CAP and MON, the remaining eight regions were not visited in both seasons because geese follow different seasonal migration routes (Olson 2001). In spring, geese arrive first in SLG and RR, then stop in BDF and STB, before moving to STC and STA and then to CAP and MON, and finally from there to the Arctic where they breed. In fall, geese first stop in the Lac St-Jean agricultural area (ca. 150 km north of our study area), then to CAP and MON, before moving to VIC and SFX. From there some will go to RR, but most will continue to the North-East Atlantic Coast, USA, where they spend the winter.



**Figure 4 : Location of the regions (shaded polygons) visited for observing Greater Snow Geese flocks. See Table 2 for region acronyms and details. Modified from Google Earth 2015**

**Tableau 2: Composition of agricultural lands<sup>a</sup>, estimated hunting pressure, and sampling effort<sup>b</sup> for the different regions<sup>c</sup> we visited when searching for foraging Greater Snow Geese flocks**

Region <sup>c</sup>	Season (Spring / Fall)	Corn	Soybean	Hay	Other small cereals	Mean ( $\pm$ SD) daily encounters with hunters	Number of days spent in this region	Number of sampled flocks	Number of focal zones
SLG (MTR)	S	49.00	26.9	6.3	2.3	2.0 $\pm$ 0.6	5	18	42
RR (MTR)	S	46.5	27.9	10.6	2.1	1.4 $\pm$ 1.1	6	8	17
BDF (LSP)	S	42.8	30.2	10.4	5.5	2.3 $\pm$ 2.1	17	38	86
STB (LSP)	S	34.7	36.4	8.1	6.4	2.1 $\pm$ 2.0	8	19	37
STA (QUE)	S	23.1	24.8	20.1	7.8	0.50 $\pm$ 0.58	4	4	9
STC (QUE)	S	21.3	22.7	22.2	12.6	0.13 $\pm$ 0.35	8	9	18
CAP (ESTU)	SF	7.0	12.1	21.3	21.6	3.0 $\pm$ 2.1	7	14	44
MON (ESTU)	SF	11.9	18.2	32.8	12.9	3.1 $\pm$ 2.1	10	10	23
VIC	F	22.8	20.0	20.3	8.1	1.5 $\pm$ 2.1	10	15	24
SFX	F	9.8	14.6	24.3	5.2	0.5 $\pm$ 0.6	7	5	17

<sup>a</sup> Land cover proportions are for 2014 (Financière Agricole du Québec 2014).

<sup>b</sup> Sampling effort is defined in terms of the number of foraging geese flocks sampled and the number of focal zones (within flocks) in which individual vigilance was estimated.

<sup>c</sup> SLG: Saint-Louis-de-Gonzague; RR: Richelieu River; BDF: Baie-du-Febvre; STB: Saint-Barthélémy; CAP: Cap Tourmente; MON: Montmagny; VIC: Victoriaville; SFX: Saint-François-Xavier-de-Brompton. Reclassified regions are in brackets. MTR : Montérégie, LSP : Lac Saint-Pierre, QUE : Québec, ESTU : Estuary.

The study area is characterized by a gradient of agricultural intensification ranging from intensive cash crop production (mainly corn and soybean) in the South-West to small, extensive dairy farms (hay and small grains) in the North-East; the center being home to large dairy farm operations (hay and corn) (Tableau 2) The most intensively cultivated areas are

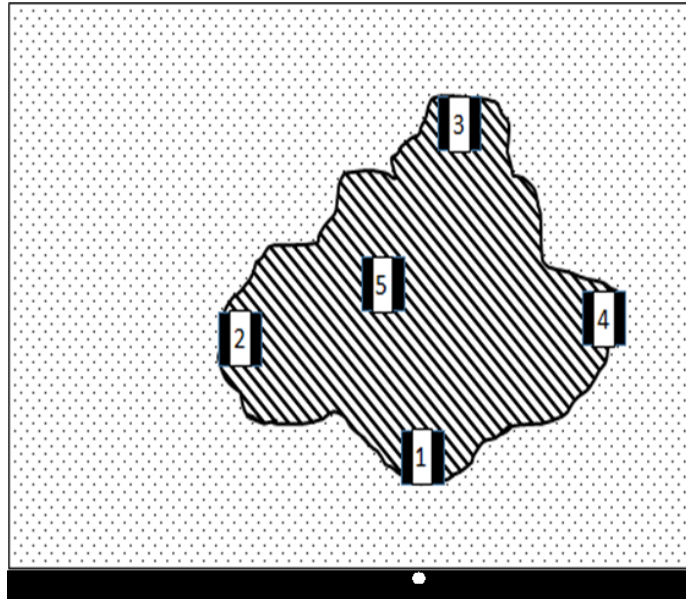
also the ones presenting the greatest levels of forest loss and fragmentation (Bélanger & Grenier 2002). Hunting pressure is also “notoriously” heterogeneous within the study area, likely because of differences in both geese and hunter abundance, in the spatio-temporal predictability of geese aggregations, as well as in the social acceptability of hunting, and thereby, in the ease of access of agricultural fields by hunters. We roughly estimated the hunting pressure in the different regions we visited based on the number of hunters seen when searching for flocks of foraging geese (Tableau 2).

We conducted field work in spring 2014 (2 April-19 May), fall 2014 (11 October-25 November), and spring 2015 (31 March-19 May). Our observations took place between 1.7 h and 15.6 h after sunrise, and lasted 7.3 h per day on average. We started visiting a region when its main roosting site contained > 5,000 geese based on eBird (Sullivan *et al* 2009) records or on personal communications by local ornithologists and hunters. We used such a threshold in order to optimize our searching efforts. Once we started to visit a region, we covered the area systematically up to 30 km from known roosting sites while looking for the presence of hunters and geese flocks in agricultural fields.

### **2.3.2. Data collection**

We assessed the response of foraging Greater Snow Geese to predation risk by measuring their vigilance rate and the distance they maintained with respect to specific landscape elements. We did so using two hierarchical sampling units: flocks and 25-m<sup>2</sup> focal zones (5 m X 5 m) contained within flocks, as in Carbone *et al* (2003). A flock was *a priori* defined as an aggregation of foraging geese in which each individual was no further than 100 m from another individual. Upon encounter with a flock, we first parked our vehicle sufficiently far (> 250 m) from it to limit disturbance. We then determined 5 focal zones within the flock: 6

o'clock (nearest point to the observer), 9 o'clock, 12 o'clock, 3 o'clock, and one haphazardly chosen point in the center part of the flock (respectively numbered 1 to 5 in Figure 5). The center part of the flock consisted in the area located  $\approx$  10 m from the flock edge to limit edge effects (Carbone *et al* 2003; Elgar 1989; Inglis & Lazarus 1981). A flock and a focal zone needed to contain at least 10 and 2 geese to be registered, respectively, and the distance between the focal zone and the observer needed to be closer than 450 m to ensure proper data collection. We immediately drew a sketch delineating the position of the flock edges and focal zones with respect to surrounding topographical features with the help of a compass and a laser range finder (Bushnell Yardage Pro 1000). Knowing the geographical position of the observer (as determined by a GPS), we were eventually able to reproduce the sketch within a GIS using ArcGIS 10 (ESRI 2011). The sketch was also reproduced in Google Earth (Google Earth 2015) in order to estimate the distance of each focal zone with respect to the nearest forest edge, ditch, road or building. The sketch completed, we took 6 pictures (1-2 sec apart) of each focal zone in random order using a digital camera (Nikon D-3200) mounted on a spotting scope (Vortex Viper HD, 15-60X). We could not photograph all of the focal zones of most flocks because of distance, field topography, or because the geese flew off after being disturbed (generally) by hunters, farmers or low flying planes (Tableau 2).



**Figure 5: Location of focal zones (solid black squares) within flocks of Greater Snow Geese (cross hatched area) foraging in agricultural fields (dotted rectangle)**  
The black bar depicts the road and the white dot within it, the observer. Positions of the focal zones, zone 1: 6:00, zone 2: 9:00, zone 3: 12:00, zone 4: 3:00 and zone 5: center.

For each flock, we then proceeded to note variables that may affect directly or indirectly the vigilance and positioning of geese foraging in agricultural fields. These included the date, time of day, region (Tableau 2), whether the flock was located within an area where hunting was prohibited (hereafter referred to as a sanctuary), the type of crop on which geese were foraging [i.e., grain corn, silage corn, soybean, other small cereals (e.g., wheat, oat, barley), hay (e.g., clover, alfalfa, grass fodder or pasture)], whether the field was ploughed or not, the number of geese in the flock, and the number of geese flying within 500 m of the flock. Back in the lab, we used the clearest picture of each focal zone for analysis. If two pictures were of equal quality, we chose the one that was taken first. Based on geese body lengths, we first delineated a 5 m X 5 m square (the proper focal zone) centered on the center point of the picture. We then counted the number of adults and juveniles included in that focal zone based on plumage (Mowbray *et al* 2000). These numbers allowed us to estimate geese density and the proportion

of juveniles. We finally estimated the proportion of time that a goose allocated to vigilance (hereafter referred to as vigilance rate) by measuring the proportion of individuals in the focal zone that were vigilant (i.e., via “scan sampling”; Martin and Bateson 2007). A goose was considered vigilant when its head was above the horizontal line formed by its back (Lazarus 1978) and if its beak was not tucked into its back feathers as in a sleeping position. Otherwise, the goose was considered as non-vigilant.

### 2.3.3. Statistical analyses

Because migration phenology, individual and familial state, experience and motivation, as well as environmental conditions, can differ strongly between fall and spring (Olson 2001), we decided to analyze the data pertaining to these two seasons separately, yet using the same model selection and multimodel inference processes. First, we modeled vigilance rate using generalized linear mixed models with a logit link function and binomial error structure. We included Julian date as a random factor because several vigilance rates were estimated on a given day that may have presented specific conditions that affected the geese but that we failed to measure (e.g., with respect to weather or migration phenology). We also attempted to include flock ID as a random factor (with or without Julian date) because vigilance rate was measured in different focal zones within each flock, but models failed to converge, likely because the numbers of focal zones per flock were too low and variable ( $2.3 \pm 1.1$  focal zones per flock ( $\pm$  SD),  $n = 140$  flocks; Bolker *et al.* 2008). Second, we modeled the distance to the nearest landscape element that may pose a threat to geese (i.e., forest edge, ditch, road, and building). For this, we used linear mixed models that included Julian date and focal zone ID as random factors. Focal zone ID was here included because a distance to each of the four landscape elements was measured for each focal zone of a given flock. Again, we attempted to include flock ID as a random factor but models failed to converge.

We established for each response variable a set of models which we compared to assess the evidence supporting our predictions and this, based on the second-order Akaike information criterion (AICc) following Burnham & Anderson (2002). Both sets of models included a null (intercept only) model as well as a series of models composed of different combinations of groups of variables associated with particular aspects of the ecology of Greater Snow Geese (Tableau 3 and 4). The first group (Predation) included variables directly related to the landscape of fear, namely the distance to each type of risky landscape elements (forest edge, ditch, road or building) when modeling vigilance rate and the nature of those elements when modeling the distance to these elements. The second group (Habitat) included variables associated with the foraging habitat, including its location: crop type and whether the focal zone was located on the edge or in the center of the flock. Geese may be more or less vigilant given the profitability of the crop type on which they forage, as these may differ in various aspects, such as food item abundance, distribution, and energy content, searching and handling methods, or scrounging opportunities (Krapu *et al* 1995; Béchet *et al* 2004a). Crop type may also affect visibility, and therefore the detection of competitors, predators, and scrounging opportunities (Watson *et al* 2007). Beside affecting predation risk, which is likely to be higher on the edge of flocks (Hamilton 1971, Fernandez-Juricic & Beauchamp 2008, Cresswell *et al* 2010), being at the margin or center of flocks may also be linked to habitat as food depletion can be higher in the center (Morrell & Romey 2008). The third group (Behavior) included variables mostly linked to social behavior. Time of day was used as a proxy of the level of food deprivation experienced by individuals (higher in the morning). The number of geese in the flock was included as a key determinant of both predation risk and social foraging dynamics (Elgar 1989, Beauchamp 2008, Giraldeau and Caraco 2000). Geese density (the number of geese within a focal zone) was included in addition to flock size as it was found that neighboring conspecifics are mainly responsible for group size effects on vigilance and foraging (Cresswell *et al* 2004, Fernandez-Juricic *et al.* 2007). The number of flying geese within 500 m of the flock was considered as we observed that foraging geese increased their vigilance towards flying geese. Lastly, we included the proportion of juveniles in the focal zone as geese accompanied by their young are known to be more vigilant than adults without young (Jonsson & Afton 2009).



To the above variable categories, we added in some models either the region in which the flock was observed or whether the geese were observed within a sanctuary or not. While the former served as a proxy of the migration phase, and thereby of the state of individuals, as well as of the regional availability of crop types and hunting pressure (Tableau 2), the latter served as a proxy of hunting pressure. We could not include both variables in the same model as 70% of the sanctuaries were in CAP. Moreover, we had to reclassify the region and crop type variables in order to maximize the cross-over between these two different categorical factors (see Tableau 2). Some regions were thus merged as QUE (STA + STC), ESTU (MON + CAP), LSP (BDF + STB), and MTR (SLG + RR). For spring, we had to merge certain crop types as follows: CORN (grain corn + silage corn), PLD CORN (plowed grain corn + ploughed silage corn), SOY/CEREAL (soybean + wheat, oat, barley and other small cereals), and HAY (clover + alfalfa + grass fodder + pasture). For fall, merged crop types included: CORN (grain corn + silage corn + ploughed grain corn + ploughed silage corn) and OTHERS (all remaining crop types). We performed model averaging and derived multimodel predictions according to Burnham & Anderson (2002), and report model averaged coefficients and predictions accompanied by their unconditional standard errors and/or 95% confidence intervals. All statistical analyses were performed in R 3.1.2 (R Development Core Team 2008) using the lme4 (Bates *et al* 2016) and the AICcModavg (Mazerolle 2016) packages.

**Tableau 3 : Generalized linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields**

Model name	Fixed effects <sup>a</sup>
Null	Intercept only
Predation + Habitat + Behavior	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR
Habitat	ZO + CR
Region	RE
Predation + Habitat	FO + DI + RO + BU + ZO + CR
Habitat + Behavior	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR
Predation + Habitat + Region	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + RE
Habitat + Sanctuary	ZO + CR + S
Habitat + Behavior + Sanctuary	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S
Predation + Habitat + Sanctuary	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + S
Predation + Habitat + Behavior + Sanctuary	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S

Julian date was included as a random factor.

<sup>a</sup> TI: time since sunrise, ZO: position of the focal zone, CR: crop used, NG: number of geese in the flock, NA: number of flying geese in a 500-m radius, FO: distance to the nearest forest edge, ditch (DI), road (RO) and building (BU), DE: geese density in the focal zone, JR juvenile ratio in the focal zone, RE: region of the observation and S: hunting sanctuary.

**Tableau 4 : Linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings**

Model name	Fixed effects <sup>a</sup>
Null	Intercept only
Habitat	ZO + CR
Habitat + Behavior	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR
Predation + Habitat	LE + ZO + CR
Predation + Habitat + Behavior	LE + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR
Region	RE
Predation + Habitat + Region	LE + ZO + CR + RE
Habitat + Sanctuary	ZO + CR + S
Habitat + Behavior + Sanctuary	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S
Predation + Habitat + Sanctuary	LE + ZO + CR + S
Predation + Habitat + Behavior + Sanctuary	LE + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S

Julian date and focal zone ID were included as random factors.

<sup>a</sup> TI: time since sunrise, ZO: position of the focal zone, CR: crop used, NG: number of geese in the flock, NA: number of flying geese in a 500-m radius, DE: geese density in the focal zone, JR juvenile ratio in the focal zone, LE: nature of the landscape element, RE: region of the observation, S: hunting sanctuary and ZID: zone ID.

To assess the level of avoidance of risky landscape elements by foraging Greater Snow Geese, it was important to take into account the spatial constraints imposed by the structure of the surrounding landscape. Hence, we first paired a random location to that of each focal zone with the constraint that it had to be picked within the same field as the one used by the sampled flock. We then plotted the distance to the nearest risky landscape element of each pair against one another and visually contrasted the obtained relationship with that of a 1:1 line expected under the null hypothesis of no selection (i.e., no attraction or avoidance). We then repeated the process using field centroids instead of random locations as the former likely represent the safest place where geese can forage (i.e., the furthest point from all field edges). We again plotted the distance to the nearest risky landscape element of each pair against one

another and visually contrasted the obtained relationship with that of a 1:1 line expected under the hypothesis that geese forage as far as possible from all field edges.

## 2.4. Results

We obtained vigilance rate estimates of foraging Greater Snow Geese from 317 focal zones from 140 different flocks across the 3 field seasons (spring 2014: 109 zones from 49 flocks; fall 2014: 48 zones from 23 flocks; spring 2015: 160 zones from 68 flocks; Tableau 2). Because we measured a distance to each of 4 risky landscape elements for each focal zone, we benefitted from 1268 distance estimates to model how geese position themselves with respect those potential sources of danger.

### 2.4.1. Vigilance rate

*Spring.* Only 2 of the 11 models were supported by the data (i.e.,  $w_i \geq 0.18$ ; Tableau 3). Both models included the combination of the Behavior subgroup of fixed effects and the indication as to whether geese were foraging in a sanctuary or not. Moreover, both models also included spatial variables associated with predation risk (i.e., either the Predation or Habitat variable subgroup). Multimodel inference (Tableau 5) indicated that the vigilance rate of geese foraging in soybean and small cereals fields (SOY/CEREAL) was on average lower than when geese foraged in corn fields (CORN; odds ratio  $[\exp(\beta)] = 0.61$ ); vigilance rate in other crop types (PLD CORN, HAY, and PLD) did not differ from the rate in CORN (Figure 5). Although vigilance rate increased with the number ( $\log_{10}$ ) of flying geese present within 500 m of the flock ( $\exp(\beta) = 1.25$ ), it decreased with geese density in the focal zone ( $\exp(\beta) = 0.90$ ; Figure 5). Indeed, vigilance rate decreased sharply up to a geese density of ca. 20

geese/25m<sup>2</sup> before declining slowly toward a basal rate (25% in CORN fields within the LSP region) reached at 70 geese/25m<sup>2</sup>. Also, vigilance rate dropped when geese foraged within a sanctuary ( $\exp(\beta) = 0.57$ ; e.g., 33% vs. 22% in CORN fields within the LSP region). When not considering the effect of foraging within a sanctuary, vigilance rate differed across regions. Indeed, the vigilance rate of geese in ESTU was lower than in LSP ( $\exp(\beta) = 0.67$ ); geese in MTR and QUE showed similar vigilance rate to geese in LSP. Yet, the effect of region was marginal when performing multimodel predictions as region figured only in poorly supported models (Tableau 3). Contrary to our expectations, distance to the four risky landscape elements had no bearing on vigilance. Finally, position of the focal zone (edge vs. center), time since sunrise, flock size, and juvenile ratio also did not affect vigilance rate (Tableau 5).

**Tableau 5: Selection of generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to quantify the influence of fixed effects on the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields**

Model name	Fixed effects <sup>a</sup>	K (s)	$\Delta\text{AICc}$ (s)	$w_i$ (s)	K (f)	$\Delta\text{AICc}$ (f)	$w_i$ (f)
Habitat + Behavior + Sanctuary	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S	13	0.00	0.81	10	5.61	0.04
Predation + Habitat + Behavior + Sanctuary	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S	17	2.99	0.18	14	2.56	0.17
Habitat + Behavior	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR	12	11.34	0.00	4	25.27	0.00
Predation + Habitat + Behavior	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR	16	14.79	0.00	4	10.62	0.00
Habitat + Sanctuary	ZO + CR + S	8	19.73	0.00	5	12.76	0.00
Predation + Habitat + Sanctuary	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + S	12	21.44	0.00	9	9.27	0.01
Habitat	ZO + CR	7	28.45	0.00	9	2.50	0.17
Predation + Habitat	FO + DI + RO + BU + ZO + CR	11	30.06	0.00	13	0.00	0.60
Predation + Habitat + Region	FO + DI + RO + BU + ZO + CR + RE	14	30.89	0.00	10	11.23	0.00
Region	RE	5	39.29	0.00	8	9.15	0.01
Null	Intercept only	2	49.84	0.00	2	24.60	0.00

Julian date was included as a random factor. Model rankings are for spring (s; 269 zones from 117 flocks; 2014-2015) and fall (f; 48 zones from 23 flocks; 2014). AICc of the best model was 1367.72 for spring and 269.94 for fall. K and  $w_i$  are the number of parameters and the Akaike weight of model  $i$ , respectively.

<sup>a</sup> FO: distance to the nearest forest edge, ditch (DI), road (RO) and building (BU); ZO: position of the focal zone; CR: crop used; TI: time since sunrise; NG: number of geese in the flock; NA: number of flying geese in a 500-m radius; DE: geese density in the focal zone; JR juvenile ratio in the focal zone; RE: region of the observation; and S: hunting sanctuary.

*Fall.* Like in spring, few models were supported by the data (i.e.,  $w_i \geq 0.17$ ; Tableau 3). All three supported models included the Behavior subgroup of fixed effects and at least one spatial variable associated with predation risk (i.e., the Predation or Habitat variable subgroup, or the combination of Predation and the indication as to whether geese were foraging in a sanctuary or not). According to multimodel inference (Tableau 6), vigilance rate was affected by the distance to the nearest risky landscape elements. Indeed, geese increased their vigilance as they got closer to the nearest ditch or road ( $\exp(\beta) = 0.70$ ), especially when the distance was lower than ca. 100 m (Figure 6). No negative relationships with distance were however observed for the nearest forest edge or building. On the other hand, geese that foraged at the flock edge were on average more vigilant than those in the flock center ( $\exp(\beta) = 1.65$ ; e.g., 39% vs. 28% in CORN fields within the CAP region). Also, geese increased their vigilance rate as the day progressed ( $\exp(\beta) = 1.45$ ; Figure 7). Vigilance rate however decreased on average by half between the lowest (6 geese/25m<sup>2</sup>) and greatest (54 geese/25m<sup>2</sup>) geese density in the focal zone ( $\exp(\beta) = 0.74$ ; Figure 7). Lastly, crop type, flock size, number of flying geese within 500 m of the flock, juvenile ratio, region, and whether geese foraged in a sanctuary or not were not found to affect vigilance rate (Tableau 6).

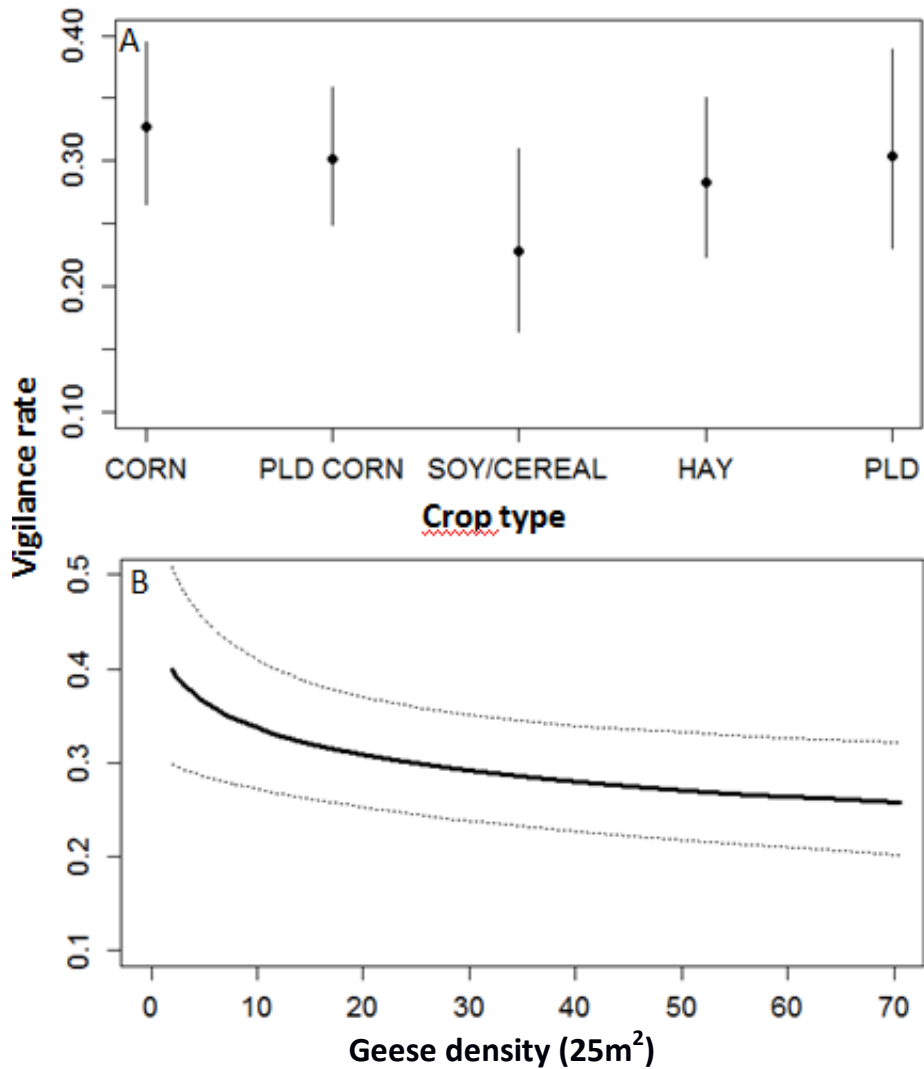
**Tableau 6: Selection of linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings**

Model name	Fixed effects <sup>a</sup>	K (s)	$\Delta\text{AICc (s)}$	$w_i (s)$	K (f)	$\Delta\text{AICc (f)}$	$w_i (f)$
Predation + Habitat + Region	LE + ZO + CR + RE	15	0.00	0.68	11	1.91	0.13
Predation + Habitat + Sanctuary	LE + ZO + CR + S	13	2.11	0.24	10	0.85	0.22
Predation + Habitat + Behavior + Sanctuary	LE + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S	18	5.41	0.05	15	2.54	0.10
Predation + Habitat	LE + ZO + CR	12	6.58	0.03	9	0.00	0.34
Predation + Habitat + Behavior	LE + ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR	17	8.68	0.01	14	0.98	0.21
Habitat + Sanctuary	ZO + CR + S	10	395.96	0.00	7	27.75	0.00
Region	RE	7	398.53	0.00	6	26.47	0.00
Habitat + Behavior + Sanctuary	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR + S	15	399.35	0.00	12	28.97	0.00
Habitat	ZO + CR	9	400.91	0.00	6	27.04	0.00
Null	Intercept only	4	403.10	0.00	4	23.46	0.00
Habitat + Behavior	ZO + CR + TI + NG + NA + DE + JR	14	403.22	0.00	11	27.51	0.00

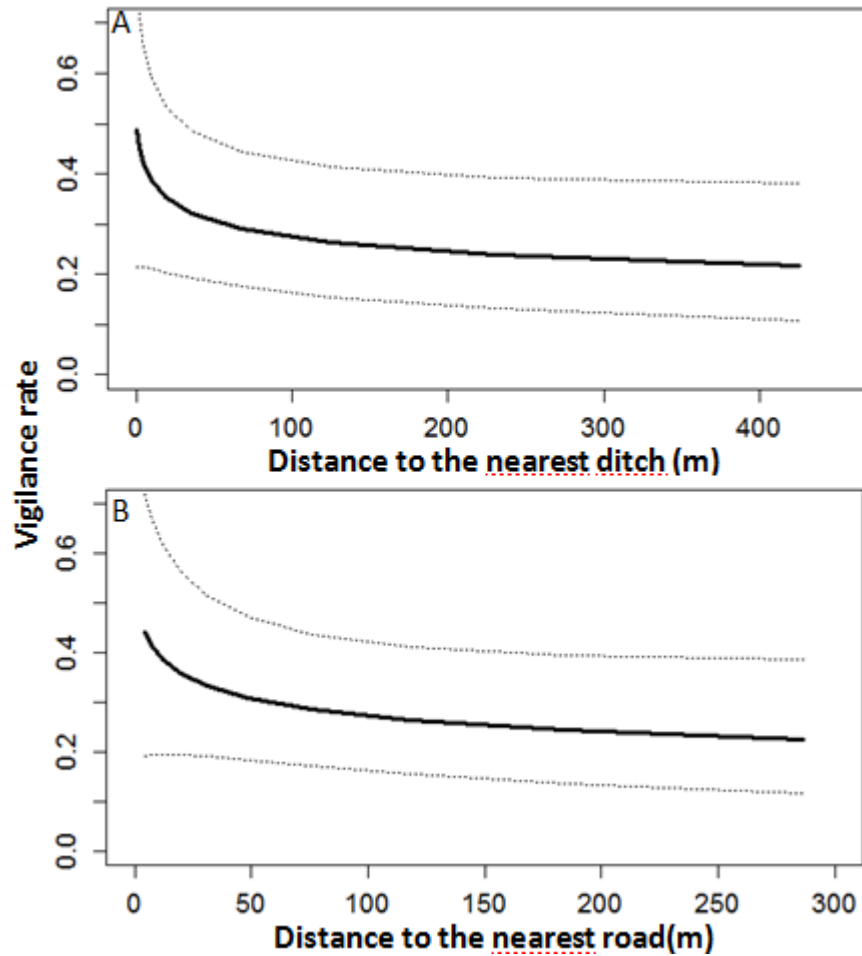
Julian date and focal zone ID were included as random factors. Model rankings are for spring (s; 269 zones from 117 flocks; 2014-2015) and fall (f; 48 zones from 23 flocks; 2014). AICc of the best model was 1367.72 for spring and 269.94 for fall. K and  $w_i$  are the number of parameters and the Akaike weight of model  $i$ , respectively.

<sup>a</sup> LE: type of landscape element; ZO: position of the focal zone; CR: crop used; TI: time since sunrise; NG: number of geese in the flock; NA: number of flying geese in a 500-m radius; DE: geese density in the focal zone; JR juvenile ratio in the focal zone; RE: region of the observation; and S: hunting sanctuary.





**Figure 6: Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in spring as a function of (A) crop type and (B) geese density in the focal zone** Model-averaged predicted values are for geese located at the flock center and foraging in CORN outside of a sanctuary in the LSP region, unless specified otherwise. Remaining explanatory variables were fixed at their mean (Appendix 1). Multimodel inference was based on the models listed in Table 3. CORN: grain corn and silage corn; PLD CORN: ploughed grain corn and ploughed silage corn; SOY/CEREAL: soybean and other small cereals; HAY: clover, alfalfa, grass fodder, and pastures; PLD: unidentified ploughed crop. Vertical bars and dotted lines represent 95% unconditional confidence intervals.



**Figure 7:** Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall as a function of (A) the distance to the nearest ditch and (B) the distance to the nearest road. Model-averaged predicted values are for geese located at the flock center and foraging in CORN outside of a sanctuary in the ESTU region, unless specified otherwise. Remaining explanatory variables were fixed at their mean (Appendix 1). Multimodel inference was based on the models listed in Table 3. Dotted lines represent 95% unconditional confidence intervals.

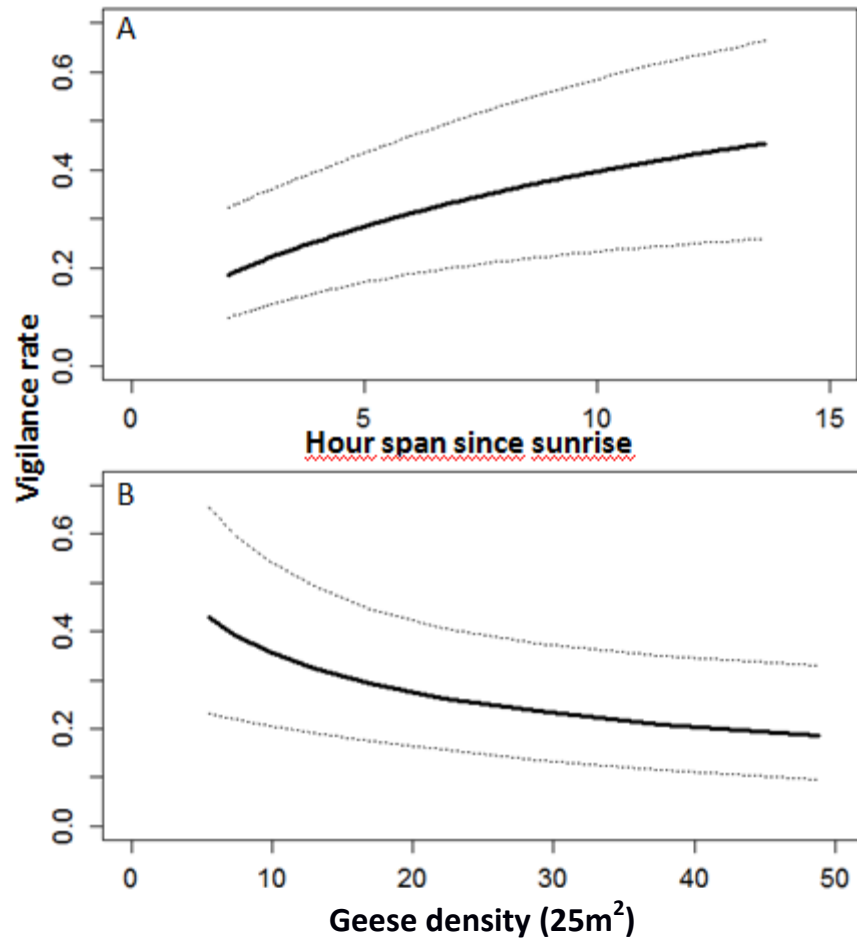
#### 2.4.2. Distance to the nearest landscape element

*Spring.* Two of the 11 models considered were supported by the data (i.e.,  $w_i \geq 0.24$ ; Tableau 4). Both supported models included the type of landscape element (Predation subgroup) and additional spatial information about predation risk in the form of the location of the focal zone (Spatial subgroup). Moreover, these two models also considered either the region of the observation or whether the flock was located within a sanctuary or not. The fact that either the region or sanctuary variable was included in the supported models points to the fact that considering both the local and “regional” contexts was important (as for vigilance rate in spring). As expected, multimodel inference (Tableau 7) indicated that geese foraged on average further from forest edges than any of the other three landscape elements we considered risky, as well as further from buildings than roads (Figure 8). Yet, contrary to our expectations, geese foraged on average closer to ditches than any other landscape elements (Figure 8). Distance to the nearest risky landscape element also differed according to crop type (Figure 8). Indeed, geese foraged on average closer to such elements in PLD, SOY/CEREAL and CORN fields, and further in HAY and PLD CORN fields. As expected, geese kept on average a greater distance to the nearest risky landscape element when they foraged outside of a sanctuary (e.g., 409 m vs. 433 m vs. forest edges in CORN fields within the LSP region). Geese also foraged on average closer to risky landscape elements in ESTU compared to in the other three regions (Figure 8). Position of the focal zone, time since sunrise, flock size, number of flying geese within 500 m of the flock, geese density in the focal zone, and juvenile ratio were not found to affect the nearest distance that geese kept between themselves and the nearest risky landscape element (Tableau 7).

**Tableau 7: Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of the fixed effects included in the generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to model the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in spring**

Fixed effects	Coefficient	SE	CI95%
FO (m)	-0.04	0.04	-0.12:0.04
DI (m)	-0.07	0.04	-0.16:0.01
RO (m)	-0.03	0.05	-0.13:0.06
BU (m)	0.08	0.05	-0.02:0.17
ZO (flock edge)	0.16	0.11	-0.04:0.37
CR (PLD CORN)	-0.12	0.11	-0.34:0.10
CR: (SOY/CEREAL)	-0.49	0.18	-0.85:-0.13
CR: (HAY)	-0.21	0.14	-0.48:0.07
CR: (OTHER)	-0.1	0.19	-0.48:0.27
TI (h)	-0.06	0.05	-0.16:0.04
NG (geese)	-0.08	0.06	-0.19:0.04
NA [ $\log_{10}(\text{geese})$ ]	0.22	0.04	0.13:0.30
DE (geese/25 m <sup>2</sup> )	-0.11	0.04	-0.20:-0.03
JR	-0.05	0.05	-0.14:0.05
S (in a sanctuary)	-0.57	0.16	-0.88:-0.26
RE (MTR)	-0.28	0.18	-0.63:0.07
RE (QUE)	-0.11	0.22	-0.55:0.32
RE (ESTU)	-0.4	0.19	-0.78:-0.03

Julian date was included as a random factor. Reference categories for categorical variables: ZO: flock center; CROP: CORN; S: not in a sanctuary; RE: LSP. See Tables 2 and 3 for the list of models considered, acronyms of fixed effects, and sampling effort.



**Figure 8: Predicted vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall as a function of (A) the time after sunrise and (B) geese density in the focal zone** Model-averaged predicted values are for geese located at the flock center and foraging in CORN outside of a sanctuary in the ESTU region, unless specified otherwise. Remaining explanatory variables were fixed at their mean (Appendix 1). Multimodel inference was based on the models listed in Table 3. Dotted lines represent 95% unconditional confidence intervals.

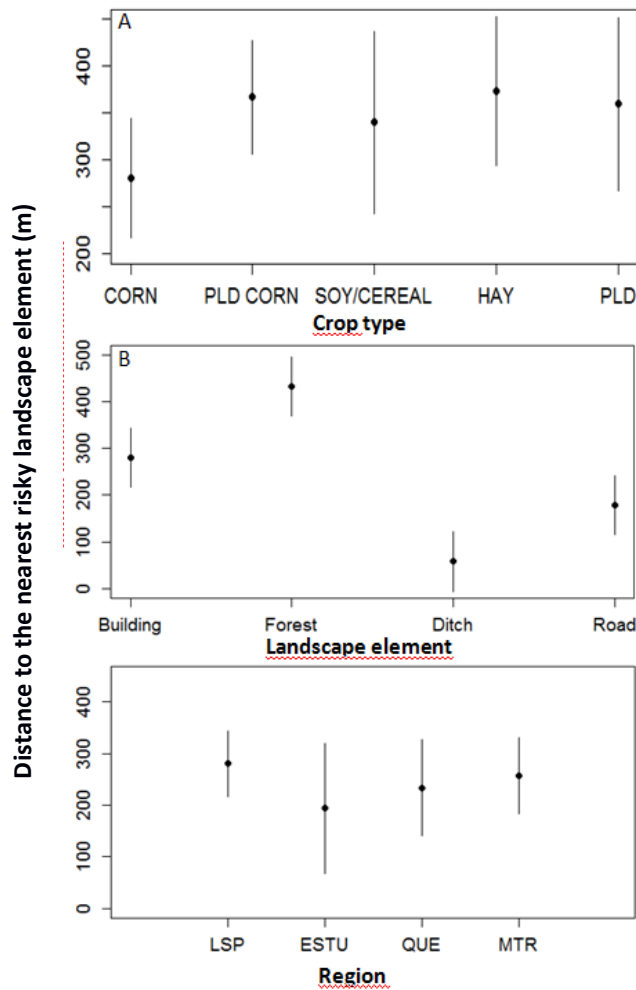
*Fall.* Five of the 11 models we considered were supported by the data (i.e.,  $w_i \geq 0.10$ ; Tableau 4). As for spring, all of the supported models included the type of landscape element (Predation subgroup). They also included spatial information about predation risk through the location of the focal zone (Spatial subgroup) alone or, in three out of the five models,

accompanied by information about the region of the observation or as to whether the flock was located in a sanctuary or not. We predicted that geese would forage at increasing distance from the nearest road, building, ditch, and forest edge. As for spring, multimodel inference (Tableau 8) partly supported our prediction as geese kept themselves closer to the nearest road, and furthest from the nearest forest edge; the distance to the nearest ditch or building being equivalent intermediates in between the forest and the road (Figure 9). Geese also kept an increasing distance to the nearest risky landscape element as flock size increased (Figure 9). Despite being in all supported models, neither the location of the focal zone nor crop type influenced by themselves the distance to the nearest risky landscape element. Analogously, neither the region nor the sanctuary variable affected that distance. Time since sunrise, number of geese flying within 500 m from the flock, geese density in the focal zone, and juvenile ratio were also not found to have an effect (Tableau 8).

**Tableau 8: Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of the fixed effects included in the generalized linear mixed models (logit link function and binomial error structure) used to model the vigilance rate of Greater Snow Geese foraging in agricultural fields in fall**

Fixed effects	Coefficient	SE	CI95%
FO (m)	0.15	0.1	-0.11:0.41
DI (m)	-0.35	0.1	-0.56:-0.14
RO (m)	-0.28	0.1	-0.53:-0.04
BU (m)	-0.17	0.2	-0.51:0.17
ZO (flock edge)	0.5	0.2	0.12:0.89
CR (OTHERS)	-0.38	0.3	-1.02:0.27
TI (h)	0.37	0.1	0.13:0.60
NG (geese)	-0.33	0.2	-0.70:0.04
NA [ $\log_{10}$ (geese)]	0.29	0.2	-0.06:0.63
DE (geese/25 m <sup>2</sup> )	-0.3	0.1	-0.55:-0.05
JR	-0.17	0.2	-0.48:0.13
S (in a sanctuary)	1.16	1.1	-1.03:3.35
RE (VIC)	-0.03	0.7	-1.36:1.30
RE (SFX)	-0.72	0.7	-2.11:0.66

Julian date was included as a random factor. Reference categories for categorical variables: ZO: flock center; CROP: CORN; S: not in a sanctuary; RE: ESTU. See Tables 2 and 3 for the list of models considered, acronyms of fixed effects, and sampling effort.

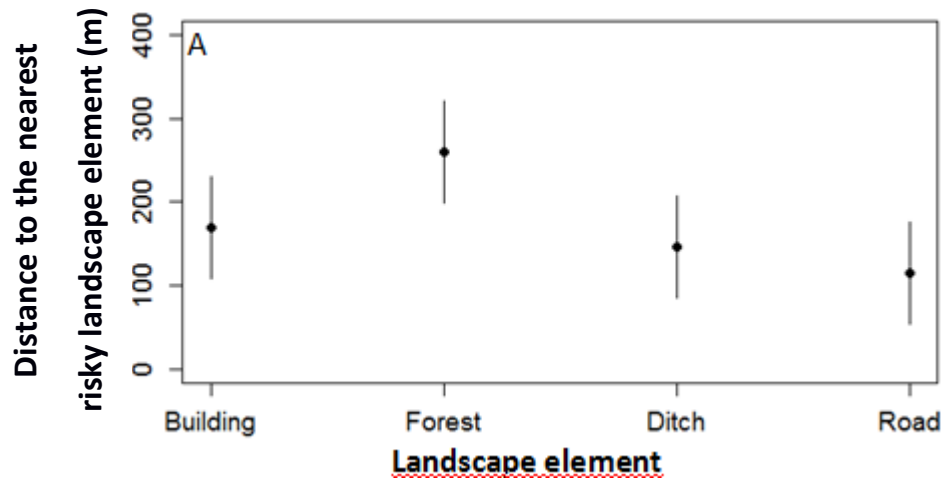


**Figure 9: Predicted distance at which Greater Snow Geese foraged from risky landscape elements in agricultural fields in spring as a function of (A) crop type, (B) the type of the landscape element, and (C) the region of the observation** Model-averaged predicted values are for geese located at the flock center and foraging in CORN outside of a sanctuary in the LSP region, unless specified otherwise. Remaining explanatory variables were fixed at their mean (Appendix 1). Multimodel inference was based on the models listed in Table 4. CORN: grain corn and silage corn; PLD CORN: ploughed grain corn and ploughed silage corn; SOY/CEREAL: soybean and other small cereals; HAY: clover, alfalfa, grass fodder, and pastures; PLD: unidentified ploughed crop. Vertical bars represent 95% unconditional confidence intervals.

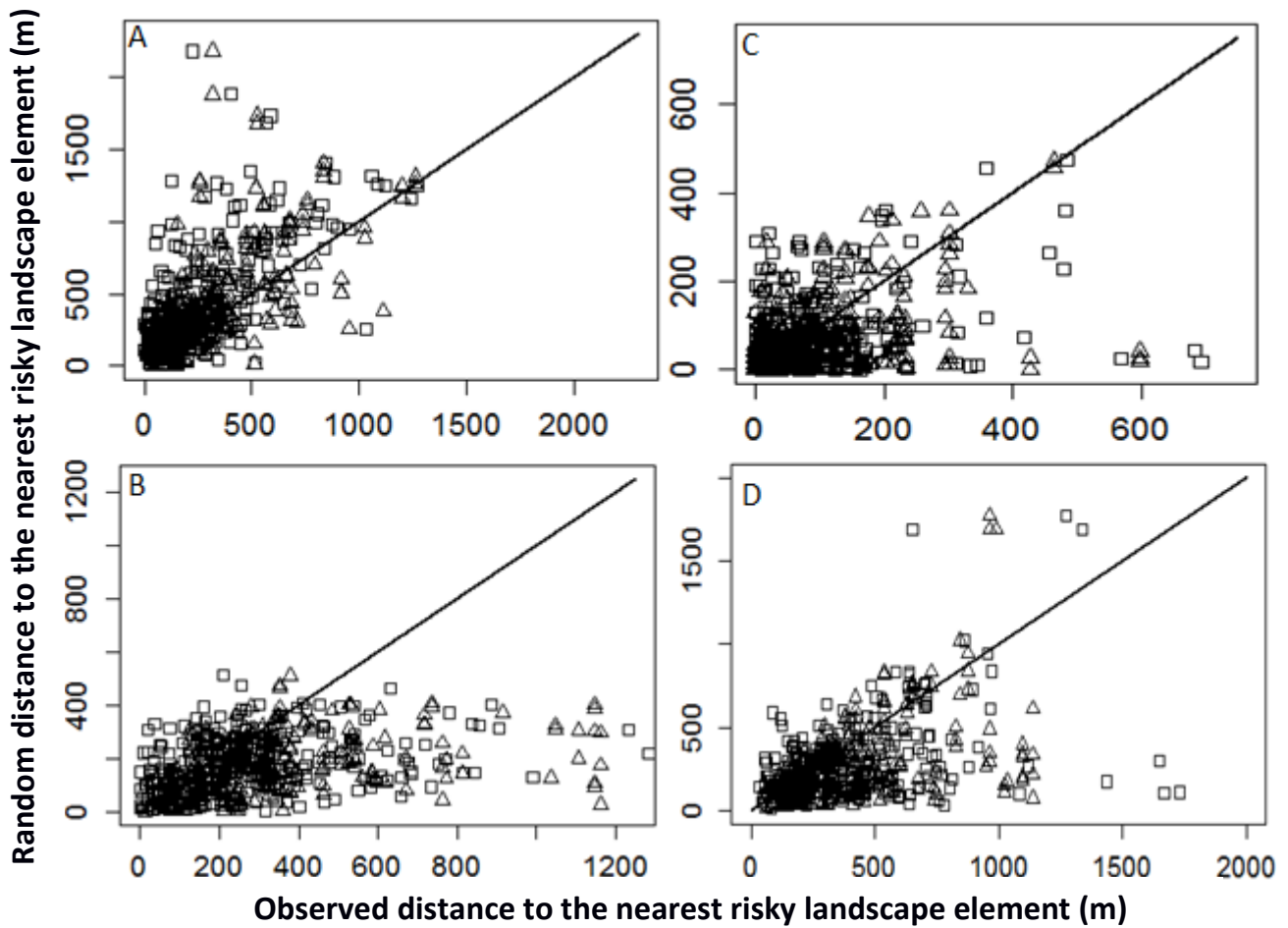


### 2.4.3 Position with respect to spatial constraints

Greater Snow Geese tended to forage further from the nearest forest edge than what expected if they had foraged at random within fields or at the centroid of the latter (Figure 10). Moreover, when geese foraged closer to forest edges than what could have been achieved given the spatial constraints imposed by the sites, most of them stayed more than 50 m from the nearest forest edge. Indeed, only 4.7% of all focal zones were within 50 m from the nearest forest edge. On the other hand, geese tended to forage closer to roads and buildings compared to what could have been expected if they had foraged at random or at the centroid of fields (Figure 10). Geese nevertheless kept a certain distance to these risky landscape elements as 86.1% and 95.6% of the focal zones were further than 50 m from the nearest road or building, respectively. The selection pattern was however less clear when comparing the distance that foraging geese kept between themselves and the nearest ditch (Figure 10). Yet, despite that geese had less opportunities to maintain a certain distance between themselves and the nearest ditch, compared to the other risky landscape elements, 50.2% of the focal zones were further than 50 m from the nearest ditch.



**Figure 10: Predicted distance at which Greater Snow Geese foraged from risky landscape elements in agricultural fields in fall as a function of (A) the type of the landscape element** Model-averaged predicted values are for geese located at the flock center and foraging in CORN outside of a sanctuary in the ESTU region, unless specified otherwise. Remaining explanatory variables were fixed at their mean (Appendix 1). Multimodel inference was based on the models listed in Table 4. Vertical bars and dotted lines represent 95% unconditional confidence intervals.



**Figure 11: Contrast between the distance that foraging Greater Snow Geese kept between themselves and different (nearest) landscape elements associated with the presence of hunters in agricultural fields and the distance expected if they had foraged at random (square) or at the centroid (triangle) of fields** Landscape elements include: (A) Forest edge; (B) Road; (C) Ditch; (D) Building. Data from spring 2014, 2015 and fall 2014 were pooled.

## 2.5. Discussion

The goal of this study was to assess the non-lethal effects of hunting on the vigilance and positioning of migrating Greater Snow Geese once they have opted to forage in a specific agricultural field. We predicted that geese would be more vigilant closer to landscape elements that they may associate to the presence of hunters, namely forest edges, ditches, roads, and buildings, and that they would avoid these elements as permitted by the surrounding landscape structure. These predictions were partially supported as we found that foraging geese were more vigilant when closer to the nearest road and ditch, but did not modify their vigilance level according to distance to the nearest forest edge or building. Yet, these results for the fall did not apply to spring as geese did not modify their vigilance level according to distance to the nearest risky landscape elements. On the other hand, in both fall and spring, foraging geese kept themselves further from the nearest forest edge, which we believed to be the riskier landscape element. Moreover, geese nearly always positioned themselves beyond the hunters' range of action (ca. 50 m), which may explain why the distance to some of the nearest risky landscape element did not affect vigilance. As predicted, geese also showed reduced fear (i.e., vigilance and distance to risky landscape elements) when foraging in areas where hunting was not allowed (i.e., sanctuaries) or in the region that contained the greatest number of sanctuaries, but only in spring. Our results clearly show that migrating Greater Snow Geese modify their vigilance and positioning with respect to landscape structure associated with hunting once they chose to forage in given a field. Hence, our results suggest that these non-lethal effects of hunting may be used, through hunting and agricultural landscape management, to manipulate the landscape of fear of this overabundant species in order to limit the crop damages it causes.

Based on our results, migrating Greater Snow Geese seem to consider foraging in agricultural fields more risky in the fall compared to spring, and/or deal with predation differently between these two seasonal migrations. This seasonal difference may result from several, non-mutually

exclusive causes. For instance, maximizing food intake may be more important in spring than in fall. Indeed, geese are likely under stronger energy constraints in spring as they are considered mixed capital-income breeders (Gauthier *et al* 2003). Geese may thereby prioritize, or at least increase the value of food intake versus predation risk during spring to gain a reproductive advantage (i.e., lay earlier and larger clutches, Bêty *et al* 2003, or having access to better nesting sites Lecomte *et al* 2009). In addition, spring migrating geese are likely to be under stronger time constraints: Greater Snow Geese that arrive earlier on their High Arctic breeding ground generally experience a higher reproductive success (Bêty *et al* 2003, Lecomte *et al* 2009), which also supports the hypothesis of the importance of food intake versus predation risk. These energy and time constraints suggest a greater importance of pre-migration body condition in spring. Inasmuch as the distance between the staging areas along the St. Lawrence River and their next migration stopover is greater in spring than in fall. Indeed, the next spring stopover is in Northern Quebec, about 1,000 km away, whereas the next fall stopover is within agricultural landscapes located either south of Lake Ontario or around Lake Champlain, about 200 km and 150 km away, respectively (M. Bélisle, J. Bêty, J.-F. Giroux and J. Lefebvre unpubl. data). Birds use their fat reserve and non-fat tissues as their main energy sources for migration flight (Lindström and Piersma 1993). Knowing that, the difference in flight distance between spring and fall is likely to affect the amount of fat and proteins that the birds are to carry and therefore, how they trade-off foraging benefits and predation-risk (Houston 1998). On another front, the crop residues available to foraging geese are less abundant and of lower quality in the spring (Baldassare *et al* 1983). The fact that spring migrating geese must compose with higher energy needs, stronger time constraints and lower food availability, may thus explain why geese take more risk during the spring migration as indicated by our results. Such links among energetic stress, time constraints, and risk taking has also been found in other migratory birds species, especially waterfowls and shorebirds, during and outside migration (e.g., Nolet *et al* 2006, Cresswell & Whitfield 2008, Hope *et al* 2011 and references therein). Lastly, another factor may explain the difference in risk assessment or taking between spring and fall by foraging Greater Snow Geese. In fall, a larger proportion of adults are accompanied by (naïve) juveniles, and the former should therefore be more risk averse in order to maximise their survival of the latter. Yet, we did not

find an effect of the proportion of juveniles in focal zones on either vigilance rate or the distance to the nearest risky landscape element and this, in both seasons. This lack of effect could however result from the arbitrary delineation of focal zones as other studies found focal adult Snow Geese (Jonsson & Afton 2009) and Black-Necked Crane (*Grus nigricollis*; Xu *et al* 2013) to increase their vigilance when accompanied by juveniles.

The fact that foraging geese modified their vigilance rate and/or their positioning within fields according to the type of landscape elements that were close to them and this, in both spring and fall, lend support to our hypothesis that Greater Snow Geese can perceive and respond to the level of predation risk that different landscape elements may pose to them. Although forest edges appeared to be the riskiest landscape elements, inasmuch they were avoided as we expected, ditches seemed less or as risky as buildings, and building riskier than roads. Such an ordering may have resulted from the fact that we did not characterize the herbaceous and brushy vegetation that can border ditches, and thus affect hunter concealment and detection. Yet overall, our results suggest that foraging geese assess predation risk not only based on the likelihood of encountering hunters but also on that of detecting them upon encounter, underlining the importance of visibility constraints as a determinant of predator detection and thus, perceived and actual predation risk (Devereux *et al* 2005 and references therein). From this, it follows that visual constraints likely play an important role in determining habitat quality and selection, and thereby, the distribution of individuals at both local and regional scales (e.g., Butler *et al* 2005). Although the empirical evidence of such a causal chain remains limited at best, this line of reasoning has great implications for wildlife management as altering habitat or landscape structure with respect to visual constraints may have cascading impacts up to the population level (e.g., Whittingham & Evans 2004).

Whether a habitat patch is used by foragers, as well as how it is exploited if selected, have been found to depend on several factors that may interact with predation risk and including the foraging benefits it provides given the state of individuals and environmental conditions

(Butler *et al* 2005, Kotler & Brown 2007, Cresswell & Withfield 2008, Cresswell *et al* 2010). Our results show that Greater Snow Geese will take more risks when foraging in corn fields. Such behaviour likely stems from corn providing more energy than other crops for waterfowls (Baldassare *et al* 1983; Béchet *et al* 2004a). While proteins are another important resource for geese (Ely and Raveling 1984), the risk taking by geese in crops of high-protein content food, such as hay, was still lower than in corn. This may result from the fact that geese are expected to include more proteins in their diet towards the end of their migrations, when most long flights have been completed, for reproductive purpose. In support of this hypothesis, Alisauskas and Ankney (1992) found that protein increased in importance in the diet of Lesser Snow Goose (*Chen caerulescens caerulescens*) as they approached their breeding grounds during spring migration. Greater Snow Geese likely adopt a similar diet pattern given that they make a last stopover in the grassy wet tundra of Northern Quebec before they reach their Arctic breeding grounds (M. Bélisle, J. Bêty, J.-F. Giroux and J. Lefebvre unpubl. data).

The negative effect of geese density in the focal zone on the time spent vigilant was not unexpected given that predation risk should decrease with “group size” (Elgar 1989, Caro 2005, Beauchamp 2008). Moreover, the fact that vigilance was affected by the density of geese in the focal zone and not by the global number of geese in the flock supports the hypothesis of Cresswell (1994) that an individual should mostly modulate its vigilance based on the number of neighbors he can see and interact with and not on the total number of individuals in the group. The fact that vigilance rate stabilized at high geese densities likely reflect a concomitant increase in the time spent monitoring neighbouring individuals due to a stronger competition for food resources (Roberts 1996) and greater scrounging opportunities (Giraldeau and Caraco 2000, Barta *et al* 2004). We also observed that individuals spent more time in vigilance as the day progressed in fall, a relation that could result from a lower urgency to forage to compensate the previous night food deprivation. The reason why we did not observe the same thing in the spring may simply result from the relationship between vigilance time of the day being in fact quadratic. Indeed, geese could also forage more intensively in the

middle of the day to avoid carrying excess weight and being more at risk of predation (e.g., Lind *et al* 1999 and references therein).

One of our most interesting results for an eventual application of the landscape of fear to control the habitat use of migrating Greater Snow Geese is that geese increased their vigilance and their avoidance of risky landscape elements when foraging outside hunting sanctuaries in spring, the season when geese cause damages to cultures. Our results thus suggest that geese respond to non-lethal effects of hunting not only at a “local” scale, but also at a “regional” one. They also add to those of Béchet *et al* (2003) on the effect of disturbance on geese movements to support Olson’s (2001) hypothesis that Quebec’s Greater Snow Geese colonized new stopover regions to escape hunting and disturbance pressures. Our results thus support the idea of altering the profitability of crop fields and stopover areas by modulating hunting pressure and adapting the structure (composition and configuration) of agricultural landscapes to force geese to redistribute themselves (e.g., Gill *et al* 1996, Gill & Sutherland 2000). Such management actions have the capacity to induce a change in foraging site use, and thus limit damages to sensitive areas (natural or cultivated), as well as to bring individuals to exploit less profitable sites, which could in turn alter their migratory schedules and decrease survival and breeding success (Lank *et al* 2003, Ydenberg *et al* 2004, Pomeroy *et al* 2008 and references therein). Although such chain of actions has the potential to ultimately impact the population levels of migratory birds like many “overabundant” geese species, the empirical evidence supporting such contention remains limited (Newton 2006). As study accumulates, it will certainly be insightful to compare how life history traits and the mobility of species affect the feasibility of using non-lethal effects of predation as a management tool to displace individuals from or into specific areas, control populations or restore “balance” among trophic levels (Creel & Christianson 2008, Terborgh & Estes 2010, Suraci *et al* 2016)



## 2.6. Acknowledgements

We would like to thank Benoit Gendreau for his technical support and personal advices with respect to geese movements and biology. We are also grateful to Jean-François Giroux (Université du Québec à Montréal), Josée Lefebvre (Canadian Wildlife Service) and Joël Bêty (Université du Québec à Rimouski) for their support in the Greater Snow Goose project and for valuable comments when we designed this study. Financial support for this study came from the Canada Research Chair in Spatial and Landscape Ecology, the Canadian Foundation for Innovation, the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, and the Université de Sherbrooke.

## 2.7. References

- Alisauskas, R.T. & Ankney, C.D. (1992) Spring habitat use and diets of midcontinent adult Lesser Snow Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **56**, 43–54.
- Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (2AD) Avoiding Pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management*, **66**, 912–918.
- Ankney, C.D. (1996) An embarrassment of riches: Too many geese. *The Journal of Wildlife Management*, **60**, 217–223.
- Anonyme. (2013). L'Oie des neiges au Québec: Plan d'action 2013-2018. Document issu d'un atelier de travail regroupant les membres de la Table de Concertation sur la Gestion de la Grande Oie des neiges. Québec. Québec. 20pp.
- Baldassarre, G.A., Whyte, R.J., Quinlan, E.E. & Bolen, E.G. (1983) Dynamics and quality of waste corn available to postbreeding waterfowl in Texas. *Wildlife Society Bulletin*, **11**, 25–31.
- Barta, Z., Liker, A. & Mónus, F. (2004) The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour*, **67**, 301–308.
- Beauchamp, G. (2008) What is the magnitude of the group-size effect on vigilance? *Behavioral Ecology*, **19**, 1361–1368.
- Béchet, A., Giroux, J.-F., Gauthier, G., Nichols, J.D. & Hines, J.E. (2003) Spring hunting changes the regional movements of migrating Greater Snow Geese. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 553–564.
- Béchet, A., Giroux, J.-F. & Gauthier, G. (2004a) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 689–700.
- Béchet, A., Reed, A., Plante, N., Giroux, J. & Gauthier, G. (2004b) Estimating the size of the Greater Snow Goose population. *Journal of Wildlife Management*, **68**, 639–649.
- Bedard, J., Nadeau, A. & Gauthier, G. (1986) Effects of spring grazing by Greater Snow Geese on hay production. *Journal of Applied Ecology*, **23**, 65–75.

- Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N. & Verheyden, H. (2008) Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*, **76**, 611–618.
- Bélanger, L. & Grenier, M. (2002) Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology*, **17**, 495–507.
- Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J.-F. (2003) Body condition, migration, and timing of reproduction in Snow Geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*, **162**, 110–121.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S. (2008) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 127–176.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (2013) Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 185–193.
- Brown, J.S. (1989) Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs*, **59**, 1–20.
- Brown, J.S., Laundré, J.W. & Gurung, M. (1999) The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, **80**, 385–399.
- Brown, J.S. & Kotler, B.P. (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, **7**, 999–1014.
- Brown, J.S., Laundré, J.W. & Gurung, M. (1999) The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, **80**, 385–399.
- Butler, M.J., Wallace, M.C., Ballard, W.B., Demaso, S.J. & Applegate, R.D. (2005) The relationship of Rio Grande Wild Turkey distributions to roads. *Wildlife Society Bulletin*, **33**, 745–748.
- Carbone, C., Thompson, W. a., Zadorina, L. & Rowcliffe, J.M. (2003) Competition, predation risk and patterns of flock expansion in barnacle geese ( *Branta leucopsis* ). *Journal of Zoology*, **259**, 301–308.
- Caraco, T., Martindale, S. & Pulliam, H.R. (1980) Avian flocking in the presence of a predator. *Nature*, **285**, 400–401.
- Caro, T. (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press

- Clinchy, M., Sheriff, M.J. & Zanette, L.Y. (2013) Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, **27**, 56–65.
- Coolen, I. & Giraldeau, L.-A. (2003) Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in Nutmeg Manikins, *Lonchura punctulata*. *Animal Behaviour*, **66**, 657–664.
- Creel, S. & Christianson, D. (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 194–201.
- Cresswell, W. (1994) Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour*, 433–442.
- Cresswell, W., Lind, J. & Quinn, J.L. (2010) Predator-hunting success and prey vulnerability: Quantifying the spatial scale over which lethal and non-lethal effects of predation occur. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 556–562.
- Cresswell, W. & Whitfield, D.P. (2008) How starvation risk in Redshanks *Tringa totanus* results in predation mortality from Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis*, **150**, 209–218.
- Devereux, C.L., Whittingham, M.J., Fernández-Juricic, E., Vickery, J.A. & Krebs, J.R. (2006) Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behavioral Ecology*, **17**, 303–309.
- Elgar, M.A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: A critical review of the empirical evidence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **64**, 13–33.
- Ely, C.R. & Raveling, D.G. (2011) Seasonal variation in nutritional characteristics of the diet of Greater White-fronted Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 78–91.
- Fernández-Juricic, E. & Beauchamp, G. (2008) An Experimental analysis of spatial position effects on foraging and vigilance in Brown-Headed Cowbird flocks. *Ethology*, **114**, 105–114.
- Fernández-Juricic, E., Beauchamp, G. & Bastain, B. (2007) Group-size and distance to neighbour effects on feeding and vigilance in Brown-headed Cowbirds. *Animal Behaviour*, **73**, 771–778.
- Financière Agricole du Québec. (2014) Base de données des cultures assurées (BDCA). Ministère de l’agriculture, des pêches et de l’alimentation du Québec, Québec. [URL : <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/base-de-donnees-des-cultures-assurees-bdca>].

- Ford, A.T. & Goheen, J.R. (2015) Trophic cascades by large carnivores : A case of strong inference and mechanism. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 725-735.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T. & Mao, J.S. (2005) Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, **86**, 1320–1330.
- Gauthier, G., Bêty, J. & Hobson, K.A. (2003) Are Greater Snow Geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, **84**, 3250–3264.
- Gauthier, G., Giroux, J.-F., Reed, A., Béchet, A. & Belanger, L. (2005) Interactions between land use, habitat use, and population increase in Greater Snow Geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, **11**, 856–868.
- Gill, J. A. & Sutherland, W. J. (2000) Predicting the consequences of human disturbance from behavioural decisions. *Conservation biology series-cambridge*, 51-64.
- Gill, J.A., Watkinson, A.R. & Sutherland, J. (1996) A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **33**, 786–792.
- Giraldeau, L.A. & Caraco, T. (2000) Social foraging theory. *Monographs in Behavior and Ecology*. 376 pp.
- Grignolio, S., Merli, E., Bonghi, P., Ciuiti, S. & Apollonio, M. (2011) Effects of hunting with hounds on a nontarget species living on the edge of a protected area. *Biological Conservation*, **144**, 641–649.
- Hamilton, W.D. (1971) Geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311é
- Hope, D.D., Lank, D.B., Smith, B.D. & Ydenberg, R.C. (2011) Migration of two calidrid sandpiper species on the predator landscape: How stopover time and hence migration speed vary with geographical proximity to danger. *Journal of Avian Biology*, **42**, 522–529.
- Houston, A.I. (1998) Models of optimal avian migration: state , time and predation. *Oikos*, **29**, 395–404.
- Inglis, I.R. & Lazarus, J. (1981) Vigilance and Flock Size in Brent Geese : The Edge Effect. *Zeitschrift fur tierpsychologie*, **57**, 193–200.
- Johnson, K.A. (1980) Spatial and temporal use of habitat by the Red-necked Pademelon, *Thylogale thetis* (Marsupialia: Macropodidae). *Australian Wildlife Research*, **7**, 157-166.

- Jónsson, J.E. & Afton, A.D. (2009) Time budgets of Snow Geese *Chen caerulescens* and Ross's Geese *Chen rossii* in mixed flocks: Implications of body size, ambient temperature. *Ibis*, **151**, 134–144.
- Kotler BP & Brown JS. (2007) Foraging: behavior and ecology. Eds Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC. University of Chicago Press, Chicago. pp 414–434.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253–260.
- Krapu, G.L., Reinecke, K.J., Jorde, D.G. & Simpson, S.G. (1995) Spring-staging ecology of midcontinent Greater White-fronted Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **59**, 736–746.
- Lank, D.B., Butler, R.W., Ireland, J. & Ydenberg, R.C. (2003) Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. *Oikos*, **103**, 303–319.
- Laundré, J.W., Hernández, L. & Altendorf, K.B. (2001) Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 1401–1409.
- Laundré, J.W., Hernández, L. & Ripple, W.J. (2010) The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The open Ecology Journal*, **3**, 1–7.
- Lazarus, J. (1978) Vigilance, flock size and domain of danger size in the White-fronted Goose. *Wildfowl*, **29**, 135–145.
- Lecomte, N., Gauthier, G., Giroux, J.-F., Milot, E. & Bernatchez, L. (2009) Tug of war between continental gene flow and rearing site philopatry in a migratory bird: the sex-biased dispersal paradigm reconsidered. *Molecular Ecology*, 593–602.
- Lima, S.L. (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*, **48**, 25–34.
- Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. (1999) Back to basics of antipredatory vigilance: Can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, **58**, 537–543.
- Lind, J., Jakobsson, S. & Kullberg, C. (1999) Reduced take-off ability in robins (*Erithacus rubecula*) due to migratory fuel load. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **46**, 65–70.
- Lindstrom, A. & Piersma, T. (1993) Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis*, **135**, 70–78.

- Martin, P. & Bateson, P. (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide: Third Edition*. 171 pp.
- Mazerolle, M.J. (2016) Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). *CRAN R-project*.
- McNamara, J.M., Barta, Z., Houston, A.I. & Race, P. (2005) A theoretical investigation of the effect of predators on foraging behaviour and energy reserves. *Proceedings. Biological sciences/The Royal Society*, **272**, 929–934.
- Morrel, L.J. & Romey, W.L. (2008) Optimal individual positions within animal groups. *Behavioral Ecology*, **19**, 909-919.
- Morris, D.W. & Davidson, D.L. (2000) Optimally Foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology*, **81**, 2061–2066.
- Mowbray, T.B., Cooke, F. & Ganter, B. (2000) Snow Goose (*Chen caerulescens*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. URL: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/514/articles/introduction>]
- Newton, I. (2006) Advances in the study of irruptive migration. *Ardea*, **94**, 443-460.
- Nolet, B.A., Fuld, V.N. & Van Rijswijk, M.E.C. (2006) Foraging costs and accessibility as determinants of giving-up densities in a swan-pondweed system. *Oikos*, **112**, 353–362.
- Olson, J.M. (2001). Comportement migratoire autumnal de la Grande Oie des neiges dans le Québec meridional. Université du Québec à Montréal.
- Pomeroy, A.C., Acevedo Seaman, D.A., Butler, R.W., Elner, R.W., Williams, T.D. & Ydenberg, R.C. (2008) Feeding-danger trade-off underlie stopover site selection by migrants. *Avian Conservation and Ecology*, **3**(1):7. [URL: <http://www.ace-eco.org/vol3/iss1/art7/>].
- R Core Team. (2008) R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. [URL: <https://www.R-project.org>]
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2003) Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management*, **184**, 299–313.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2004) Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *American Institute of Biological Sciences*, **54**, 755–766.

- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2006) Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. *Forest Ecology and Management*, **230**, 96–106.
- Roberts, G. (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, **51**, 1077–1086.
- Schmitz, O.J., Beckerman, A.P. & Brien, K.M.O. (1997) Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, **78**, 1388–1399.
- Stankowich, T. (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **141**, 2159–2173.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. (2005) Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 2627–2634.
- Sullivan, B.L., Wood, C.L., Iliff, M.J., Bonney, R.E., Fink, D., & Kelling, S. 2009. eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological conservation*, *142*, 2282-2292.
- Suraci, J.P., Clinchy, M., Dill, L.M., Roberts, D. & Zanette, L.Y. (2016) Fear of large carnivores causes a trophic cascade. *Nature Communications*, **7**, 1–7.
- Terborgh, J., and J. A. Estes, editors. (2010) Trophic cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Todd, I.A, & Comie, R.J. (1990) Measuring the risk of predation in an energy currency: Field experiments with foraging Blue Tits, *Parus caeruleus*. *Animal Behaviour*, **40**, 112-117.
- van der Merwe, M. & Brown, J.S. (2008) Mapping the landscape of fear of the cape ground squirrel (*Xerus inauris*). *Journal of Mammalogy*, **89**, 1162–1169.
- Watson, M., Aebischer, N.J. & Cresswell, W. (2007) Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: The effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 211–221.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. (1983) An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, **64**, 1540–1548.
- Whittingham, M.J. & Evans, K.L. (2004) The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis*, **146**, 210–220.



- Xu, F., Ma, M., Yang, W., Blank, D., Ding, P. & Zhang, T. (2013) Vigilance in Black-Necked Cranes: Effects of predation vulnerability and flock size. *The Wilson Journal of Ornithology*, **125**, 208–212.
- Ydenberg, R.C., Butler, R.W., Lank, D.B., Smith, B.D. & Ireland, J. (2004) Western Sandpipers have altered migration tactics as Peregrine Falcon population have recovered. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1263-1269.
- Zanette, L.Y., White, A.F., Allen, M.C. & Clinchy, M. (2011) Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Nature*, **334**, 1398–1401.

## Appendix 1

### Summary of the different quantitative variables included in regression analyses in spring (s) and in fall (f)

Variable <sup>a</sup>	Mean(s)	SD(s)	Min(s)	Max(s)	Mean(f)	SD(f)	Min(f)	Max(f)
Julian	115.30	14.09	91.00	140.00	303.38	16.22	285.00	330.00
TI (h)	7.65	3.63	2.13	15.55	5.44	2.69	1.70	10.83
NG (geese)	3345.94	4541.87	2.00	28000.00	5042.83	9394.33	161.00	40000.00
NA [log <sub>10</sub> (geese)]	75.73	182.16	0.00	2003.00	95.63	119.61	0.00	500.00
FO (m)	438.04	369.39	6.00	2183.00	260.52	190.44	16.00	799.00
DI (m)	62.34	65.67	0.00	361.00	146.35	116.79	1.00	473.00
RO (m)	183.01	105.90	1.00	511.00	115.06	84.42	5.00	353.00
BU (m)	285.55	240.13	12.00	1775.00	170.63	138.38	29.00	630.00
DE (geese/25 m <sup>2</sup> )	15.17	9.91	2.00	68.00	22.88	12.35	6.00	54.00
JR	0.12	0.13	0.00	0.75	0.27	0.21	0.00	0.75

<sup>a</sup> FO: distance to the nearest forest edge, ditch (DI), road (RO) and building (BU); TI: time since sunrise; NG: number of geese in the flock; NA: number of flying geese in a 500-m radius; DE: geese density in the focal zone; JR juvenile ratio in the focal zone.

**Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged in spring from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings**

Fixed effects	Coefficient	SE	CI95%
LE (FO)	152.5	17.52	118.16:186.84
LE (DI)	-223.2	17.52	-257.54:-188.86
LE (RO)	-102.52	17.52	-136.86:-68.18
RE (ESTU)	-127.07	35.42	-196.50:-57.64
RE (MTR)	-34.97	31.77	-97.24:27.30
RE (QUE)	-68.73	39.98	-147.08:9.63
CR (PLD CORN)	86.7	25.96	35.83:137.57
CR (SOY/CEREAL)	59.53	43.14	-25.01:144.08
CR (HAY)	93.03	34.39	25.62:160.44
CR (PLD)	78.95	41.99	-3.34:161.25
S (in a sanctuary)	-84.33	32.71	-148.44:-20.22
ZO (flock edge)	-21.16	20.46	-61.26:18.95
TI (h)	21.15	11.13	-0.66:42.96
DE (geese/25 m <sup>2</sup> )	-4.82	9.08	-22.61:12.98
JR	0.11	8.23	-16.03:16.25
NG (geese)	5.51	11.98	-17.98:29
NA [ $\log_{10}$ (geese)]	13.17	9.55	-5.55:31.89

Julian date and focal zone ID were included as random factors.

Reference categories for categorical variables: LE: building; ZO: flock center; CROP: CORN; S: not in a sanctuary; RE: LSP. See Tables 2 and 4 for the list of models considered, acronyms of fixed effects, and sampling effort.

**Model-averaged coefficients, unconditional standard errors, and confidence intervals of linear mixed models used to quantify the influence of fixed effects on the distance at which Greater Snow Geese foraged in fall from the nearest landscape element associated with the presence of hunters in agricultural fields, namely forest edges, ditches, roads, and buildings**

Fixed effects	Coefficient	SE	CI95%
LE (FO)	89.91	25.18	40.56:139.26
LE (DI)	-24.26	25.18	-73.61:25.09
LE (RO)	-55.55	25.18	-104.90:-6.20
RE (VIC)	81.21	49.29	-15.40:177.82
RE (SFX)	70.95	55.04	-36.93:178.83
CR (OTHERS)	42.12	36.42	-29.25:113.50
S (in a sanctuary)	-73.34	67.13	-204.91:58.23
ZO (flock edge)	-2.88	24.64	-51.18:45.41
TI (h)	6.76	13.79	-20.27:33.79
DE (geese/25 m <sup>2</sup> )	-18.13	12.44	-42.51:6.25
JR	-8.77	11.79	-31.89:14.35
NG (geese)	48.07	15.07	18.54:77.60
NA [ $\log_{10}$ (geese)]	-17.39	13.07	-43.01:8.24

Julian date and focal zone ID were included as random factors.

Reference categories for categorical variables: LE: building; ZO: flock center; CROP: CORN; S: not in a sanctuary; RE: ESTU. See Tables 2 and 4 for the list of models considered, acronyms of fixed effects, and sampling effort.

## CHAPITRE 3

### DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

L'objectif de cette étude était de mesurer les effets non létaux que la chasse peut avoir à travers la structure du paysage sur le comportement de Grande Oie des neiges s'alimentant dans des champs agricoles durant leurs haltes migratoires et ce, sur la base du taux de vigilance et le positionnement des individus. Mes résultats indiquent que les oies semblent effectivement subir de tels effets non létaux à différents degrés d'intensité et à différentes échelles spatiales selon la saison. Ces résultats sont importants au niveau fondamental, car ils aident à définir le paysage de la peur chez les oies et permettent ainsi de mieux comprendre leur utilisation des habitats d'alimentation sur les haltes migratoires. De plus, mes résultats viennent appuyer la présence d'une plasticité des réponses comportementales face au risque de prédation lorsque les individus subissent des contraintes temporelles et énergétiques différentes. Au niveau appliqué, ces résultats sont importants, car ils apportent une première base de connaissances pour que les gestionnaires puissent évaluer la possibilité d'utiliser la structure du paysage comme outil de gestion de la population de Grande Oie des neiges, voire d'autres espèces nuisibles ou surabondantes.

#### 3.1. Saisonnalité

Tout d'abord, en observant les modèles les plus vraisemblables pour expliquer la proportion de temps passée en vigilance et le positionnement des oies face à quatre éléments des paysages agricoles pouvant abriter des chasseurs et autres prédateurs, on constate que ceux-ci diffèrent selon la saison. Au printemps, les modèles incluant les facteurs liés à l'habitat et aux caractéristiques du groupe sont les plus vraisemblables, alors qu'à l'automne, ce sont ceux

incluant les facteurs liés au risque de prédation. Cette différence suggère une sensibilité au risque de prédation qui varie entre les saisons. Une telle variation peut être expliquée de différentes façons.

Premièrement, les oies sont davantage contraintes dans le temps au printemps qu'à l'automne. Bien que philopatrices (Lecomte *et al* 2009), le succès reproducteur des individus augmente avec une arrivée plus hâtive au printemps, car ils ont accès à de meilleurs sites (Lecomte *et al* 2009) et qu'ils peuvent produire une plus grande couvée (Bêty *et al* 2003). Il s'ensuit que les oies auraient avantage à mettre l'emphase sur l'alimentation lors de leur migration printanière et ce, au détriment d'un plus grand risque de prédation. Cette emphase leur permettrait d'accumuler des réserves énergétiques plus rapidement et ainsi de migrer plus rapidement vers les sites de nidification puisque ces réserves servent d'énergie pour le vol (Lindström et Piersma 1993). Par ailleurs, le principal élément temporel qui pourrait contraindre la Grande Oie des neiges durant la migration automnale est le gel des plan et cours d'eau servant de sites de repos et le recouvrement des parcelles d'alimentation par la neige et la glace. En effet, ces conditions climatiques peuvent réduire l'accessibilité aux ressources (Merkens *et al* 2012). Or, les oies n'ont qu'à poursuivre leur migration vers le sud pour fuir ces conditions. Il ne devrait donc pas y avoir d'avantages à arriver plus tôt sur les aires d'hivernage pour la Grande Oie des neiges, ni de phénomène qui la pousse à aller plus vite.

Finalement, il est probable qu'il y ait aussi une différence dans la quantité et la qualité des ressources alimentaires entre le printemps et l'automne. De fait, on peut supposer que dans les secteurs utilisés lors des deux migrations, les champs qui auront été visités à l'automne offriront moins de nourriture pour la halte du printemps. De plus, les résidus agricoles, qui représentent la majorité de l'énergie acquise par les oies, peuvent se dégrader par décomposition durant l'hiver et le printemps. En support à cette hypothèse, Baldassare *et al* (1983) montrent que les résidus agricoles offrent une quantité moindre d'énergie au printemps qu'à l'automne.

Les contraintes de temps et d'énergie possiblement plus fortes au printemps qu'à l'automne pourraient donc être la source de la différence que joue le risque de prédation dans le comportement de vigilance et d'utilisation des habitats de la Grande Oie des neiges lors de ses deux haltes migratoires au Québec. De plus, une proportion non négligeable des oies est accompagnée de juvéniles sans aucune expérience (de la chasse, entre autres) lors de la migration automnale. Ces oies auraient par conséquent avantage à éviter les zones présentant un plus haut risque de prédation afin de protéger leur progéniture inexpérimentée. Par contre, au printemps les jeunes ont vraisemblablement déjà expérimenté la chasse, ce qui pourrait modifier le comportement alimentaire de leur parent. Il se peut donc que les parents peuvent alors négliger davantage le risque de prédation. Mes résultats ne supportent toutefois pas directement cette possibilité. Par contre, des relations similaires ont été observées chez le Chevalier gambette (*Tringa totanus*). De fait, Cresswell et Whitfield (2008) montrent que plus le risque de famine est grand, et donc que la contrainte énergétique est forte, plus la prise de risques sera grande. Par ailleurs, Yasué *et al* (2003) montrent que la prise de risques par les chevaliers augmente en fonction du stress énergétique découlant de conditions météorologiques difficiles.

## **3.2. Facteurs d'importance**

### **3.2.1. Temps passé en vigilance**

Le temps passé en vigilance était affecté par le type de champs utilisé par les Grande Oie des neiges, mais que lors de la migration printanière. Les oies étaient alors moins vigilantes dans le soya. Ce faible taux de vigilance dans le soya peut en outre être expliqué par le fait que les oies s'alimentent très peu dans les champs de soya et qu'elles y sont plus souvent observées en position de repos (i.e., tête vers l'arrière et le bec dans les plumes; P-A. Dumas, obs. pers.) que

dans les autres types de cultures. Les oies semblent donc choisir les champs de soya comme sites de repos, ce qui pourrait découler d'une meilleure visibilité dû à l'absence de chaume. De plus, le soya est un aliment très peu digeste pour la sauvagine (Krapu *et al* 2004), ce qui pourrait obliger les oies à passer plus de temps en alimentation pour un même taux d'acquisition d'énergie. Par ailleurs, l'absence de lien fort entre les types de cultures et le taux de vigilance pourrait être expliquée par une variation du taux d'alimentation selon le risque de prédation (Brown *et al* 1999). Par exemple, si le risque de prédation est plus élevé, les oies pourraient augmenter leur temps en alimentation afin de passer moins de temps dans les lieux risqués et ainsi réduire le temps d'exposition.

Un autre facteur modulant le niveau de vigilance de la Grande Oie des neiges est le nombre d'oies au vol près du groupe en alimentation. En effet, le nombre d'oies en vol près d'un groupe était associé à une plus grande vigilance des individus au sol. Cette relation peut être expliquée par la nécessité chez les individus au sol à observer leur entourage pour se repositionner afin d'éviter les collisions et les interactions agonistiques avec les nouveaux arrivants. Par ailleurs, un effet négatif de la densité des individus au sol sur le temps passé en vigilance était attendu. Il est aussi intéressant de noter que le taux minimal de vigilance en fonction de la densité demeurait assez élevé, soit près de 25%. Un tel niveau de vigilance est supérieur à ce qui a été observé chez plusieurs organismes, tels que le Canard d'Amérique (*Anas americana*; Berl 2013) ou encore le Canard colvert (Fritz *et al* 2002). Une hypothèse probable pour expliquer un tel niveau de vigilance est que la Grande Oie des neiges est un oiseau qui fait beaucoup d'interactions agonistiques avec ces voisins (P-A. Dumas obs. pers.), ce qui pourrait entraîner un taux de vigilance de base élevée afin d'éviter les agressions des autres individus. De plus, la Grande Oie des neiges utilise le kleptoparasitisme (chopardage) lors de sa quête alimentaire (P-A Dumas obs. pers.). Ce comportement pourrait donc motiver un individu à surveiller les alentours pour voir s'il n'y a pas un de ses conspécifiques qui découvrirait une source de nourriture pour ensuite s'en emparer, ou encore éviter d'être lui-même victime d'un tel acte (Brockman et Barnard 1979). Ceci fait en sorte que le maintien d'un taux de vigilance de base élevé pourrait être bénéfique pour un individu. Mise à part la



détection de prédateurs, il semble donc y avoir un certain avantage à conserver un niveau de vigilance assez élevé chez la Grande Oie des neiges.

Les oies situées en bordure du groupe étaient plus vigilantes que celles au milieu du groupe. Cet effet de la position a souvent été documenté chez la sauvagine (Elgar 1989; Carbone *et al* 2003). Ceci peut être entre autres expliqué par le fait que les oies en bordure seraient plus vulnérables à une attaque d'un prédateur terrestre puisque celui-ci attaque généralement à partir de l'extérieur du groupe (Carbone *et al* 2003). Enfin, la proximité du fossé le plus près et de la route la plus près avaient toutes les deux des effets positifs sur le temps en vigilance de la Grande Oie des neiges lors de sa migration automnale. Cette hausse de vigilance près des routes et des fossés suggère que les oies associent un risque de prédation à ces éléments du paysage à l'automne. Pour ce qui est des fossés beaucoup de chasseurs les utilisent pour se dissimuler, soit durant l'approche des oies en alimentation ou encore, lors de la chasse à l'aide d'appellants (P-A. Dumas, obs. pers.). Pour ce qui est de la route, toutefois, la décharge d'une arme à feu est interdite sur une voie publique, donc le lien avec la chasse est relativement faible. Le risque que les oies associent à la route semble par conséquent indépendant de la chasse et pourrait simplement être lié à la présence d'humains ou des véhicules motorisés. Sur la base de mes résultats, on peut donc supposer que les oies ont la capacité d'associer un risque de prédation à des éléments du paysage tant à petite échelle qu'à une échelle de plusieurs kilomètres carrés.

Finalement, il semble que les oies soient capables d'associer un risque de prédation à une aire d'alimentation. En effet, selon mes résultats, les oies réduisaient leur taux de vigilance si elles se retrouvaient dans une zone où la chasse était interdite et ce, indépendamment de la proximité d'éléments du paysage possiblement risqués. Un tel résultat n'avait pas encore été observé chez la sauvagine. Par contre, ce phénomène avait été documenté par Kent et Crabtree (2008) chez le Lion de mer Australien (*Neophoca cinerea*), lequel passe plus de temps en vigilance dans les réserves accessibles aux touristes que dans celles où le tourisme est interdit,

donc où il y a moins de dérangement. Cet ajustement de comportement est important, car il vient appuyer l'hypothèse que la chasse et le dérangement pourraient avoir eu un rôle à jouer dans la colonisation de nouvelles régions par la Grande Oie des neiges lors de son passage au Québec (Olson 2001, Béchet *et al* 2003). De plus, cet ajustement de comportement pourrait potentiellement être exploité pour attirer les oies (e.g., en instaurant des sanctuaires fixes ou temporaires) dans certaines régions où elles sont davantage les bienvenues, telles que les régions qui bénéficient des oies par leur attrait touristique et par la chasse sportive (Gill et Sutherland 1996; 2000, Gunnarsson *et al* 2005).

Mes résultats sur le taux de vigilance suggèrent également que les oies subissent certains effets indirects de la chasse au niveau de leur budget d'activité. De fait, si les oies passent plus de temps en vigilance dans certains types de paysages, ceci vient par le fait même diminuer les bénéfices à s'alimenter dans ces paysages. Il s'ensuit que ce phénomène pourrait être mis à profit dans un cadre d'aménagement du paysage à des fins de gestion de la faune pour augmenter les bénéfices à certains endroits et les réduire à d'autres dans le but de concentrer les oies dans des secteurs particuliers (Gill et Sutherland 1996; 2000, Gunnarsson *et al* 2005 ).

### **3.2.2. Positionnement dans le champ**

L'utilisation de l'habitat à fine échelle par la Grande Oie des neiges était affectée au printemps par le type de champs utilisé. En effet, les oies s'éloignaient davantage des éléments du paysage risqués dans les champs de maïs labourés et dans les champs de foin. L'explication la plus probable de cet évitement est que les bénéfices retirés par la Grande Oie des neiges dans ces champs sont probablement plus faibles que dans les champs de maïs qui n'ont pas encore été labourés. Même si la qualité alimentaire des champs n'a pas été mesurée, on peut néanmoins supposer que les champs de foins et de maïs labourés fournissent moins d'énergie

aux oies que ceux de maïs non-labouré et ce, sur la base d'observations antérieures (Baldassare *et al* 1983 ; Béchet *et al* 2004a ; Krapu *et al* 2004). Pour ce qui est des champs de soya, la Grande Oie des neiges ne s'y alimente pas vraiment, tel que mentionné dans la section sur la vigilance. Il s'ensuit qu'il est difficile de quantifier les bénéfices apportés par les champs de soya. Il en est de même pour les champs en labours pour lesquels je n'ai pu récolter suffisamment de données. Sur la base de ces résultats, il semble encore une fois que les oies ajustent leur prise de risques selon les bénéfices alimentaires du champ qu'elles utilisent, ce qui va dans le même sens que les résultats obtenus pour le taux de vigilance au printemps.

Pour ce qui est du positionnement dans les champs à l'automne, le premier facteur ayant un effet important sur celui-ci était le nombre d'oies dans le groupe entier au sol. Cet effet pourrait simplement résulter du fait que les grands groupes d'oies utilisent davantage les grands champs et se retrouvent ainsi plus loin des éléments risqués, lesquels se trouvent généralement en bordure des champs. Le deuxième facteur d'importance était encore une fois la nature de l'élément du paysage évité par les oies. L'effet des différents éléments était semblable à ce qui fut observé au printemps, c'est-à-dire que les oies évitaient davantage les éléments causant une obstruction visuelle plus importante.

En bref, la Grande Oie des neiges semble se positionner dans les champs selon les éléments associés avec la présence de chasseurs, mais pas nécessairement en évitant davantage les éléments associés plus fortement avec la présence de chasseurs, mais plutôt les éléments qui pourraient obstruer sa vision. L'hypothèse de départ, soit que les oies modifient leur utilisation de l'habitat selon le risque de prédation, semble donc partiellement appuyée par mes résultats. En effet, les fossés ne semblaient pas être l'élément le plus risqué, alors que fortement utilisé par les chasseurs. De plus, les autres facteurs, tels que le type de champs, la compétition et les contraintes énergétiques semblaient n'avoir que très peu d'effet sur l'utilisation de l'habitat, du moins à fine échelle spatiale.

### 3.3. Paysage de la peur et gestion

Mes résultats suggèrent que le concept de paysage de la peur pourrait servir à modifier l'utilisation des habitats par la Grande Oie des neiges lors de ses haltes migratoires, ce qui pourrait ultimement affecter le succès reproducteur et la survie des individus, ou à tout le moins, concentrer les oies dans des secteurs afin d'éviter qu'elles causent des dommages agricoles dans d'autres. Pour un effet optimal, il faudrait probablement créer deux types de paysages agricoles : des paysages sécuritaires et des paysages risqués. Pour se faire, il faudrait premièrement limiter la chasse dans une ou des zones agricoles situées relativement près des secteurs où les oies doivent être exclues. Par ailleurs, ces zones servant de refuges pour les oies, il faudrait les instaurer dans des endroits où les oies sont désirées ou qui sont de moindre importance pour l'agriculture. Pour augmenter l'attrait de ces refuges, il faudrait y limiter la pression de chasse, les éléments paysagers risqués, comme les haies brises vents, et y planter des cultures attrayantes d'un point de vue énergétique pour les oies. En contrepartie, il faudrait dédommager les cultivateurs de ces zones pour les dommages agricoles encourus. Il faudrait par la suite diminuer l'attrait des champs au sein des secteurs à protéger pour pousser les oies à aller s'alimenter dans les zones sécuritaires. Pour se faire, il pourrait être possible d'augmenter la pression de chasse avec de la chasse régulée, telle que pratiquée dans le sanctuaire de Montmagny, au Québec, ou encore avec des ententes entre les chasseurs et les propriétaires terriens pour faciliter l'accès aux terres agricoles des secteurs à protéger. Une autre façon de diminuer l'attrait des secteurs protéger serait d'y augmenter la densité d'haies brise-vents et d'autres éléments paysagers qui pourraient obstruer la vue des oies.

Ceci dit, il demeure que plusieurs pistes restent à étudier de manière à accroître les chances de succès d'un tel type d'aménagement. Premièrement, il me semble impératif de pousser l'analyse effectuée dans le cadre de mon projet, mais en incluant la caractérisation de la végétation des fossés. En effet, la densité et la hauteur de la végétation des fossés varient fortement, ce qui pourrait affecter grandement la capacité des fossés à cacher les chasseurs. De

plus, il me semble important d'évaluer l'attraction causée par différents agencements de cultures au sein d'un secteur donné. De fait, un groupe d'oies utilise souvent plus d'un champ pour s'alimenter. Il serait donc pertinent de mesurer les combinaisons de cultures qui sont plus ou moins attrayantes pour les oies, ainsi que déterminer à quelle échelle spatiale ces agencements doivent être mis en place. De plus, les oies semblent attirées par les champs contenant des zones inondées. Il serait donc intéressant de voir si ce facteur affecte vraiment la sélection d'habitat des oies, ce qui pourrait affecter l'attractivité de certains secteurs. Finalement, il serait intéressant d'étudier l'effet de la plantation par semis directs, une forme de culture sans labours, sur l'attractivité d'une région pour les oies. En effet, la plantation par semis directs, particulièrement pour le maïs, pourrait s'avérer une bonne piste pour diminuer les dommages agricoles pour deux raisons. Tout d'abord, les résidus agricoles restant dans le champ pourraient diminuer l'accessibilité aux nouvelles semences en rendant plus difficile la recherche de nourriture dans le sol (vs le labour traditionnel) et diminuerait les pertes. Par la suite, le maïs non labouré est plus attrayant énergétiquement pour les oies (Baldassare *et al* 1983 ; Béchet *et al* 2004a ; Krapu *et al* 2004) et pourrait offrir un coût de recherche de nourriture moindre que le maïs labouré puisque plus de grains résiduels sont en surface et facilement accessible (vs enterrés par le labour traditionnel). Ainsi, un secteur où la pratique de plantation par semis directs est pratiquée serait plus attractif pour les oies et pourrait ainsi diminuer l'utilisation des champs de foin par les oies.

#### **3.4. Points à corriger dans ce type d'étude**

Cette étude soulève plusieurs questions, dont celles du rôle de la distribution des ressources dans les champs sur le positionnement des oies et de l'impact de la pression de chasse sur le risque de prédation. Pour pouvoir y répondre et ainsi déterminer avec plus de précision ce que constitue le paysage de la peur pour la Grande Oie des neiges lors de ses haltes migratoires au Québec, il faudrait premièrement diminuer l'échelle géographique de la zone d'étude à un ou

deux sites de repos afin d'y concentrer l'effort d'échantillonnage. Ceci permettrait d'obtenir une meilleure description des éléments paysagers risqués (e.g., profondeur des fossés, végétation autour des fossés, hauteur de chaume) et par le fait même, de limiter les biais au niveau des analyses des effets du risque de prédation. De plus, il serait important de caractériser la distribution spatiotemporelle des ressources dans les champs visités par les oies, afin d'isoler les effets de la distribution des ressources dans l'utilisation des habitats et sur le taux de vigilance. Il faudrait également une analyse exhaustive de la pression de chasse et du dérangement. Ceci pourrait se faire par l'observation directe du nombre de chasseurs et de leur niveau d'activité, ou encore en procédant par sondage, et aussi par un suivi des dérangements (e.g., ornithologues amateurs, effaroucheurs). Ceci permettrait d'avoir une mesure précise du risque de prédation sur les sites étudiés et ainsi pouvoir l'intégrer dans les analyses. Il faudrait aussi plus de données pour la migration d'automne, de même que cibler des champs peu visités (soya, labours, céréales, etc.) pour mieux balancer l'échantillonnage. Finalement, une meilleure description des régions permettrait mieux de voir s'il y existe des différences entre celles-ci, et si c'est le cas, de voir comment ces différences affectent le risque de prédation.

### **3.5. Conclusion**

Le temps passé en vigilance par la Grande Oie des neiges lors de ses haltes migratoires au Québec est affecté par différents facteurs selon que la migration soit printanière ou automnale. Au printemps, la vigilance est influencée par le type de cultures, le nombre d'oies au vol, la densité d'oies au sol et par la présence de chasse dans la région. À l'automne, c'est plutôt l'heure de la journée, le nombre d'oies et la position de l'oie dans le groupe, ainsi que la distance aux éléments du paysage qui peuvent cacher la présence de chasseurs qui influencent la vigilance. Par ailleurs, le positionnement des oies dans les champs utilisés pour l'alimentation est affecté par le type de cultures, le type d'élément du paysage pouvant cacher des chasseurs et la présence de chasse à l'échelle régionale. Le positionnement des oies dans

les champs est toutefois davantage influencé par le type d'éléments risqués du paysage à proximité des oies et ainsi que par le nombre d'oies au sol dans le groupe. Le premier objectif du projet était de vérifier si le comportement de la Grande Oie des neiges était affecté indirectement par la chasse lors de ses passages au Québec. À ce titre, mon hypothèse était que les oies seraient affectées indirectement par la chasse au niveau du temps qu'elles passent en vigilance et de leur utilisation de l'habitat à fine échelle. Cette hypothèse est supportée par les résultats obtenus. Le deuxième objectif du projet était de quantifier, le cas échéant, l'influence de différentes caractéristiques de la structure du paysage et du groupe d'oies, de même que de la saison, sur les effets indirects de la chasse. Mes prédictions étaient que les oies allaient prendre plus de risques dans les cultures plus rentables énergétiquement (maïs versus foin versus céréale/soya), en présence d'une forte compétition et en présence de contraintes temporelles importantes. Selon les résultats obtenus, les oies semblent effectivement prendre en compte le type de cultures dans la prise de risques, puisqu'elles sont moins vigilantes dans les cultures riches en énergie, comme le maïs, et plus vigilante dans les autres cultures. De plus, mes résultats montrent une saisonnalité dans la prise de risque des oies qui pourrait être relié à des contraintes temporelles différentes entre les saisons. Cette différence pourrait, entre autre, être lié à la reproduction. Par contre, j'ai trouvé peu d'évidences supportant que la compétition affecte la prise de risques par les oies.

Enfin, mon projet avait pour objectif ultime d'évaluer la possibilité d'utiliser le concept de paysage de la peur pour la gestion d'espèces nuisibles ou surabondantes, notamment pour la Grande Oie des neiges lors de ses haltes migratoires au Québec. Quoique mes résultats indiquent qu'il est probablement possible d'utiliser les principes de l'écologie de la peur dans la gestion de la Grande Oie des neiges, il reste néanmoins plusieurs questions à répondre avant que cet outil puisse être utilisé à son plein potentiel.

## BIBLIOGRAPHIE

- Aborn, D.A. & Moore, F.R. (1997) Pattern of movement by Summer Tanagers (*Piranga rubra*) during migratory stopover : A telemetry study. *Behaviour*, **134**, 1077–1100.
- Abraham, K.F., Jefferies, R.L. & Rockwell, R.F. (2005) Goose-induced changes in vegetation and land cover between 1976 and 1997 in an Arctic coastal marsh. *Arctic, Antarctic and Alpine research*, **37**, 269–275.
- Abrams, P.A. (2000) The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 79–105.
- Alerstam, T. & Hedenström, A. (1998) The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology*, **29**, 343–369.
- Alerstam, T., Hedenström, A. & Åkesson, S. (2003) Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, **103**, 247–260.
- Alisauskas, R.T. & Ankney, C.D. (1992) Spring habitat use and diets of midcontinent adult Lesser Snow Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **56**, 43–54.
- Altendorf, K.B., Landré, J.W., González, C.A.L. & Brown, J.S. (2001) Assessing effects of predation risk on behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, **82**, 430–439.
- Ankney, C.D. (1996) An embarrassment of riches: too many geese. *The Journal of Wildlife Management*, **60**, 217–223.
- Anonyme. (2013). L'Oie des neiges au Québec: Plan d'action 2013-2018. Document issu d'un atelier de travail regroupant les membres de la Table de Concertation sur la Gestion de la Grande Oie des neiges. Québec. Québec. 20pp.
- Arctic Goose Joint Venture Technical Committee. (2008) Arctic Goose Joint Venture strategic plan: 2008-2012. Unpublished report. 112 pp.
- Arzel, C., Elmberg, J. & Guillemain, M. (2006) Ecology of spring-migrating anatidae: A review. *Journal of Ornithology*, **147**, 167–184.
- Baldassarre, G.A. & Bolen, E.G. (1984) Field-feeding ecology of waterfowl wintering on the Southern High Plains of Texas. *The Journal of Wildlife Management*, **48**, 63–71.



- Baldassarre, G.A., Whyte, R.J., Quinlan, E.E. & Bolen, E.G. (1983) Dynamics and quality of waste corn available to postbreeding waterfowl in Texas. *Wildlife Society Bulletin*, **11**, 25–31.
- Bandara, R. & Tisdell, C. (2002) Asian elephants as agricultural pests : economics of control and compensation in Sri Lanka. *Natural Resources Journal*, **42**, 491–519.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Bojesen Christensen, R.H., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G. & Green, P. (2016) Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *Cran R-project*.
- Batt, B.D.J. (2007) Arctic ecosystems in peril: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario. 120 pp.
- Beauchamp, G. (2008) What is the magnitude of the group-size effect on vigilance? *Behavioral Ecology*, **19**, 1361–1368.
- Beauchamp, G. (2015) Visual obstruction and vigilance: A natural experiment. *Journal of Avian Biology*, **46**, 476–481.
- Beauchamp, G. & Livoreil, B. (1997) The effect of group size on vigilance and feeding rate in Spice Finches (*Lonchura punctulata*). *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1526–1531.
- Béchet, A., Giroux, J.-F., Gauthier, G., Nichols, J.D. & Hines, J.E. (2003) Spring hunting changes the regional movements of migrating Greater Snow Geese. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 553–564.
- Béchet, A., Giroux, J.-F. & Gauthier, G. (2004a) The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 689–700.
- Béchet, A., Reed, A., Plante, N., Giroux, J. & Gauthier, G. (2004b) Estimating the size of the Greater Snow Goose population. *Journal of Wildlife Management*, **68**, 639–649.
- Béchet, A., Giroux, J.-F., Gauthier, G. & Bélisle, M. (2010) Why roost at the same place? Exploring short-term fidelity in staging Snow Geese. *The Condor*, **112**, 294–303.
- Bédard, J. & Lapointe, G. (1991) Response of hayfield vegetation to spring grazing by Greater Snow Geese. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 187–193.
- Bédard, J., Nadeau, A. & Gauthier, G. (1986) Effects of spring grazing by Greater Snow Geese on hay production. *Journal of Applied Ecology*, **23**, 65–75.

- Bednekoff, P.A. & Lima, S.L. (2004) Risk allocation and competition in foraging groups: Reversed effects of competition if group size varies under risk of predation. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **271**, 1491–1496.
- Bélanger, L. & Bédard, J. (1989) Responses of staging Greater Snow Geese to human disturbance. *The Journal of Wildlife Management*, **53**, 713–719.
- Bélanger, L. & Bédard, J. (1995) Use of ice-scoured depressions by marsh-foraging Snow Geese (*Chen caerulescens atlantica*). *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 253–259.
- Bélanger, L. & Grenier, M. (2002) Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology*, **17**, 495–507.
- Bélanger, L. & Lefebvre, J. (2006) Plan de gestion intégrée durable de la Grande Oie des neiges au Québec: Plan d'action 2005-2010. Service canadien de la faune, région du Québec, Environnement Canada, Sainte-Foy, 34pp.
- Benhaïem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, A.J.M., Morellet, N. & Verheyden, H. (2008) Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Animal Behaviour*, **76**, 611–618.
- Berl, J.L. (2013) American Wigeon *Anas americana* vigilance behaviour on suburban golf courses. *Wildfowl*, 105–114.
- Bérubé, C.H., Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (1999) Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*, **80**, 2555–2565.
- Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J.-F. (2003) Body condition, migration, and timing of reproduction in Snow Geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*, **162**, 110–121.
- Bêty, J., Giroux, J.-F. & Gauthier, G. (2004) Individual variation in timing of migration: Causes and reproductive consequences in Greater Snow Geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **57**, 1–8.
- Blackwell, B.F., Seamans, T.W., Tyson, L.A., Belant, J.L. & VerCauteren, K.C. (2012) Exploiting antipredator behavior in white-tailed deer for resource protection. *Wildlife Society Bulletin*, **36**, 546–553.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F. & Hewison, A.J.M. (2013) Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 185–193.

- Brockmann, H.J. & Barnard, C.J. (1979) Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour*, 487–514.
- Brown, J.S. (1989) Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs*, **59**, 1–20.
- Brown, J.S., Laundré, J.W. & Gurung, M. (1999) The ecology of fear: Optimal foraging , game theory , and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, **80**, 385–399.
- Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee. (2011) Population status of migratory game birds in Canada: November 2011. CWS Migratory Birds Regulatory Report Number 34. 104 pp.
- Carbone, C., Thompson, W. a., Zadorina, L. & Rowcliffe, J.M. (2003) Competition, predation risk and patterns of flock expansion in barnacle geese (*Branta leucopsis*). *Journal of Zoology*, **259**, 301–308.
- Centre d'Étude Nordique. (2015). Suivi écologique – Grande Oie des neiges. [URL: [http://www.cen.ulaval.ca/bylot/fr\\_intro.htm](http://www.cen.ulaval.ca/bylot/fr_intro.htm)]. Consulté le 20 janvier 2016.
- Clinchy, M., Sheriff, M.J. & Zanette, L.Y. (2013) Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, **27**, 56–65.
- Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. (2010) Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le goglu des prés (*Dolichonyx oryzivorus*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa, vii + 44pp.
- Conover, M.R. (2001) Effect of hunting and trapping on wildlife damage. *Wildlife Society Bulletin*, **29**, 521–532.
- Coulson, J.C. (1968) Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature*, **217**, 478–479.
- Cresswell, W., Clark, J. A & Macleod, R. (2009) How climate change might influence the starvation-predation risk trade-off response. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **276**, 3553–3560.
- Cresswell, W. & Whitfield, D.P. (2008) How starvation risk in Redshanks *Tringa totanus* results in predation mortality from Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis*, **150**, 209–218.
- Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrêne, M., Bizoux, J. & Mahy, G. (2010) Colonization credit in restored wet heathlands. *Restoration Ecology*, **18**, 645–655.

- Dierschke, V. & Delingat, J. (2001) Stopover behaviour and departure decision of Northern Wheatears, *Oenanthe oenanthe*, facing different onward non-stop flight distances. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 535–545.
- Dionne, M., Lauzon-Guay, J.-S., Hamilton, D.J. & Barbeau, M.A. (2006) Protective socking material for cultivated mussels : a potential non-disruptive deterrent to reduce losses to diving ducks. *Aquaculture International*, **14**, 595–613.
- Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings. Biological sciences/The Royal Society*, **268**, 25–29.
- Drent, R.H., & Daan, S. (1980) The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea* **68**, 225-252.
- Drolet, D., Himmelman, J.H. & Rochette, R. (2004) Use of refuges by the ophiuroid *Ophiopholis aculeata*: Contrasting effects of substratum complexity on predation risk from two predators. *Marine Ecology Progress Series*, **284**, 173–183.
- Elgar, M.A. (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: A critical review of the empirical evidence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **64**, 13–33.
- Ely, C.R. & Raveling, D.G. (2011) Seasonal variation in nutritional characteristics of the diet of Greater White-fronted Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 78–91.
- Environnement Canada. (2005). Faune et flore du pays : la Grande Oie des neiges. [URL : <http://www.hww.ca/fr/faune/oiseaux/la-grande-oie-des-neiges.html>]. Consulté le 18 mai 2016.
- Erni, B., Liechti, F. & Bruderer, B. (2002) Stopover strategies in passerine bird migration: A simulation study. *Journal of Theoretical Biology*, **219**, 479–493.
- Farmer, A.H. & Parent, A.H. (1997) Effects of the landscape on shorebird movements at spring migration stopovers. *The Condor*, **99**, 698–707.
- Fairbanks, B. & Dobson, S.F. (2007) Mechanisms of the group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels: dilution versus detection. *Animal Behaviour*, **73**, 115–123.
- Financière Agricole du Québec. (2015). Statistiques des dommages causés par la sauvagine : Historique des indemnités de 1992 à 2015 inclusivement pour le Québec, Québec.
- Foster, W.A. & Treherne, J.E. (1981) Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, **293**, 466–467.

- Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**.
- Fritz, H., Guillemain, M. & Durant, D. (2002) The cost of vigilance for intake rate in the mallard (*Anas platyrhynchos*): an approach through foraging experiments. *Ethology Ecology & Evolution*, 91–97.
- Gauthier, G., Bêty, J. & Hobson, K.A. (2003) Are Greater Snow Geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, **84**, 3250–3264.
- Gauthier, G., Giroux, J.-F., Reed, A., Béchet, A. & Belanger, L. (2005) Interactions between land use, habitat use, and population increase in Greater Snow Geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, **11**, 856–868.
- Gauthier, G., Pradel, R., Menu, S. & Lebreton, J. (2001) Seasonal survival of Greater Snow Geese and effect of hunting under dependence in sighting probability. *Ecology*, **82**, 3105–3119.
- Geisser, H. & Reyer, H. (2004) Efficacy of hunting, feeding, and fencing to reduce crop damage by wild boars. *Journal of Wildlife Management*, **68**, 939–946.
- Ghilain, A. & Bélisle, M. (2008) Breeding success of Tree Swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications*, **18**, 1140–1154.
- Gill, J.A., Norris, K., Potts, P.M., Gunnarsson, T.G., Atkinson, P.W. & Sutherland, W.J. (2001) The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature*, **412**, 436–438.
- Gill, J.A. & Sutherland, W.J. (1996) A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 786–792.
- Gill, J. A. & Sutherland, W. J. (2000) Predicting the consequences of human disturbance from behavioural decisions. *Conservation biology series-cambridge*, 51–64.
- Giroux, J.-F. & Bédard, J. (1987) The effects of grazing by Greater Snow Geese on the vegetation of tidal marshes in the St-Lawrence estuary. *Journal of Applied Ecology*, **24**, 773–788.
- Green, M., Alerstam, T., Clausen, P., Drent, R. & Ebbinge, B.S. (2002) Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla*, as recorded by satellite telemetry, do not minimize flight distance during spring migration. *Ibis*, **144**, 106–121.

- Gunnarsson, T.G., Gill, J.A., Petersen, A., Appleton, G.F. \* Sutherland, W.J. (2005) A double buffer effect in a migratory shorebird population. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 965-971.
- Hamer, T.L., Flather, C.H. & Noon, B.R. (2006) Factors associated with grassland bird species richness: the relative roles of grassland area, landscape structure, and prey. *Landscape Ecology*, **21**, 569–583.
- Hilton, G.M., Ruxton, G.D. & Cresswell, W. (1999) Choice of foraging area with respect to predation risk in Redshanks: The effects of weather and predator activity area. *Oikos*, **87**, 295–302.
- Hofman-Kamińska, E. & Kowalczyk, R. (2012) Farm crops depredation by european bison (*Bison bonasus*) in the vicinity of forest habitats in Northeastern Poland. *Environmental Management*, **50**, 530–541.
- Hope, D.D., Lank, D.B., Smith, B.D. & Ydenberg, R.C. (2011) Migration of two calidrid sandpiper species on the predator landscape: How stopover time and hence migration speed vary with geographical proximity to danger. *Journal of Avian Biology*, **42**, 522–529.
- Hugie, D.M. & Dill, L.M. (1994) Fish and game: A game theoretic approach to habitat selection by predators and prey. *Journal of Fish Biology*, **45**, 151–169.
- Hutto, R.L. (1998) On the importance of stopover sites to migrating birds. *The Auk*, **115**, 823–825.
- Initiative de conservation des oiseaux de l'Amérique du Nord. (2012) État des populations d'oiseaux du Canada, 2012. Environnement Canada, Ottawa, Canada 36pp.
- Jayakody, S., Sibbald, A.M., Gordon, I.J. & Lambin, X. (2008) Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biology*, **14**, 81–91.
- Jefferies, R.L. & Drent, R.H. (2006) Arctic geese, migratory connectivity and agricultural change : calling the sorcerer's apprentice to order. *Ardea*, **94**, 537–554.
- Jefferies, R.L., Rockwell, R.F. & Abraham, K.F. (2004) Agricultural food subsidies , migratory connectivity and large-scale disturbance in Arctic coastal systems: A case study. *Integrative and comparative biology*, **44**, 130–139.
- Jeschke, J.M. & Tollrian, R. (2007) Prey swarming: which predators become confused and why? *Animal behaviour*, **74**, 387-393.

- Jobin, B., DesGranges, J. & Boutin, C. (1996) Population trends in selected species of farmland birds in relation to recent developments in agriculture in the St. Lawrence Valley. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **57**, 103–116.
- Jobin, B., Latendresse, C., Baril, A., Maisonneuve, C., Boutin, C. & Côté, D. (2013) A half-century analysis of landscape dynamics in southern Québec, Canada. *Environmental monitoring and assessment*, **186**, 2215–2229. 26 pp.
- Johansen, M.H., Lefebvre, J., Huang, M., Giroux, J.-F., Bélisle, M. & Bety, J. (2012) Improving GSGO Continental Population Estimates and New Habitat Use Patterns on Wintering Grounds : Final Report.
- Joyner, D.E., Jacobson, B.N. & Arthur, R.D. (1987) Nutritional characteristics of grains fed to Canada Geese. *Wildfowl*, **38**, 89–93.
- Kent, C.P.S. & Crabtree, B. (2008) The effectiveness of an established sanctuary zone for reducing human disturbance to australian sea lions (*Neophoca cinerea*) at Carnac Island, Western Australia. *Tourism in Marine Environments*, **5**, 29–42.
- Krapu, G.L., Brandt, D.A. & Cox Jr, R.R. (2004) Less waste corn, more land in soybeans, and the switch to genetically modified crops: trends with important implications for wildlife management. *Wildlife Society Bulletin*, **32**, 127–136.
- Krapu, G.L., Reinecke, K.J., Jorde, D.G. & Simpson, S.G. (1995) Spring-staging ecology of midcontinent Greater White-fronted Geese. *The Journal of Wildlife Management*, **59**, 736–746.
- Lank, D.B., Butler, R.W., Ireland, J. & Ydenberg, R.C. (2003) Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. *Oikos*, **103**, 303–319.
- Laundré, J.W., Hernández, L. & Altendorf, K.B. (2001) Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 1401–1409.
- Laundré, J.W., Hernández, L. & Ripple, W.J. (2010) The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The open Ecology Journal*, **3**, 1–7.
- Lazarus, J. (1978) Vigilance, flock size and domain of danger size in the White-fronted Goose. *Wildfowl*, **29**, 135–145.
- Lecomte, N., Gauthier, G., Giroux, J.-F., Milot, E. & Bernatchez, L. (2009) Tug of war between continental gene flow and rearing site philopatry in a migratory bird: the sex-biased dispersal paradigm reconsidered. *Molecular Ecology*, 593–602.

- Leuven, R.S.E.W., Velde, G. van Der, Baijens, I., Snijders, J., Zwart, C. van Der, Lenders, H.J.R. & Vaate, A. bij de. (2009) The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions*, **11**, 1989–2008.
- Lian, X., Zhang, T., Cao, Y., Su, J. & Thirgood, S. (2007) Group size effects on foraging and vigilance in migratory tibetan antelope. *Behavioural Processes*, **76**, 192–197.
- Lima, S.L. & Zollner, P.A. (1996) Anti-predatory vigilance and the limits to collective detection: visual and spatial separation between foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **38**, 355–363.
- Lima, S.L., Zollner, P.A. & Bednekoff, P.A. (1999) Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in Dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **46**, 110–116.
- Lindström, A. & Piersma, T. (1993) Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis*, **135**, 70–78.
- Mainguy, J., Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J.-F. (2002) Are body condition and reproductive effort of laying Greater Snow Geese affected by the spring hunt? *The Condor*, **104**, 156–161.
- Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J., Baubet, E., Hohmann, U., Monaco, A., Ozoliņš, J., Cellina, S., Podgórski, T., Fonseca, C., Markov, N., Pokorný, B., Rosell, C. & Náhlik, A. (2015) Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest Management Science*, **71**, 492–500.
- Matassa, C.M. & Trussell, G.C. (2011) Landscape of fear influences the relative importance of consumptive and nonconsumptive predator effects. *Ecology*, **92**, 2258–66.
- Meijer, T. & Drent, R. (1999) Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis*, **141**, 399–414.
- Merkens, M., Bradbeer, D.R. & Bishop, C.A. (2012) Landscape and field characteristics affecting winter waterfowl grazing damage to agricultural perennial forage crops on the lower Fraser River delta, BC, Canada. *Crop Protection*, **37**, 51–58.
- Milá, B., Smith, T.B. & Wayne, R.K. (2006) Postglacial population expansion drives the evolution of long-distance migration in a songbird. *Evolution*, **60**, 2403–2409.
- Mineau, P. & Whiteside, M. (2013) Pesticide acute toxicity is a better correlate of U.S. grassland bird declines than agricultural intensification. *PLOS one*, **8**.



- Mowbray, T.B., Cooke, F. & Ganter, B. (2000) Snow Goose (*Chen caerulescens*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. URL: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/514/articles/introduction>]
- Nebel, S., Mills, A., McCracken, J.D. & Taylor, P.D. (2010) Declines of aerial insectivores in North America follow a geographic gradient. *Avian Conservation and Ecology*, **1**.
- Norling, P. & Kautsky, N. (2007) Structural and functional effects of *Mytilus edulis* on diversity of associated species and ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series*, **351**, 163–175.
- Olson, J.M. (2001). Comportement migratoire autumnal de la Grande Oie des neiges dans le Québec meridional. Université du Québec à Montréal.
- Patton, D.L.H. & Frame, J. (1981) The effect of grazing in winter by wild geese on improved grassland in West Scotland. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 311–325.
- Pearse, A.T., Krapu, G.L. & Jr, R.R.C. (2013) Comparative spring-staging ecology of sympatric arctic-nesting geese in South-Central Nebraska. *The American Midland Naturalist*, **169**, 371–381.
- Percival, S.M. & Houston, D.C. (1992) The effect of winter grazing by Barnacle Geese on grassland yields on Islay. *Journal of Applied Ecology*, **29**, 35–40.
- Percival, S.M., Halpin, Y. & Houston, D.C. (1997) Managing the distribution of Barnacle Geese on Islay, Scotland, through deliberate human disturbance. *Biological Conservation*, **82**, 273–277.
- Percival, S.M. & Percival, T. (1997) Feeding ecology of Barnacle Geese on their spring staging grounds in Northern Iceland. *Ecography*, **20**, 461–465.
- Piersma, T. (2007) Using the power of comparison to explain habitat use and migration strategies of shorebirds worldwide. *Journal of Ornithology*, **148**, 45–59.
- Pitt, W.C. (1999) Effects of multiple vertebrate predators on grasshopper habitat selection: trade-offs due to predation risk, foraging, and thermoregulation. *Evolutionary Ecology*, **13**, 499–515.
- Rao, K.S., Maikhuri, R.K., Nautiyal, S. & Saxena, K.G. (2002) Crop damage and livestock depredation by wildlife: a case study from Nanda Devi Biosphere Reserve, India. *Journal of Environmental Management*, **66**, 317–327.

- Reed, E.T., Gauthier, G. & Giroux, J.-F. (2004) Effects of spring conditions on breeding propensity of Greater Snow Goose females. *Animal Biodiversity and Conservation*, **27**, 35–46.
- Rioux, S., Bélisle, M. & Giroux, J.-F. (2009) Effects of landscape structure on male density and spacing patterns in Wild Turkeys (*Meleagris gallopavo*) depend on winter severity. *The Auk*, **126**, 673–683.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2003) Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management*, **184**, 299–313.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2004) Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *American Institute of Biological Sciences*, **54**, 755–766.
- Roberts, G. (1996) Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, **51**, 1077–1086.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 157–176.
- Rockwell, R.F., Witte, C.R., Jefferies, R.L. & Weatherhead, P.J. (2003) Response of nesting savannah sparrows to 25 years of habitat change in a snow goose colony. *Écoscience*, **10**, 33–37.
- Ross, B.P., Lien, J. & Furness, R.W. (2001) Use of underwater playback to reduce the impact of eiders on mussel farms. *Journal of Marine Science*, **58**, 517–524.
- Scheiffarth, G., Wahls, S., Ketzenberg, C. & Exo, K. (2002) Spring migration strategies of two populations of bar-tailed godwits, *Limosa lapponica*, in the Wadden Sea: Time minimizers or energy minimizers? *Oikos*, **96**, 346–354.
- Schlosser, J. (1987) The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology*, **68**, 651–659.
- Schmitz, O.J., Beckerman, A.P. & Brien, K.M.O. (1997) Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, **78**, 1388–1399.
- Schmitz, O.J., Krivan, V. & Ovadia, O. (2004) Trophic cascades: The primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, **7**, 153–163.
- Searle, K.R., Stokes, C.J. & Gordon, I.J. (2008) When foraging and fear meet: using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. *Behavioral Ecology*, **19**, 475–482.

- Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Rees, W.G., Grundy, E., Lambertucci, S.A. & Vosper, S.B. (2013) Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American Naturalist*, **182**, 298–312.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. (2005) Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 2627–2634.
- St-Clair, C.C., Bélisle, M., Desrochers, A. & Hannon, S. (1998) Winter responses of forest birds to habitat corridors and gaps. *Conservation Ecology*, **2**, 1–15.
- Stewart, C.M., McShea, W.J. & Piccolo, B.P. (2006) The impact of white-tailed deer on agricultural landscapes in 3 national historical parks in Maryland. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1525–1530.
- Strickland, B.K. & Demarais, S. (2008) Influence of landscape composition and structure on antler size of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, **72**, 1101–1108.
- Sullivan, B.L., Wood, C.L., Iliff, M.J., Bonnev, R.E., Fink, D., & Kelling, S. 2009. eBird: a citizen-based bird observation network in the biological sciences. *Biological conservation*, **142**, 2282-2292.
- Sutherland, W.J. (1983) Aggregation and the “ideal free” distribution. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 821–828.
- Tambling, C.J., Druce, D.J., Hayward, M.W., Castley, J.G., Adenorff, J. & Kerley, G.H. (2012) Spatial and temporal changes in group dynamics and range use enable anti-predator responses in African buffalo. *Ecology*, **93**, 1297-1304.
- Tombre, I.M., Madsen, J., Tømmervik, H., Haugen, K.-P. & Eythórsson, E. (2005) Influence of organised scaring on distribution and habitat choice of geese on pastures in Northern Norway. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **111**, 311–320.
- Tuomi, J., Tuomo, H. & Haukioja, E. (1983) Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *American Zoologist*, **23**, 25–34.
- van Soest, P.J., Mertens, D.R. & Deinum, B. (1978) Preharvest factors influencing quality of conserved forage. *Journal of Animal Science*, **47**, 712-720.
- VerCauteren, K.C., Lavelle, M.J. & Hygnstrom, S. (2006) Fences and deer-damage management : A review of designs and efficacy. *Wildlife Society Bulletin*, **34**, 191–200.
- Wagner, K.K., Schmidt, R.H. & Conover, M.R. (1997) Compensation programs for wildlife damage in North America. *Wildlife Society Bulletin*, **25**, 312–319.

- Warnock, N. & Bishop, M.A. (1998) Spring stopover ecology of migrant Western Sandpipers. *The Condor*, **100**, 456–467.
- Watson, M., Aebischer, N.J. & Cresswell, W. (2007) Vigilance and fitness in grey partridges *Perdix perdix*: The effects of group size and foraging-vigilance trade-offs on predation mortality. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 211–221.
- Williams, D.A., Lawton, M.F. & Lawton, R.O. (1994) Population growth, range expansion, and competition in the cooperatively breeding brown jay, *Cyanocorax morio*. *Animal Behaviour*, **48**, 309–322.
- Xu, F., Ma, M., Yang, W., Blank, D., Ding, P. & Zhang, T. (2013) Vigilance in Black-Necked Cranes: Effects of predation vulnerability and flock size. *The Wilson Journal of Ornithology*, **125**, 208–212.
- Yasué, M., Quinn, J.L. & Cresswell, W. (2003) Multiple effects of weather on the starvation and predation risk trade-off in choice of feeding location in Redshanks. *Functional Ecology*, 727–736.
- Ydenberg, R.C., Butler, R.W., Lank, D.B., Guglielmo, C.G. & Lemon, M. (2002) Trade-offs, condition dependence and stopover site selection by migrating sandpipers. *Journal of Avian Biology*, **33**, 47–55.
- Zaret, T.M. & Suffern, J.S. (1976) Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography*, **21**, 804–813.