

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

ÉCOLOGIE DE LA MUE CHEZ LES CANARDS DE MER :
STRATÉGIES ET CONTRAINTES

THÈSE PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

ANOUCK VIAIN

JUILLET 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Cette thèse n'aurait pu être réalisée ni finalisée sans le soutien de nombreuses personnes tant dans le contexte professionnel que dans le contexte relationnel, personnes que je tiens à remercier dans les quelques lignes qui suivent.

En premier lieu je tiens à remercier mon directeur de thèse, Magella Guillemette, qui a su me donner ma chance dans un pays nouveau, m'a assurée de son soutien et m'a apporté de précieux conseils par ses commentaires constructifs. Merci surtout pour la confiance accordée en me permettant notamment la mise en place d'un travail d'imprégnation que tu m'as laissé mener avec une grande autonomie. Je souhaite aussi remercier les co-auteurs qui ont participé à la publication de certains chapitres de cette thèse : Jean-Pierre Savard, Scott Gilliland et Matthew Perry. Merci également à Steven Portugal, Piero Calosi, Dan Esler et Peter Pyle pour leurs commentaires riches en enseignements sur la version préliminaire de certains articles.

Je tiens à remercier tout particulièrement Pierre Drapeau, François Vézina et Shawn Craik, en tant que président et membres interne et externe, pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Un grand merci à Martin Tremblay et sa famille qui m'ont accueillie sur leur propriété avec mes pensionnaires. Merci Martin pour ta bonne humeur, ton ardeur au travail dans les phases de construction. Merci aussi pour les moments de complicité partagés au sein de ta famille, tout spécialement avec Valérie, Hubert, Cassandre, petit Félix et Adèle. Ce projet n'aurait pu aboutir sans ton soutien et ta très grande collaboration. Merci à Sylvain Leblanc et la famille Hartog pour l'aide aux prélèvements nécessaires au chapitre III. Je tiens également à remercier Grant

Gilchrist et Amie Black pour leur aide efficace dans les démarches pour la collecte des œufs d'Eiders à duvet à Iqualit et avoir ainsi permis la coordination des différentes étapes nécessaires à cette récolte. Merci également à Alain Caron pour sa disponibilité et son aide précieuse dans le monde des statistiques. Je tiens à remercier aussi le personnel du département de Biologie : Jonathan Coudé, Pierre Rioux, Yves Lemay, Louise Amyot, Annie Boulianne, Lyne Bélanger et Pauline Dubé. Un grand merci aussi à Danie Massé pour son dynamisme et sa bonne humeur dans ses échanges avec les étudiants et son efficacité dans la gestion et le suivi des commandes de matériel.

Je veux aussi partager ces remerciements avec les membres de mon laboratoire : Samantha Richman pour ses précieux conseils concernant l'élevage et les soins des eiders, Jean-François Ouellet et Catherine Ayotte pour leurs conseils initiatiques pour mes premières heures d'enseignement, Élisabeth Varennes pour les échanges scientifiques et l'entraide lors d'interventions ponctuelles avec les eiders ainsi que Mylène Delorme, Marie-Audrey Nadeau, Frankie Jean-Gagnon et Marie-Christine Frenette. Merci également à Marie-Jeanne Rioux, Katerine Chalut et Florence Boucher. Un merci tout particulier à Sylvain Christin pour ses précieux coups de main tout au long de ce projet et surtout merci de ne pas avoir eu peur d'affronter avec moi l'hiver québécois pétrifiant régulièrement nos doigts au cours de travaux manuels tels la construction des bassins et l'avancement du bâtiment des eiders.

Un grand merci aussi à toutes les personnes que j'ai pu côtoyer au cours de cette expérimentation : Antoine Jean et son neveu Martin pour l'autorisation d'utiliser leur lac pour la baignade quotidienne des eiders. Danny Blais, Mélanie Asselin et leurs enfants Eliott et Xavier pour l'intérêt porté à mon projet et pour m'avoir dépannée de temps en temps, mais également à leur chien Bazou pour sa grande patience envers les eiders qui venaient s'amuser à lui tirer la queue ou les oreilles. Merci également à toutes les personnes rencontrées au cours des sorties avec les eiders et qui ont montré

de l'intérêt pour mon projet de recherche. Merci aussi à Lynn Miller et au Dr. Dancoste pour leurs précieux conseils concernant l'élevage des canards de mer.

En cette heure d'accomplissement, j'adresse une pensée spéciale à ma seconde famille celle des amoureux, protecteurs, défenseurs de la nature et grands naturalistes qui, depuis mon plus jeune âge, m'ont entourée en contribuant grandement à éveiller ma curiosité face au monde vivant, entre autres Madame Odette Cordier, Jean-Yves Cretin, la famille Michelat et tant d'autres. Merci à vous et plus particulièrement à Monique, Jean-Yves, Jean-Claude Robert et Jeannette Michelat qui ont pris leur envol trop tôt.

Merci à Marion Pillet et Sylvain, toujours présents dans les moments de doute, de stress ou dans les instants plus joyeux comme les lundis desserts. Merci à tous les membres du club des lundis desserts : Sarah-Jane, Tarik, Lyria, Thomas, Souad, Nassim, Wahiba, Amin, Jessica, Mélanie, Amira et Guillaume pour avoir contribué à la touche sucrée des repas et fait de ces moments des instants d'échanges mémorables dans la joie et la bonne humeur, permettant à chacun de démontrer ses talents de pâtissier. Moments devenus notre « drogue sucrée » incontournable et essentielle pour bien démarrer la semaine. Je remercie aussi mes amis de longue date, qui malgré les distances qui nous séparent, m'ont toujours témoigné leur amitié et leur soutien, Stéphanie, Mimie, Marie-Charlotte, Nathalie, Jean-Paul et Jeanne-Marie. Merci à ma famille, qui m'a encouragée à distance et surtout à mes parents et mon frère qui ont toujours cru en moi et m'ont soutenue tout au long de ces années au Canada.

Merci aux différents organismes qui ont soutenu financièrement ou logistiquement les différents aspects de ce travail de recherche : Environnement Canada, CRSNG, la Fondation UQAR, BOREAS, Québec-Océan.

Merci également à tous ceux que j'aurais pu involontairement oublier.

Enfin, je voulais terminer ces remerciements avec une pensée pour ceux qui au cours de ces années de doctorat ont grandement contribué à la collecte des données et beaucoup enrichi mes connaissances avec des informations écrites nulle part dans les livres de biologie. Merci à Charly, Joséphine, Hector, Fugueur, Alto, Futée, Capucine, Caline, Punky, Grognon, Sauterelle, Crevette, Denis, Juniore, Médor, Don-Juan, Plume, Jumpy, Rebelle, Duckie, Gasper, Plucky duck, Sleepy, Arsène-Lupin, Bella, Chipie, Filou, April, May et June, mes « enfants plumes ».

DÉDICACE

À ma mère et mon père

« [...] chaque problème qu'il vous est donné de résoudre soulève,
à l'instant même de sa solution, de nouveaux problèmes »

Konrad Lorentz

« A pilot never dies, he just flies
away and does not return »

A. St Exupery

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	XII
LISTE DES TABLEAUX.....	XVII
RÉSUMÉ.....	XVIII
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	
1.1 Les plumes.....	1
1.1.1 Une structure hors du commun	1
1.1.2 Les fonctions du plumage	2
1.1.3 La qualité des plumes.....	3
1.2 La mue des oiseaux.....	5
1.2.1 Le processus de mue	5
1.2.2 Les différents patrons de mue	8
1.2.3 L’insertion de la mue complète dans le cycle annuel des oiseaux.....	10
1.3 La tribu des <i>Mergini</i>	14
1.3.1 Les <i>Mergini</i> étudiés.....	15
1.3.2 Le cas spécifique de la mue synchrone : pressions et contraintes.....	18
1.4 Objectifs de l’étude.....	22
CHAPITRE II	
DO SEADUCKS MINIMISE THE FLIGHTLESS PERIOD? : INTER AND INTRA-SPECIFIC COMPARISONS OF REMIGIAL MOULT	
2.1 Résumé	28
2.2 Abstract.....	29
2.3 Introduction	30
2.4 Materials and methods.....	32
2.4.1 Ethics statement.....	32

2.4.2	Care of captive seaducks	32
2.4.3	Measurements from seaducks	33
2.4.4	Modelling feather growth.....	34
2.4.5	Modelling moult allometry.....	34
2.4.6	Statistical analyses.....	35
2.5	Results	36
2.5.1	Timing of initiation of remigial moult	37
2.5.2	Inter-specific comparison of feather growth rates.....	37
2.5.3	Moult allometries	40
2.5.4	Duration of estimated flightless period	40
2.5.5	Variation of body mass during flight feather moult.....	42
2.6	Discussion.....	45
2.6.1	Applicability to wild seaducks	45
2.6.2	Allometry of feathers growth	48
2.6.3	Variations in body mass during remigial moult.....	49
2.7	Acknowledgments	51
2.8	References.....	52
CHAPITRE III		
BODY AND ORGAN MASS DYNAMICS DURING REMIGIAL MOULT IN A WING-FOOT-PROPELLED DIVING SEADUCK: THE COMMON EIDER.		
3.1	Résumé	62
3.2	Abstract.....	63
3.3	Introduction	64
3.4	Materials and methods.....	68
3.4.1	Specimen collection	68
3.4.2	Dissection protocol.....	68
3.4.3	Body reserves	69
3.4.4	Data analysis	69
3.5	Results	70
3.5.1	Body mass	70
3.5.2	Digestive organs.....	72

3.5.3	Vital organs and body reserves	75
3.5.4	Locomotor organs	76
3.5.5	Growth of flight feathers	81
3.6	Discussion.....	83
3.7	Acknowledgments	88
3.8	References.....	89

CHAPITRE IV

KEEPING WARM DURING WING MOULT: THE FLIGHTLESS PERIOD IS SYNCHRONISED WITH SEA SURFACE TEMPERATURES IN A LARGE DIVING BIRD.

4.1	Résumé	100
4.2	Abstract.....	101
4.3	Introduction	102
4.4	Materials and methods.....	104
4.4.1	Model species and population studied	104
4.4.2	Pattern and location of moulting quarters	105
4.4.3	Deployment of data loggers	106
4.4.4	Identification of flightless and migration periods	107
4.4.5	Heart rate and body temperature	107
4.4.6	Sea surface temperature	108
4.4.7	Resting metabolic rate.....	109
4.4.8	Data analysis	109
4.5	Results	110
4.5.1	Timing of moult period and its relationship with migration and body mass	110
4.5.2	SST of observed and predicted wing moult	111
4.5.3	Synchronism between SST _{START} and SST _{MAX}	112
4.5.4	RHR, body temperature and duration of flightless period	112
4.6	Discussion.....	118
4.6.1	Delta SST and individual variation	119
4.6.2	Energetic savings for synchronised females	119

4.6.3	Timing and predictive cues	121
4.7	Acknowledgements	124
4.8	Data Accessibility	125
APPENDIX A		
COMPARISON OF SEA SURFACE TEMPERATURES OF BALTIC, KATTEGAT AND WADDEN SEAS		
4.9	References.....	131
CHAPITRE V		
DOES WATER TEMPERATURE AFFECT THE TIMING AND DURATION OF REMIGIAL MOULT IN SEADUCKS? AN EXPERIMENTAL APPROACH.		
5.1	Résumé	145
5.2	Abstract.....	146
5.3	Introduction	147
5.4	Materials and methods.....	149
5.4.1	Care of captive seaducks	149
5.4.2	Experimental design.....	150
5.4.3	Body mass and feather measurements	152
5.4.4	Feather growth and flightlessness duration.....	152
5.4.5	Thermal conductance	153
5.4.6	Analyses of time-budgets.....	154
5.4.7	Statistical analysis	154
5.5	Results	155
5.5.1	Time-budget of birds and thermal conductance.....	155
5.5.2	Effect of temperature on body mass.....	155
5.5.3	Timing and duration of flight feather growth.....	158
5.6	Discussion.....	160
5.6.1	Effect of water temperature on body mass during remigial moult.....	160
5.6.2	Effect of water temperature on the timing of moult and feather growth	161
5.6.3	Comparison with previous studies on wild eiders.....	162
5.7	Acknowledgments	166
5.8	References.....	167

CHAPITRE VI

CONCLUSION GÉNÉRALE

6.1	Les différentes stratégies, revue des connaissances	178
6.1.1	Migration de mue	178
6.1.2	Vitesse de remplacement des rémiges.....	181
6.1.3	Gestion de la masse corporelle.....	183
6.1.4	Gestion de la masse des organes	185
6.1.5	Modifications d'origine comportementale	188
6.1.6	Bilan comparatif.....	188
6.2	Limites de l'étude	189
6.3	Implications pour la conservation.....	191
6.4	Perspectives de recherche.....	194
6.4.1	Évaluation de la dépense énergétique et des zones de thermo-neutralité	194
6.4.2	Intégration du signal induit par la température de l'eau.....	197
6.4.3	Adaptabilité face au réchauffement climatique.....	198
6.4.4	Stratégie comportementale.....	199
6.5	Conclusion	200
6.6	Références.....	202

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1.1 Les différents patrons de mue des ailes chez les oiseaux : A) mue séquentielle, B) mue pas à pas et C) mue synchrone. Les plumes blanches représentent les anciennes plumes et les plumes grises les nouvelles plumes en croissance.....	9
Figure 1.2 Méthode de numérotation des primaires (P) et secondaires (S) sur une aile d'oiseau.	10
Figure 1.3 A) Phénologie du cycle annuel pour la population de la Bernache du Canada (<i>Branta canadensis</i> ssp.) qui présente une unique mue synchrone par an au cours de laquelle elle remplace la totalité de ses plumes de corps et de vol. B) Phénologie du cycle annuel pour la population de l'Eider à duvet (<i>Somateria mollissima</i> ssp.) qui subit deux mues du corps par an. La première entraîne la constitution du plumage dit d'éclipse. Après l'acquisition du plumage d'éclipse, les eiders effectuent leur mue rémigiale avec incapacité de vol. Enfin, ils subissent une nouvelle mue du corps pour acquérir leur plumage nuptial.	12
Figure 2.1 Feather growth rates of the 5 seaduck species. Gompertz 9 th primary growth models for 5 seaduck species; Harlequin Ducks (<i>Histrionicus histrionicus</i> , HADU), Long-tailed Ducks (<i>Clangula hyemalis</i> , LTDU), Surf Scoters (<i>Melanitta perspicillata</i> , SUSC), White-winged Scoters (<i>Melanitta fusca</i> , WWSC) and Common Eiders (<i>Somateria mollissima dresseri</i> , COEI) with (A) representing males and (B) females.	39
Figure 2.2 Relationships between body mass and primary growth rate, and P9 length in 5 seaduck species. Allometric relationships among 5 seaduck species between: (A) body mass (g) and delta 9 th primary growth rate (mm.day ⁻¹), (B) body mass (g) and final length of 9 th primary (mm). Dotted line represents the allometric relation for the 5 species (HADU, LTDU, SUSC, WWSC and COEI) (A) allometric relation: $M^{0.059}$, (B) allometric relation: $M^{0.285}$	41
Figure 2.3 Relationship between body mass of 5 seaduck species and flightless period. Representation of the flightless period (days) according to the body	

mass for the 5 seaduck species (HADU, LTDU, SUSC, WWSC and COEI). Females are represented by white circles and males by black circles. 42

Figure 2.4 Inter-specific body mass variation during remigial moult. Changes in mean body mass of birds (as percentage of initial weight) based on the percentage growth of the 9th primary for 5 seaduck species; Harlequin Ducks (HADU), Long-tailed Ducks (LTDU), Surf Scoters (SUSC), White-winged Scoters (WWSC) and Common Eiders (COEI) with (A) representing males and (B) females. *Phase 0* corresponds to the value of initial weight before the shedding of flight feathers, *Phase I* represents feather emergence and the start of feather growth, *Phase II* corresponds to the period of fast feather growth rate and where maximal growth rate is reached, *Phase III* is the period of the first slowing down of growth rate, *Phase IV* corresponds to the second slowing down of growth rate and the period during which birds are able to fly again, *Phase V* is the end of the remigial moult when final length of P9 is reached. 44

Figure 2.5 Intra-specific body mass variation for the studied species. Average deltas, representing the difference between body mass recorded at the *phase IV* of the moult in which seaducks are able to re-fly and initial body mass, and their respective confidence intervals. When the confidence intervals exclude the zero line, the delta is declared significant at 5% level (see Materials and methods). 45

Figure 3.1 Changes in total body mass (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders collected in the Gulf of St. Lawrence. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled circles represent moulting eiders, grey circles represent eiders that had completed their moult and open circles represent eiders that had not yet shed their flight feathers (non-moulting). The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. 72

Figure 3.2 Changes in fresh mass of digestive organs (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Filled circles represent gizzard mass and filled triangles pancreas mass, and (B) filled circles represent intestine mass and filled triangles gallbladder mass. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The lines represent fitted regression models: $y = 0.421 x - 2.60E-03 x^2 + 129.627$ ($r = 0.41$, $P = 0.038$) for gizzard mass, $y = - 0.041 x + 2.18E-04 x^2 + 9.141$ ($r = 0.39$, $P = 0.048$) for pancreas mass, $y = - 0.040$

$x + 72.995$ ($r = -0.22$, $P = 0.174$) for intestine mass and $y = 0.006 x + 1.929$ ($r = 0.52$, $P < 0.001$) for gallbladder mass..... 74

Figure 3.3 Changes in size of digestive organs during the 9th primary growth in male Common Eiders. Filled circles represent intestine length (cm) and filled triangles oesophagus length (mm). Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The lines represent fitted regression models: $y = -0.444 x + 2.23E-03 x^2 + 231.188$ ($r = 0.34$, $P = 0.112$) for intestine length and $y = 0.032 x + 29.920$ ($r = 0.56$, $P < 0.001$) for oesophagus length..... 75

Figure 3.4 Changes in fresh mass of flight musculature (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Represents pectoral muscles, (B) represents supracoracoideus muscles, and (C) represents wing muscles. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. Lines represent fitted regression models: $y = -0.848 x + 6.54E-03 x^2 + 237.227$ ($r = 0.72$, $P < 0.0001$) for pectoral muscle mass, $y = -0.099 x + 6.92E-04 x^2 + 41.497$ ($r = 0.42$, $P = 0.032$) for supracoracoideus muscle mass, and $y = 0.119 x + 98.660$ ($r = 0.51$, $P < 0.001$) for wing muscle mass..... 78

Figure 3.5 Changes in fresh leg muscle mass (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The line represents fitted regression model: $y = 0.482 x - 3.17E-03 x^2 + 201.738$ ($r = 0.50$, $P = 0.005$) for leg muscle mass..... 79

Figure 3.6 Changes in fresh mass of flight organs (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Represent heart mass, and (B) represents lung mass. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. Lines represent fitted regression models: $y = -0.172 x +$

$1.11E-03 x^2 + 32.029$ ($r = 0.53$, $P = 0.003$) for heart mass and $y = 0.025 x + 34.440$ ($r = 0.21$, $P = 0.208$) for lung mass. 80

Figure 3.7 Pictures of growing primary and secondary flight feathers. (A) In a female, and (B) in a male Common Eider. At the top, pictures represent the onset of feather growth with unprotected growing primaries and growing secondaries protected by greater underwing coverts. Up to one third grown, flight feathers are not protected. Then, old greater underwing coverts shed. Below, primaries and secondaries are again protected by upper and underwing coverts. 82

Figure 4.1 The average SST ($^{\circ}\text{C}$) from 2003 to 2005, respectively in a, b and c. The range of moulting period and the 95% CI of instrumented female eiders are delimited by black vertical lines and by vertical dotted lines, respectively ($n = 10$ in 2003, $n = 7$ in 2004 and $n = 9$ in 2005). 114

Figure 4.2 Moulting migration date of female eiders in relation with start of remigial moult. Only individuals having a moulting migration have been included. Significant relationships resulting: $Y = 0.411 X + 24003$, $r = 0.653$, $P = 0.001$, $n = 23$ 115

Figure 4.3 The average difference ($\pm 95\%$ CI) between observed SST (SST_O) and predicted SST (SST_P) and between SST at the start of the wing moult ($\text{SST}_{\text{START}}$) and maximum SST (SST_{MAX}) ($n = 26$), where SST_P and SST_{MAX} are computed for (a and c) a given year and (b and d) a ten year average, respectively. The mean difference between SST_O and SST_P and between $\text{SST}_{\text{START}}$ and SST_{MAX} are declared significantly different when their 95% CI exclude zero (see methods). 116

Figure 4.4 Synchronisation diagram of wing moult with SST for each instrumented female eiders of this study ($n = 26$). For each individual, a black and grey rectangle represents the range of 50% of mean SST (between 1st and 3rd quartiles) for the SST_O during wing moult and SST_P for a similar time period, respectively. Fitted black dots and grey dots represent the average SST for SST_O and SST_P , respectively. Open dots and dotted lines correspond to the total range of SST_O or of SST_P . Individuals are ranked from the most synchronised ($n = 14$) to the less synchronised females ($n = 12$). The first and second group were discriminated on the base of a 1°C difference between SST_O and SST_P . A high level of synchronisation leads to an important matching between rectangles depicting SST_O and SST_P , whereas for non-synchronised females, the average SST_O is outside the 75% range of the warmest SST_P . Each female was represented by a ring colour code. 117

Figure 4.5 Diagram of the occurrence of the wing moult period of 31 species of diving birds, where black lines and grey lines represent males and females, respectively,

and dashed lines represent both sexes. The simultaneous replacement of flight feathers mainly occurs during the summer or early autumn. Only a few exceptions to this pattern exist, such as adult loons moulting in late winter and Atlantic Puffins (*Fratercula arctica*), which can moult in fall or in February-March. (1) Hohman *et al.* 1992, (2) Savard *et al.* 2011, (3) Viain *unpublished data*, (4), Rail & Savard 2003, (5) O'Connor 2008, (6), Flint *et al.* 2000, (7) Frimer 1994, (8) Adams, Robertson & Jones 2000, (9) Robertson *et al.* 1997, (10) Van De Wetering & Cooke 2000, (11) Hogan, Esler & Thompson 2013, (12) Iverson & Esler 2007, (13) Craik 2009, (14) Petersen, McCaffery & Flint 2003, (15) Palmer 1978, (16) Evers 2004, (17) Stout & Cooke 2003, (18) Pyle 2008, (19) Jehl 1988, (20) Otto 1985, (21) Peery *et al.* 2008, (22) Thompson *et al.* 1998, (23) Pyle 2009, (24) Harris & Yule 1977, (25) Harris & Wanless 2011, (26) Harris & Elkins 2013 and (27) Howell 2002. 122

Figure S.1 Map of the moulting quarters and the breeding origin of the 26 instrumented female Common Eiders (*S. m. mollissima*, L.). 128

Figure S.2 An example of the temporal variability pattern of the Baltic, Kattegat and Wadden Seas for the year 2005. Dotted line represents the period corresponding to the range of moult occurrence (July 1st to October 15th). 129

Figure 5.1 Mean body mass (\pm SE) at six points in time (1 MB: one month before shedding date; 1 WB: one week before the shedding date; start: at the shedding date of P9; end: at the end of remigial moult; 1 WA: one week after the end of remigial moult; and 1 MA: one month after the end of remigial moult) during the moult of female (filled bars, A) and male (hatched bars, B) Common Eiders. Light grey bars represent eiders exposed to warm water, and dark grey bars represent birds exposed to cold water. “ *** ” $P < 0.001$, “ * ” $P < 0.05$ 157

Figure 5.2 Mean emergence date of P9 and S1 (\pm SE), respectively, in A and B for male (hatched bars) and female eiders (filled bars) exposed to two water temperatures (18 °C in light grey and 8 °C in dark grey). Significant differences were observed due to water treatment with respect to emergence date (P9, $P = 0.041$; S1, $P = 0.037$). “ * ” $P < 0.05$ 158

LISTE DES TABLEAUX

Table	Page
Table 2.1 Date of moulting, morphometric measurements and feather growth rate for 5 species of seaducks.....	38
Table 3.1 Dynamics of body mass, size and mass of organs at different remigial moult stage of Common Eiders. Variations of body mass, mass of flight locomotor organs, swimming organs, digestive organs, vital organs, and organ size across the moulting stages of male Common Eiders (<i>Somateria mollissima dresseri</i> Sharpe, 1871) collected in the Gulf of St. Lawrence. Maximum loss/gain column indicates the maximum percentage change across remigial moult stages with the mean mass/length measurements of non-moulting eiders (pre-moult stage) used as reference value.	71
Table 3.2 ANOVA results testing for effects of remigial moult stage on lipid depositions of male Common Eiders collected in the Gulf of St. Lawrence. Values for moulting stages with the same letter are similar and those with different letters differ ($P < 0.05$).....	77
Table S.1 Pearson correlation coefficient between sea surface temperatures (SST in °C) of Baltic, Wadden and Kattegat Seas for each year (2003-05) and over the decadal year period (2001-11).	130
Table 5.1 Range and mean of sea surface temperature (SST in °C) including 15 years (2000-14) of data, between 15 th July and 1 st October in the moulting areas of six subspecies of Common Eiders (<i>Somateria mollissima</i> sp.).....	165

RÉSUMÉ

Chez un oiseau, les plumes sont des éléments essentiels qui assurent l'isolation du corps et permettent le vol pour la majorité des espèces. La mue des ailes, renouvellement périodique et incontournable des pennes, constitue le principal évènement de la production somatique annuelle et permet d'assurer l'intégrité du plumage. Les connaissances sur cette période demeurent néanmoins parcellaires chez la plupart des canards de mer qui restent peu accessibles à cette époque de l'année. La mue synchronisée des ailes des *Mergini* est énergétiquement coûteuse et les rend inaptes au vol pendant plusieurs semaines. La plupart des oiseaux dépendent du vol pour survivre et il est donc sensé d'envisager que la sélection naturelle a favorisé la mise en place de stratégies conduisant à maintenir la capacité de vol tout au long de l'année. Cette thèse a pour objectif de déterminer les stratégies auxquelles les *Mergini* peuvent avoir recours pour optimiser la phénologie, la croissance des plumes, la dépense énergétique, et la masse corporelle pendant la mue.

En premier lieu, le **chapitre II** a pour objectifs de tester sur des oiseaux captifs si la vitesse de croissance des plumes dépend de leur masse corporelle puis de vérifier si les *Mergini* ont recours à une stratégie de gestion de leur masse pour écourter la durée de mue. Les résultats obtenus montrent que la croissance des plumes exerce une contrainte sur la durée de mue des ailes, contrainte d'autant plus accentuée pour les individus de grande taille. Les résultats suggèrent également que, quelque soit leur taille, les *Mergini* n'utilisent pas de stratégie de gestion de la masse corporelle pour écourter la durée d'incapacité de vol.

Le **chapitre III** explore cette fois la stratégie de gestion de la masse en milieu naturel et teste l'hypothèse selon laquelle les Eiders à duvet (*Somateria mollissima*) utilisent la flexibilité de leurs organes pour faire face aux exigences de la mue. Une forte flexibilité des organes locomoteurs et de certains organes digestifs a été notée. L'utilisation d'une telle stratégie a été interprétée ici comme un moyen consistant à réduire les coûts de maintenance des organes lorsqu'ils sont supérieurs aux bénéfices qu'ils procurent. D'autre part, l'importante mobilisation des réserves lipidiques corporelles observée au cours de l'émergence des rémiges, qui permet probablement

de réduire le temps passé en plongée, semble correspondre à une stratégie permettant de limiter les risques de dommages aux nouvelles plumes en croissance. Enfin, les résultats montrent que pour les oiseaux sauvages il n'y a pas de changement de la masse corporelle au cours de la mue, ce qui suggère, comme pour les individus captifs, qu'il n'y a pas, chez cette espèce, utilisation d'une stratégie de gestion de la masse corporelle pour réduire la durée d'incapacité de vol.

Parallèlement à la gestion du poids des organes et des réserves lipidiques, l'hypothèse, selon laquelle la phénologie de la mue est en synchronie avec la température de l'eau afin d'économiser de l'énergie, a été testée dans le *chapitre IV* sur des eiders sauvages munis de consigneurs de données. Nos résultats mettent en évidence l'existence d'un fort synchronisme entre le déroulement de la mue chez les eiders et la température chaude de la surface des mers de leurs sites de mue. Il est intéressant de constater que, comme stipulé par d'autres auteurs, les individus moins bien synchronisés avec la température chaude de l'eau subissent une augmentation de leur dépense énergétique.

Le but du *chapitre V* est d'évaluer l'influence de la température de l'eau sur le déroulement de la mue, mais cette fois avec des eiders captifs en conditions contrôlées. Contrairement à nos attentes, nos résultats montrent l'absence d'augmentation de la vitesse de croissance des plumes avec un retard dans le déroulement de la mue pour les individus exposés en eau chaude comparativement à ceux restés en eau froide. Nos résultats suggèrent également que les variations de la masse corporelle jouent un rôle primordial au cours du déroulement de la mue.

L'ensemble de cette thèse souligne ainsi le rôle prépondérant de la température de l'eau dans le bon déroulement de la mue des canards de mer et, dans le cadre d'un réchauffement climatique global, montre la nécessité de mieux prendre en compte cette période pour les décisions relevant du domaine de la conservation.

Mots clés : masse corporelle, *Mergini*, phénologie de la mue des rémiges, température de l'eau, vitesse de croissance des plumes.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Les plumes

1.1.1 Une structure hors du commun

Au cours de l'évolution, les plumes, certainement l'élément le plus évocateur des oiseaux, se sont modifiées et diversifiées aussi bien au niveau de leur forme, de leurs couleurs que de leur taille. Il existe 3 principales catégories de plumes : les plumes de vol (rémiges et rectrices), les plumes de contour, qui recouvrent le corps, et le duvet qui constitue la couche proximale de plumes du corps.

Les plumes, téguments épidermiques creux, sont insérées dans la peau par le calamus et se poursuivent vers l'extérieur par le rachis sur lequel sont attachés les vexilles antérieurs et postérieurs. Ces derniers sont constitués d'une structure complexe composée de barbes accrochées les unes aux autres par l'intermédiaire des barbules et des barbicelles (Ginn et Melville, 1983; Stettenheim, 1972; Voitkevich, 1966). Cette structure rend les plumes à la fois souples et légères tout en leur permettant de résister aux fortes pressions et dépressions exercées par l'air au cours du vol : c'est l'un des tissus biologiques qui possède le ratio résistance-poids le plus élevé. Les plumes ont ainsi évolué à l'échelle macroscopique mais également à l'échelle microscopique. Les caractéristiques microscopiques des barbules peuvent, elles-mêmes, souligner une réponse fonctionnelle suite à l'influence du mode de recherche de nourriture, par exemple chez les canards. En effet, Dove et Agreda (2007) ont montré que les

barbules des plumes du duvet des canards plongeurs présentaient moins de nodosités que celles du duvet des canards de surface; leur présence est inversement proportionnelle à la profondeur moyenne des plongées des espèces de canards plongeurs, suggérant que ces nodosités permettraient alors de piéger davantage d'air. Ainsi, leur plus faible densité, au niveau de la microstructure du duvet des canards plongeurs, constituerait une adaptation permettant à ces oiseaux de réduire leur flottabilité pour plus d'efficacité lors des plongées. Ces résultats, à eux seuls, soulignent l'incroyable évolution, la spécificité et la complexité des plumes qui ne sont pourtant que des téguments morts.

1.1.2 Les fonctions du plumage

Le plumage est l'ensemble des plumes qui recouvrent un individu, cependant son origine évolutive reste obscure et est encore souvent controversée. D'un point de vue fonctionnel, l'origine de la plume pourrait être conjointe à l'acquisition du vol, ou à la recherche d'une meilleure isolation thermique, ou encore simplement au développement d'éléments importants liés aux comportements territoriaux ou de parade. La découverte récente de dinosaures du Crétacé supérieur, recouverts de « proto plumes » mais incapables de voler (Xu *et al.*, 2003), semble confirmer l'hypothèse selon laquelle la fonction première des plumes ne serait pas le vol (Sumida et Brochu, 2000) mais bien l'isolation thermique (Bock, 2000). L'acquisition de plumes pourrait alors être considérée comme une évolution visant à acquérir l'homéothermie, c'est-à-dire permettant la conservation de la température corporelle constante, indépendamment de la température du milieu environnant. Toutefois, le plumage, de par la grande variété des plumes qui le constituent, présente aujourd'hui une multitude de fonctions. Bien évidemment, en plus de ses rôles d'isolant et de barrière physique (protection contre les chocs, protection contre les frottements dans les buissons, imperméabilité, etc.), le plumage permet aussi le camouflage des

oiseaux et peut encore servir de bon indicateur de qualité individuelle afin d'assurer la sélection du meilleur partenaire (Andersson, 1994; Delhey *et al.*, 2006; Endler, 1980; Ferns et Lang, 2003; Fitzpatrick, 1998; Hill, 1990; Hill et Montgomerie, 1994; Robertson *et al.*, 1998). En effet, en période de reproduction, les plumes, souvent très colorées, sont mises en valeur lors des parades nuptiales. Bien entendu, le plumage permet à la plupart des espèces d'oiseaux de voler. Ce moyen de locomotion présente alors de nombreux avantages : il permet aux oiseaux d'échapper à leurs prédateurs (Van Den Hout *et al.*, 2010), de parcourir facilement de grandes distances et de migrer vers des sites de reproduction, de mue ou d'hivernage plus appropriés à leurs besoins du moment. Outre leurs déplacements au sol ou à la surface de l'eau, les oiseaux utilisent également le vol pour exploiter plus efficacement les zones potentielles d'alimentation (Pelletier *et al.*, 2007; 2008; Pennycuick, 1987). Le plumage est enfin utilisé pour remplir des fonctions plus étonnantes. Certaines espèces, comme les gangas (*Pterocles* sp.), utilisent leur plumage pour apporter de l'eau à leurs jeunes (Cade et Maclean, 1967), tandis que les pitohuis (*Pitohui* sp.) transportent sur leurs plumes une neurotoxine alcaloïde qui permet de lutter contre les parasites (Dumbacher, 1999). Enfin, les plumes peuvent être utilisées comme instrument de musique pour courtoiser les femelles. C'est ainsi que le mâle du Manakin à ailes blanches (*Machaeropterus deliciosus*) essaie d'attirer l'attention en agitant à vive allure les plumes de ses ailes, ce qui a pour effet de produire des sons (Bostwick et Prum, 2005).

1.1.3 La qualité des plumes

La qualité des plumes, et par conséquent du plumage, est un élément primordial qui détermine la durée et la résistance de ces téguments morts face à la dégradation temporelle. Malgré la structure microscopique particulière des vexilles et l'entretien continu dont bénéficie le plumage chaque fois que les oiseaux le lissent avec le bec

ou par exemple utilisent des fourmilières pour se débarrasser des parasites etc., la plume finit par s'user, les barbules étant de moins en moins solidaires entre elles. Ce phénomène d'usure, que ce soit pour les plumes des ailes ou celles du reste du corps, est comparable à l'usure des ailes des insectes tels que l'abeille *Bombus* spp. (Haas, 2005; Haas et Cartar, 2008). Toutefois, dans ce cas, et contrairement à ce qui se passe chez les oiseaux, aucun cycle de remplacement des ailes usées n'existe chez les insectes. Les arthropodes sont donc « tributaires » de l'usure de leurs ailes, leur vie active étant directement liée à leur durée fonctionnelle. Pour les ouvrières d'abeilles, la quantité de travail accompli, c'est-à-dire la durée totale de vol, a été corrélée avec la durée de vie de ces dernières (Neukirch, 1982; Schmid-Hempel et Wolf, 1988).

Les plumes des jeunes oiseaux sont connues pour être moins sophistiquées et moins résistantes que celles des adultes (Ginn et Melville, 1983; Merilä et Hemborg, 2000; Pap *et al.*, 2007; Svensson, 1992; Vágási *et al.*, 2011). La qualité des plumes est en particulier reliée à la quantité de constituants déposée au cours de la production de ces téguments ainsi qu'au temps disponible pour leur croissance (Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2010; Griggio *et al.*, 2009; Serra, 2001; Serra *et al.*, 2007). Voitkevich (1966) a mis en évidence une relation négative existant entre la présence de granules de mélanine dans la matrice de la plume et la vitesse de croissance de cette dernière, tandis que la résistance de la plume augmente avec l'abondance de ces mêmes granules (Bonser, 1995; 1996; Voitkevich, 1966). Par ailleurs, une plume qui présente des détériorations ou des malformations dans sa microstructure, c'est-à-dire des petits trous ou des lacunes engendrés par des parasites macrophages ou encore des rayures de décoloration, sera plus fragile et plus sujette à la cassure qu'une plume sans défaut. La plus ou moins grande fréquence de ces rayures de décoloration peut avoir des conséquences néfastes sur le vol et la manœuvrabilité des oiseaux notamment lorsqu'elles conduisent à la rupture d'une plume (Hedenström et Sunada, 1999). Booth *et al.* (1993) et Kose et Møller (1999) ont montré, par ailleurs, que la

présence de parasites sur les plumes avait un effet indirect sur la thermorégulation et la qualité des plumes de leurs hôtes. Ainsi, pendant la période de mue, la réduction du temps total passé avec un plumage abîmé ou incomplet, donc supposé moins isolant, pourrait permettre une réduction des déperditions de chaleur. Les conditions dans lesquelles la synthèse des plumes s'effectue sont aussi importantes et déterminantes pour la qualité des plumes. L'intensité et la couleur des plumes sont reliées à la présence de pigments tels la mélanine, les caroténoïdes et les porphyrines comme à la microstructure des vexilles (arrangement de la kératine, des couches de pigments). La qualité de la lumière, de la nourriture, la photopériode, la présence d'hormones, etc. sont autant de facteurs qui affectent la microstructure des plumes et donc leur durabilité et leur coloration (Butler et McCraw, 2009; DesRochers *et al.*, 2009; Lattin *et al.*, 2011). Or la coloration du plumage d'un oiseau est un signal, à la fois sexuel et social, soulignant la qualité génétique et phénotypique d'un individu.

1.2 La mue des oiseaux

1.2.1 Le processus de mue

Malgré une structure qui présente à la fois une grande élasticité, une bonne souplesse et une grande résistance, les plumes, soumises à de fréquentes pressions et de nombreuses agressions, finissent par s'user. Les principaux facteurs de cette usure sont, entre autres, l'abrasion mécanique induite par le vol et par l'habitat utilisé, l'action de la lumière (Bergman, 1982), la dégradation par les bactéries (Burt et Ichida, 1999), la fatigue mécanique (Weber *et al.*, 2005) et le parasitisme (Figuerola *et al.*, 2003). La plume, qui est une structure somatique morte, ne peut se régénérer continuellement contrairement aux os. Des altérations de sa structure apparaissent alors avec le temps, comme la formation de croissants d'usure ou la décoloration des pennes ou encore la diminution de l'ancrage des barbules, tout ceci conduisant même

à la rupture de certaines plumes. Ces altérations affectent directement la qualité de la « surface portante » de l'aile. Au niveau des plumes corporelles, l'efficacité du plumage s'en trouve réduite et son rôle de surface « imperméable » à l'eau et au vent diminue en même temps que les performances de vol (Murphy et King, 1992; Tucker, 1991).

Le renouvellement de ces téguments somatiques devient donc essentiel pour le bon équilibre de l'oiseau tant du point de vue de la locomotion, de la régulation thermique que du comportement reproducteur ou simplement de sa survie. Cette période, au cours de laquelle l'oiseau remplace ses anciennes plumes par de nouvelles, est ce que l'on définit sous le terme de « mue » (Ginn et Melville, 1983; Hohman *et al.*, 1992). Elle débute au moment où une nouvelle plume se forme à l'intérieur du follicule alors que l'ancienne est toujours en place. La nouvelle plume en formation va pousser l'ancienne jusqu'à ce qu'elle tombe pour permettre à la nouvelle de croître et de se développer complètement. La mue peut concerner le remplacement d'une région particulière, on parle alors de mue partielle, ou de l'ensemble du plumage d'un oiseau incluant les rémiges et les rectrices (plumes de vol) et fait alors référence à la mue complète. Différents paramètres tels la photopériode, la température, la disponibilité en nourriture, la quantité de pluie, les cycles hormonaux, etc., ont une influence sur le déroulement de la mue (Chilgren, 1978; Dawson, 2005; Kuenzel, 2003; Payne, 1972), mais leurs effets restent variables, aussi bien à l'échelle inter qu'intra-spécifique (Barshep *et al.*, 2013; Blackmore, 1969; Kuenzel, 2003; Payne, 1972; Visser *et al.*, 2011).

La mue est un événement qui demande du temps, des besoins spécifiques et qui est énergétiquement coûteux (Guillemette *et al.*, 2007; Hohman *et al.*, 1992; Portugal *et al.*, 2007) : il s'agit d'un processus considéré comme peu efficace (Austin, 1983; Hoye et Buttemer, 2011; Murphy, 1996). Cet événement est le siège de nombreux

changements physiologiques, comme les augmentations de la vascularisation, de l'ostéoporose, de la déperdition de chaleur par évaporation, du taux métabolique de base et enfin, s'accompagne d'une diminution des défenses immunitaires ainsi que des réserves lipidiques, etc. (Chilgren et deGraw, 1977; Dolnik et Gavrilov, 1979; King, 1981; Kuenzel, 2003; Murphy, 1996; Murphy et King, 1992; Newton, 1968; Portugal *et al.*, 2011; Schieltz et Murphy, 1997; Vézina *et al.*, 2009; Walsberg, 1983).

Chez les jeunes oiseaux, l'alimentation au cours de la croissance des plumes est primordiale d'autant plus qu'ils présentent une pousse simultanée de leurs rémiges. Chez les adultes, cette contrainte est également vraie lors des périodes de mue, cependant la croissance des plumes, une fois débutée, semble relativement indépendante de l'apport en nourriture (Murphy *et al.*, 1989) et seule une sévère malnutrition (déficience en acides aminés sulfurés ou déséquilibre alimentaire) peut être responsable de la production de plumes mal formées. Toujours d'après Murphy *et al.* (1989), en présence de carences alimentaires, il y a un ajustement métabolique qui entraîne d'abord le ralentissement du taux de croissance des plumes puis la production de plumes plus légères et plus courtes et enfin, seulement si les carences se poursuivent, l'apparition de graves malformations. Parfois, la présence sur les plumes de rayures décolorées (fines bandes translucides dues surtout à la raréfaction voire à l'absence de certaines barbules), souvent attribuée à une mauvaise nutrition, serait en fait corrélée à la présence de périodes de stress subies par l'oiseau pendant la mue (Sarasola et Jovani, 2006). Pour l'oiseau, en minimiser la présence semble être une solution optimale (Jovani *et al.*, 2010). En effet, le processus de mue est un évènement très important dans le cycle biologique d'un oiseau et c'est uniquement à cette occasion que se détermine la qualité du plumage.

1.2.2 Les différents patrons de mue

La mue complète est un processus complexe qui peut être rapide et s'achever au bout de quelques semaines ou bien s'étaler sur plusieurs années chez certaines espèces (2 ou 3 ans chez les albatros *Phoebastria nigripes* et *P. immutabilis*, Langston et Rohwer, 1995). Le patron de mue correspond à la séquence avec laquelle les plumes sont remplacées. Dans ce projet, seule la séquence de remplacement des rémiges a fait l'objet d'études. Plusieurs séquences de mue existent chez les oiseaux selon la façon dont les rémiges tombent, selon leur nombre, selon la zone touchée et l'intensité avec laquelle elles sont remplacées (Palmer, 1972; Payne, 1972; Rohwer *et al.*, 2009; Stresemann et Stresemann, 1966). Les oiseaux ne remplacent pas tous leurs rémiges dans le même ordre. Ainsi le modèle occasionnant la perte de manière symétrique d'une plume après l'autre, en partant de l'extrémité des primaires puis des secondaires ou dans l'ordre croissant de la numérotation des primaires, est un patron de mue séquentielle (voir Fig. 1.1). Dans notre étude, la numérotation utilisée pour les primaires suit la méthode de numérotation descendante alors que la numérotation des secondaires utilise la méthode de numérotation ascendante, (voir Fig. 1.2). La plupart des oiseaux suivent ce patron de mue séquentielle; c'est le cas notamment des passériformes ou des charadriiformes. Rohwer *et al.* (2009) ont mis en évidence une limite supérieure de la masse corporelle (3 kg), limite au-delà de laquelle un oiseau ne peut remplacer annuellement toutes ses primaires avec ce patron de mue. La perte d'une plume sur deux ou la perte d'une plume dans un ordre quelconque constitue alors la séquence de mue dite « pas à pas » ou « stepwise wing moult » (voir Fig. 1.1). C'est le cas chez les albatros qui ne remplacent pas leurs plumes à l'intérieur d'une même année (Edwards, 2008; Prince *et al.*, 1997). En effet, ils ne perdent que quelques plumes par an, le remplacement complet des plumes d'ailes s'effectuant au final sur deux ou trois ans. A l'opposé, la perte de toutes les plumes en même temps correspond à une séquence de mue synchrone (voir Fig. 1.1), rencontrée chez de nombreux oiseaux aquatiques (Hohman *et al.*, 1992; Rohwer *et al.*, 2009). Ce type de

mue induit notamment une période d'incapacité de vol plus ou moins longue selon les espèces (Hohman *et al.*, 1992; Pyle, 2008). C'est le cas notamment pour la famille des Anatidés qui, avec les Anhingidés, les Podicipedidés et certains Alcidés, fait partie des onze familles présentant une perte simultanée des plumes de vol (Hohman *et al.*, 1992).

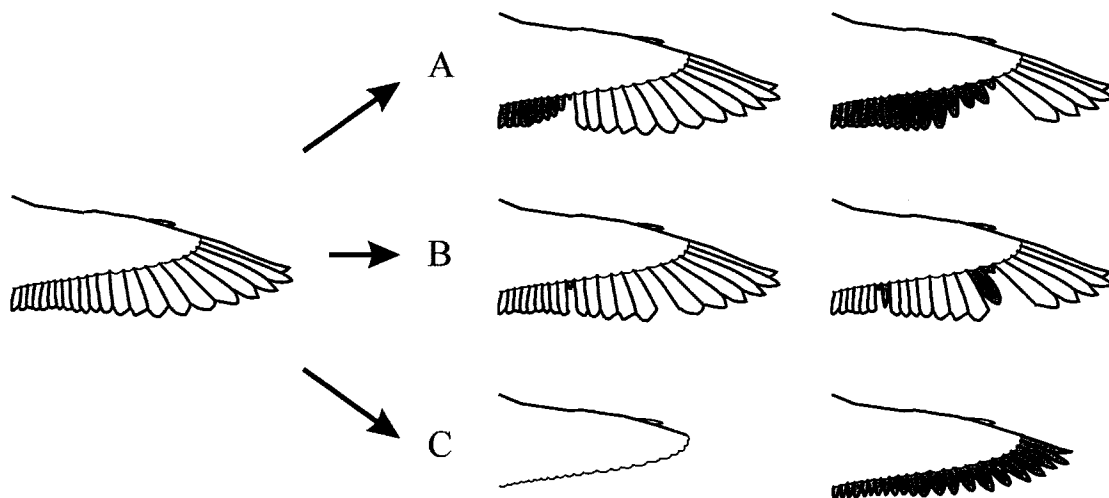


Figure 1.1 Les différents patrons de mue des ailes chez les oiseaux : A) mue séquentielle, B) mue pas à pas et C) mue synchrone. Les plumes blanches représentent les anciennes plumes et les plumes grises les nouvelles plumes en croissance.

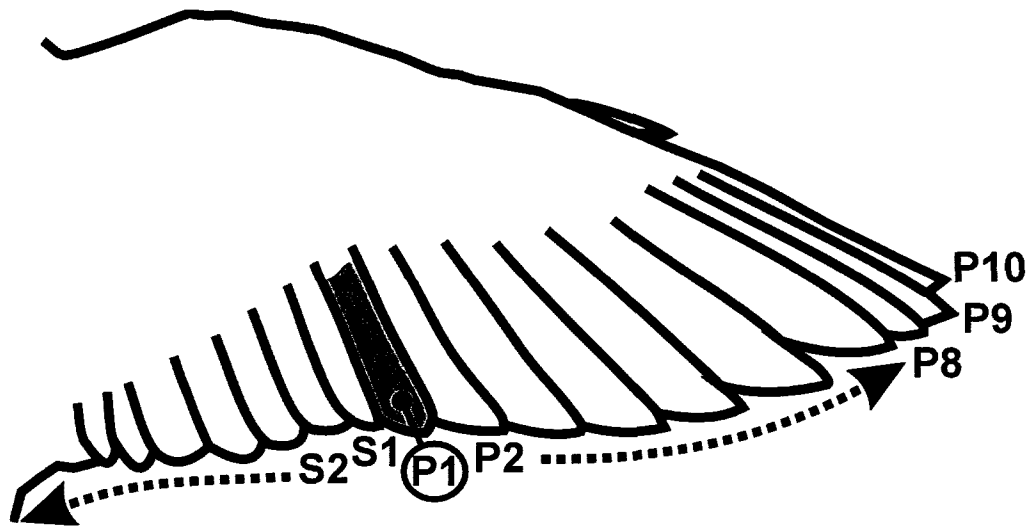


Figure 1.2 Méthode de numérotation des primaires (P) et secondaires (S) sur une aile d'oiseau.

1.2.3 L'insertion de la mue complète dans le cycle annuel des oiseaux

Certaines espèces n'ont qu'une seule mue au cours de l'année. C'est le cas par exemple des cygnes et des oies, tandis que d'autres espèces peuvent présenter 2 voire 3 mues du corps (Hohman *et al.*, 1992, voir Fig. 1.3). Selon les espèces, la durée et la localisation de la période de remplacement de l'ensemble des plumes d'un oiseau sont très variables. Ainsi l'âge et le sexe jouent un rôle sur le temps et l'intensité de la mue (Billard et Humphrey, 1972; Ginn et Melville, 1983; Taylor, 1995), de même que le statut reproducteur ou non des individus (Frimer, 1994). Certains limicoles ne subissent une mue complète qu'une fois arrivés sur leurs lieux d'hivernage, tandis que d'autres oiseaux muent complètement avant de migrer, comme c'est le cas pour quelques espèces de canards. Chez quelques taxons, l'étape intermédiaire avec des oiseaux qui débutent leur mue avant la migration, l'arrêtent pour migrer et l'achèvent une fois le lieu d'hivernage atteint, existe également (Ginn et Melville, 1983; Underhill, 2003). C'est le cas par exemple pour certaines hirondelles (Humphrey et

Parkes, 1959; Witherby, 1929) ou encore pour le Bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*, Laguna *et al.*, 2012). La migration et la mue sont deux composantes du cycle annuel d'un oiseau parmi les processus physiologiques les plus coûteux au même titre que la reproduction; aussi il est habituel de dire que ces différents processus ne peuvent avoir lieu en même temps (Clark, 2001; Payne, 1972). La plupart des oiseaux présentent un décalage temporel entre la période de reproduction et celle de mue. Dans certains cas peu fréquents, pour le manchot royal *Aptenodytes patagonicus* par exemple, les oiseaux présentent une superposition des périodes de mue et de reproduction. Chez ces derniers il y a alors souvent concordance entre la durée requise pour le remplacement des plumes et celle requise pour l'élevage des jeunes (Verrier, 2003). D'une manière générale, chez les oiseaux, la séparation temporelle de ces événements est principalement régie, en période de mue, par le compromis entre la demande physiologique importante et les limitations aérodynamiques du moment.

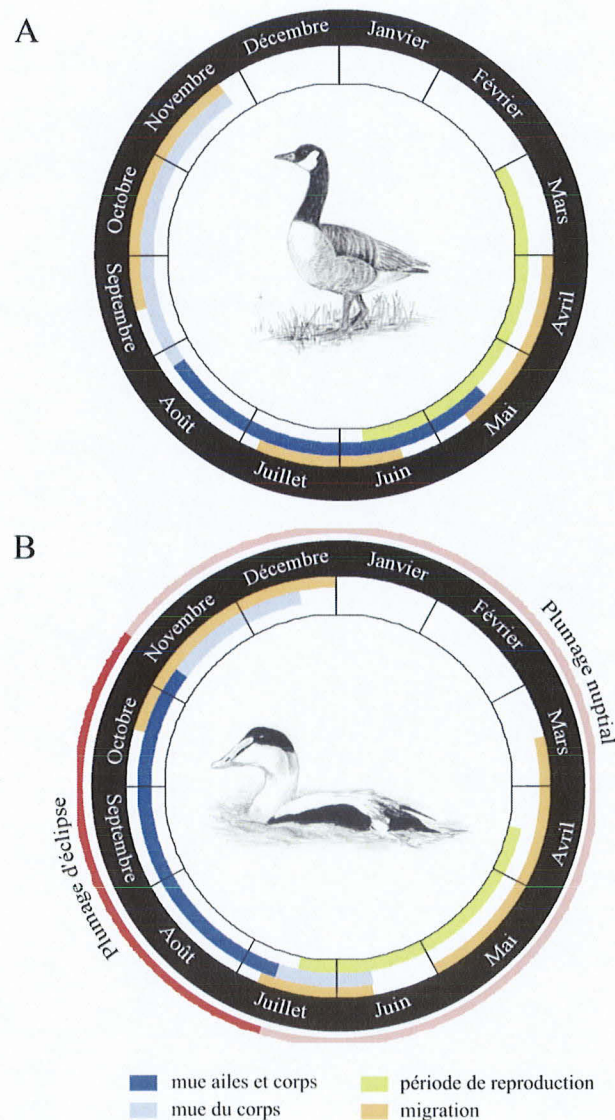


Figure 1.3 A) Phénologie du cycle annuel pour la population de la Bernache du Canada (*Branta canadensis* ssp.) qui présente une unique mue synchrone par an au cours de laquelle elle remplace la totalité de ses plumes de corps et de vol. B) Phénologie du cycle annuel pour la population de l'Eider à duvet (*Somateria mollissima* ssp.) qui subit deux mues du corps par an. La première entraîne la constitution du plumage dit d'éclipse. Après l'acquisition du plumage d'éclipse, les eiders effectuent leur mue rémigiale avec incapacité de vol. Enfin, ils subissent une nouvelle mue du corps pour acquérir leur plumage nuptial.

Ainsi, en période de mue, peu d'oiseaux effectuent une migration en même temps que leur mue des plumes, exceptée la Guifette noire *Chlidonias niger* (Zenatello *et al.*, 2003) et quelques espèces de la famille des *Accipitridae* (Pyle, 2008). Le cas des femelles de Calao (*Lophoceros* sp.) est tout à fait particulier puisqu'elles vont rester enfermées à l'intérieur du nid pendant toute la période d'élevage des jeunes. Elles en profiteront alors pour subir une mue synchrone de leurs plumes, fait d'autant plus exceptionnel que les femelles non reproductrices effectuent parallèlement une mue séquentielle, comme les mâles (Moreau, 1937). La grande variabilité d'insertion de la mue des ailes dans le cycle annuel des oiseaux va également dépendre de la durée de remplacement des plumes. En effet, si l'on considère uniquement celle-ci, elle durera entre un et deux mois chez les Alcidés (Bridge, 2004; Thompson *et al.*, 1998; Thompson et Kitaysky, 2004), entre 20 et 49 jours chez les canards et les oies (Guillemette *et al.*, 2007; Hohman *et al.*, 1992; Pyle, 2008) et jusqu'à plusieurs années chez les grands oiseaux marins comme l'Albatros de Laysan *Phoebastria immutabilis* ou l'Albatros à pieds noirs *Phoebastria nigripes* (Langston et Rohwer, 1995).

Bien que la mue rémigiale représente une phase bien distincte du cycle annuel des espèces (canards, oies, cygnes...) qui ont une mue simultanée des rémiges après la fin de la période de reproduction (Hohman *et al.*, 1992; Pyle, 2008), cette phase reste encore la source de peu d'études, comparativement aux autres phases du cycle comme la reproduction ou les migrations. A ce jour, malgré des connaissances générales sur la mue, pour de nombreuses espèces, les données de base sur la chronologie, la séquence de remplacement des plumes, l'intensité de la mue ou encore le degré de variation individuelle font encore défaut (Bridge, 2011). Dans certains groupes les analyses comparatives restent rares voire inexistantes. Ajouté à cela, l'absence de connaissance précise de certains patrons de mue limite notre compréhension des enjeux liés à cette phase et l'évaluation de l'importance de la mue

au sein du cycle annuel des oiseaux. Sans une connaissance précise des mécanismes et des stratégies mises en place par les oiseaux au cours de cette phase, il est difficile voire impossible de prédire à court ou long terme les effets des perturbations auxquelles les oiseaux devront faire face, qu'il s'agisse du réchauffement climatique, de la modification ou destruction de l'habitat, des déversements pétroliers, ou bien des prélèvements pour la chasse, etc.

1.3 La tribu des *Mergini*

Les *Mergini* sont des canards marins, dont la majorité des membres vit le long des côtes. Toutefois, on peut les rencontrer sur les eaux douces, notamment en période de reproduction. Ces canards ont la particularité d'utiliser, généralement en dehors de cette période de reproduction, un environnement marin pendant au moins une partie de leur cycle annuel, la durée de cette période étant variable d'une espèce à l'autre. Les *Mergini* constituent un groupe d'espèces dont la gamme de poids est très large : un peu plus de trois cents grammes pour le Garrot albéole (*Bucephala albeola*) mais presque trois kilogrammes pour l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*, Bellrose, 1980). Il s'agit d'une tribu monophylétique, ce qui signifie que toutes les espèces qui la constituent descendent de la même espèce ancestrale (Livezey, 1995). Ils sont presque exclusivement holarctiques et sont bien représentés dans les régions arctique et sub-arctique. Au cours des dernières décennies, de nombreuses espèces de *Mergini* ont subi des déclin de populations, sans que les raisons de ces diminutions ne soient complètement établies (Alberta Sustainable Resource Development, 2002; Dickson et Gilchrist, 2002; Ely *et al.*, 1994; Goudie *et al.*, 1994; Hodges *et al.*, 1996; Merkel, 2004; Nysewander *et al.*, 2005; Petersen *et al.*, 2003; Robertson et Gilchrist, 1998; Schamber *et al.*, 2009; Stehn *et al.*, 1993). Toutefois, parmi les raisons avancées, on retrouve, entre autres, la qualité de l'habitat (perturbation humaine, ressource alimentaire) et les prélèvements par la chasse (Merkel, 2004).

En Amérique du Nord, on dénombre 15 espèces de canards de mer (Pyle, 2008) : elles appartiennent aux genres *Histrionicus* (arlequin), *Somateria* (eiders), *Polysticta* (eider), *Clangula* (harelde), *Mergus* (harles), *Lophodytes* (harle), *Bucephala* (garrots) et *Melanitta* (macreuses). La plupart de ces espèces débutent la mue par les plumes du corps puis, après quelques semaines, ils poursuivent par la mue des pennes. Une fois celle-ci achevée, la mue du corps se prolonge encore sur quelques semaines. Toutefois, en dehors du Harle huppé (*Mergus serrator*, Craik *et al.*, 2009) et de quelques autres espèces aquatiques qui subissent une mue synchrone (*Uria aalge*, Birkhead et Taylor, 1977; *Branta bernicla nigricans*, Taylor, 1995), peu d'études ont abordé une description détaillée de la succession des différentes parties du corps en mue, en regard avec l'évolution de la mue des pennes. Ces informations seraient toutefois nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes de la mue synchrone, les dépenses énergétiques qui y sont associées et mieux évaluer les conséquences potentielles auxquelles les oiseaux peuvent être confrontés suite à la perturbation de leurs zones de mue.

1.3.1 Les *Mergini* étudiés

L'objet de cette étude porte sur les *Mergini* décrits ci-après, à l'exception des harles et des garrots et un regard plus approfondi est posé sur l'Eider à duvet.

L'Arlequin plongeur (*Histrionicus histrionicus*) est la plus petite espèce étudiée dans ce travail. Elle est représentée en Amérique du Nord par deux populations : une à l'Est et l'autre à l'Ouest (Robertson et Goudie, 1999). Les mâles quittent les aires de reproduction plus tôt que les femelles : du Québec ou du Labrador pour la population de l'Est ou de l'Oregon et de l'Alaska pour la population de l'Ouest. Ils atteignent alors les aires de mue et débutent, dès la mi-juin, une mue partielle pour arborer leur plumage d'éclipse. Une mue complète débute ensuite à partir de juillet jusqu'à août

ce qui entraîne une période d'incapacité de vol de plusieurs semaines. Les femelles débutent leur mue complète plus tard en saison, parfois jusqu'en octobre.

L'Harelda kakawi (*Clangula hyemalis*) est la deuxième plus petite espèce de cette étude. Elle présente la répartition la plus vaste et la plus septentrionale (Robertson et Savard, 2002). L'aire de reproduction de cette espèce est circumpolaire et s'étend des zones terrestres les plus nordiques jusqu'aux régions les plus au sud où persiste la toundra (Bellrose, 1980). Dès le début de l'incubation, les mâles quittent les femelles pour se regrouper et muer au début de l'été. Certaines populations font une migration, allant jusqu'à 1000 km, avant de débiter leur mue. Comme pour les femelles d'Arlequin plongeur, les femelles de Harelda kakawi débutent leur mue complète après l'élevage des jeunes.

Les macreuses sont représentées par trois espèces : la Macreuse à bec jaune (*Melanitta americana*), la Macreuse brune (*M. fusca*) et la Macreuse à front blanc (*M. perspicillata*). Seules les deux dernières ont été étudiées ici. La Macreuse à front blanc est la plus petite des deux et elle a une masse corporelle qui n'atteint pas le kilogramme tandis que la Macreuse brune est plus grande et dépasse le kilogramme. Ces deux macreuses nichent généralement dans les régions de toundras et les forêts boréales (Bellerose, 1980; Brown et Fredrickson, 1997; Cruz *et al.*, 2009; Savard *et al.*, 1998). Ces deux espèces se répartissent, pendant la mue, sur un large spectre latitudinal de la côte Pacifique, le long des côtes de l'estuaire du Saint-Laurent et dans les baies de faibles profondeurs ou encore dans les anses des côtes du Labrador (Bellerose, 1980; Rail et Savard, 2003).

Il existe quatre espèces d'eiders qui font partie des espèces les plus nordiques de la tribu des *Mergini* : l'Eider de Steller (*Ploysticta stelleri*), l'Eider à tête grise (*Somateria spectabilis*), l'Eider à lunettes (*S. fischeri*) et l'Eider à duvet (*S.*

mollissima). Ce dernier est le plus grand canard de l'hémisphère Nord (sa masse peut atteindre trois kilogrammes), le plus abondant des eiders et celui qui niche le plus au sud. C'est aussi le canard le plus marin de la tribu des *Mergini* (Goudie *et al.*, 2000). On dénombre en tout six sous-espèces d'Eider à duvet dont quatre pour l'Amérique du Nord. Ces différentes sous-espèces se distinguent par leur localisation géographique, par quelques variations au niveau de la morphologie et de la couleur du bec ainsi que par quelques nuances de couleur dans le plumage (Pyle, 2008). *S. m. mollissima* est la sous-espèce nominale dont la répartition est restreinte au nord de l'Europe. Elle mue sur la mer Baltique, la mer du Cattégat et la mer des Wadden (Lyngs, 1992; 2000). Cette sous-espèce fait l'objet d'une étude spécifique dans le présent travail (*chapitre IV*). La sous-espèce *S. m. faeroeensis* se rencontre principalement aux îles Féroé, tandis que la sous-espèce *S. m. V-nigrum* est présente au nord du Pacifique, des îles de la Nouvelle Sibérie au Canada arctique. La sous-espèce la plus nordique, *S. m. borealis*, est observée dans la partie arctique de l'Atlantique, en Islande et à l'île de Baffin au Groenland, sur les côtes du Labrador, du Nunavut et du Nunavik (Reed et Erskine, 1986). *S. m. sedentaria* est localisée au niveau de la Baie d'Hudson et dans les secteurs de la baie James (Reed *et al.*, 1996) tandis que la sous-espèce *S. m. dresseri* est la deuxième sous-espèce d'Eider à duvet à faire l'objet d'analyses dans cette étude (*chapitres II, III et V*). On la trouve en Amérique du Nord, dans l'estuaire du Golfe du Saint-Laurent, du Maine au Labrador et dans les provinces Maritimes (Diéval *et al.*, 2011; Mawhinney *et al.*, 1999; Rail et Savard, 2003). La mue complète chez cette espèce débute chez les mâles par la mue de la tête, de la poitrine et des flancs. Ils acquièrent ainsi petit à petit leur plumage d'éclipse plus discret. Ensuite la mue des ailes débute tandis que la mue du corps se poursuit et s'intensifie avec notamment la mue de la zone ventrale à cette période. Puis la mue des ailes se termine pendant que celle du corps diminue. La mue chez les femelles est similaire à celle des mâles avec cependant un début de mue du corps moins intense. Ainsi au cours de la période de mue des ailes le coefficient d'isolation corporelle est plus faible (A. Viain *obs. pers.*). Ces nombreuses sous-espèces d'Eider

à duvet ont des aires de mue bien distinctes et les conditions dans lesquelles se déroule la mue de ces oiseaux restent encore souvent mal connues.

1.3.2 Le cas spécifique de la mue synchrone : pressions et contraintes

Les *Mergini* font partie des espèces qui, une fois par an, deviennent incapables de voler pendant plusieurs semaines après avoir perdu, de façon synchrone, l'ensemble de leurs rémiges (Guillemette *et al.*, 2007; Hohman *et al.*, 1992; Pyle, 2008). Les différentes phases du cycle annuel des oiseaux sont associées à des coûts et des contraintes auxquels les individus sont contraints pour trouver le meilleur compromis entre différents paramètres comme l'énergie utilisable ou simplement le temps disponible ou encore le risque de prédation (Alesrstad et Lindström, 1990).

Au cours de la mue, les *Mergini* font face à un large panel de contraintes. En effet, lorsqu'ils deviennent incapables de voler pendant plusieurs semaines, les *Mergini* perdent leur capacité d'échapper à l'attaque d'un prédateur grâce à leur envol et deviennent alors des proies plus faciles (Booth et Ellis, 2006; Moore, 2001; Morgan, 1986; Smith, 2006). En effet, selon une étude de Pomeroy (1990), les taux de mortalité sont plus élevés chez les espèces non volantes que chez celles encore capables de voler. Quelques récentes études sur la survie des oiseaux au cours de leur mue semblent indiquer qu'il n'y aurait cependant aucune diminution des taux de survie au cours de cette période (Hogan *et al.*, 2013b; Iverson et Esler, 2007; Uher-Koch *et al.*, 2014). Pour l'instant, il reste donc difficile de généraliser ces résultats à l'ensemble de la tribu des *Mergini*.

Par ailleurs, cette diminution de mobilité a aussi pour conséquence la réduction de l'aire exploitable pour la recherche de nourriture en période de mue (Savard *et al.*, 2011). Les espèces sont ainsi plus à la merci des modifications des conditions environnementales qui règnent dans ces secteurs mais elles sont également plus

sensibles aux dérangements d'origine anthropique. Par ailleurs, de nombreuses espèces de *Mergini* forment d'immenses radeaux de plusieurs centaines voire plusieurs milliers d'individus en période de mue (Salomonsen, 1968). La formation de ces immenses groupes sur une zone assez restreinte, peut éventuellement conduire à l'appauvrissement ou même l'épuisement temporaire des ressources alimentaires pendant la période de mue. N'ayant pas la possibilité de voler vers d'autres secteurs, ces oiseaux risquent d'entrer en compétition pour la ressource alimentaire ce qui induit une nouvelle contrainte pour cette période énergétiquement coûteuse, et qui représente l'événement principal de la production somatique du cycle annuel des oiseaux (Walsberg, 1983). De nombreuses espèces évitent d'atteindre cette situation en effectuant au préalable une migration de mue, parfois de plusieurs milliers de kilomètres (Joensen, 1973; Johnson et Richardson, 1982; Petersen *et al.*, 1999; Salomonsen, 1968), afin d'atteindre, selon toute vraisemblance, des sites de mue plus favorables avec un environnement davantage préservé des prédateurs et disposant de ressources alimentaires abondantes ou de qualité pour subvenir à leurs besoins spécifiques.

Toutes les espèces de *Mergini* ne sont pas soumises avec la même intensité aux différentes pressions et contraintes rencontrées au cours de la phase de mue, et cela même si plusieurs d'entre elles entreprennent une migration de mue pour rejoindre des sites plus favorables. En effet, de par la localisation temporelle de la mue dans le cycle annuel (généralement après la période de reproduction et avant la migration pour les quartiers d'hivernage), et de par l'importance jouée par la photopériode dans les mécanismes de son déclenchement (Dawson *et al.*, 2001), le temps disponible pour effectuer cette mue est un paramètre qui varie d'une espèce à une autre en fonction de la latitude. Ainsi, pour muer avant le retour de la glace et des températures plus froides, les espèces les plus nordiques vont avoir une fenêtre de temps beaucoup plus courte que les moins nordiques (Bond *et al.*, 2013; Mewaldt et King, 1979; Serra et Underhill,

2006). De même le comportement des individus, tant au niveau de l'engagement dans la reproduction qu'au niveau du type de migration postnuptiale, entraîne de grandes différences dans le temps disponible pour effectuer une mue dans de bonnes conditions. Ces différentes contraintes temporelles peuvent avoir des conséquences importantes sur le niveau des dépenses énergétiques, sur la condition corporelle des individus, sur la qualité de leur plumage et, à cause de l'importance des différents rôles joués par les plumes, elles peuvent engager directement la survie future des oiseaux (Barshep *et al.*, 2013; Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2009; Hall et Fransson, 2000; Robertson *et al.*, 1998; Serra *et al.*, 2007). D'après Svensson et Hedenström (1999) et Hall et Tullberg (2004), les contraintes temporelles auxquelles sont alors confrontés les individus, pendant cette période, entraîneraient des variations du modèle de mue.

Un oiseau est capable de voler grâce au rapport favorable qui s'établit entre la puissance musculaire qu'il est capable de développer au cours du décollage et sa charge alaire (Marden, 1994). La charge alaire d'un oiseau est le rapport entre sa masse corporelle et la surface portante de ses ailes (surface alaire). Elle est donc liée à la taille des ailes et par conséquent aussi à la longueur des plumes. De nombreuses études effectuées en période de mue ont souligné la mise en place de stratégies de gestion des organes et de la masse corporelle afin, d'une part, de favoriser l'apport en énergie et en nutriments nécessaires au bon déroulement de la mue mais aussi, d'autre part, afin de permettre la réduction de la durée d'incapacité de vol, soit par une diminution de la masse corporelle, soit par une augmentation de la musculature d'envol (Fox *et al.*, 2008; Hohman *et al.*, 1992; Ndlovu *et al.*, 2010; Sjöberg, 1988). Toutefois, ces études restent axées sur l'étude des canards de surface et des oies tandis que très peu d'informations sont connues sur l'utilisation potentielle de telles stratégies chez les *Mergini*.

La taille des individus est également une source de contraintes en période de mue. En effet, Rohwer *et al.* (2009) ont montré que la durée de la mue dépendait de la taille des espèces, or la mue occupe une place importante dans la chronologie des événements majeurs du cycle de vie d'un oiseau. Dans le cas d'une mue synchrone, la taille agit donc sur la durée de la période d'incapacité de vol et donc sur la durée de la période à faible mobilité. Pour les oiseaux à mue séquentielle, deux stratégies permettent de réduire la durée de remplacement des plumes : soit augmenter la vitesse de croissance, soit augmenter le nombre de plumes en croissance simultanée, ou les deux en même temps (Blackmore, 1969; Chilgren, 1978; Dawson, 2004; 2005; De la Hera *et al.*, 2009; Visser *et al.*, 2011). Toutefois, dans ce cas, muer rapidement en augmentant le nombre de plumes remplacées simultanément, réduit la manœuvrabilité des oiseaux et risquerait d'augmenter la probabilité de prédation (Jovani, 2010). Dans le cas particulier de la mue synchrone, comme c'est le cas chez les *Mergini*, le nombre de rémiges en croissance simultanée est déjà maximal et seule l'augmentation de la vitesse de croissance des plumes permettrait de muer plus rapidement. Cependant, l'augmentation de la vitesse de croissance des plumes peut se révéler néfaste envers la qualité des plumes, même si, à l'heure actuelle, les études qui ont montré une telle relation portent majoritairement sur des oiseaux terrestres et à mue séquentielle (Dawson, 2004; Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2009; Griggio *et al.*, 2009; Serra, 2001; Serra *et al.*, 2007). De même, de récents travaux mettent en avant les conséquences négatives sur la qualité du plumage que peuvent occasionner des concentrations élevées d'hormones de stress (telle la corticostérone) chez un oiseau en période de mue (DesRochers *et al.*, 2009; Lattin *et al.*, 2011).

En dépit de l'importance et de la place qu'elle occupe dans le cycle annuel d'un oiseau, peu de choses sont connues sur le contrôle de la mue, tant au niveau physiologique qu'environnemental (Dawson, 2006). Les études des contraintes rencontrées par les oiseaux en période de mue et de leurs effets, tant sur la chronologie du déroulement de

mue que sur la qualité du plumage final ou sur la condition corporelle, voire même simplement sur la survie des oiseaux, restent actuellement assez peu nombreuses et sont surtout axées sur des espèces terrestres.

1.4 Objectifs de l'étude

La pression de prédation est connue pour être l'une des principales sources de sélection évolutive dans la nature, or la mue synchrone des ailes des *Mergini*, entraîne une inaptitude de vol de plusieurs semaines. Cette période est donc dangereuse en plus d'être énergétiquement coûteuse. L'objectif principal de cette étude était de comprendre comment les canards de mer sont capables, dans ces conditions, de faire face aux exigences de la mue des ailes. Quelles sont alors les stratégies mises en place par les canards de mer pour « optimiser » leur période de mue ? Cette optimisation consiste en la recherche d'un compromis entre les dépenses énergétiques engagées par l'oiseau pendant la mue et l'objectif d'augmenter ses chances de survie à court, moyen et long termes. Ainsi, comment réduire la durée de mue sans pour autant compromettre sa survie ? Répondre à cette question suppose d'envisager des analyses à plusieurs niveaux. Dans un premier temps (*chapitre II*), l'influence de la contrainte de temps, due à la durée de la période de mue, a été examinée, d'abord à l'échelle inter-spécifique puis à l'échelle intra-spécifique. Dans un deuxième temps, le sujet fut recentré sur une seule espèce de canard de mer : l'Eider à duvet, *Somateria mollissima*. S'il s'agit bien de la plus grosse espèce de canard de mer de l'hémisphère Nord, c'est aussi celle pour laquelle la contrainte de temps est la plus forte. Avec les *chapitres III, IV* et *V*, les stratégies mises en place par cette espèce, au cours de la mue des ailes, ont pu être analysées cette fois aussi bien aux niveaux inter qu'intra-individuels.

Chapitre II :

Dans un premier temps, en travaillant avec certaines espèces de la tribu des *Mergini*, il a été choisi d'évaluer si le temps passé à remplacer les plumes pendant la mue des ailes constituait une contrainte qui dépendait de la taille des individus. Dans un deuxième temps, les stratégies de gestion de la masse corporelle auxquelles les *Mergini* pouvaient avoir recours, pour écourter la durée de la période de mue des ailes, ont été examinées. En effet, si l'augmentation de la vitesse de croissance des plumes est très faible comparativement à l'augmentation de la masse corporelle, entraînant ainsi une plus longue période d'incapacité de vol, alors les plus grosses espèces devraient recourir davantage à une stratégie de gestion de leur masse pour réduire la durée de cette période. Pour ce chapitre, une base de données, contenant des informations sur la croissance des primaires (P9) et sur les variations de poids, construite à partir de mesures effectuées, en période de mue, sur 5 espèces de canards de mer élevées en captivité et présentant un gradient de taille, a été analysée. Cette étude présente l'aspect général des contraintes temporelles et énergétiques liées à la mue des plumes chez les *Mergini*.

Hypothèses :

- 1) La vitesse de croissance des plumes dépend de la taille des individus.
- 2) La gestion de la masse corporelle constitue une stratégie pour écourter la période d'incapacité de vol.

Prévisions :

- 1) Les oiseaux les plus lourds ont les vitesses de croissance les plus rapides pour minimiser la durée d'incapacité de vol.
- 2) La réduction de la masse corporelle au cours de la mue est associée au gain de la capacité d'envol et est plus marquée chez les grandes espèces.

Chapitre III :

Ce chapitre traite de la gestion de la masse corporelle et de celle des organes, gestions auxquelles les eiders pourraient avoir recours pour réduire la durée de leur période d'incapacité de vol. Dans ce contexte évolutif, les oiseaux doivent faire face à des choix dans les dépenses énergétiques notamment lorsque le coût de maintenance des organes dépasse les bénéfices que ceux-ci peuvent apporter (hypothèse « coûts-bénéfices »). La perte de poids et la gestion de la masse des organes et des muscles sont-elles essentielles pour réduire la durée de cette période à risque ? Pour répondre à cette question, les données issues de plusieurs dissections d'individus mâles, collectés à différents stades d'avancement de la mue dans le Golfe du Saint-Laurent, entre 2011 et 2012, ont été utilisées.

Hypothèses :

- 1) Les eiders utilisent une stratégie de gestion de la masse corporelle pour écourter la durée de leur période de mue.
- 2) Les eiders utilisent la flexibilité de leurs organes pour faire face aux exigences de la mue.

Prévisions :

- 1) Les eiders perdent du poids en fin de mue pour regagner au plus vite leur capacité de vol.
- 2) Les réserves de graisses, les organes et les muscles des eiders montrent, pendant la mue, des changements en accord avec l'hypothèse « coûts-bénéfices ».

Chapitre IV :

La mue est associée à une réduction de la capacité isolante du plumage (A. Viain *obs. pers.*) ainsi qu'à une augmentation du flux sanguin dans les zones périphériques de repousse des plumes. Cela se traduit par une augmentation des pertes calorifiques et, en conséquence, de nombreux oiseaux de mer en mue font l'objet d'une augmentation de leur conductance thermique. Guillemette et Butler (2012), ont suggéré que la température de l'eau pouvait avoir façonné la phénologie de mue des eiders, c'est-à-dire le timing de la mue, de telle sorte qu'elle permette de minimiser la dépense énergétique pendant la croissance des plumes. Ainsi, afin de réduire les coûts énergétiques associés à la thermorégulation, la mue des ailes devrait se dérouler lorsque la température de l'eau est élevée : c'est ce qui est testé dans le quatrième chapitre de cette étude. La base de données utilisée dans ce cadre repose sur des enregistrements obtenus à partir de consigneurs de données implantés chez plusieurs femelles d'une population d'Eiders à duvet du Danemark (*Somateria mollissima mollissima*) et sur l'analyse comparative du régime thermique de la température superficielle des mers dans les zones de mue de ces oiseaux.

Hypothèse :

1) Chez les oiseaux aquatiques à mue simultanée la température de l'eau agit comme un signal secondaire, après la photopériode, pour leur permettre de synchroniser leur mue avec la période la plus chaude.

Prévision :

1) Les oiseaux les moins synchronisés avec les températures les plus chaudes devraient, au cours de leur mue, payer un surcoût en termes de dépense énergétique.

Chapitre V :

Puisque les oiseaux en mue présentent une réduction du rôle isolant de leur plumage, il serait avantageux d'effectuer une mue en eau chaude afin de réduire les coûts énergétiques engendrés par la thermorégulation ce qui devrait ainsi permettre une redistribution de l'énergie sauvegardée vers les mécanismes de la mue. La stratégie mise en avant dans le *chapitre IV*, et qui consiste à privilégier la mue des ailes à la période où l'eau est la plus chaude, méritait d'être approfondie par l'intermédiaire d'une expérimentation en milieu contrôlé. Pour ce cinquième chapitre, il a donc été choisi d'examiner les avantages que pouvait apporter la supposée réduction de la dépense énergétique par la diminution des coûts de thermorégulation. En travaillant avec une autre sous-espèce d'Eider à duvet (*Somateria mollissima dresseri*) nous avons examiné quels avantages potentiels pouvait procurer cette supposée réduction et testé si cela permettait de maximiser les performances de mue, par exemple en réduisant la durée de cette dernière. La vitesse de croissance des plumes, la chronologie de mue, la durée de la période d'incapacité de vol et la prise de poids de plusieurs individus captifs, exposés deux années consécutives au moins en période de mue, à deux régimes de températures d'eau différentes (froid puis chaud ou l'inverse) ont été mesurées puis analysées.

Hypothèse :

- 1) La température de l'eau influence le déroulement de la mue des ailes chez les oiseaux aquatiques à mue simultanée.

Prévision :

- 1) Les oiseaux exposés en eau chaude présentent une meilleure condition corporelle et une mue plus rapide.

CHAPITRE II

DO SEADUCKS MINIMISE THE FLIGHTLESS PERIOD? : INTER AND INTRA-SPECIFIC COMPARISONS OF REMIGIAL MOULT

Anouck Viain¹, Jean-Pierre L. Savard², Scott Gilliland³, Matthew C. Perry⁴,
Magella Guillemette¹

¹ Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski

² Sciences and Technology, Environment Canada

³ Canadian Wildlife Service, Environment

⁴ USGS-Patuxent Wildlife Research Center, MD, USA

Viain A, Savard J-PL, Gilliland S, Perry MC, Guillemette M (2014) Do Seaducks Minimise the Flightless Period?: Inter- and Intra-Specific Comparisons of Remigial Moul. PLoS ONE 9(9): e107929. doi:10.1371/journal.pone.0107929

2.1 Résumé

La mue des rémiges est un des événements cruciaux dans le cycle de vie annuel des sauvagines car elle est énergétiquement coûteuse, dure plusieurs semaines et représente une période à haut risque en raison de l'incapacité de vol. Chez ces oiseaux d'eau, la mue des rémiges peut être considérée comme un compromis entre la prédation et la dépense énergétique, impliquant que les individus plus lourds réduiraient la période d'incapacité de vol en augmentant la vitesse de croissance des plumes et les dépenses énergétiques. Sinon, ils pourraient diminuer leur masse corporelle à la fin de cette période, réduisant ainsi la charge alaire pour augmenter leur capacité d'envol. Nous avons étudié la phénologie de la mue des rémiges, les taux de croissance des primaires, la durée d'incapacité de vol et le modèle de variation de masse corporelle chez 5 espèces de canards de mer captifs (*Melanitta fusca*, *M. perspicillata*, *Clangula hyemalis*, *Histrionicus histrionicus* et *Somateria mollissima*) dont la masse varie entre 0,5 et 2,0 kg. Le taux de croissance de leurs plumes augmentait faiblement en fonction de la masse corporelle ($M^{0,059}$) et aucune corrélation n'a été observée au niveau intra-spécifique. Par conséquent, les espèces de canards de mer plus lourdes et plus particulièrement les individus plus lourds avaient une plus longue période d'incapacité de vol. Bien que les oiseaux aient accès à la nourriture *ad libitum*, leur masse corporelle augmentait dans un premier temps puis diminuait, cette diminution coïncidant avec le taux maximal de croissance des plumes. Les oiseaux ayant regagné leur capacité de vol avait une masse corporelle semblable à celle observée au début de la mue des rémiges, suggérant qu'ils n'utilisaient pas la réduction de leur masse corporelle comme stratégie pour raccourcir la durée d'incapacité de vol. Nous suggérons que la stratégie de mue des canards de mer peut être le résultat d'un compromis entre l'utilisation d'une stratégie de mue intense (mue simultanée) et un faible taux de croissance des plumes sans préjudice pour leur qualité. Bien que les canards de mer captifs étudiés aient été en conditions contrôlées, les cinq espèces ainsi que les deux sexes au sein de chacune d'elles, ont montré une phénologie de mue reflétant celle des oiseaux sauvages, suggérant chez ces derniers l'existence d'une composante génétique agissant pour contrôler la phénologie de mue.

2.2 Abstract

Remigial moult is one of the crucial events in the annual life cycle of waterfowl as it is energetically costly, lasts several weeks, and is a period of high vulnerability due to flightlessness. In waterfowl, remigial moult can be considered as an energy-predation trade-off, meaning that heavier individuals would minimise the flightless period by increasing feather growth rate and energy expenditure. Alternatively, they could reduce body mass at the end of this period, thereby reducing wing-loading to increase flight capability. We studied timing of remigial moult, primary growth rates, flightlessness duration, and the pattern of body mass variation in 5 species of captive seaducks (*Melanitta fusca*, *M. perspicillata*, *Clangula hyemalis*, *Histrionicus histrionicus*, and *Somateria mollissima*) ranging in size from 0.5 to 2.0 kg. Their feather growth rates weakly increased with body mass ($M^{0.059}$) and no correlation was found at the intra-specific level. Consequently, heavier seaduck species and especially heavier individuals had a longer flightless period. Although birds had access to food *ad libitum*, body mass first increased then decreased, the latter coinciding with maximum feather growth rate. Level of body mass when birds regained flight ability was similar to level observed at the beginning of remigial moult, suggesting they were not using a strategic reduction of body mass to reduce the flightlessness duration. We suggest that the moulting strategy of seaducks may be the result of a compromise between using an intense moult strategy (simultaneous moult) and a low feather growth rate without prejudice to feather quality. Despite the controlled captive status of the studied seaducks, all five species as well as both sexes within each species showed timing of moult reflecting that of wild birds, suggesting there is a genetic component acting to shape moult timing within wild birds.

2.3 Introduction

During the annual cycle, numerous factors lead to the wear of feathers: mechanical abrasion induced by flight, reproduction and foraging activities (Weber *et al.*, 2005), and degradation by ultraviolet light or by parasitic and bacterial infections (Bergman, 1982; Burt & Ichida, 1999; Figuerola *et al.*, 2003). As a result of flight feather degradation, flight performance is reduced (Ginn & Melville, 1983; Murphy & King, 1992; Tucker, 1991). Because feathers are somatic dead structures it is crucial for birds to replace periodically worn feathers during a process known as moult, which represents the major event of somatic production in the annual cycle of birds (Guillemette & Butler, 2012; Walsberg, 1983).

Anatidae are among relatively few bird families that shed their flight feathers simultaneously once a year, rendering them flightless up to several weeks, with variations between species, age, and sex (Fox *et al.*, 2014; Hohman *et al.*, 1992). Birds exhibiting simultaneous wing feather replacement are mainly aquatic, and function without flight, in contrast to sequential moulters, which replace a few flight feathers at a time. Simultaneous remigial moult in diving ducks is energetically costly (Guillemette *et al.*, 2007; Portugal *et al.*, 2009) comparatively to birds replacing flight feathers sequentially.

The length of the flightless period depends on the number of simultaneously growing feathers (moult intensity), the proportional length feathers when birds regain their flight ability, and the feather growth rate. Former investigations have shown that little variance exists in feather growth rate among birds ranging in size (Langston & Rohwer, 1996; Prevost, 1983). Feather growth rate could be limited by an architectural constraint at the follicle level (Rohwer *et al.*, 2009). Recently, Rohwer *et al.* (2009) demonstrated by allometric relationships that body mass increases much faster than feather growth rate, indicating that heavier species require more time to

moult. A major implication of a low feather growth rate is that it could increase flightlessness duration for large simultaneous moulters. Thus, this would expose for example heavier diving birds to a higher predation risk and so it may be advantageous to minimise the flightless period (Douthwaite, 1976; Fox & Kahlert, 2005; Owen & Ogilvie, 1979; Pehrsson, 1987). Here we replicate Rohwer *et al.* (2009) work for a specific group of simultaneous moulters among the *Mergini*.

Flightless birds are subjected to different pressures leading to variation in flightlessness duration which is associated to benefits as well as to costs. First, flightless birds may be more vulnerable to predation (Booth & Ellis, 2006; Guillemette & Ouellet, 2005; Moore, 2001; Morgan, 1986; Smith, 2006) since the potential to escape predator attack is reduced. Some recent studies have shown that this stage could not be more unsafe than other stages of the annual cycle of birds (Hogan *et al.*, 2013; Iverson & Esler, 2007). Nevertheless there are still few studies on this subject. Secondly, birds moulting at high latitudes face environmental constraints as the onset of winter and freezing conditions, reducing the time to allocate to moult (Bond *et al.*, 2013; Mewaldt & King, 1979). Furthermore, it was recently shown that birds with less time to moult and with higher feather growth rate had poorer feather quality (Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2009; Serra *et al.*, 2007). Finally, the capacity that birds have to meet nutritional and energy demands through exogenous and/or endogenous resources can also influence moult in terms of feather quality, timing and duration (Catry *et al.*, 2013; Murphy & King, 1987; Murphy *et al.*, 1988; Swaddle & Witter, 1997). Some authors have reported reduction of body mass during the flightless period of Anseriformes and have suggested that it was an adaptive strategy to reduce the duration of the flightless period (Ankney, 1979; Owen & Ogilvie, 1979; Pehrsson, 1987). Other authors have not reported any body weight loss during remigial moult (Fox *et al.*, 1998; 2008; Hohman *et al.*, 1992), which contradicts that hypothesis (Ankney, 1979; Brown & Bryant, 1996; Fox

& Kahlert, 2005; King & Murphy, 1985). Therefore, we also tested the prediction that seaducks, especially heavier species, reduce their body mass to minimise the flightless period.

Using measurements of feather growth and body mass of 5 species of captive seaducks, the objectives of this study were to: 1) model and compare flight feather (9th primary) growth rate between species and sexes, 2) compare the estimated timing and duration of flightlessness between species and between males and females, 3) test the hypothesis that heavier seaducks should have faster growth rates to minimise their flightless period, and 4) test the prediction that body mass reduction during remigial moult is associated with the regain of flight ability.

2.4 Materials and methods

2.4.1 Ethics statement

All bird manipulations were approved by the Animal Care and Use Committee (ACUC, SOP No 007), for seaducks kept at the Patuxent Wildlife Research Center (Patuxent), and by the animal care committee of the Université du Québec à Rimouski (CPA-44-11-96), for Common Eiders kept at Rimouski. Eider eggs were collected under permit from Environment Canada - Canadian Wildlife Service (Permit Number: SC-24).

2.4.2 Care of captive seaducks

All individuals of 4 species, 16 White-winged Scoters (*Melanitta fusca*, 9 males and 7 females, WWSC), 8 Surf Scoters (*M. perspicillata*, 5 males and 3 females, SUSC), 9 Long-tailed Ducks, (*Clangula hyemalis*, 3 males and 6 females, LTDU) and 19

Harlequin Ducks (*Histrionicus histrionicus*, 13 males and 6 females, HADU) were kept in captivity in monospecific groups. Eggs were collected with appropriate permits from the wild in Canada respectively from Redberry Lake (Saskatchewan), Lac Malbaie (Quebec), and Churchill (Manitoba), whereas HADU were obtained from a private propagator (Mr. A. Shouten) and were collected from the Olympic Peninsula (Washington). All eggs were hatched at the Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD in USA, ducklings raised the same way, and were well acclimated to captivity. Birds were housed outside at Patuxent, and each pen, 4.3 x 8.6 m, contained a pool of fresh water with a diameter of 3.7 m and average depth of 0.5 m. Nine Common Eiders (*Somateria mollissima dresseri*, 4 males and 5 females COEI) were reared from eggs collected at Pointe-Métis, Quebec, with appropriate permits, in 2010. They were housed at Rimouski, Quebec in an indoor enclosure, 6.7 x 3.7 m with natural photoperiod and containing a pool, 6.0 x 1.7 m with continuously flowing fresh water of 0.4 m deep. Under these conditions eiders maintained their seasonal cycles of moult in synchrony with those of free-living individuals (AV, *pers. obs.*). All 5 species of seaducks were fed with Mazuri Sea duck Diet (#5681; 21.5% protein) *ad libitum* on a daily basis.

2.4.3 Measurements from seaducks

All 4 species of captive seaducks kept at Patuxent were adults from 3 to 6 years old during this study. At a weekly interval from 8th July to 8th October 2008, all birds were caught with a landing net and held in a cat carrying case until being measured. The 9th primary length (P9) was measured with a Vernier caliper to the nearest millimetre, from the rim of the follicle to the distal tip of the feather. At 2-week intervals, birds were weighed (± 1 g) with a digital scale. Measurements were made in a similar way on 2-year old Common Eiders between 27 July and 27 October 2012. Handling times were approximately 2 - 4 min per bird.

2.4.4 Modelling feather growth

We tested 2 models common in the modelling of biological growth: the logistic and Gompertz models. For our analyses, we retained the Gompertz, because it had the lower AIC_C score (Akaike's Information Criterion, corrected for small sample size, Motulsky & Christopoulos, 2004) and it provided 5.76 times more support than the logistic model. For each bird of each species we estimated A , μ and λ as defined by the following function:

$$y(t) = A \cdot \exp\left[-\exp\left(\frac{\mu \cdot \exp(1)}{A}(\lambda - t) + 1\right)\right]$$

where A represents the asymptotic value which is an estimate of the maximum length of the feather, μ the maximum growth rate of P9, and λ the lag-phase. For each bird, we determined the delta growth rate between 5% and 90% of the final length of 9th primary feather by calculated the change in P9 length divided by change in time. From each growth curve, the day of shedding of old P9 was estimated when feather reached artificially 1 mm long with Gompertz model (this value of 1 mm has been determined from shedding dates of old P9 noted in some of our captive individuals). Finally, the time between the day of shedding of old P9 and the day at which seaducks can fly again, estimated around 90% of P9 final length (Dickson *et al.*, 2012), was calculated for each bird to determine the flightlessness duration during moult.

2.4.5 Modelling moult allometry

For simultaneous moulters, the delta growth rate of the longest flight feather (9th primary) and its length, represent the best indicators of moult duration. Thus, to explore the time required to replace flight feathers in seaducks, we used the same scaling method as Rohwer *et al.* (2009). First, at the inter-specific level, we modeled

the relationship between the length of the 9th primary (mm) and the initial body mass (M in g). We also modeled the relationship between the delta growth rate of the 9th primary (mm.day⁻¹) and initial body mass. We used the allometric function $Y = aM^b$, where “a” is a scaling constant and “b” the power of the relationship of Y to mass. Our sample consisted of 5 species, but only 4 genera (*Clangula*, *Histrionicus*, *Melanitta*, and *Somateria*). The SUSC and WWSC are congener species and so could be a source of phylogeny mediated bias. We performed analysis of covariance on log-transformed values based on type III sums of squares with taxonomic genus entered as a main effect and we tested the interaction between genus and the independent variable. For all models the interactions were not significant, so the slopes of each genus could be modelled as one by the regression slope of models. However, regression slopes obtained with models did not differ from those determined by reduced major axis regression, so we used slopes obtained with simple regression throughout the paper. Finally, we also performed this procedure at the intra-specific level.

2.4.6 Statistical analyses

Data were analyzed using R (R, v.3.0.1. Development Core Team, 2013). To model feather growth, we used the R package “*grofit*” (v.1.1, Kahm *et al.*, 2010). We performed linear mixed effects models fitted with maximum likelihood by using the R package “*nlme*” (v.3.1-111, Pinheiro *et al.*, 2013), with the interval of percent of feather length as the fixed effects and bird identity as the random effects. For normality, the Shapiro–Wilks test was used before proceeding with parametric tests and homogeneity of variance was tested with a Bartlett test. To compare weights along the remigial moult with initial body mass in the case of significant difference, we proceeded with a Dunnett post hoc comparison using the R package “*multcomp*” (v.1.2-19, Hothorn *et al.*, 2008). We also used this package to proceed with Tukey’s

post hoc comparison to compare feather growth rate and flightlessness duration between species. To determine the power (“*b*”) of allometric relationships we compute major axis regression using the R package “*lmodel2*” (v.1.7-1, Legendre, 2011). To test the idea that birds are losing body mass during remigial moult to reduce flightlessness, we subtracted the value of body mass reached at the phase in which birds are able to fly again from the initial body mass to obtain a delta for each individual of each species. We obtained, for each species and sex, the average delta for which we calculated a 95% CI (Confidence Interval) using the bootstrap method and 10,000 re-samplings. We verified the symmetry of the distribution by using the Skewness coefficient. Overall, the distribution was symmetric and we used the studentized bootstrap interval (Good, 2006). When the 95% CI excluded zero, the difference was significant at the 5% level, otherwise it was concluded that no meaningful difference existed. Differences between sexes were tested with Mann-Whitney test (U). All *p*-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level and means are given \pm SD values throughout the paper.

2.5 Results

Data for the present study will be available from the Dryad Digital Repository: doi:10.5061/dryad.p2kf0

Body masses of the 5 studied species ranged during early moult between 543 ± 24 g and 1946 ± 87 g, while the full length of 9th primary varied between 129.0 ± 3.3 mm and 181.1 ± 5.5 mm (Table 2.1).

2.5.1 Timing of initiation of remigial moult

Males of the 5 species initiated remigial moult significantly earlier than females ($U = 319$, $p = 0.042$; Table 2.1). Interspecific patterns were similar between sexes (Fig. 2.1): SUSC was the first species to moult primaries, with a mean shedding date of P9 at 13 and 22 July respectively for males and females (Table 2.1); LTDU was the second species to moult, with a shedding date at 24 July and 1 August, respectively for males and females; WWSC moult almost at the same date than LTDU; COEI was the fourth species to moult followed by HADU, which moulted in August.

2.5.2 Inter-specific comparison of feather growth rates

Among the 5 seaduck species, the maximal growth rate of P9 ranged between 4.66 ± 0.13 and 5.91 ± 0.21 mm.day⁻¹, which represents 3.6% and 4.3% of daily percent change in remiges (Table 2.1), respectively for females of HADU and females of LTDU, while the delta growth rate ranged between 3.43 ± 0.10 and 4.20 ± 0.13 mm.day⁻¹ (Table 2.1). The daily percent change in feather length over the period of 5% to 90% of feather development for the 5 species varied between 2.1% and 3.1%. The maximal feather growth rate of LTDU was faster than the maximal feather growth rates of the 4 other species, while HADU had the slowest (see statistical details in the legend of Table 2.1). COEI had a similar maximal feather growth rate as the 2 scoter species, while WWSC and SUSC had different maximal growth rates (Table 2.1). HADU had a slower delta growth rate than the 4 other species (see statistical details in legend of Table 2.1). The feather delta growth rates of LTDU and WWSC were the fastest and similar (Table 2.1). It was similar for COEI and SUSC and slower than delta growth rates of LTDU and WWSC (Table 2.1). For each species, maximal and delta growth rates of P9 did not differ between females and males ($U = 48.00$, $p = 0.430$; $U = 7.00$, $p = 0.606$; $U = 4.00$, $p = 0.297$; $U = 26.00$, $p = 0.560$ and $U = 11.00$, $p = 0.806$, respectively for HADU, LTDU, SUSC, WWSC, and COEI).

Table 2.1 Date of moulting, morphometric measurements and feather growth rate for 5 species of seaducks.

Species	Sex	n	Shedding day of old P9	Body mass (g)	P9 final length (mm)	Delta growth rate (mm.day ⁻¹)	Maximal growth rate (mm.day ⁻¹)
HADU	Female	6	13 August ± 3	543.3 ± 24.2	129.0 ± 3.3	3.43 ± 0.10 (c)	4.66 ± 0.13 (d)
	Male	13	7 August ± 5	609.2 ± 29.0	132.1 ± 3.6	3.48 ± 0.14 (c)	4.77 ± 0.22 (d)
LTDU	Female	6	1 August ± 12	563.3 ± 25.8	137.7 ± 1.7	4.20 ± 0.13 (a)	5.91 ± 0.21 (a)
	Male	3	24 July ± 8	610.0 ± 85.4	142.0 ± 4.0	4.14 ± 0.28 (a)	5.86 ± 0.38 (a)
SUSC	Female	3	22 July ± 6	756.0 ± 54.1	147.7 ± 0.6	3.71 ± 0.07 (b)	5.18 ± 0.12 (c)
	Male	5	13 July ± 11	848.0 ± 31.1	154.2 ± 2.6	3.64 ± 0.10 (b)	5.11 ± 0.23 (c)
WWSC	Female	7	2 August ± 4	1067.1 ± 111.8	169.4 ± 3.3	4.10 ± 0.17 (a)	5.62 ± 0.28 (b)
	Male	9	23 July ± 11	1270.0 ± 93.8	178.1 ± 3.0	4.03 ± 0.12 (a)	5.55 ± 0.19 (b)
COEI	Female	5	8 August ± 8	1905.6 ± 115.2	180.5 ± 5.6	3.82 ± 0.17 (b)	5.39 ± 0.25 (b, c)
	Male	4	28 July ± 7	1946.0 ± 86.7	181.1 ± 5.5	3.81 ± 0.30 (b)	5.40 ± 0.44 (b, c)

Legend: Mean shedding day of old 9th primary ± SD, body mass (g) ± SD, final 9th primary length (mm) ± SD, delta 9th primary growth rate (mm.day⁻¹) ± SD and maximal 9th primary growth rate (mm.day⁻¹) ± SD for 5 seaduck species (HADU, LTDU, SUSC, WWSC, and COEI). Species with the same letter are not significantly different and species with different letters are significantly different. Statistical results for delta 9th primary growth rate (mm.day⁻¹): ANOVA, $F_{4, 56} = 50.388$, $p < 0.0001$, Tukey's Post Hoc, with $p < 0.0001$, $p < 0.0001$, $p < 0.0001$, $p = 0.021$, respectively for HADU vs. LTDU, HADU vs. WWSC, HADU vs. COEI and HADU vs. SUSC, with $p = 0.369$ for LTDU vs. WWSC and $p = 0.268$ for COEI vs. SUSC; for maximal 9th primary growth rate: ANOVA, $F_{4, 56} = 50.289$, $p < 0.0001$, Tukey's Post Hoc, with $p < 0.0001$, $p < 0.0001$, $p < 0.001$, $p = 0.016$, respectively for LTDU vs. HADU, LTDU vs. SUSC, LTDU vs. COEI, LTDU vs. WWSC and $p < 0.0001$, $p < 0.0001$, $p = 0.001$, respectively for HADU vs. WWSC, HADU vs. COEI and HADU vs. SUSC and with $p = 0.323$, $p = 0.154$ and $p < 0.001$, respectively for COEI vs. SUSC, COEI vs. WWSC and SUSC vs. WWSC.

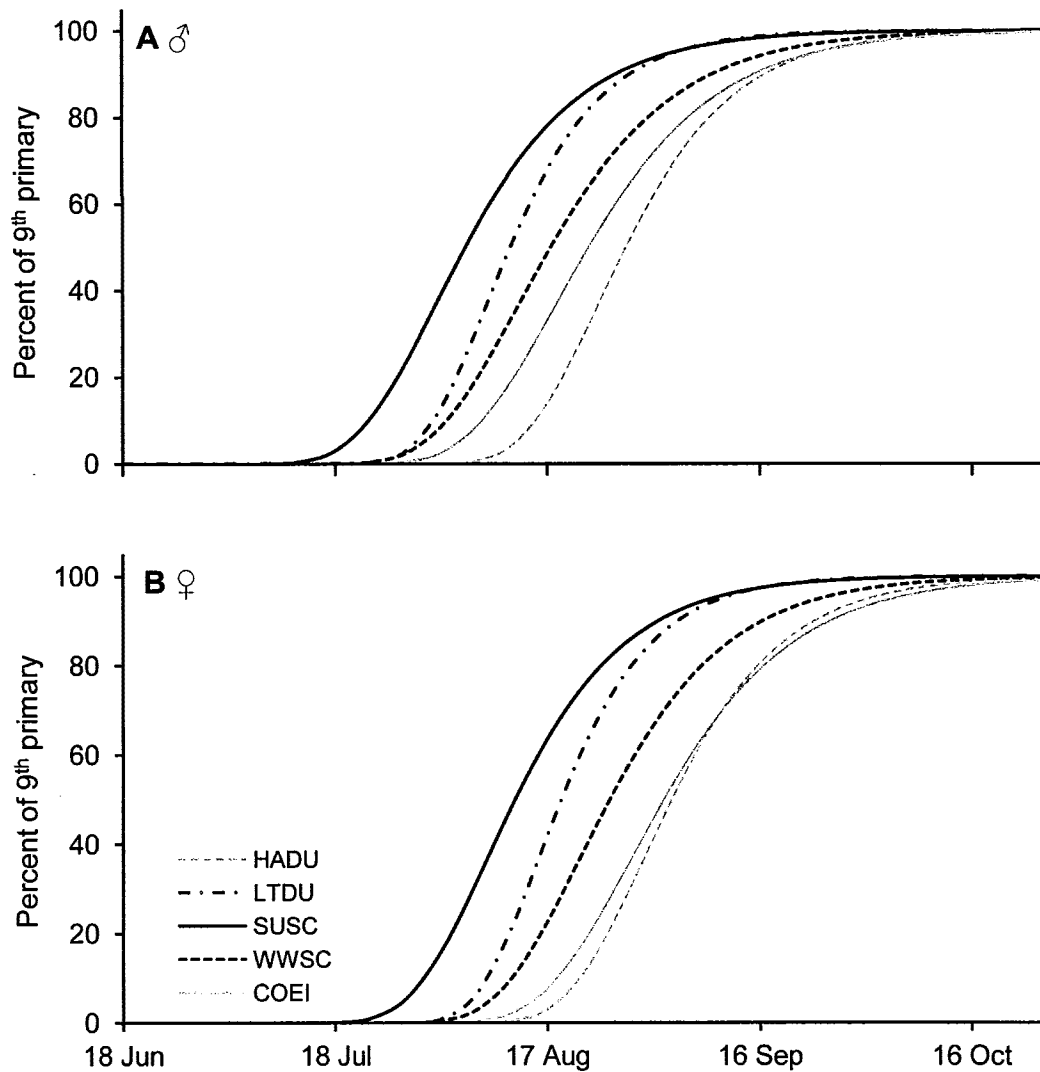


Figure 2.1 Feather growth rates of the 5 seaduck species. Gompertz 9th primary growth models for 5 seaduck species; Harlequin Ducks (*Histrionicus histrionicus*, HADU), Long-tailed Ducks (*Clangula hyemalis*, LTDU), Surf Scoters (*Melanitta perspicillata*, SUSC), White-winged Scoters (*Melanitta fusca*, WWSC) and Common Eiders (*Somateria mollissima dresseri*, COEI) with (A) representing males and (B) females.

2.5.3 Moulting allometries

Among the 5 species, average daily delta growth rate of P9 scaled to body mass as $M^{0.059}$ (Fig. 2.2A; $r = 0.305$, $p = 0.017$, 59 d.f. and 95% CI 0.011 – 0.107) and the terminal length of the 9th primary scaled to body mass as $M^{0.285}$ (Fig. 2.2B, $r = 0.931$, $p < 0.0001$ and 95% CI 0.256 - 0.314). As these species undergo a simultaneous replacement of the primaries, the time required to replace all flight feathers increases as 0.226 the power of the body mass ($M^{0.285}/M^{0.059} = M^{0.226}$). At the intra-specific level, no correlations were found between feather delta growth rate and body mass ($r = 0.200$, $p = 0.415$ for HADU, $r = 0.321$, $p = 0.399$ for LTDU, $r = 0.683$, $p = 0.062$ for SUSC, $r = 0.459$, $p = 0.074$ for WWSC and $r = 0.141$, $p = 0.717$ for COEI). However, there was a hint of a possible relationship in SUSC and WWSC if we used the $\alpha = 0.10$ level.

2.5.4 Duration of estimated flightless period

The estimated flightlessness duration varied among the 5 seaduck species (ANOVA, $F_{4, 56} = 104.584$, $p < 0.0001$). However, flightlessness duration did not differ between sexes except for the WWSC ($U = 56$, $p = 0.010$), which was also the species showing the greatest sexual dimorphism at the level of 9th primary length and body mass. The shortest flightless period was recorded for LTDU with 32.2 ± 0.9 and 33.7 ± 1.3 days respectively for females and males (Fig. 2.3). COEI had the longest estimated flightless period with 47.1 ± 1.0 and 47.3 ± 2.7 days respectively, for females and males. HADU had an estimated flightlessness duration around 37 days (37.1 ± 0.4 and 37.4 ± 1.5 , respectively for females and males). Scoters had similar estimated flightless periods (Tukey's Post Hoc, $p = 0.067$). SUSC were flightless for 39.3 ± 0.7 and 41.9 ± 1.7 days, respectively, for females and males. Females of WWSC were flightless for 41.3 ± 1.9 days, while males were flightless for 44.2 ± 1.3 days.

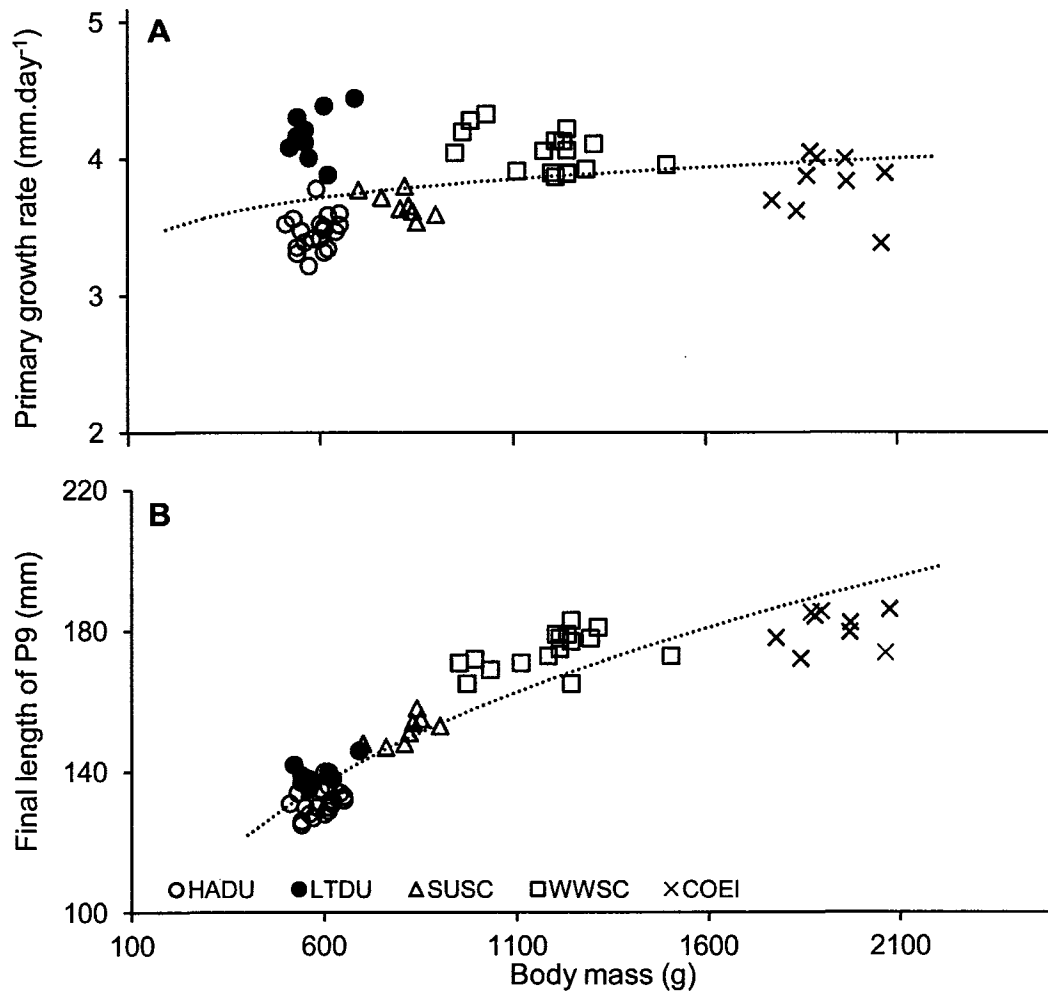


Figure 2.2 Relationships between body mass and primary growth rate, and P9 length in 5 seaduck species. Allometric relationships among 5 seaduck species between: (A) body mass (g) and Δ 9th primary growth rate (mm.day⁻¹), (B) body mass (g) and final length of 9th primary (mm). Dotted line represents the allometric relation for the 5 species (HADU, LTDU, SUSC, WWSC and COEI) (A) allometric relation: $M^{0.059}$, (B) allometric relation: $M^{0.285}$.

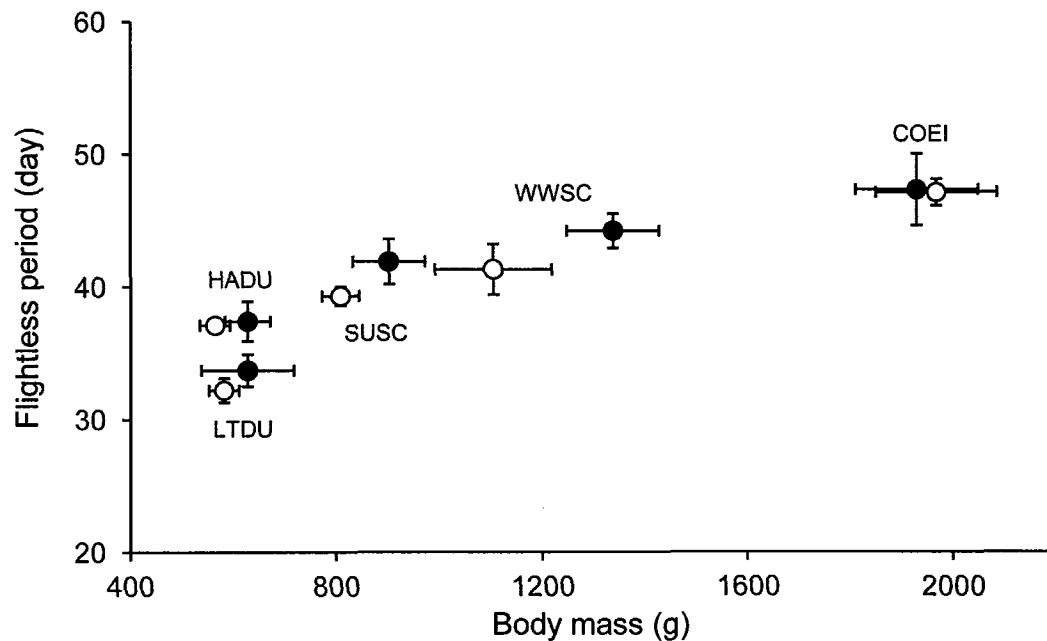


Figure 2.3 Relationship between body mass of 5 seaduck species and flightless period. Representation of the flightless period (days) according to the body mass for the 5 seaduck species (HADU, LTDU, SUSC, WWSC and COEI). Females are represented by white circles and males by black circles.

2.5.5 Variation of body mass during flight feather moult

During remigial moult, body mass of both sexes tended to increase at the beginning of moult after which it declined until it stabilized around initial body mass at the end of the moult. This pattern was more pronounced in females than males (Fig. 2.4). The increase of body mass at the beginning of moult was significant for both sexes in HADU ($F_{5, 20} = 12.075$, $p < 0.001$, Dunnett's test $p = 0.013$ and $F_{5, 44} = 2.823$, $p = 0.027$, Dunnett's test $p < 0.001$, respectively for females and males) and for female scoters ($F_{5, 7} = 11.816$, $p = 0.003$, Dunnett's test $p = 0.038$, $p < 0.001$ and $p = 0.021$ and $F_{5, 21} = 11.890$, $p < 0.001$, Dunnett's test $p < 0.001$, respectively for SUSC and WWSC). During remigial moult, female COEIs and HADUs were the only

species/sex cohorts that reached a lighter body mass than the initial value ($F_{5, 38} = 4.61$, $p = 0.002$, Dunnett's test $p = 0.025$ and $F_{5, 20} = 12.075$, $p < 0.001$, Dunnett's test $p = 0.031$, respectively). Female HADUs were the only cohort that was significantly lighter at the end of the moult ($p = 0.002$ at the maximal 9th primary feather length, phase V). Finally, to test the hypothesis that birds lose body mass during remigial moult to shorten flightlessness, we also compared the initial body mass with body mass reached at phase IV, when birds are able to fly again. The mean body mass reached at the phase IV was not lighter than the mean initial body mass except for females of HADU (Fig. 2.5).

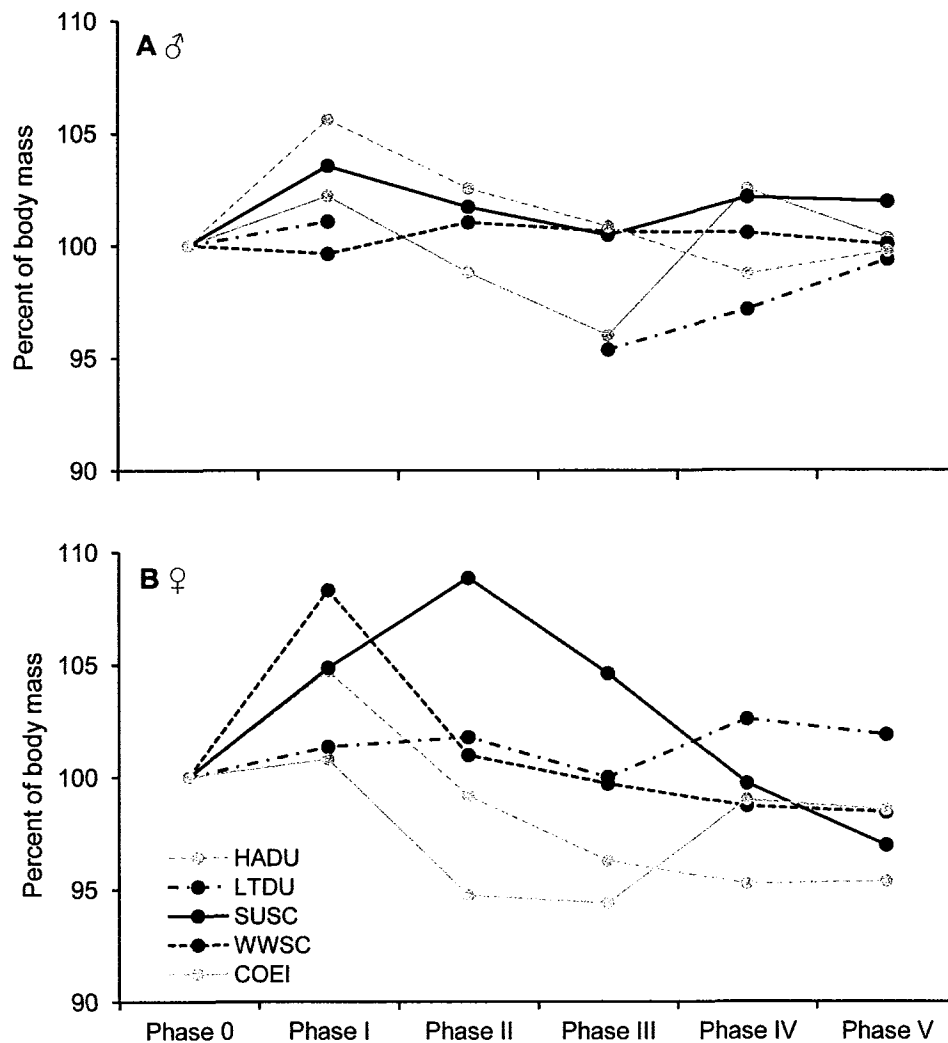


Figure 2.4 Inter-specific body mass variation during remigial moult. Changes in mean body mass of birds (as percentage of initial weight) based on the percentage growth of the 9th primary for 5 seaduck species; Harlequin Ducks (HADU), Long-tailed Ducks (LTDU), Surf Scoters (SUSC), White-winged Scoters (WWSC) and Common Eiders (COEI) with (A) representing males and (B) females. *Phase 0* corresponds to the value of initial weight before the shedding of flight feathers, *Phase I* represents feather emergence and the start of feather growth, *Phase II* corresponds to the period of fast feather growth rate and where maximal growth rate is reached, *Phase III* is the period of the first slowing down of growth rate, *Phase IV* corresponds to the second slowing down of growth rate and the period during which birds are able to fly again, *Phase V* is the end of the remigial moult when final length of P9 is reached.

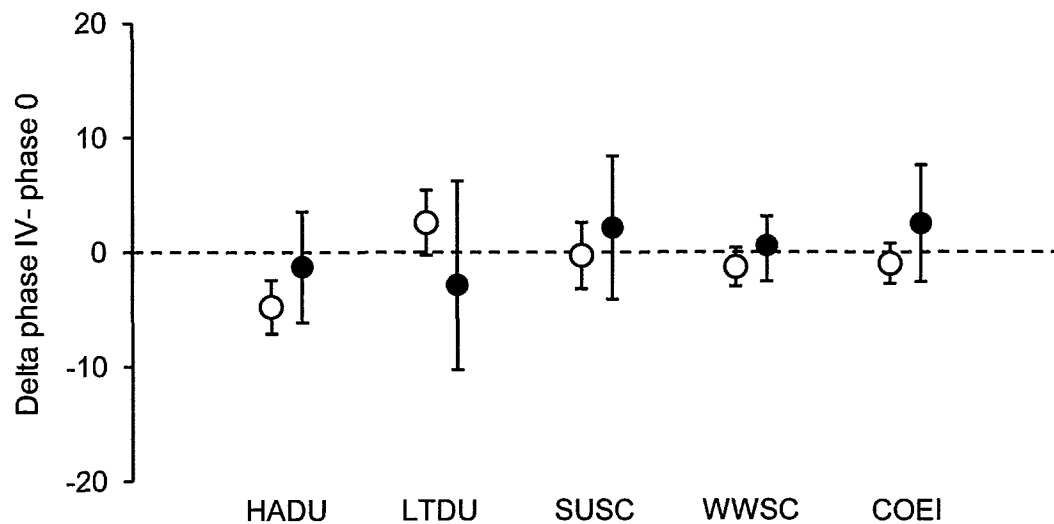


Figure 2.5 Intra-specific body mass variation for the studied species. Average deltas, representing the difference between body mass recorded at the *phase IV* of the moult in which seaducks are able to re-fly and initial body mass, and their respective confidence intervals. When the confidence intervals exclude the zero line, the delta is declared significant at 5% level (see Materials and methods).

2.6 Discussion

2.6.1 Applicability to wild seaducks

In this study, the results obtained for the timing, flightlessness duration, and growth rates of remigial moult were comparable to those obtained on wild birds. Indeed, our data that the timing of remigial moult differ among species and sexes, with an initiation of remigial moult earlier in males than females, have been observed in most wild waterfowl species (Dickson *et al.*, 2012; Hogan, 2012; Hohman *et al.*, 1992; Petersen, 1981; Pyle, 2008; Robertson *et al.*, 1997). The initiation dates of remigial moult for males of the 5 studied species are similar to dates reported in the wild (Adams *et al.*, 2000; Dickson *et al.*, 2012; Jepsen, 1984; Joensen, 1973; Petersen *et*

al., 2003; Robertson *et al.*, 1997; Salomonsen, 1968). In contrast, for captive females the mean shedding dates were earlier than their wild counterparts. As a consequence, differences between sexes are in average only of 6 to 11 days in our study whereas, depending on species, it is about 3 weeks in the wild, (Frimer, 1994; Hogan, 2012; Joensen, 1973; Mosbech & Boertmann, 1999; Petersen, 1981; Petersen *et al.*, 1999). We thus suggest that the differences in the start of moult, observed between captive and wild females, are related to their status of non-breeders in our study as none were in a breeding state before they started moulting. For instance, there is evidence that moult starts later in breeding waterfowl species in the wild (Ginn & Melville, 1983; Hohman *et al.*, 1992), the mechanism here being that elevated level of prolactin associated with parental care inhibits the onset of moult (Williams, 2012). Indeed, it is well known that sex hormones but also environmental conditions (light levels, temperature, food availability, etc.) are factors acting in moult timing (Ginn & Melville, 1983; Palmer, 1972; Payne, 1972). Interestingly, among the 5 studied species of seaducks, and despite the non-breeding status of birds, and controlled environment due to captivity, females still moulted later than males. These results underline a potential effect of genetic/sex-specific factor in the launching of moult mechanisms. Such a result would not be possible to obtain in natural wild settings, and we are unaware of other studies clearly showing a sex-specific genetic component shaping moult timing after environmental factors have been controlled. The interaction between genetic and environmental effects on moult strategies in birds deserves further investigation.

The estimates of flightlessness duration, based on the Gompertz growth model and the 90% of P9 final length generate results comparable to values from the literature. However, differences are observed for HADU (Robertson *et al.*, 1997) and COEI (Guillemette *et al.*, 2007). Indeed, Robertson *et al.* (1997) used the value of 70% of P9 final length reported by Hohman *et al.* (1992) to estimate HADU flightless period,

while it has been estimated to be higher for most seaduck species (Dickson *et al.*, 2012; Hogan, 2012; Van De Wetering & Cooke, 2000) (around 80% for male SUSC, SG, *pers. obs.*). For COEI, Guillemette *et al.* (2007) used a behavioural technique to estimate flightlessness duration, which may have caused the discrepancy. Again, the difference may also stem from a general value (90%) applied to all species, while it was observed to be lower for COEI (AV, *pers. obs.*).

The delta primary growth rates for each studied species were consistent with previous results on wild birds (Dickson *et al.*, 2012; Iverson & Esler, 2007; Robertson *et al.*, 1997). Similarly, the absence of difference in feather growth rates found between sexes corroborates former investigations (Hohman *et al.*, 1992). However, no data relating to primary growth rates of COEI and LTDU were available. For COEI, our estimates of delta and maximal primary growth rates represent respectively, 2.1% and 3.0% daily change in length, which fall within the range of daily change values found for most waterfowl species (2 - 3%, Hohman *et al.*, 1992). LTDU presented higher values (respectively 3.1% and 4.3% for females and 2.9% and 4.1% for males). Among all five species, LTDU breeds at the furthest north (Robertson & Savard, 2002) while HADU, the slowest moult in this study, is the southern-most species (Pyle, 2008). Thus, the timing constraint and weather factors at this latitude might be important factors for a rapid moult as it is the case for other birds such as the White-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli* and *Z. l. Pugetensis*; Mewaldt & King, 1979), shorebirds (Pyle, 2008; Serra & Underhill, 2006), and the least Auklets (*Aethia Pusilla*, Bond *et al.*, 2013). As with our sex-specific results, the finding that moult timing of our non-breeding captive birds reflected that of each species in the wild suggests a genetic component interacting with environmental factors (such as light-level regimes at different latitudes, food resources, and climatic conditions found under natural conditions) to shape moult timing.

2.6.2 Allometry of feathers growth

Our study is based on the assumption that a flightless state is under numerous constraints (predation risk, temporal constraints, food availability, etc). Thus, it would be advantageous for birds to minimise the flightless period by increasing feather growth rate. In the present study, we showed that heavier seaduck species required more time to grow their flight remiges, which qualitatively supports the findings of Rohwer *et al.* (2009). More specifically, primary growth rate scales as $M^{0.059}$, which is 3 times lower than the allometric exponent derived by Rohwer *et al.* (2009) for birds in general ($M^{0.171}$). Indeed, doubling the body mass in our allometric relationship only results in an increase of 4.0% growth rate against 12.6% for Rohwer's *et al.* (2009) study. Now, using the length of the longest primary, these authors reported 2 power estimates for their allometric relationship relating feather length and body mass (one in result section and a different one in the methods section). Using the raw data of Rohwer *et al.* (2009), we validated the result found in their methods section where the longest primary feather increases as the power of 0.325 of body mass (95% CI 0.302 - 0.346), which is close but higher to our result ($M^{0.285}$ with 95% CI, 0.256 - 0.314). Thus, the time required to complete moult increases as the power 0.154 of body mass (Rohwer *et al.*, 2009) while it is higher for Mergini with $M^{0.226}$. As a result, flightlessness duration increases with body mass in seaducks (Fig. 2.3).

At the intra-specific level and for each of the 5 species studied, no significant correlations between feather growth rate and body mass were found at the $\alpha = 0.05$ level but there were marginally significant correlations for SUSC and WWSC. Clearly larger sample sizes are needed to determine whether scoters differ from other species on that point. The absence of relationship at the intra-specific level and the disproportionate (slow) increase of feather growth rate in relation to body mass at the inter-specific level may reflect the physiological and structural limits at which

feathers can be produced (Langston & Rohwer, 1996; Prevost, 1983; Rohwer *et al.*, 2009). Thus, our results support the original hypothesis of Prevost (1983) stating that it is mainly Anseriformes that may have reached the limit of feather growth rates. Based on allometric principles, Rohwer *et al.* (2009) deduced that structural constraints at the level of the cylindrical growing region of primary feathers might lead to a physiological bottleneck. More specifically, the diameter of the follicle and the number of rows of dividing cells could limit feather growth rate of large birds and could increase the flightlessness duration for simultaneous moulters (Fig. 2.3). This may also be the result of a trade-off between the use of a fast moult strategy (simultaneous moulters vs. sequential moulters) and feather quality. Indeed, some recent studies have shown that fast moulters had lower feather quality compared to slow moulters, in terms of mass, coloration, and physical properties of the feather (Dawson, 2004; Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2009; Griggio *et al.*, 2009; Serra, 2001; Serra *et al.*, 2007).

2.6.3 Variations in body mass during remigial moult

Wing-loading of an individual is an important parameter that influences take-off and ability to escape successfully from a predator attack (Hedenström & Sunada, 1999; Murphy & King, 1987; Rudebeck, 1950; Swaddle *et al.*, 1999). Captive seaducks of the 5 species studied showed variations in their body mass during remigial moult despite that they had access to food *ad libitum*. The range and pattern of body variations differ between species, sex, and size. We interpret the marked increase of body mass 15 days after the primaries were shed (Phase I), followed by a decrease of body mass (Phase II), as a strategy to allocate body reserves to a period coinciding with the highest rate of feather growth (Phase II, Fig. 2.4). In other words, the decrease of body mass of phase II corresponds to the steep slope of feather growth models, hence a period of high energy demand. Similar observations of body mass

loss during remigial moult were recorded for different species of waterfowl in both captive and wild situations (Douthwaite, 1976; Fox & King, 2011; Hohman *et al.*, 1992; Portugal *et al.*, 2007; Van De Wetering & Cooke, 2000). However, the SUSC and WWSC male scoters did not show any significant variation of body mass in our study, as observed for Common Scoters (*Melanitta nigra*; Fox *et al.*, 2008).

One pervasive idea in the literature is that body mass loss observed during the remigial moult may be an adaptive strategy to reduce flightlessness duration in a way, that lighter birds will accelerate the regain of flight ability (Douthwaite, 1976; Sjöberg, 1986). Comparing body mass at regain of flight ability (phase IV) with initial body mass (phase 0), we observed a trend for lower body mass of females at phase IV. In contrast, we observed an opposite trend for males. Nevertheless, most studied species, except females of HADU, did not have a lighter body mass at regain of flight ability (between 80% to 100% of final 9th primary length, Fig. 2.5). Thus, our results under a controlled environment (constant food supply, no predation risks, etc.) do not support the idea of a strategic body mass management that would reduce flightlessness duration in these species. Variations in body mass observed in wild birds, such as the reduction in mass of moulting male LTDU in the Beaufort Sea (Howell, 2002) could simply result from a depletion of their food since birds congregate and exploit a smaller foraging habitat. Ouellet *et al.* (2008) reviewed the various mechanisms that could increase lift during take-off of birds and, apart wing-loading reduction, they pin-point to (1) the enhancement of mechanical power with larger pectoral muscles and (2) improvement of muscle metabolic output with increased enzyme activity. Several studies have documented changes in the mass of legs and flight muscle mass in waterfowl with muscle mass decreasing at the beginning of remigial moult and increasing towards the end (Fox & Kahlert, 2005; Fox *et al.*, 2008; Howell, 2002). Such a level of organ flexibility might enhance flight

capability despite the fact that body mass remains constant. Further studies should investigate these potential strategies in moulting birds.

In conclusion, our results concerning timing and flightlessness duration are similar to those of various published studies. However, we did not find any support for the idea that body mass reduction at the end of remigial moult is used to minimise the flightless period. In addition, our power estimate of the allometric relationship relating body mass and feather growth rate is lower for the 5 seaducks studied than birds in general, indicating that these species do not use a high feather growth rate to minimise flightlessness duration. Further investigations should seek potential explanations for that observation in terms of physiological or structural constraints, although we contend that the relationship between feather quality and feather growth rate seems to be the most potential avenue to explain such a difference. Finally, our sex-specific results of timing of moult observed in a controlled environment and reflecting that of wild seaducks, suggest that there is a genetic component acting to shape moult timing within wild birds, in addition to well-known environmental effects.

2.7 Acknowledgments

Special thanks to the technicians and volunteers at USGS-Patuxent Wildlife Research Center, who assisted in the measurements of the seaducks, especially A. Berlin, P. Osenton, and J-F. Savard. Thanks to all those (especially, C. Ayotte, S. Christin, and E. Varennes) for their help to install the nest boxes on the field and to collect eider eggs. Many thanks to Martin Tremblay for his technical help during the realization of the enclosures for eiders and for his welcome on his property. Grateful thanks to Dan Esler and Peter Pyle for their constructive comments on an earlier version of the manuscript.

2.8 References

- Adams, P. A., Robertson G. J., & Jones, I. L. (2000). Time-activity budgets of Harlequin ducks molting in the Gannet Islands, Labrador. *The Condor*, *102*(3), 703-708.
- Ankney, C. D. (1979). Does the wing molt cause nutritional stress in lesser snow geese? *The Auk*, *96*, 68-72.
- Bergman, G. (1982). Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica*, *59*, 77-83.
- Bond, A. L., Konyukhov, N. B., & Jones, I. L. (2013). Variation in primary molt in the least auklet. *The Condor*, *115*(2), 348-355.
- Booth, C. J., & Ellis, P. (2006). Common eiders and common guillemots taken by killer whales. *British Birds*, *99*, 533-535.
- Brown, C. R., & Bryant, D. M. (1996). Energy expenditure during molt in dippers (*Cinclus cinclus*): no evidence of elevated costs. *Physiological zoology*, *69*(5), 1036-1056.
- Burt, Jr. E. H., & Ichida, J. M. (1999). Occurrence of feather-degrading *bacilli* in the plumage of birds. *The Auk*, *116*(2), 364-372.
- Catry, P., Poisbleau, M., Lecoq, M., & Phillips, R. A. (2013). Differences in the timing and extent of annual moult of black-browed albatrosses *Thalassarche melanophris* living in contrasting environments. *Polar Biology*, *36*(6), 837-842.
- Dawson, A. (2004). The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, *146*, 493-500.

- Dawson, A., Hinsley, S. A., Ferns, P. N., Bonser, R. H. C., & Eccleston, L. (2000). Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proceedings of the Royal Society B*, 267(1457), 2093-2098.
- De la Hera, I., Pérez-Tris, J., & Tellería, J. L. (2009). Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 98-105.
- Dickson, R. D., Esler, D., Hupp, J. W., Anderson, E. M., Evenson, J. R., & Barrett, J. (2012). Phenology and duration of remigial moult in Surf Scoters (*Melanitta perspicillata*) and White-winged Scoters (*Melanitta fusca*) on the Pacific coast of North America. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 932-944.
- Douthwaite, R. J. (1976). Weight changes and wing moult in the red-billed teal. *Wildfowl*, 27, 123-127.
- Figuerolaa, J., Domenech, J., & Senar, J. C. (2003). Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour*, 65, 551-557.
- Fox, A. D., Flint, P. L., Hohman, W. L., & Savard, J.-P. L. (2014). Waterfowl habitat use and selection during the remigial moult period in the northern hemisphere. *Wildfowl, Special issue(4)*, 131-168.
- Fox, A. D., Hartmann, P., & Petersen, I. K. (2008). Body mass and organ size change during wing moult in common scoter. *Journal of Avian Biology*, 39, 35-40.
- Fox, A. D., & Kahlert, J. (2005). Changes in body mass and organ size during wing moult in non-breeding greylag geese *Anser anser*. *Journal of Avian Biology*, 36, 538-548.

- Fox, A. D., Kahlert, J., Walsh, A. J., Stroud, D. A., Mitchell, C., Kristiansen, J. N., & Hansen, E. B. (1998). Patterns of body mass change during moult in three different goose populations. *Wildfowl*, 49, 45-56.
- Fox, A. D., & King, R. (2011). Body mass loss amongst moulting pochard *Aythya ferina* and tufted duck *A. fuligula* at Abberton Reservoir, south east England. *Journal of Ornithology*, 152, 727-732.
- Frimer, O. (1994). Autumn arrival and moult in King eiders (*Somateria spectabilis*) at Disko, West Greenland. *Arctic*, 47(2), 137-141.
- Ginn, H. B., & Melville, D. S. (1983). *B.T.O. Guides: Moults in Birds* (Vol. 19). Tring: British Trust for Ornithology.
- Good, P. (2006). *Resampling Methods - A Practical Guide to Data Analysis*, (3rd. edition). Boston, Basel and Berlin: Birkhäuser.
- Griggio, M., Serra, L., Licheri, D., Campomori, C., & Pilastro, A. (2009). Moults speed affects structural feather ornaments in the Blue Tit. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 782-792.
- Guillemette, M., & Butler, P. J. (2012). Seasonal variation in energy expenditure is not related to activity level or water temperature in a large diving bird. *The Journal of Experimental Biology*, 215, 3161-3168. doi:10.1242/jeb.061119.
- Guillemette, M., & Ouellet, J.-F. (2005). Temporary flightlessness as a potential cost of reproduction in pre-laying Common Eiders *Somateria mollissima*. *Ibis*, 147, 301-306.
- Guillemette, M., Pelletier, D., Grandbois, J. M., & Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88(11), 2936-2945.

- Hedenström, A., & Sunada, S. (1999). On the aerodynamics of moult gaps in birds. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 67-76.
- Hogan, D. (2012). *Postbreeding Ecology of Barrow's Goldeneyes in Northwestern Alberta*. (Master's thesis, Simon Fraser University, Burnaby, Canada). Retrieved from <http://summit.sfu.ca/item/12107>.
- Hogan, D., Thompson, J. E., & Esler, D. E. (2013). Survival of Barrow's Goldeneyes during remigial molt and fall staging. *The Journal of Wildlife Management*, 77, 701-706.
- Hohman, W. L., Ankney, C. D., & Gordon, D. H. (1992). Ecology and management of postbreeding waterfowl. In B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (pp.128-189). Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363.
- Howell, M. D. (2002). *Molt dynamics of male long-tailed ducks on the Beaufort Sea*. (Unpublished master's thesis), Auburn University, Auburn, Alabama.
- Iverson, S., & Esler, D. (2007). Survival of female Harlequin Ducks during wing molt. *The Journal of Wildlife Management*, 71(4), 1220-1224.
- Jepsen, P. U. (1984). Observations of moulting Eider and breeding Common Eider *Somateria mollissima* at Nordaustlandet, Svalbard, in 1979. *Polar Research*, 2 n.s., 19-25.
- Joensen, A. H. (1973). Moults migration and wing-feather moult of seaducks in Denmark. *Danish review of game biology*, 8(4), 1-42.

- Kahm, M., Hasenbrink, G., Lichtenberg-Frate, H., Ludwig, J., & Kschischo, M. (2010). Grofit: fitting biological growth curves with R. *Journal of Statistical Software*, 33(7), 1-21. Retrieved from <http://www.jstatsoft.org/v33/i07/>.
- King, J. R., & Murphy, M. E. (1985). Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoologist*, 25(4), 955-964.
- Langston, N. E., & Rohwer, S. (1996). Molt-breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. *Oikos*, 76, 498-510.
- Legendre, P. (2011). lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-1/r1794. Retrieved from <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>.
- Mewaldt, L. R., & King, J. R. (1979). Latitudinal variation of postnuptial molt in pacific coast White-crowned sparrows. *The Auk*, 95, 168-179.
- Moore, P. G. (2001). Concerning grey seals killing eider ducks in the Clyde Sea area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 1067-1068.
- Morgan, R. (1986). Eider attacked by grey seal. *British Birds*, 79, 338.
- Mosbech, A., & Boertmann, D. (1999). Distribution, Abundance and Reaction to Aerial Surveys of Post-breeding King Eiders (*Somateria spectabilis*) in Western Greenland. *Arctic*, 52, 188-203.
- Motulsky, H., & Christopoulos, A. (2004). *Fitting models to biological data using linear and non-linear regression: a practical guide to curve fitting*. Oxford: Oxford University Press.

- Murphy, M. E., & King, J. R. (1987). Discrimination by molting White-crowned sparrows given diets differing only in sulfur amino acid concentration. *Physiological Zoology*, 60(2), 279-289.
- Murphy, M. E., & King, J. R. (1992). Energy and nutrient use during moult by White-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23(3), 304-313.
- Murphy, M. E., King, J. R., & Lu, J. (1988). Malnutrition during the postnuptial molt of White-crowned Sparrows: feather growth and *quality*. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1403-1413.
- Ouellet, J.-F., Guillemette, M., & Blier, P. U. (2008). Morphological and physiological aspects of takeoff aptitudes of female common eiders (*Somateria mollissima*) during the pre-laying period. *Canadian Journal of Zoology*, 86, 462-469. doi:10.1139/Z08-021.
- Owen, M., & Ogilvie, M. A. (1979). Wing molt and weights of barnacle geese in Spitsbergen. *The Condor*, 81, 42-52.
- Palmer, R. S. (1972). Patterns of molting. In D. S. Farner & J. R. King (Eds.), *Avian Biology* (vol. 2, pp. 65-102). New York: Academic Press.
- Payne, R. B. (1972). Mechanisms and control of molt. In D. S. Farner & J. R. King, (Eds.), *Avian biology* (vol. 2, pp. 104-155). New York: Academic Press.
- Pehrsson, O. (1987). Effects of body condition on molting in Mallards. *The Condor*, 89(2), 329-339.
- Petersen, M. (1981). Populations, feeding ecology and molt of Steller's Eider. *The Condor*, 83, 256-262.

- Petersen, M. R., Larned, W. W., & Douglas, D. C. (1999). At-sea distribution of Spectacled Eiders (*Somateria fischeri*): 120 year-old mystery resolved. *The Auk*, *116*, 1009-1020.
- Petersen, M. R., Mccaffery, B. J., & Flint, P. L. (2003). Post-breeding distribution of Long-tailed Ducks *Clangula hyemalis* from the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildfowl*, *54*, 103-113.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., the R Development Core Team. (2013). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-111. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Portugal, S. J., Green, J. A., & Butler, P. J. (2007). Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *The Journal of Experimental Biology*, *210*(8), 1391-1397.
- Portugal, S. J., Isaac, R., Quinton, K. L., & Reynolds, S. (2009). Do captive waterfowl alter their behaviour patterns during their flightless period of moult? *Journal of Ornithology*, *151*(2), 443-448.
- Prevost, Y. (1983). The moult of the Osprey *Pandion haliaetus*. *Ardea*, *71*, 199-209.
- Pyle, P. (2008). *Identification Guide to North American Birds, Part 2*. Point Reyes Station, California: Slate Creek Press.
- Robertson, G. J., Cooke, F., Goudie, R. I., & Boyd, W. S. (1997). The timing of arrival and molt chronology of Harlequin Ducks *Histrionicus histrionicus*. *Wildfowl*, *48*, 147-155.
- Robertson, G. J., & Savard, J.-P. L. (2002). Long-tailed duck (*Clangula hyemalis*). In A. Poole & F. Gill (Eds.), *The birds of North America*, 651. Philadelphia PA: The Birds of North America, Inc.

- Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G., & Copple, M. M. (2009). Allometry of the Duration of Flight Feather Molt in Birds. *PLoS Biol*, 7(6): e1000132. doi:10.1371/journal.pbio.1000132.
- Rudebeck, G. (1950). The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. *Oikos*, 2, 65-88.
- Salomonsen, F. (1968). The moult migration. *Wildfowl*, 19, 5-24.
- Serra, L. (2001). Duration of primary moult affects primary quality in Grey Plovers *Pluvialis squatarola*. *Journal of Avian Biology*, 32, 377-380.
- Serra, L., Griggio, M., Licheri, D., & Pilastro, A. (2007). Moult speed constrains the expression of a carotenoid-based sexual ornament. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(5), 2028-2034.
- Serra, L., & Underhill, L. (2006). The regulation of primary molt speed in the grey plover, *Pluvialis squatarola*. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 451-455.
- Sjöberg, K. (1986). The flightless period of free-living male Teal *Anas crecca* in northern Sweden. *Ibis*, 130, 164-171.
- Smith, W. E. (2006). Moulting common eiders being devoured by killer whales. *British Birds*, 99, 264.
- Swaddle, J. P., Williams, E. V., & Rayner, M. (1999). Effect of simulated flight feather moult on escape take-off performance in starlings. *Journal of Avian Biology*, 30, 351-358.
- Swaddle, J. P., & Witter, M. S. (1997). The effects of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European Starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1135-1146.

- Tucker, V. A. (1991). The effect of molting on the gliding performance of a Harris' hawk (*Parabuteo unicinctus*). *The Auk*, 108(1), 108-113.
- Van De Wetering, D., & Cooke, F. (2000). Body weight and feather growth of male Barrow's goldeneye during wing molt. *The Condor*, 102(1), 228-231.
- Walsberg, G. E. (1983). Avian ecological energetics. In D. S. Farner, J. K. King & K. C. Parkers (Eds.), *Avian biology* (pp. 161-220). New York: Academic Press.
- Weber, T. P., Borgudd, J., Hedenström, A., Persson, K., & Sandberg, G. (2005). Resistance of flight feathers to mechanical fatigue covaries with moult strategy in two warbler species. *Biology Letters*, 1, 27-30.
- Williams, T. D. (2012). Hormones, life-history, and phenotypic variation: Opportunities in evolutionary avian endocrinology. *General and Comparative Endocrinology*, 176, 286-295.

CHAPITRE III

BODY AND ORGAN MASS DYNAMICS DURING REMIGIAL MOULT IN A WING-FOOT-PROPELLED DIVING SEADUCK: THE COMMON EIDER.

Anouck Viain¹, Magella Guillemette¹, Jean-Pierre L. Savard²

¹ Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski

² Sciences and Technology, Environment Canada

Accepté en juin 2015 dans le journal *Canadian Journal of Zoology*

3.1 Résumé

La dynamique de la masse corporelle et des organes a été étudiée chez des oies, des canards barboteurs ou des canards plongeurs en mue des ailes, rarement chez les canards de mer. Cette étude examine les changements internes chez une espèce qui plonge à la force des pattes et des ailes, pour évaluer les stratégies adaptatives retenues. Quarante-cinq Eiders à duvet mâles (*Somateria mollissima dresseri* Sharpe, 1871) récoltés dans le Golfe du Saint-Laurent ont été mesurés (masse du corps, des muscles, taille des organes). Nous avons testé trois hypothèses : (1) une réduction stratégique de masse corporelle diminue la durée de l'incapacité de vol, (2) une modification des organes selon un compromis entre fonction et coût de maintenance économise puis réalloue énergie et protéines à la croissance des plumes, (3) une plus faible réduction des muscles de vol que les canards plongeant à la force des pattes. Les eiders ne présentent pas de perte de masse, ce qui invalide la première hypothèse. Une atrophie suivie d'une hypertrophie cardiaque avec des changements antagonistes pour gésier et muscles des pattes confirment la seconde. De faibles variations des muscles de vol valident la troisième. La diminution des dépôts lipidiques en début de mue, suggère une stratégie minimisant les dommages aux rémiges par réduction de la recherche alimentaire.

3.2 Abstract

Body and organ dynamics, during remigial moult, have been mainly explored on geese, dabbling ducks and foot-propelled diving ducks but weakly on seaducks. This study investigated the internal changes in a wing-foot-propelled seaduck to determine the adaptive strategies implemented. Forty-five male Common Eiders (*Somateria mollissima dresseri* Sharpe, 1871), collected in the Gulf of St. Lawrence, were dissected; their body mass, muscle mass and organ sizes were measured. We tested three hypotheses: (1) eiders use a strategic reduction of body mass to reduce the flightlessness duration, (2) organs will exhibit changes consistent with a trade-off between function and maintenance to save and reallocate energy and proteins to feather growth, (3) eiders would show lower flight muscle reduction than foot-propelled diving ducks. Eiders did not lose body mass which does not support the first hypothesis. Atrophy of the heart followed by hypertrophy and opposite changes in leg muscle mass and gizzard mass are consistent with the second hypothesis. Flight muscle mass showed lower variations than in other ducks validating the third hypothesis. We also suggest that the lipid depletion observed early in the moult could be a strategy to reduce foraging effort and minimise the risk of damaging the growing feathers.

3.3 Introduction

Throughout their life-cycle and over shorter timescales (from weeks to seasons), birds show great physiological flexibility to cope with various seasonal constraints and demands. In response to environmental variations, the avian body may undergo rapid and reversible adaptive changes in the internal architecture, including gonad size and the amount of lipid reserves during the breeding season (Krapu and Reinecke 1992; Vézina and Williams 2003; Partecke *et al.* 2004); changes in the digestive tract, heart and pectoral muscles size before departure on long-distance flight (Butler *et al.* 1998; Piersma 1998; Portugal *et al.* 2009b); and changes in gizzard size to cope with lower food quality (Piersma *et al.* 1993; Guillemette 1998; Starck 1999).

Remigial moult of waterfowl species is particular because flight feathers are shed simultaneously once a year, making them temporarily flightless during several (4 - 5) weeks (Hohman *et al.* 1992). This event requires time, energy, has specific needs, and constitutes a major event of somatic production in the annual cycle of birds (Hohman *et al.* 1992; Guillemette *et al.* 2007; Portugal *et al.* 2007). Moreover, during this period, birds are limited in their movements, reducing the area of the foraging habitat covered (Savard *et al.* 2011). In addition, temporarily flightless birds may be more susceptible to predation (Morgan 1986; Moore 2001; Booth and Ellis 2006; Smith 2006; Fox *et al.* 2010, 2014), and it may be advantageous for flightless waterfowl to minimise the duration of this event (Douthwaite 1976; Owen and Olgivie 1979; Pehrsson 1987). Therefore, to meet its nutrient and energy requirements and to minimise the flightless period while growing new feathers, a moulting bird could: 1 - increase food intake rate, 2 - exhibit change in its internal architecture to reallocate energy and nutrients (proteins) towards feather growth and 3 - lose body mass during remigial moult as an adaptive strategy associated with an earlier recovery of flight ability.

Many studies conducted during remigial moult have shown a wide range of physiological adaptations in waterfowl to meet their needs during this critical period. For instance, some species seem unable to meet the nutritional requirements of remigial moult through exogenous resources, thereby leading to a loss of body mass (Sjöberg 1988; Panek and Majewski 1990; Fox and Kahlert 2005). The main cause of body mass reduction during remigial moult involved fat utilisation as an endogenous source of energy to cover energy needs of feather replacement. However, other species meet energy and nutrient demands only through exogenous resources and thus are able to maintain or gain body mass during remigial moult (Hohman *et al.* 1992; Fox *et al.* 1998; Hogan *et al.* 2013). Inter- and intra-specific variations in acquisition and reallocation of nutrients and energy may reflect different environmental constraints faced by waterfowl species during remigial moult (Hogan *et al.* 2013).

Previous investigations on organ dynamics in waterfowl have shown considerable changes in digestive organs and locomotor muscle mass even for species that do not exhibit a net change in body mass during remigial moult (Ankney 1979; 1984; Fox *et al.* 2008). For instance, at the onset of feather growth, flight muscles commonly show atrophy, followed by hypertrophy towards the end of moult (Bailey 1985; Gaunt *et al.* 1990; Hohman *et al.* 1992; Howell 2002; Fox and Kahlert 2005; Fox *et al.* 2008; Ndlovu *et al.* 2010), coinciding in some species with an increase of wing flapping behaviour (Piersma 1988b; Jehl 1997). However, leg muscles show an opposite dynamic (Bailey 1985; Hohman *et al.* 1992; Howell 2002; Fox and Kahlert 2005). Ankney (1979) suggested that these observations of musculature changes could be explained by the use and disuse of specific muscles during remigial moult. This hypothesis states that the lack of exercise in muscle groups for prolonged periods will cause muscle atrophy, while ample exercise will cause hypertrophy (Alexander and Goldspink 1977). However, recent studies do not support this hypothesis (Portugal *et*

al. 2009b; 2012). The cost-benefit analysis is an approach consisting of identifying all costs and benefits of a process or a situation and determining their importance at a particular stage. In an evolutionary context, natural selection trades costs and benefits to favour ways that promote phenotype in the optimal direction.

Most studies dealing with the internal changes occurring in simultaneously moulting birds were conducted on geese (Ankney 1979; 1984; Fox and Kahlert 2005; Portugal *et al.* 2009b), dabbling ducks (Young and Boag 1982; Dubowy 1985; Brown and Saunders 1998; Ndlovu *et al.* 2010) or foot-propelled diving ducks (Bailey 1985; Austin and Fredrickson 1987; Piersma 1988b; Thompson and Drobney 1996; Fox *et al.* 2008), but only one study was conducted on wing-foot-propelled diving ducks and, in that case, only the flight and leg muscle changes were studied (Long-tailed Duck, *Clangula hyemalis* L., 1758) (Howell 2002). Common Eiders (*Somateria mollissima* L., 1758) are wing-foot-propelled diving ducks of large size (Guillemette *et al.* 2004) that mainly feed on blue mussels (*Mytilus edulis* L., 1758) an abundant and predictable prey (Larsen and Guillemette 2000). The higher density of sea water than of the air (Vogel 1994), increases the inertia of the wings but also the biomechanical demands on bones and wing muscles as well as on flight feathers (Ellington 1984; Lovvorn and Jones 1994; Vogel 1994). Otherwise, Heath *et al.* (2006) showed that environmental factors, for instance the increase of current velocities, led to an increase of the number of wing strokes and foot strokes during the descent of Common Eiders. Thus, the underwater locomotion is energetically costly. In diving birds the lift-based wing propulsion is more efficient than drag-based foot propulsion (Fish 1993; 1996; Lovvorn and Liggins 2002). However, Bridge (2004) found that remigial moult in a wing-propelled diver swimming with wings partly folded, as is the case in Common Eiders (Heath *et al.* 2006), impaired the efficiency of wing strokes of the divers, especially when both primaries and secondaries were shed. Therefore, the benefit provided by the simultaneous use of

wings and legs for underwater locomotion could be reduced in moulting period. In this paper, our objective was to document the physiological strategies adopted by Common Eiders to cope with energy demands and the potentially higher predation risks associated with remigial moult. Using collected individuals and measurements of body mass and internal organs mass and length, we modelled architectural dynamics of the organs of male eiders during flight feather growth. We hypothesized that organs will exhibit changes consistent with a trade-off between function and maintenance (“cost-benefits” hypothesis) to save and reallocate energy to the growth of flight feathers. Physiological studies have shown that some organs, such as the heart, liver, kidneys and spleen are especially energetically expensive in terms of maintenance per unit of mass (Krebs 1950; Ferrel 1988; Chapell *et al.* 1999; Maldonado *et al.* 2009), so it would be amongst these organs that the greatest energetic saving would occur by organ size reduction. As simultaneous moulters do not fly, we predicted that potential energetic savings may be made by reducing heart tissues. During remigial moult, eiders continue to forage actively (Guillemette *et al.* 2007) and thus actively use their digestive and excretory system. Thus, we expected that eiders do not reduce their liver and kidneys sizes during moult contrary to other waterfowl (Ankney 1984; Fox and Kahlert 2005; Ndlovu *et al.* 2010). Moreover, as they still need their breast muscles to support diving activity through moult, we expected proportionally less change in their breast muscles than for geese, dabbling ducks and foot-propelled diving ducks. We also predicted that leg muscles should show initial hypertrophy followed by atrophy as they are the only mode of locomotion to escape predator attacks during the flightless period and this change could compensate a potential reduction of the wings efficiency during underwater locomotion, especially at the beginning of moult. We also hypothesized that male eiders lose body mass during their remigial moult period to minimise the duration of flightlessness, and that lipid deposits will be used during remigial growth.

3.4 Materials and methods

3.4.1 Specimen collection

Forty-five male Common Eiders were shot from a small vessel using a 12-calibre licenced shotgun (SC-3; CPA 42-10-81) in the St. Lawrence river estuary between Pointe-au-Père (48°31'N, 68°28'W) and Métis-sur-mer (48°39'N, 68°00'W), and around Matane (48°50'N, 67°31'W), Québec, Canada. They were collected during the post-breeding period on 13 August 2011 and then again between 14 July 2012 and 3 October 2012. Carcasses were stored separately in plastic bags and frozen at - 20°C until dissection.

3.4.2 Dissection protocol

Each frozen specimen was thawed for 18 - 20 hours, in a plastic bag, before dissection and was weighed (± 1 g) with a digital scale. Throughout this paper, we used body and organs wet mass for the analyses. To avoid introducing error in analysis due to the variable amounts of food in the gut of each individual, all body masses reported in this study were corrected by subtracting the mass of the gut content. The flight musculature, including pectoralis muscles, supracoracoideus muscles and wing muscles (i.e. muscles attached to the pectoral girdle, the humerus, radius, ulna and carpometacarpus) and the leg muscles (i.e. muscles attached to the femur and tibiotarsus) were excised from both sides of the specimen. The whole locomotor musculature removed was weighed to the nearest 0.01 g. Vital organs such as heart, liver, kidneys, lungs, spleen, pancreas and gallbladder were removed and weighed (± 0.01 g). Digestive organs (oesophagus, intestines and gizzard) were stripped of all attached fat and emptied of contents before being weighed (± 0.01 g). The lengths of the oesophagus, intestines and the left caeca were measured with a tape ruler to the nearest cm or mm as applicable. The feather growth stage of each

individual was determined by the length of the longest primary (9th primary; P9) measured with a Vernier caliper to the nearest mm, from the rim of the follicle to the distal tip of the feather. Based on the feather scoring system by Ginn and Melville (1983) we distinguished 5 stages of moult: 1 - pre-moult; old feathers still present and bird able to fly, 2 - early moult; old feathers being shed or new feathers just emerging from the skin to one third grown, 3 - mid-moult; P9 between one to two thirds grown, 4 - late moult; P9 more than two thirds grown and it is also the period in which individual starts to fly again, 5 - completed moult; new feathers are fully developed and individual able to fly.

3.4.3 Body reserves

Subcutaneous lipid and intestinal lipid depositions of each specimen were scored using a 4 - point scale: 0 - no lipid deposition, 1 - thin layer patchily distributed with no blood vessels in the subcutaneous lipid, 2 - medium layer with blood vessels visible at the level of subcutaneous lipid, 3 - thick layer (Van Franeker 2004). Subcutaneous and intestinal lipid scores were added to create a lipid reserve index ranging from 0 to 6.

3.4.4 Data analysis

Data were analysed using statistical software R (R, v.3.0.1. Development Core Team 2013). To test our hypotheses on changes in organ sizes that will occur during feather growth of moulting eiders, we excluded individuals in the pre-moult and completed moult stages, and we fitted regression models to predict changes in organ size with the length of P9 as an index of the remigial moult stage in individuals. Models of best-fit to describe organ mass dynamics were derived by firstly including, as main

effect, the length of P9 with the wet body mass as covariate. For all models, the effect of wet body mass was not significant, so we removed this covariate from the models. Thus we did not correct our data for body size and finally two types of regression models were used with these data sets: quadratic and linear. We compared the goodness-of-fit of the two related models (linear and quadratic regressions) by using the extra sum-of-squares F test based on analyzing the difference between the sum-of-squares of the two models (Motulsky and Christopoulos 2004). To compute major axis regression, we used the R package “*lmodel2*” (v.1.7-1, Legendre 2011). For normality, the Shapiro–Wilks test was used before proceeding with parametric tests and homogeneity of variance was tested with a Bartlett test. For the analyse of change in lipid reserves we used ANOVA (F) to test the effects of the moulting stage (including “pre-moult” and “completed” moult stages) on variables. We also used the R package “*multcomp*” (v.1.2-19, Hothorn *et al.* 2008) to proceed with Tukey’s post hoc comparisons to compare the body reserves between the moulting stages. All *P*-values were considered significant at $\alpha = 0.05$, and means are given \pm SE values.

3.5 Results

3.5.1 Body mass

Body mass increased by 14.6% between pre-moult period and completed moult period (Table 3.1). However, throughout the feather growth, the mean body mass of male Common Eiders remained constant around 2200 g ($P = 0.652$ and $P = 0.702$ for linear and quadratic regressions respectively, Fig. 3.1).

Table 3.1 Dynamics of body mass, size and mass of organs at different remigial moult stage of Common Eiders. Variations of body mass, mass of flight locomotor organs, swimming organs, digestive organs, vital organs, and organ size across the moulting stages of male Common Eiders (*Somateria mollissima dresseri* Sharpe, 1871) collected in the Gulf of St. Lawrence. Maximum loss/gain column indicates the maximum percentage change across remigial moult stages with the mean mass/length measurements of non-moulting eiders (pre-moult stage) used as reference value.

	Moult stage						Maximum	
	Mean (n = 45; mean ± SE)	Pre-moult (n = 4; mean ± SE)	Early moult (n = 13; mean ± SE)	Mid-moult (n = 16; mean ± SE)	Late moult (n = 10; mean ± SE)	Completed moult (n = 2; mean ± SE)	Loss	Gain
Flight locomotor organs	2202.5 ± 24.75	2148 ± 88.01	2206.4 ± 47.94	2201.9 ± 38.48	2168.2 ± 51.79	2462.2 ± 53.10	-	+ 14.6 %
Heart (g)	29.67 ± 0.97	35.24 ± 3.74	27.95 ± 1.46	26.58 ± 1.01	32.29 ± 2.32	41.18 ± 1.40	- 24.6 %	+ 16.8 %
Lungs (g)	37.02 ± 1.10	33.02 ± 4.57	36.77 ± 1.91	34.53 ± 1.38	39.83 ± 2.11	52.37 ± 0.68	-	+ 58.6 %
Pectoral muscles (g)	240.27 ± 6.23	276.70 ± 13.13	220.03 ± 4.82	220.82 ± 6.04	261.43 ± 13.52	348.79 ± 8.46	- 20.5 %	+ 26.0 %
Supracoracoideus (g)	40.59 ± 0.78	42.45 ± 1.78	39.36 ± 1.25	38.87 ± 0.82	42.71 ± 2.40	48.04 ± 1.68	- 8.4 %	+ 13.2 %
Wing muscles (g)	111.22 ± 2.06	119.98 ± 8.65	104.63 ± 2.23	106.75 ± 3.02	117.97 ± 3.88	138.54 ± 6.43	- 12.8 %	+ 15.5 %
Swimming locomotor organs								
Leg muscles (g)	208.51 ± 2.74	196.65 ± 7.44	214.64 ± 4.07	216.58 ± 4.58	197.18 ± 4.72	184.38 ± 0.04	- 6.2 %	+ 10.1 %
Digestive organs								
Liver (g)	94.80 ± 2.46	102.31 ± 4.90	97.73 ± 3.68	93.59 ± 5.13	91.00 ± 5.28	89.43 ± 10.32	- 12.6 %	-
Oesophagus (g)	34.01 ± 0.65	40.06 ± 3.53	33.44 ± 1.09	33.04 ± 0.91	33.69 ± 1.14	34.95 ± 2.02	- 17.5 %	-
Gizzard (g)	136.08 ± 2.65	111.09 ± 3.27	138.23 ± 4.30	144.72 ± 3.36	132.11 ± 6.57	122.84 ± 0.54	-	+ 30.3 %
Intestines (g)	69.99 ± 1.43	79.80 ± 1.83	73.10 ± 2.71	67.94 ± 2.42	67.57 ± 2.27	58.69 ± 8.01	- 26.4 %	-
Pancreas (g)	8.09 ± 0.24	9.64 ± 1.12	8.30 ± 0.32	7.32 ± 0.19	7.87 ± 0.63	10.90 ± 1.56	- 24.1 %	+ 13.1 %
Gallbladder (g)	2.63 ± 0.13	3.48 ± 0.73	2.05 ± 0.12	2.54 ± 0.15	2.89 ± 0.20	4.06 ± 0.71	- 41.1 %	+ 16.7 %
Vital organs								
Kidneys (g)	27.34 ± 0.61	27.07 ± 1.89	28.19 ± 1.00	26.79 ± 1.10	26.09 ± 1.29	32.97 ± 0.69	- 3.6 %	+ 21.8 %
Spleen (g)	1.80 ± 0.17	2.27 ± 0.93	1.93 ± 0.35	1.95 ± 0.26	1.37 ± 0.33	1.09 ± 0.45	- 52.0 %	-
Organ size								
Oesophagus (cm)	32.76 ± 0.43	33.15 ± 0.67	30.88 ± 0.51	33.03 ± 0.95	34.62 ± 0.53	32.75 ± 0.25	- 6.8 %	+ 4.4 %
Intestines (cm)	217.09 ± 2.52	233.34 ± 7.00	224.04 ± 4.85	209.59 ± 3.40	215.25 ± 5.48	208.50 ± 6.50	- 10.6 %	-
Caeca (mm)	11.95 ± 0.22	11.92 ± 0.85	12.61 ± 0.46	11.63 ± 0.40	11.80 ± 0.29	11.00 ± 0.50	- 7.7 %	+ 5.8 %

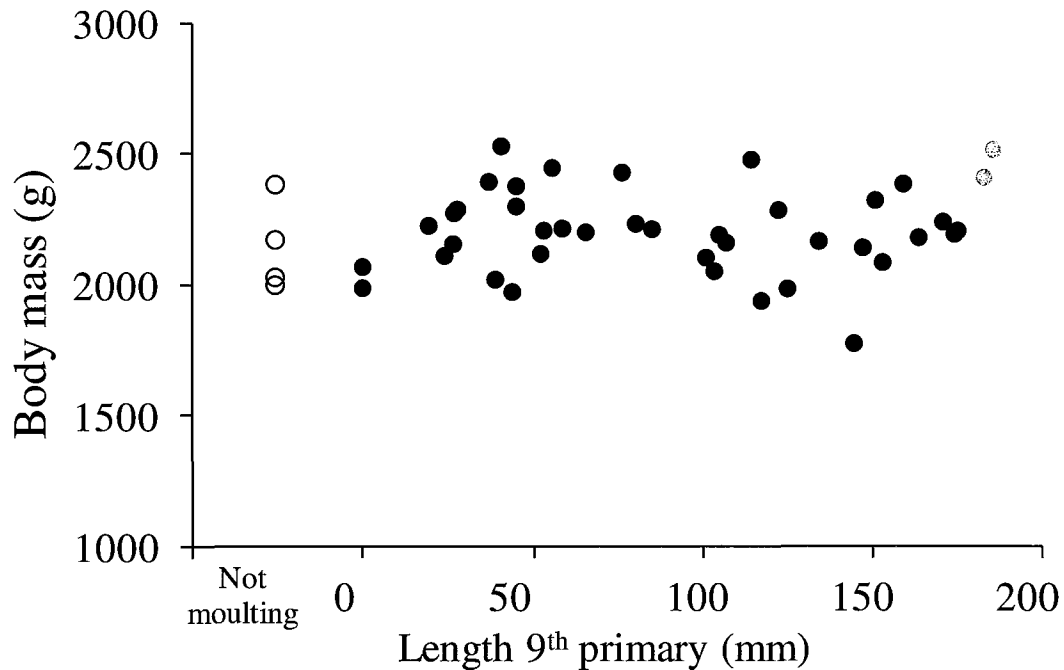


Figure 3.1 Changes in total body mass (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders collected in the Gulf of St. Lawrence. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled circles represent moulting eiders, grey circles represent eiders that had completed their moult and open circles represent eiders that had not yet shed their flight feathers (non-moulting). The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa.

3.5.2 Digestive organs

Gizzard mass changed throughout moulting stages with a mass increase of 30.3% from pre-moult to mid-moult and then slightly decreased (Table 3.1). This trend was observed during feather growth and fitted with significant quadratic regression ($y = 0.421x - 2.60E-03x^2 + 129.627$, $r = 0.41$, $P = 0.038$, Fig. 3.2A). In contrast, pancreas mass decreased from pre-moult to mid-moult (-24.1%) and then increased until moult was completed (Table 3.1). During the growth period of P9 (i.e. without individuals in pre-moult and completed moult stages), a similar

trend was recorded and the pancreas mass data fitted with a quadratic regression ($y = -0.041x + 2.18E-04x^2 + 9.141$, $r = 0.39$, $P = 0.048$, Fig. 3.2A). Before remigial moult (i.e. pre-moult stage) the gallbladder was 41.1% heavier than during moult but was lighter than after moult (i.e. completed moult stage) (Table 3.1). Considering only the feather growth period, gallbladder mass increased with P9 length ($y = 0.006x + 1.929$, $r = 0.52$, $P < 0.001$, Fig. 3.2B). Intestine mass and length decreased between pre-moult and completed moult stage (Table 3.1). However, the two regression models tested failed to reach the statistical significance threshold underlining that no change was observed during the feather growth period ($P = 0.174$ and $P = 0.112$ respectively for intestine mass and length, Fig. 3.2B and 3.3B). The oesophagus length changed throughout the moulting stages with a slight increase, from pre-moult to late moult stage, followed by a decline of 6.8% (Table 3.1). During the feather growth period, oesophagus length was positively associated with P9 length ($y = 0.032x + 29.920$, $r = 0.56$, $P < 0.001$, Fig. 3.3B). Oesophagus mass was slightly heavier in pre-moult than in the other moult stages (Table 3.1), however it did not change during feather growth ($P = 0.634$ and $P = 0.697$, respectively for linear and quadratic regressions). Liver lost mass between pre-moult and completed moult (- 12.6%, Table 3.1), but remained in constant mass during feather growth ($P = 0.144$ and $P = 0.274$, respectively for linear and quadratic regressions). No change in caeca mass was observed during moult stages or during feather growth ($P = 0.227$ and $P = 0.173$, respectively for linear and quadratic regressions, Table 3.1).

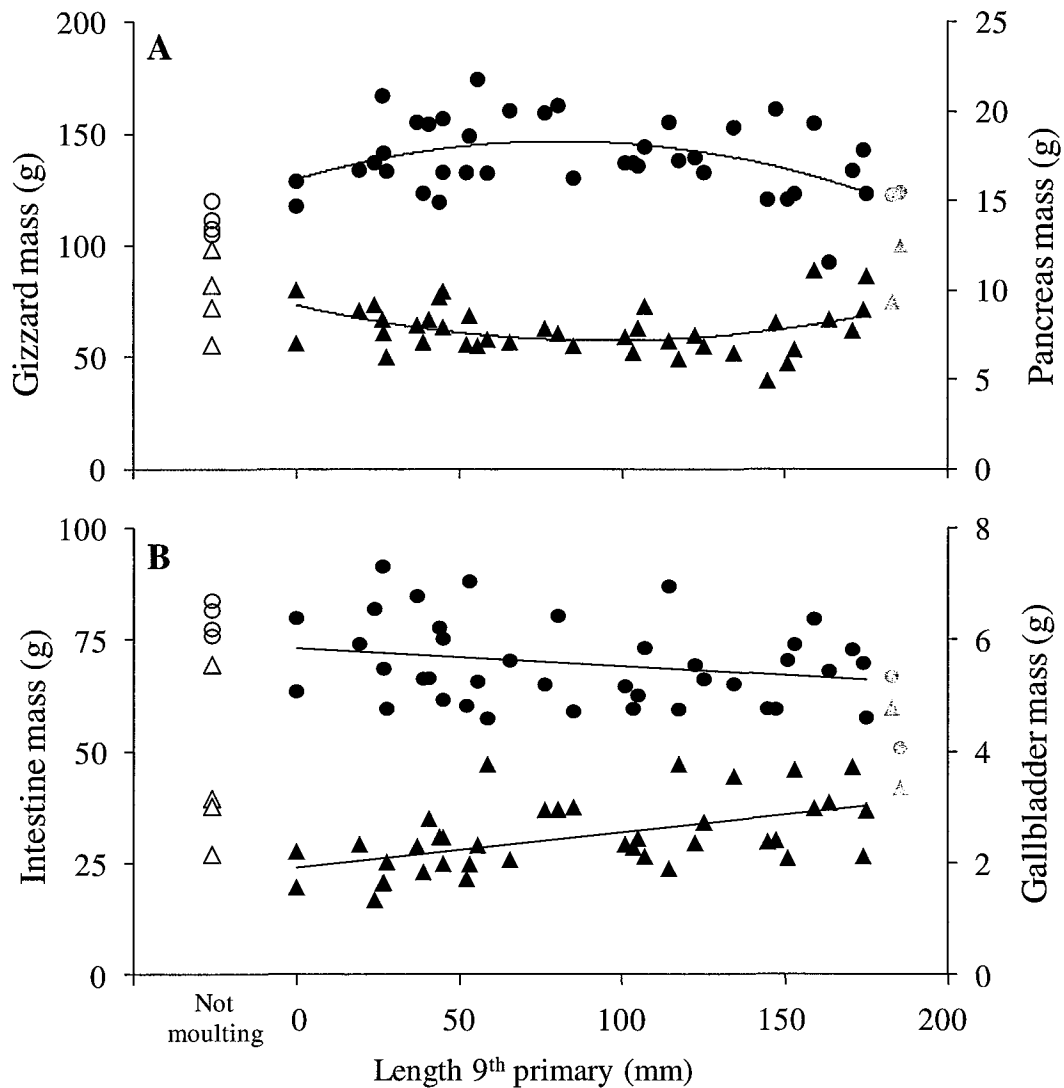


Figure 3.2 Changes in fresh mass of digestive organs (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Filled circles represent gizzard mass and filled triangles pancreas mass, and (B) filled circles represent intestine mass and filled triangles gallbladder mass. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The lines represent fitted regression models: $y = 0.421 x - 2.60E-03 x^2 + 129.627$ ($r = 0.41$, $P = 0.038$) for gizzard mass, $y = -0.041 x + 2.18E-04 x^2 + 9.141$ ($r = 0.39$, $P = 0.048$) for pancreas mass, $y = -0.040 x + 72.995$ ($r = -0.22$, $P = 0.174$) for intestine mass and $y = 0.006 x + 1.929$ ($r = 0.52$, $P < 0.001$) for gallbladder mass.

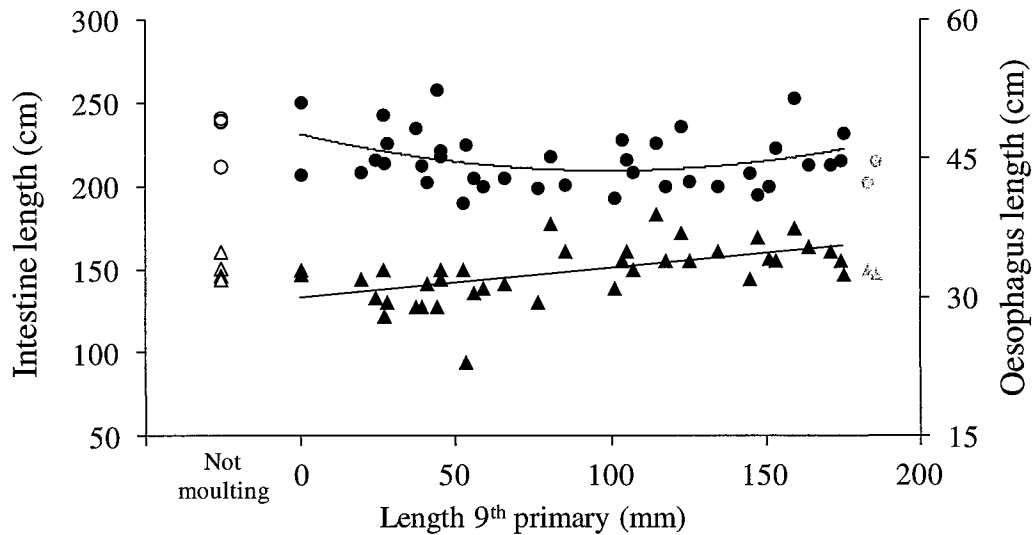


Figure 3.3 Changes in size of digestive organs during the 9th primary growth in male Common Eiders. Filled circles represent intestine length (cm) and filled triangles oesophagus length (mm). Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The lines represent fitted regression models: $y = -0.444x + 2.23E-03x^2 + 231.188$ ($r = 0.34$, $P = 0.112$) for intestine length and $y = 0.032x + 29.920$ ($r = 0.56$, $P < 0.001$) for oesophagus length.

3.5.3 Vital organs and body reserves

After remigial moult, kidneys of eiders were 21.8% heavier than those in pre-moult (Table 3.1), however they did not change during feather growth ($P = 0.248$ and $P = 0.302$, respectively for linear and quadratic regressions). Spleen mass was 52.0% heavier in pre-moult compared to the mass reached in completed moult (Table 3.1), but the mass during feather growth did not change ($P = 0.217$ and $P = 0.399$, respectively for linear and quadratic regressions). Subcutaneous and intestinal lipid depositions were depleted from pre-moult to early moult and built-up again at the end of remigial moult (Table 3.2). Total lipid reserves in individuals during early moult

were lower than lipid reserves for individuals in the late moult stage and those who have just completed their remigial moult (Table 3.2).

3.5.4 Locomotor organs

Pectoral and wing muscle mass changed similarly throughout moulting stages: a decrease from pre-moult to mid-moult, followed by an increase (Table 3.1). The supracoracoideus, i.e. the muscle associated with the upstroke movement of wings, showed similar changes that those of pectoral and wing muscle mass but with a smaller range (Table 3.1). During feather growth, data sets of pectoral muscle mass and supracoracoideus muscle mass showed quadratic relationships with P9 length ($y = -0.848x + 6.54E-03x^2 + 237.227$, $r = 0.72$, $P < 0.0001$ for pectoral muscle mass and $y = -0.099x + 6.92E-04x^2 + 41.497$, $r = 0.42$, $P = 0.032$ for supracoracoideus mass, Fig. 3.4A and B), while data of wing muscle mass showed a positive linear relationship with P9 ($y = 0.119x + 98.660$, $r = 0.51$, $P < 0.001$, Fig. 3.4C). Contrary to flight muscle mass, leg muscle mass increased by 10.1% from pre-moult to mid-moult and then decreased with a loss in mass of 6.2% comparatively to mass for eiders before moult (Table 3.1). During feather growth, data of leg muscle mass showed a quadratic relationship with P9 length ($y = 0.482x - 3.17E-03x^2 + 201.738$, $r = 0.50$, $P = 0.005$, Fig. 3.5). Similar to flight muscle mass, heart mass showed an atrophy from pre-moult to mid-moult (-24.6%), followed by hypertrophy until moult was completed, with an increase of 16.9% between the first moulting stage and the last one (Table 3.1). Heart mass data fitted a quadratic regression during feather growth ($y = -0.172x + 1.11E-03x^2 + 32.029$, $r = 0.53$, $P = 0.003$, Fig. 3.6). Lung mass increased by 58.9% between pre-moult period and completed moult period (Table 3.1). However during feather growth period, lung mass did not change ($P = 0.208$, Fig. 3.6).

Table 3.2 ANOVA results testing for effects of remigial moult stage on lipid depositions of male Common Eiders collected in the Gulf of St. Lawrence. Values for moulting stages with the same letter are similar and those with different letters differ ($P < 0.05$).

	Date					Anova			
	Mean ($n = 45$; mean \pm SE)	Pre-moult ($n = 4$; mean \pm SE)	Early moult ($n = 13$; mean \pm SE)	Mid-moult ($n = 16$; mean \pm SE)	Late moult ($n = 10$; mean \pm SE)	Completed moult ($n = 2$; mean \pm SE)	F-value	df	P-value
<i>Lipid depots index</i>									
Subcutaneous score	1.84 \pm 0.13	2.25 \pm 0.25	1.08 \pm 0.18	1.81 \pm 0.21	2.5 \pm 0.22	3 \pm 0.00	7.424	4, 40	0.000
Intestinal score	1.38 \pm 0.11	1.5 \pm 0.29	1.15 \pm 0.15	1.31 \pm 0.20	1.4 \pm 0.22	3 \pm 0.00	3.264	4, 40	0.021
Total score	3.22 \pm 0.22	3.75 \pm 0.48	2.23 \pm 0.30	3.12 \pm 0.34	3.9 \pm 0.44	6 \pm 0.00	5.706	4, 40	0.001

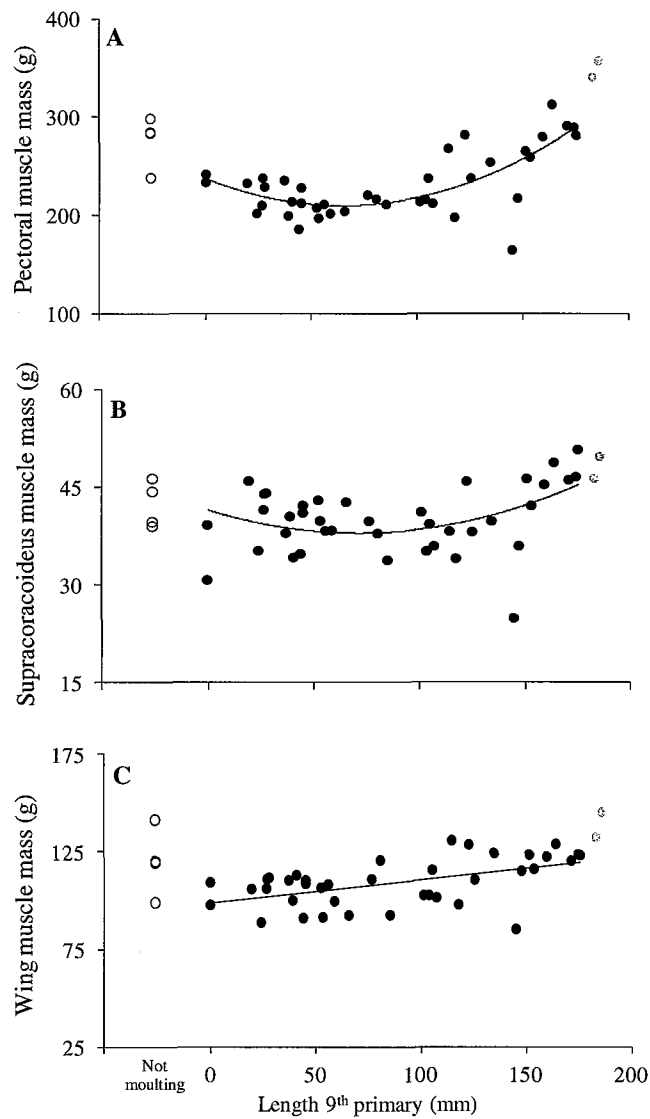


Figure 3.4 Changes in fresh mass of flight musculature (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Represents pectoral muscles, (B) represents supracoracoideus muscles, and (C) represents wing muscles. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. Lines represent fitted regression models: $y = -0.848x + 6.54E-03x^2 + 237.227$ ($r = 0.72$, $P < 0.0001$) for pectoral muscle mass, $y = -0.099x + 6.92E-04x^2 + 41.497$ ($r = 0.42$, $P = 0.032$) for supracoracoideus muscle mass, and $y = 0.119x + 98.660$ ($r = 0.51$, $P < 0.001$) for wing muscle mass.

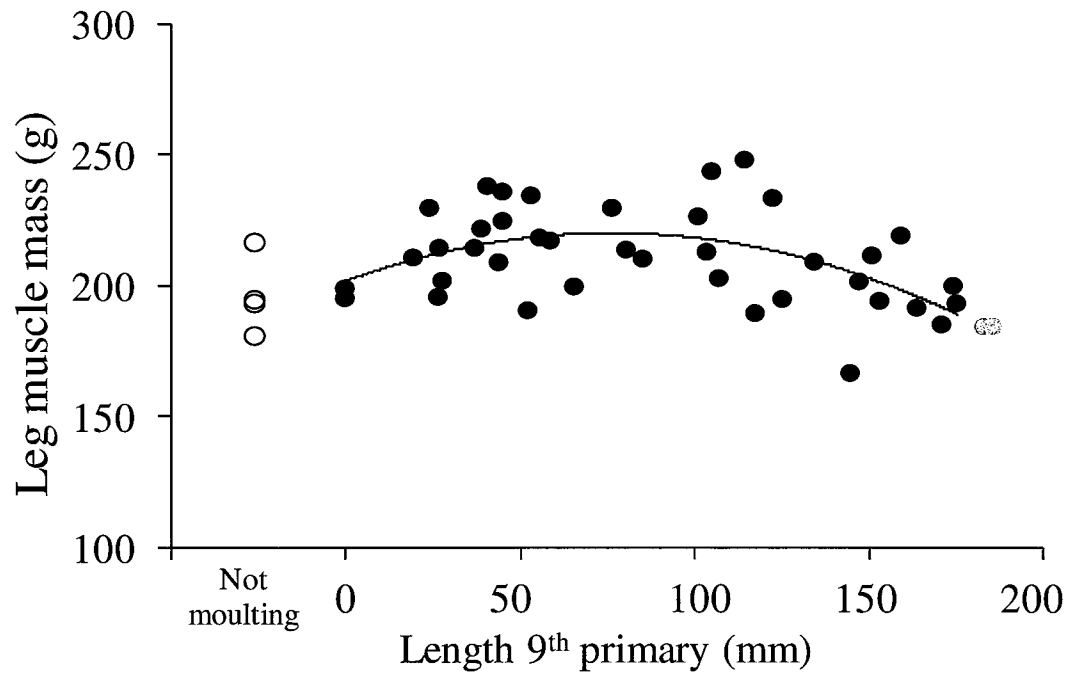


Figure 3.5 Changes in fresh leg muscle mass (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. The line represents fitted regression model: $y = 0.482x - 3.17E-03x^2 + 201.738$ ($r = 0.50$, $P = 0.005$) for leg muscle mass.

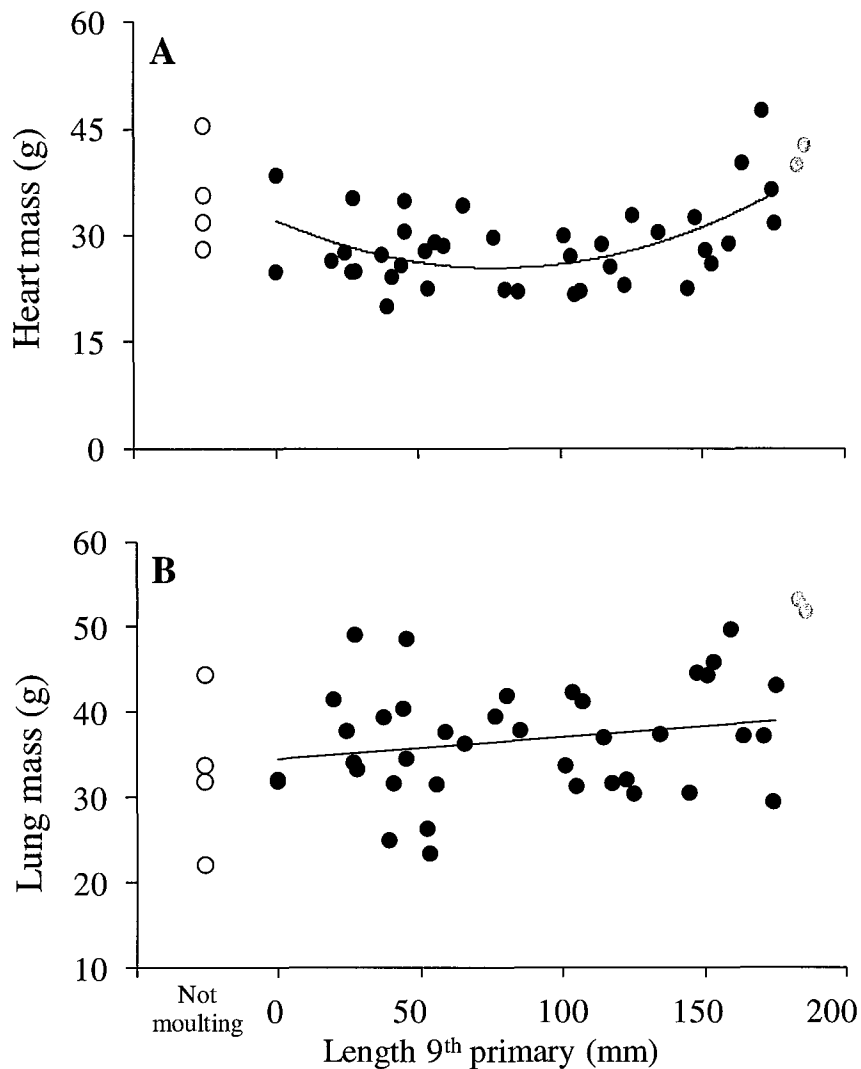


Figure 3.6 Changes in fresh mass of flight organs (g) during the 9th primary growth in male Common Eiders. (A) Represent heart mass, and (B) represents lung mass. Individual values are plotted against the 9th primary length (an index of remigial growth stage). Filled, grey and open symbols are similar to those in Fig. 3.1. The data of non-moulting eiders are represented as reference and plotted independently of the values on the abscissa. The data of grey symbols were not used for modelling. Lines represent fitted regression models: $y = -0.172x + 1.11E-03x^2 + 32.029$ ($r = 0.53$, $P = 0.003$) for heart mass and $y = 0.025x + 34.440$ ($r = 0.21$, $P = 0.208$) for lung mass.

3.5.5 Growth of flight feathers

At the onset of flight feather growth, growing primaries were unprotected by the greater underwing coverts contrary to secondaries (Fig. 3.7). Thus, growing primaries up to one third grown were not protected. At this length, old greater underwing feathers, protecting secondaries, shed. Once the new flight feathers were more than one third grown, they started again to be protected by new greater upper and underwing coverts.

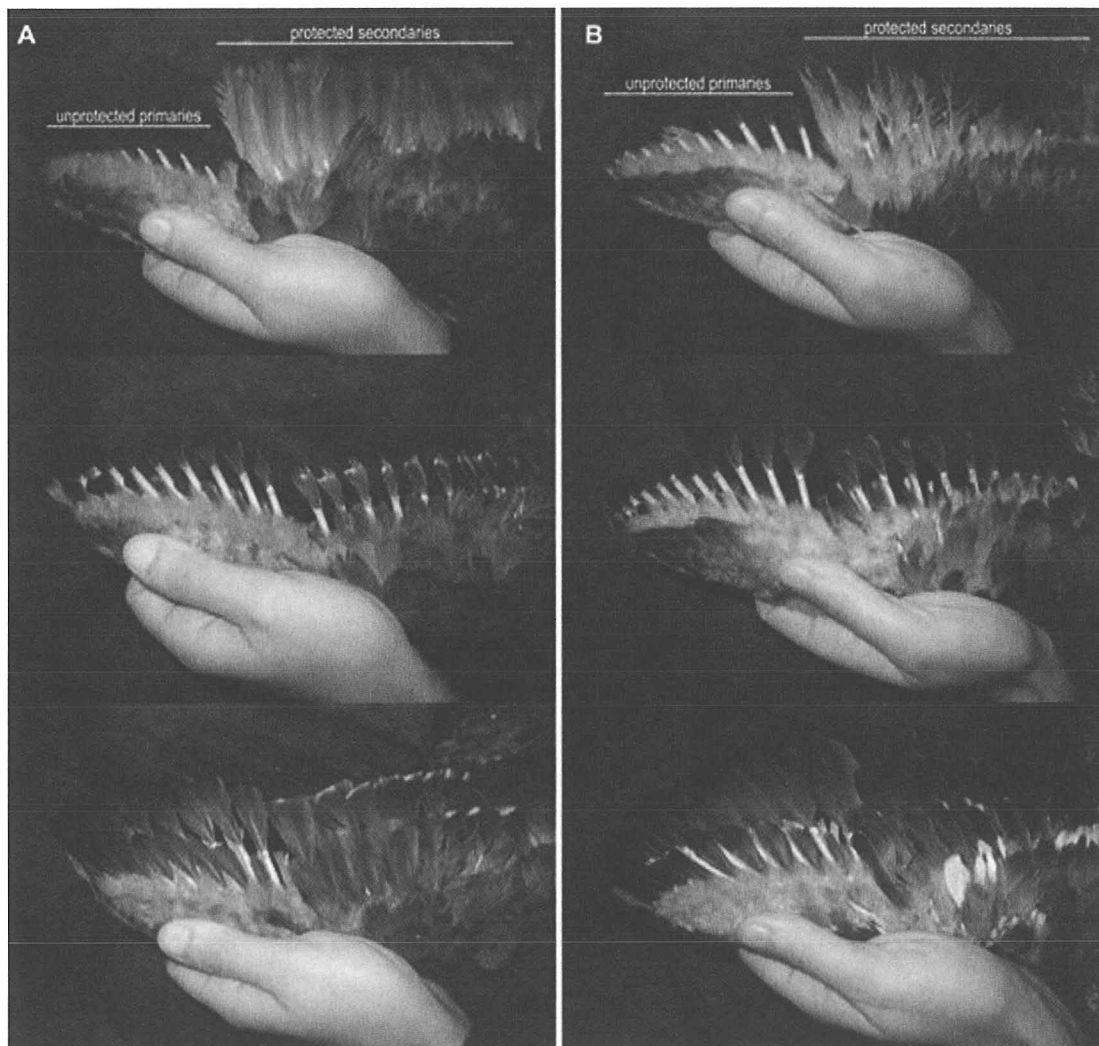


Figure 3.7 Pictures of growing primary and secondary flight feathers. (A) In a female, and (B) in a male Common Eider. At the top, pictures represent the onset of feather growth with unprotected growing primaries and growing secondaries protected by greater underwing coverts. Up to one third grown, flight feathers are not protected. Then, old greater underwing coverts shed. Below, primaries and secondaries are again protected by upper and underwing coverts.

3.6 Discussion

In this study, we present an anatomical investigation of organ changes during the remigial moult period in a wing-foot-propelled seaduck. Eiders exhibit physiological flexibility, both in muscle and organ mass, during remigial moult, an energetically costly event with a potentially high predation risk. These changes can be interpreted as strategies to balance energy and nutrient demands for growing feathers with the maintenance cost associated to the organ functions.

Male Common Eiders went through no variation of body mass during remigial moult. These results do not support the idea that wild male eiders use a strategic body mass management during remigial moult that would minimise the duration of flightlessness by reducing wing loading. However, in this study, the error produced by the inter-individual variations in body mass (upper 100 g, Fig. 3.1) may blur changes during remigial moult. Indeed, in captive individuals measured repeatedly with access to food *ad libitum*, both female and male eiders lost an average 5% of their pre-moult body mass corresponding to a loss of around 100 g (Viain *et al.* 2014).

Nonetheless, male Common Eiders experienced lipid depletion at the subcutaneous level at the onset of moult, and the lipid deposit increased again as soon as the mid-moult stage occurred. At the same time, pancreas and gallbladder masses have changed, which is consistent with their regulatory function in lipid metabolism. Fat is the best energy-dense metabolic fuel as it produces more energy per g wet mass than proteins (Jenni and Jenni-Eiermann 1998). The use of endogenous resources underscores that the low foraging effort of eiders during moult (Guillemette *et al.* 2007; Portugal *et al.* 2009a) may not be sufficient to cover energy requirements during this period. However, depositing fat is energetically costly, and eiders were able to do this as soon as mid-moult. This observation suggests that foraging efforts of eiders are not too low to meet the energy requirements from mid-moult. It supports the hypothesis that the onset of remigial moult

may be one of the most costly phases of remigial moult from an energy point of view due to production and thermoregulation costs. However, there is another hypothesis. Indeed, this strategy leading to depletion of the energy saved in lipid reserves before remigial moult is not very efficient from an energy point of view. The whole process of transformation involves costs and losses. Thus, such a strategy makes sense in the context of moulting diving ducks having to minimise their diving activities to preserve the structural integrity of new growing feathers. Indeed, at the onset of remigial moult, growing feathers or pin feathers contain a great deal of blood, and are bluish in colour, fragile and break easily. Up to one-third grown, primary flight feathers of eiders are not protected by the greater primary coverts or underwing coverts in contrast to secondaries (Fig. 3.7). In the case of moulting Great Crested Grebes (*Podiceps cristatus* L., 1758), both primaries and secondaries are protected by underwing coverts until flight feathers are grown > 50%, then only underwing coverts shed (Piersma 1988a). Eiders use the power of wings with feet for their locomotion underwater while foraging. This could damage the new growing feathers (Piersma 1988b). Damaged flight feathers are replaced before the next remigial moult cycle only if they are fully removed; if not (partially broken), they are not replaced until the next year (A. Viain *pers. obs.*). Furthermore, only a few broken feathers may have a major impact on birds with such high wing-loading, as it would considerably reduce flight abilities (Guillemette and Ouellet 2005). We thus suggest that a depletion of lipid deposit at the beginning of remigial moult could reflect a strategy to reduce locomotion and avoid the risk of damaging growing feathers. Results of previous studies support this hypothesis. First, the time spent foraging during remigial moult, in both captive and wild eiders, is lower than in winter or just before moult migration (Portugal *et al.* 2009a; Guillemette *et al.* 2012). Second, Guillemette *et al.* (2007) noted a significant increase in time spent diving between the onset and the end of remigial moult (see Fig. 3 of Guillemette *et al.* 2007). Third, Heath *et al.* (2006) indicated that vortex shedding across the tips of the primary feathers occurred during the final stage of the downstroke, which may damage fragile new growing feathers. Thus, drawing endogenous reserves at the beginning of remigial moult may be a way to compensate for

the reduction of foraging efforts during the flightless period. Altogether this could be the result of an adaptive strategy to minimise the risk of damaging unprotected growing flight feathers.

As we expected, except for oesophagus and gizzard masses, no significant changes were observed in the digestive and excretory system (i.e. intestines, liver, kidneys, spleen) of eiders because they continue to forage actively during remigial moult (Guillemette *et al.* 2007). The increase of gizzard mass at the onset of flight feather growth, followed by a decrease at the end, is interpreted as an adaptation to low diet quality during remigial moult, resulting in a need to increase the strength of mechanical grinding of food prior to passage through the digestive tract. This response may be the result of a combination of the behaviour of moulting Common Eiders and of their preferred prey. Indeed, this species of seaduck forms large rafts during the synchronous replacement of flight feathers (Snow and Perrins 1998; Rail and Savard 2003) and feeds preferentially on small molluscs (Bustnes and Erikstad 1990; Guillemette *et al.* 1996; Bustnes 1998). Thus, the changes observed at the level of gizzard mass during remigial moult could be triggered by a potential depletion of the preferred prey, enabling birds to exploit less profitable food with tougher shells. Such plasticity in gizzard size and mass according to the quality of food exploited by birds has already been reported by other authors inside and outside the moulting period (Miller 1975; Halse 1984; Starck 1999; Dekinga *et al.* 2001), and they are consistent with the “cost-benefits” trade-off hypothesis.

The changes commonly observed in flight muscle mass during remigial moult i.e. an atrophy at the beginning followed by hypertrophy at the end in geese (Ankney 1979; 1984; Fox and Kahlert 2005; Portugal *et al.* 2009b), dabbling and diving ducks species (Reinecke *et al.* 1982; Young and Boag 1982; Bailey 1985; Dubowy 1985; Piersma 1988b; Gaunt *et al.* 1990; Thompson and Drobney 1996; Howell 2002; Brown and Saunders 1998; Fox *et al.* 2008; Ndlovu *et al.* 2010) also occurred in male eiders.

However, as we expected, these changes, especially on breast muscle mass, were 2 to 4.5 times lower than in the other species of waterfowl which do not use their wings for locomotion underwater (Fox and Kahlert 2005; Fox *et al.* 2008; Ndlovu *et al.* 2010). The flight muscle mass changes observed during remigial moult may be the result of the reallocation of proteins from muscles to the growing feathers as suggested by Ankney (1979) and Young and Boag (1982), or they may be the result of the use/disuse of muscles during the flightless period (“use/disuse” hypothesis). However, in this study, male eiders have shown, after P9 reaches 100 mm of length (around 55% of the final length), an hypertrophy of their flight muscle mass as well as an hypertrophy of their heart mass, another organ connected to flight (Fig. 3.4 and 3.6A). Eiders with such a flight feather length were not able to fly (A. Viain *pers. obs.* 2014) and such anticipation of increase in flight muscle mass in late moult was observed in other ducks (Bailey 1985; Howell 2002; Fox *et al.* 2008; Ndlovu *et al.* 2010), suggesting that these muscles were not used for feather synthesis. Moreover, such anticipation at increasing flight muscle mass for birds which cannot fly, does not support the use/disuse hypothesis, as observed for other species such as Greylag Geese (*Anser anser* L., 1758) (Fox and Kahlert 2005) and Barnacle Geese (*Branta leucopsis* Bechstein, 1803) (Portugal *et al.* 2009b; 2012). In contrast, the pattern of changes observed during feather growth both in flight muscles and in heart mass may be the result of a strategy consisting in regaining flight ability as soon as possible, because this large seaduck has one of the highest wing-loading values recorded in flying birds (Guillemette 1994). This pattern of mass changes may also be the result of energetic savings during feather growth because the heart is one of the organs which are especially energetically expensive in terms of maintenance per unit of mass (Krebs 1950; Chapell *et al.* 1999; Maldonado *et al.* 2009). Finally, the pattern of heart mass changes may also contribute as a potential “surplus” of protein available during feather growth, that can be reallocated for example to strengthen the gizzard of eiders.

While most diving birds swim underwater propelled by either legs action alone or by wing action alone, some seaducks such as Common Eiders use both, which allows them to increase descent speeds and reduce descent costs (Richman and Lovvorn 2008). Leg muscle mass of moulting eiders showed hypertrophy from the onset of moult followed by atrophy concomitant with the anticipation of hypertrophy of flight muscle mass. This result differs from most of the foot-propelled moulting diving birds which showed no significant change in their leg muscle mass (Bailey 1985; Piersma 1988b; Hohman 1993). However, it is consistent with results recorded in moulting Common Scoters (significant at 0.10 level), another foot-propelled diving duck (Fox *et al.* 2008), moulting Long-tailed Ducks (Howell, 2002), a wing-foot propelled diving duck and those of geese species (Ankney 1979; 1984; Fox and Kahlert 2005; Portugal *et al.* 2009b). In the case of geese, the increase in leg muscle mass has been interpreted as an adaptive strategy to improve running performance, being the sole means for flightless geese to escape from predators. The increase of leg muscle mass in moulting eiders may be the result of a need to compensate for a potential lack of power underwater caused by the atrophy of flight muscle mass and by a substantial loss of wing surface area. As suggested by the “cost-benefits” hypothesis, the synchronised but opposite changes in flight and leg musculatures supports the hypothesis of a need to compensate for a potential lack of power underwater as well as recent results reported by Bridge (2004). Remigial moult may affect the diving performance of a wing-propelled diving bird by decreasing, for instance, the amount of work done by a flap. However, specific investigations on diving performances of wing-foot-propelled diving birds during the flightless period are required to validate this hypothesis.

Energy and nutrients invested towards the immune system will not be available for other demanding process such as feather growth, and can be viewed as a trade-off between the costs and benefits of maintaining an active system, consistent with the “cost-benefits” hypothesis. According to this information and evidences relating frequently

immunosuppression function when animals are engaged in energetically demanding activities, such as reproduction, migration and moult (Norris and Evans 2000; Owen and Moore 2008; Moreno-Rueda 2010), we expected a trade-off between immune system activity and feather growth. Contrary to our hypothesis, spleen size, assumed to reflect immune system activity, (John 1994; Smith and Hunt 2004) did not change during feather growth, suggesting that eiders did not use the size reduction of this organ as an energy savings strategy. This result is consistent with those of Sandström *et al.* (2014) who revealed that the immune system of Barnacle Goose was weakly associated with the growth stage of wing feathers and strongly affected by external factors such as disease pressure and food availability.

In conclusion, male Common Eiders showed lower organ plasticity than most geese and dabbling ducks species but higher plasticity than most foot-propelled diving ducks species. The results of this study support the “cost-benefits” hypothesis by showing that eiders use a combination of physiological and behavioural adaptive strategies to cope with energy requirements of remigial moult, thereby minimising the potential damage to the growing feathers.

3.7 Acknowledgments

We are grateful to Frederic, Marie-Claude and Wolf Hartog, and Sylvain Leblanc for their help in the field to collect eiders. AV was partially financed during this project through the Environment Canada funding contribution and was supported by a grant from the Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. This study was funded through the Environment Canada contribution program and the Canadian Natural Sciences and the Engineering Research Council (NSERC) discovery and equipment grants to MG.

3.8 References

- Alexander, R. M., & Goldspink, G. (1977). *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion*. London: Chapman and Hall.
- Ankney, C. D. (1979). Does the wing molt cause nutritional stress in lesser snow geese? *The Auk*, *96*, 68-72.
- Ankney, C. D. (1984). Nutrient reserve dynamics of breeding and molting brant. *The Auk*, *101*, 361-370.
- Austin, J. E., & Fredrikson, L. H. (1987). Body and organ mass and body composition of postbreeding female lesser scaup. *The Auk*, *104*, 694-699.
- Bailey, R. O. (1985). Protein reserve dynamics in postbreeding adult male redheads. *The Condor*, *87*, 23-32.
- Booth, C. J., & Ellis, P. (2006). Common eiders and common guillemots taken by killer whales. *British Birds*, *99*, 533-535.
- Bridge, E. S. (2004). The effects of intense wing molt on diving in alcids and potential influences on the evolution of molt patterns. *The Journal of Experimental Biology*, *207*, 3003-3014.
- Brown, R. E., & Saunders, D. K. (1998). Regulated changes in body mass and muscle mass in molting blue-winged teal for an early return to flight. *Canadian Journal of Zoology*, *76*, 26-32.
- Bustnes, J. O. (1998). Selection of blue mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*, by size in relation to shell content. *Canadian Journal of Zoology*, *76*(9), 1787-1790.

- Bustnes, J. O., & Erikstad, K. E. (1990). Size selection of common mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*: energy maximization or shell weight minimization? *Canadian Journal of Zoology*, 68(11), 2280-2283.
- Butler, A. J., Woakes, A. J., & Bishop, C. M. (1998). Behaviour and physiology of Svalbard Barnacle Geese *Branta leucopsis* during their autumn migration. *Journal of Avian Biology*, 29(4), 536-545.
- Chappell, M.A., Bech, C., & Buttemer, W.A. (1999). The relationship of central and peripheral organ masses to aerobic performance variation in house sparrows. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 2269-2279.
- Dekinga, A., Dietz, M. W., Koolhaas, A., & Piersma, T. (2001). Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 2167-2173.
- Douthwaite, R. J. (1976). Weight changes and wing moult in the red-billed teal. *Wildfowl*, 27, 123-127.
- Dubowy, P. J. (1985). Seasonal organ dynamics in post-breeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 82, 899-906.
- Ellington, C.P. (1984). The aerodynamics of hovering insect flight. IV. Aerodynamic mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, No. 305, 79–113. doi.org/10.1098/rstb.1984.0052.
- Ferrell, C.L. (1988). Contribution of visceral organs to animal energy expenditures. *Journal of Animal Science*, 66, 23-34.
- Fish, F.E. (1993). Influence of hydrodynamic design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. *Australian Journal of Zoology*, 42, 79-101.

- Fish, F.E. (1996). Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. *American Zoologist*, 26, 628-641.
- Fox, A.D., Flint, P.L., Hohman, W.L., & Savard, J.-P.L. (2014). Waterfowl habitat use and selection during the remigial moult period in the northern hemisphere. *Wildfowl*, 4, 131-168.
- Fox, A. D., Fox, G. F., Liaklev, A., & Gerhardsson, N. (2010). Predation of flightless pink-footed geese *Anser brachyrhynchus* by Atlantic walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* in southern Edgeøya, Svalbard. *Polar Research*, 29, 455-457.
- Fox, A. D., Hartmann, P., & Petersen, I. K. (2008). Body mass and organ size change during wing moult in common scoter. *Journal of Avian Biology*, 39, 35-40.
- Fox, A. D., & Kahlert, J. (2005). Changes in body mass and organ size during wing moult in non-breeding greylag geese *Anser anser*. *Journal of Avian Biology*, 36, 538-548.
- Fox, A. D., Kahlert, J., Walsh, A. J., Stroud, D. A., Mitchell, C., Kristiansen, J. N., & Hansen, E. B. (1998). Patterns of body mass change during moult in three different goose populations. *Wildfowl*, 49, 45-56.
- Gaunt, A. S., Hikida, R. S., Jehl, Jr. J. R., & Fenbert, L. (1990). Rapid atrophy and hypertrophy of an avian flight muscle. *The Auk*, 107, 649-659.
- Ginn, H. B., & Melville, D. S. (1983). *B.T.O. Guides: Moulting in Birds* (Vol. 19). Tring: British Trust for Ornithology.
- Guillemette, M. (1994). Digestive-rate constraint in wintering Common Eiders (*Somateria mollissima*): implications for flying capabilities. *The Auk*, 111, 900-909.

- Guillemette, M. (1998). The effect of time and digestion constraints in Common Eiders while feeding and diving over Blue Mussel beds. *Functional Ecology*, 12(1), 123-131.
- Guillemette, M., & Ouellet, J.-F. (2005). Temporary flightlessness in pre-laying Common Eiders *Somateria mollissima*: Are females constrained by excessive wing-loading or by minimal flight muscle ratio? *Ibis*, 147, 293-300.
- Guillemette, M., Pelletier, D., Grandbois, J. M., & Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88(11), 2936-2945.
- Guillemette, M., Reed, A., & Himmelman, J. H. (1996). Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St. Lawrence: evidence of prey depletion. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 32-38.
- Guillemette, M., Richman, S. E., Portugal, S. J., & Butler, P. J. (2012). Behavioural compensation reduces energy expenditure during migration hyperphagia in a large bird. *Functional Ecology*, 26(4), 876-883. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.01993.x.
- Guillemette, M., Woakes, A. J., Henaux, V., Grandbois, J.-M., & Butler, P. J. (2004). The effect of depth on the diving behavior of common eiders. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1818-1826.
- Halse, S. A. (1984). Diet, Body Condition, and Gut Size of Egyptian Geese. *The Journal of Wildlife Management*, 48(2), 569-573.
- Heath, J.P., Gilchrist, H.G., & Ydenberg, R.C. (2006). Regulation of stroke pattern and swim speed across a range of current velocities: diving by common eiders wintering in polynyas in the Canadian Arctic. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 3974-3983.

- Hogan, D., Esler, D. E., & Thompson, J. E. (2013). Variation in body mass and foraging effort of Barrow's Goldeneyes during remigial molt. *The Auk*, *130*, 313-322.
- Hohman, W. L. (1993). Body composition dynamics of Ruddy Ducks during wing moult. *Canadian Journal of Zoology*, *71*, 2224-2228.
- Hohman, W. L., Ankney, C. D., & Gordon, D. H. (1992). Ecology and management of postbreeding waterfowl. In B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (pp.128-189). Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, *50*(3), 346-363.
- Howell, M. D. (2002). *Molt dynamics of male long-tailed ducks on the Beaufort Sea*. (Unpublished master's thesis), Auburn University, Auburn, Alabama.
- Jehl, J. R. (1997). Cyclical changes in body composition in the annual cycle and migration of the eared grebe *Podiceps nigricollis*. *Journal of Avian Biology*, *28*, 132-142.
- Jenni, L., Jenni-Eiermann, S. (1998). Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *Journal of Avian Biology*, *29*, 521-528.
- John, J.L. (1994). The avian spleen: a neglected organ. *The Quarterly Review of Biology*, *69*, 327-351.
- Krapu, G. L., & Reinecke, K. J. H. (1992). Foraging ecology and nutrition. In B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec &

- G. L. Krapu (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (pp. 1-29). Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Krebs, H.A. (1950). Body size and tissue respiration. *Biochimica and Biophysica Acta*, 4, 249-269.
- Larsen, J. K., & Guillemette, M. (2000). Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. *The Marine Ecology Progress Series*, 201, 301-309.
- Legendre, P. (2011). lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-1/r1794. Retrieved from <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>.
- Lovvorn, J.R. & Jones, D.R. (1994). Biomechanical conflicts between adaptations for diving and aerial flight in estuarine birds. *Estuaries*, 17, 62-75.
- Lovvorn, J.R. & Liggins, G.A. (2002). Interactions of body shape, body size and stroke-acceleration patterns in costs of underwater swimming by birds. *Functional Ecology*, 16, 106-112.
- Maldonado, K.E., Cavieres, G., Veloso, C., Canals, M. & Sabat, P. (2009). Physiological responses in rufous-collared sparrows to thermal acclimation and seasonal acclimatization. *The Journal of Experimental Biology*, 179, 335-343.
- Miller, M. R. (1975). Gut morphology of mallards in relation to diet quality. *The Journal of Wildlife Management*, 39, 168-173.
- Moore, P. G. (2001). Concerning grey seals killing eider ducks in the Clyde Sea area. *Journal of the Marine Biological Association*, 81, 1067-1068.

- Moreno-Rueda, G. (2010). Experimental test of a trade-off between moult and immune response in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*, 2229-2237.
- Morgan, R. (1986). Eider attacked by grey seal. *British Birds*, *79*, 338.
- Motulsky, H., & Christopoulos, A. (2004). *Fitting models to biological data using linear and non-linear regression: a practical guide to curve fitting*. Oxford: Oxford University Press.
- Ndlovu, M., Cumming, G. S., Hockey, P. A. R., & Bruinzeel, L. W. (2010). Phenotypic flexibility of a southern African duck *Alopochen aegyptiaca*: do northern hemisphere paradigms apply? *Journal of Avian Biology*, *41*, 558-564.
- Norris, K., & Evans, M.R. (2000). Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology*, *11*, 19-26.
- Owen, M., & Ogilvie, M. A. (1979). Wing molt and weights of barnacle geese in Spitsbergen. *The Condor*, *81*, 42-52.
- Owen, J.C., & Moore, F.R. (2008). Swainson's thrushes in migratory disposition exhibit reduced immune function. *Journal of Ethology*, *26*(3), 383-388.
- Panek, M., & Majewski, P. (1990). Remex growth and body mass of mallards during wing molt. *The Auk*, *107*, 255-259.
- Partecke, J., Van't Hof, T., & Gwinner, E. (2004). Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds *Turdus merula*: Result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, *271*, 1995-2001.

- Pehrsson, O. (1987). Effects of body condition on molting in Mallards. *The Condor*, 89(2), 329-339.
- Piersma, T. (1988a). The annual moult cycle of Great Crested grebes. *Ardea*, 76, 82-95.
- Piersma, T. (1988b). Breast muscle atrophy and constraints on foraging during the flightless period of wing moulting great Crested grebes. *Ardea*, 76, 96-106.
- Piersma, T. (1998). Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? *Journal of Avian Biology*, 29, 511-520.
- Piersma, T., Koolhaas, A., & Dekinga, A. (1993). Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *The Auk*, 110, 552-564.
- Portugal, S. J., Green, J. A., & Butler, P. J. (2007). Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 1391-1397.
- Portugal, S. J., Green, J. A., White, C. R., Guillemette, M., & Butler, P. J. (2012). Wild geese do not increase flight behaviour prior to migration. *Biology Letters*, 8(3), 469-472.
- Portugal, S. J., Isaac, R., Quinton, K. L., & Reynolds, S. (2009a). Do captive waterfowl alter their behaviour patterns during their flightless period of moult? *Journal of Ornithology*, 151(2), 443-448.
- Portugal, S. J., Thorpe, S. K. S., Green, J. A., Myatt, J. P., & Butler, P. J. (2009b). Testing the use/disuse hypothesis: pectoral and leg muscle changes in captive barnacle geese *Branta leucopsis* during wing moult. *The Journal of Experimental Biology*, 212, 2403-2410. doi:10.1242/jeb.021774.

- Rail, J.-F., & Savard, J.-P. L. (2003). *Identification des aires de mue et de repos au printemps des macreuses (Melanittan sp.) et de l'Eider à duvet (Somateria mollissima) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent* (406). Québec : Service canadien de la faune.
- Reinecke, K. J., Stone, T. L., & Owen, R. B. (1982). Seasonal carcass composition and energy balance of female black ducks in Maine. *The Condor*, *84*, 420-426.
- Richman, S. E., & Lovvorn, J. R. (2008). Costs of diving by wing and foot propulsion in a sea duck, the white-winged scoter. *Journal of Comparative Physiology B*, *178*, 321-332.
- Sandström, C.A.M., Prop, J., van der Jeugd, H., & Loonen, M.J.J.E. (2014). Baseline immune activity is associated with date rather than with moult stage in the Arctic-breeding Barnacle Goose (*Branta leucopsis*). *PLoS One*, *9*(12). e114812. doi:10.1371/journal.pone.0114812.
- Savard, J.-P. L., Lesage, L., Gilliland, S. G., Gilchrist, G., & Giroux, J.-F. (2011). Molting, staging and wintering locations of common eiders breeding in the Gyrfalcon Archipelago, Ungava Bay. *Arctic*, *64*, 197-206.
- Sjöberg, K. (1988). The flightless period of free-living male teal *Anas crecca* in northern Sweden. *Ibis*, *130*, 164-171.
- Smith, W. E. (2006). Moulting common eiders being devoured by killer whales. *British Birds*, *99*, 264.
- Smith, K.G., & Hunt, J.L. (2004). On the use of spleen mass as a measure of avian immune system strength. *Oecologia*, *138*, 28-31.
- Snow, D. W., & Perrins, C., M. (1998). *The Birds of the Western Palearctic* (vol. 1). Oxford: Oxford University Press.

- Starck, J. M. (1999). Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to changes in dietary fibre content. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 3171-3179.
- Thompson, J. E., & Drobney, R. D. (1996). Nutritional consequences of moult in male canvasbacks: variation in nutrient reserves and digestive tract morphology. *The Condor*, 98, 512-526.
- Van Franeker, J. A. (2004). *Save the North Sea – Fulmar Study Manual 1: Collection and dissection procedures* (672). Alterra, WageningenUR. Retrieved from <http://edepot.wur.nl/40451>.
- Vézina, F., & Williams, T. D. (2003). Plasticity in body composition in breeding birds: What drives the metabolic costs of egg production? *Physiological and Biochemical Zoology*, 76, 716-730.
- Viain, A., Savard, J.-P. L., Gilliland, S., Perry, M. C., & Guillemette, M. (2014). Do seabirds minimise the flightless period? : inter and intra-specific comparisons of remigial moult. *PLoS ONE*. 9(9). e107929. doi:10.1371/journal.pone.0107929.
- Vogel, S. (1994). *Life in Moving Fluids*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Young, D. A., & Boag, D. A. (1982). Changes of physical condition of male mallards (*Anas platyrhynchos*) during moult. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 3220-3226.

CHAPITRE IV

KEEPING WARM DURING WING MOULT: THE FLIGHTLESS PERIOD IS SYNCHRONISED WITH SEA SURFACE TEMPERATURES IN A LARGE DIVING BIRD.

Running head: Wing moult synchronised with SST

Anouck Viain¹, Magella Guillemette¹

¹ Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski

Soumis en avril 2015 dans le journal *Functional Ecology*

4.1 Résumé

1. Comprendre la phénologie d'événements énergétiquement coûteux est crucial pour évaluer l'influence potentielle des changements climatiques sur les populations animales. La plupart des études de timing chez les oiseaux ont été réalisées sur des espèces terrestres en période de reproduction et de migration, bien que la mue soit une particularité prédominante et coûteuse du cycle annuel des oiseaux aquatiques.

2. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la mue des rémiges était synchronisée avec les températures chaudes de surface des mers (SST) chez un oiseau plongeur de grande taille puisque la mue représente une porte ouverte aux pertes de chaleur chez ces espèces. Nous avons aussi testé la prédiction que les femelles synchronisées sauveraieent de l'énergie en réduisant les coûts de thermorégulation.

3. Grâce à des consigneurs de données polyvalents implantés dans la cavité abdominale d'Eider à duvet femelles (*Somateria mollissima mollissima*, L.) sur un cycle annuel complet, nous avons enregistré le comportement de vol, le rythme cardiaque et la température corporelle (T_b) et identifié la période d'incapacité de vol associée à la mue des ailes pour trois années.

4. Les eiders ont mué en moyenne dans des eaux qui différaient seulement de 1.2 °C du maximum de SST observé et un niveau plus élevé de correspondance a été observé entre la mue des ailes et les mesures décennales de SST. Cependant, de grandes variations inter-annuelles et individuelles dans le synchronisme avec les SST ont été observées.

5. Les femelles synchronisées avaient une T_b semblable mais un rythme cardiaque au repos significativement plus bas que pour les femelles non synchronisées, ce qui renforce notre prédiction. Ainsi nous suggérons qu'un bon timing de la mue des ailes avec les SST chaudes a été important dans l'évolution de la mue chez les oiseaux plongeurs, ce qui est supporté par une recherche bibliographique.

6. Globalement, nos résultats révélaient pour des endothermes aquatiques combien le timing de la mue des ailes avec la température de l'eau peut être important et, étant donné qu'un tel niveau de synchronisation est en apparence gouverné par la photopériode, nous nous attendons à ce qu'il faille un certain temps pour s'adapter aux nouvelles conditions imposées par le réchauffement climatique.

4.2 Abstract

1. Understanding the phenology of energetically costly events is crucial to evaluate the potential influence of climate changes on animal populations. Most timing studies in birds have focused on terrestrial species during reproduction and migration, although the moult of aquatic birds is a predominant and expensive feature of their annual cycle.

2. We tested the hypothesis in a large diving bird that wing moult is synchronised with warm sea surface temperature (SST) because moulting represents a window for heat loss. We also tested the prediction that synchronised females would save energy by reducing thermoregulation costs.

3. Using multi-purposed data loggers implanted in the body cavity of female Common Eiders (*Somateria mollissima mollissima*, L.) for a full annual cycle, we monitored flight behaviour, heart rate and body temperature (T_b) and identified the flightless period associated with wing moult for 3 years.

4. Eiders moulted on average in waters that differed only by 1.2 °C from the maximum annual SST observed and an even higher level of matching was observed between wing moult and measures of decadal SST. However, large inter-annual and individual variations in the level of matching with SST were observed.

5. Synchronised females had a similar T_b but a significantly lower resting heart rate compared with non-synchronised females, which supports our prediction. We thus suggested that a proper timing of wing moult with warm SST was important in the evolution of moulting of diving birds, which was supported by a literature search.

6. Overall, our results revealed how important the timing of wing moult of aquatic endotherms with water temperature can be and, given that such a high level of synchronisation is apparently governed by photoperiod, we expect that it will take some time to adapt to the new conditions entrenched by global warming.

4.3 Introduction

In the context of global warming, the timing of both the reproduction and migration of various animal species in relation to environmental conditions has been the subject of numerous studies (Jenni & Kéry 2003; Lehikoinen, Sparks & Zalakevicius 2004; Visser & Both 2005; Gienapp, Leimu & Merilä 2007; Hurlbert & Liang 2012; Lehikoinen & Jaatinen 2012). Many of these have tested the match/mismatch hypothesis that stipulates that the reproduction activities of a predator should be timed in relation to the peak abundance of its prey (match), otherwise a decrease in the predator's fitness will occur (mismatch) (Visser & Both 2005; Parmesan 2006; Durant *et al.* 2007; Wormworth & Sekercioglu 2011; Kerby, Wilmers & Post 2012). Migration, another important event in the annual life cycle of birds, has been affected by increasing of temperature. Changes in the timing of the migration of birds with a trend in advancement of spring arrival have also been reported (Lehikoinen, Sparks & Zalakevicius 2004; Root *et al.* 2005; Visser & Both 2005; Gienapp, Leimu & Merilä 2007; Gordo 2007; Hurlbert & Liang 2012). Other than reproduction and migration of birds the issue of timing, that is the synchronisation of biological events in relation to environmental factors, has received much less attention. Photoperiod mainly influences the seasonal timing of life-history events (Dawson *et al.* 2001). However, it cannot account for inter-annual variations observed in the seasonal timing. In a recent review, Caro *et al.* (2013) underlined the fact that air temperature has also a strong effect on the seasonal timing suggesting the relationship between an animal and the environmental temperature to be under strong selection pressure. For example, birds might track specific ambient temperatures during their annual cycle because this might reduce energy expenditure and increase fitness, as assumed in niche envelope modelling (Jiguet *et al.* 2007; Green *et al.* 2008; Monahan 2009; Tingley *et al.* 2009; Barnagaud *et al.* 2012; Monahan & Tingley 2012).

Feathers play an important role in a bird's life with two primary functions: insulation and flight. As these inert structures become worn and damaged over time, which decreases insulation efficiency and flight performances (Tucker 1991; Murphy & King 1992), they must be replaced annually by a process called feather moult. The synthesis of feathers necessitates widespread metabolic adjustments and requires a supply of nutrients and energy via an increase in the peripheral blood flow through growing feathers (Newton 1968; King 1981; Murphy & King 1992; Murphy 1996). This increased perfusion of blood to the surface of skin combined with the reduction of the insulation efficiency of the plumage is thought to be a potential window for heat loss. This is especially true for synchronous moulters such as diving birds, which replace flight feathers all at once, causing a flightless period of several weeks (Hohman *et al.* 1992; Guillemette *et al.* 2007; Viain *et al.* 2014). As a result, moulting intensity (the proportion of all feathers moulting at a time) and energy expenditure increase substantially in these species as they become flightless (Guillemette *et al.* 2007; Portugal, Green & Butler 2007). Furthermore, marine birds can lose heat while diving (Bevan & Butler 1992; Bevan *et al.* 1997; Grémillet, Tuschy & Kierspel 1998; Enstipp, Grémillet & Jones 2005; Grémillet *et al.* 2005), and maintaining a stable body temperature could be a thermal challenge for diving birds during the moulting period. Guillemette *et al.* (2007) discussed the role of energy savings in the evolution of flightlessness in birds in general. Because the cost of flight is high in diving birds, they suggest that temporary flightless species are saving energy during wing moult. Such savings may alleviate the energetic burden associated with the metabolic process of feather growth and may have favoured the evolution of a synchronous moult strategy.

Therefore, the timing of wing and body moult of diving birds should coincide with warm water temperatures to avoid additional energy costs to the moult process. In this paper, we aimed to test the hypothesis in a large diving bird species (Common Eider *Somateria mollissima mollissima*, L.) that the moult migration date and the

flightless period (wing moult) were synchronised with the local maximum Sea Surface Temperature (SST) over three consecutive summers. Using multi-purpose data loggers that record heart rate (HR) and body temperature (T_b), we were able to determine the occurrence of flight and moult migration (Pelletier *et al.* 2007; Pelletier *et al.* 2008; Guillemette *et al.* 2012) together with the occurrence and duration of flightlessness (Guillemette *et al.* 2007). Because the timing of life history events of birds are likely regulated by photoperiod (Dawson *et al.* 2001), we also tested our general hypothesis with a decadal average of SST to examine whether the observed occurrence of moulting matches long-term better than short-term conditions. Finally, we tested the prediction of Guillemette and Butler (2012) that stipulates that birds non-synchronised with warm SST will pay an extra cost in terms of energy expenditure or otherwise will have lower T_b , which leads to reduce physiological processes (enzyme activity) compared to synchronised individuals.

4.4 Materials and methods

4.4.1 Model species and population studied

Common Eiders (hereafter called eiders) are large (2 kg) seabirds that dive for feeding. The studied population breeds in the Baltic, moults in the Kattegat, Baltic or Wadden Seas and can be characterised as a short-distance migrant (600–1200 km) compared to other subspecies (Rigou & Guillemette 2010). As with many other species of waterfowl, eiders undergo a moult migration in late summer. They move from their breeding grounds to their moulting area, where they lose their flight feathers all at once, leading to a period of flightlessness (Hohman *et al.* 1992). The study was conducted at Christiansø Island (55°90'N, 15°20'E), located in the southern Baltic sea, 18 km from the Danish island of Bornholm (Fig. S1 in Appendix A). This island is a part of Erholmene, one of the two largest colonies of breeding

eiders with approximately 1525 breeding females (Lyngs 2000; Christensen & Bregnballe 2011).

4.4.2 Pattern and location of moulting quarters

Female eiders can undergo two different patterns of wing moult. After the breeding season most females start a moult migration and then reach their moulting quarters. In contrast, some females undergo their wing moult at sea in the vicinity of the breeding grounds and then migrate once their flight capabilities have resumed. The studied population of female eiders has been ringed for several years (Lyngs 1992). From this, we know that female eiders from this breeding population spend the flightless period in the south-western part of Baltic Sea, the southern part of the Kattegat Sea and in the Wadden Sea (Fig. S1 in Appendix A). Using the mean eider groundspeed velocities estimated at $83.5 \pm 0.3 \text{ km.h}^{-1}$ by Day *et al.* (2004) and the total time spent flying during migration of each individual, we calculated the migration distance of each instrumented female and no significant difference between years was found ($F_{2, 20} = 1.132$, $P = 0.342$; with $766.3 \pm \text{SE} = 145.0 \text{ km}$, $469.2 \pm 166.1 \text{ km}$ and $558.1 \pm 117.0 \text{ km}$, respectively for 2003, 2004 and 2005). Using the information on the moulting movements of this Danish population, as described by Lyngs (1992; 2000), we estimated the distribution of female eiders during the wing moult. Among the 23 females that underwent a pre-moult migration, nine used the Baltic Sea as a moulting area, seven used the Wadden Sea whereas for the last seven females, we could not determine whether the moulting was in the Wadden or Kattegat Sea. However, an in-depth analysis of the SST variability pattern indicates that both temperature fluctuations and amplitude were similar when the three seas were compared (Appendix A). Thus, in the following analysis, we averaged SST values over the three areas.

4.4.3 Deployment of data loggers

We studied the moulting period of eiders by monitoring HR and T_b . On Christiansø island, 45 females were captured in 2003, 2004 and 2005 and data loggers (DLs) were implanted into the body cavity. All surgical procedures were conducted indoors according to the procedure described by Guillemette *et al.* (2002). The 45 DLs were 36 mm long (\pm SD = 0.5) x 28 mm (\pm 0.2) wide x 11 mm thick and weighed 21 g, which represented 1.2% of body mass at implantation (Guillemette *et al.* 2007). One year after implantation, 39 (87%) of the females were observed on the breeding colony of which 17, 7 and 12 individuals were re-captured (respectively for 2003, 2004 and 2005), and the data loggers were removed. For all years, the data loggers recorded HR every 2 seconds and the core T_b every 16 seconds, except for the 2003 females as the temperature sensor was not operational for that deployment. All procedures were conducted in accordance with the principles and guidelines of the Canadian Council on Animal Care and after we obtained a license from Dyreforsøgtilsynet (Royal Veterinarian Corporation) in Denmark. The body mass of each female was recorded using a spring scale (\pm 1 g) at the end of incubation. Guillemette *et al.* (2002) could not detect any negative impact of the data loggers on breeding phenology or breeding success of the instrumented females in comparison with the members of a non-instrumented control group. This was most likely because implanted data loggers do not alter the hydrodynamic and aerodynamic properties of the birds (Guillemette *et al.* 2002, see White *et al.* 2013 for a meta-analysis). The high return rate (87%) of instrumented females reported here, which is equivalent to survival rate of that species (Coulson 1984), supports that view.

4.4.4 Identification of flightless and migration periods

Our purpose was to determine whether there was a synchronisation between moult and the maximal SST in moulting areas. We used the HR flight signature described by Pelletier *et al.* (2007) and a purpose-designed software program to identify all flights. Migration was easily recognised by plotting the time spent flying (TSF) vs time (Fig. 1 of Guillemette *et al.* 2012) as migration was characterised by a higher flight frequency and longer flight duration. Additionally, the duration of the flightless period was calculated by counting the number of consecutive days spent without flight (Guillemette *et al.* 2007). However, no flightless period could be detected for 10 females among the 36 instrumented females that were re-captured one year later. Thus, 10 females in 2003, 7 in 2004 and 9 in 2005 a total of 26 individuals, were analysed in this study.

4.4.5 Heart rate and body temperature

Minimum or resting heart rate (RHR) can be used as a proxy for resting metabolic rate (Hawkins *et al.* 2000; Guillemette & Butler 2012) and is thought to reflect variations in productive (Guillemette *et al.* 2007) and thermoregulation costs (Guillemette & Butler 2012). Briefly, a software program was used to find the minimum average value within a 5 min interval that was compared with similar 5 min intervals obtained throughout the day. Because each new 5 min interval was sought 20 s later than the one before, we obtained 4306 such intervals for each day of sampling. The end result was the selection of the 5 min interval with the lowest mean HR. We used this value as an estimate of the RHR for that day and for a specific individual, and it was used as a proxy of resting metabolic rate. Finally, T_b was averaged for each female and each day of recording.

4.4.6 Sea surface temperature

We restricted our study to SST and neglected the influence of air temperature because water has a 23-fold higher thermal conductance, a 4-fold higher specific heat capacity and a higher viscosity/density than air (White 1984). Additionally, eiders spent a minimum of 95% of their time sitting on the water or diving for food when breeding and migrating periods are excluded (Pelletier *et al.* 2008). Consequently, we assumed that heat transfer via water conduction and convection were the main sources of heat loss. Support for that assumption are found in the studies of bird thermoregulation in Steen and Steen (1965) and Kilgore and Schmidt-Nielsen (1975), where the main source of heat loss was via the legs when immersed in water. Studies of bird thermoregulation have further showed that metabolic costs are higher for birds resting on or foraging in water than for birds staying on land at a comparable temperature (Jenssen, Ekker & Bech 1989; Humphreys, Wanless & Bryant 2007).

Finally, based on our estimates of the distances flown during moult migration, we determined that eiders were located in the south-western part of the Baltic Sea, the southern part of Kattegat Sea and in the Wadden Sea (Fig. S1 in Appendix A). SST data were obtained in these areas from the SST50 database of the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (http://www.class.ncdc.noaa.gov/saa/products/search?datatype_family=SST50). The SST50 is defined as the mean sea surface temperature in degrees Celsius at 1 m depth. Data were available twice weekly on a global scale and, for each region, we retrieved the data from spatial squares of 50 x 50 km in the Baltic Sea, the Kattegat Sea and the Wadden Sea, respectively from 3, 3 and 2 squares. For days without SST data, we estimated the temperature by a linear extrapolation between SST data obtained before and after the missing value. Mean daily SST has been obtained for all years between 2001 and 2011. Because the three seas show a very similar pattern during the moulting period (Appendix A), we considered the three previous areas (Baltic Sea, Kattegat Sea and Wadden Sea) as part of the same thermal regime in this study.

4.4.7 Resting metabolic rate

In order to test the hypothesis that eiders non-synchronised with a warm SST incur a cost in terms of energy expenditure, we split the instrumented females in two groups (synchronised and non-synchronised) to compare their respective metabolic rates. The first group was composed of 14 females for which the difference between the observed SST (SST_O) and the predicted SST (SST_P), during the year of moult, was < 1 °C. The 12 other females were considered non-synchronised with SST when a difference of > 1 °C was observed. We applied the method of Guillemette *et al.* (2007) to convert RHR into resting metabolic rate.

4.4.8 Data analysis

Data were analysed using R statistical software (R, v.3.0.1. Development Core Team 2013). All tests were considered significant at $P \leq 0.05$ and the means are given \pm SD values throughout, unless otherwise stated. To compute major axis regression between the two factors “start date of remigial moult” and “moult migration date”, we used the R package “*lmodel2*” (v.1.7-1, Legendre 2011). We used ANOVA (F) to test the effect of factor “years” on “flightless duration” and the effect of the factors “years” and “groups of females” on the variable “RHR”. Differences of T_b and flightless duration between the two groups of females were tested with a Mann-Whitney test (U).

Our first objective was to test the synchronicity of the occurrence of wing moult and warm SST. For each individual, we determined the observed individual mean SST (SST_O) recorded during the whole wing moult period. Using a similar time interval (wing moult period), the predicted SST (SST_P) was equated to the maximum SST encountered during a specific year, assuming a perfect match between the wing moult

occurrence and the maximum SST. Then, we subtracted the value of SST_P from the SST_O for each individual female to obtain a delta. We repeated this method for all the studied females ($n = 26$) and we obtained the average delta for which we calculated a 95% CI (Confidence Interval) using the bootstrap method with 10,000 re-samplings. We verified the symmetry of the distribution using the Skewness coefficient. Overall, the distribution was symmetric and we used the studentised bootstrap interval (Good 2006). When the 95% CI excluded zero, the difference was significant at the 5% level, otherwise it was concluded that no difference could be detected. We further tested the synchronism hypothesis by comparing (delta method) the peak SST (averaged over five days = SST_{MAX}) for a given year with SST encountered during the first five days of wing moult (SST_{START}) in a given female. Finally, similar analyses were performed with the decadal average SST. In all cases except one, the distribution was symmetric and we used the studentised bootstrap interval. For the asymmetric case, we used the adjusted bootstrap percentile (BCa) interval (Bradley 1982).

4.5 Results

4.5.1 Timing of moult period and its relationship with migration and body mass

Female eiders ($n = 26$) started wing moult on average 87 ± 11 days after the eggs hatched on the breeding colony. No significant correlation was found between the departure date from the breeding site and the start date of the remigial moult ($r = 0.282$, $P = 0.162$, $n = 26$) or between the start date of the remigial moult and the body mass at the end of incubation ($r = 0.317$, $P = 0.204$, $n = 26$). The flightless period lasted on average 38.3 ± 7.6 days with no significant differences between the 3 years ($F_{2, 23} = 2.352$, $P = 0.118$). Individuals showed two different patterns of wing moult. Predominantly ($n = 23$), females undertook a moult migration after the breeding

season to reach their moulting quarters. Another group initiated wing moult in the vicinity of the breeding area ($n = 3$). In the group of migratory eiders, females in 2003 ($n = 8$) and in 2004 ($n = 6$) started their moult migration on approximately the same date (on average on the 26th of June and the 27th of June, respectively), whereas females in 2005 ($n = 9$) migrated almost one month later, on average on the 20th of July. The range of the start of moult differed between years (2003 = 25 days, 2004 = 15 days and 2005 = 39 days). Females in 2005 started their wing moult later (10th August) than females in 2004 (31th July) and 2003 (4th August) (Fig. 4.1). A significant positive linear relationship was found between the start date of remigial moult and the date of the moult migration ($r = 0.653$, $P = 0.001$, $n = 23$, Fig. 4.2). Thus, a gap of five days in the date of moult migration led to a two days gap in the start date of remigial moult.

4.5.2 SST of observed and predicted wing moult

In 2003 and 2004, females moulted in water temperature of 18.3 ± 1.00 °C and 18.2 ± 0.54 °C on average, respectively (Figs 4.1a and 4.1b). In 2005, the nine females started their wing moult an average of 33 days after the first peak SST observed on July 8th (Fig. 4.1c) and encountered an average water temperature of 16.8 °C \pm 0.36. In fact, the flightless periods of these females encompassed a second peak SST occurring on August 16th, although the second peak was lower than the first one (Fig. 4.1c). When the data were pooled over the 3 years of our study, the average difference between the SST_O recorded during wing moult and the SST_P was significant at -1.2 °C \pm 0.97 (95% CI; - 1.6, - 0.9). By studying these years separately, we obtained a significant difference of -1.8 °C \pm 0.38 in 2003, -0.5 °C \pm 0.16 in 2004 and -1.2 °C \pm 0.14 in 2005 (Fig. 4.3a). With our decadal SST data, we found that over the 3 years, the difference between SST_O and SST_P was significant and was -0.9 °C \pm 1.18 (95% CI; - 1.3, - 0.4). Taking the 3 years separately, we found no significant difference

between SST_O and SST_P in 2003, though the differences were significant in 2004 and 2005 with a larger average difference for the latter of $2.0\text{ }^\circ\text{C} \pm 0.13$ (Fig. 4.3b).

4.5.3 Synchronism between SST_{START} and SST_{MAX}

We were interested to determine whether females would start their moult only when the peak SST was reached. The pattern of synchronism between SST_{MAX} and SST_{START} was similar to the pattern described above but with a smaller effect size (Fig. 4.3). However, on a short term scale in 2005, SST_{START} was largely non-synchronised with SST_{MAX} (Fig. 4.3c), again indicating an atypical pattern of SST recorded in 2005 (Fig. 4.1c).

4.5.4 RHR, body temperature and duration of flightless period

To test the prediction that birds non-synchronised with warm SST will pay an increased cost in terms of energy expenditure, we divided the instrumented females into two groups: one that was synchronised with warm SST and another one that was not (see methods and Fig. 4.4). During the moulting period, variations in T_b were relatively low in amplitude (Table 4.1). They reached a minimum at $39.6\text{ }^\circ\text{C}$ and $39.0\text{ }^\circ\text{C}$ and a maximum at $41.0\text{ }^\circ\text{C}$ and $40.9\text{ }^\circ\text{C}$, respectively for 2004 and 2005. The average T_b was similar and not significantly different between the two groups (respectively $40.2\text{ }^\circ\text{C} \pm 0.33$ and $40.2\text{ }^\circ\text{C} \pm 0.57$, $U = 26.0$, $P = 0.352$).

RHR for all females was measured during the flightless period ($n = 26$) and a two-way ANOVA performed on these data led us to conclude that no significant variation of RHR occurred between the 3 years ($F_{2, 22} = 0.997$, $P = 0.387$). However, the moulting females synchronised with the warmest SST had a significantly lower RHR ($RHR = 100.1 \pm 14.97\text{ beats}\cdot\text{min}^{-1}$) than the non-

synchronised females (114.6 ± 17.14 beats.min⁻¹; $F_{1, 22} = 5.435$, $P = 0.030$; Table 4.1), with no significant interactions ($F_{2, 22} = 0.034$, $P = 0.966$). We also found that the flightless period was 9 days longer ($U = 375.0$, $P = 0.004$) for the synchronised females than for the non-synchronised females (respectively 42.6 ± 6.5 days and 33.3 ± 5.6 days; Table 4.1).

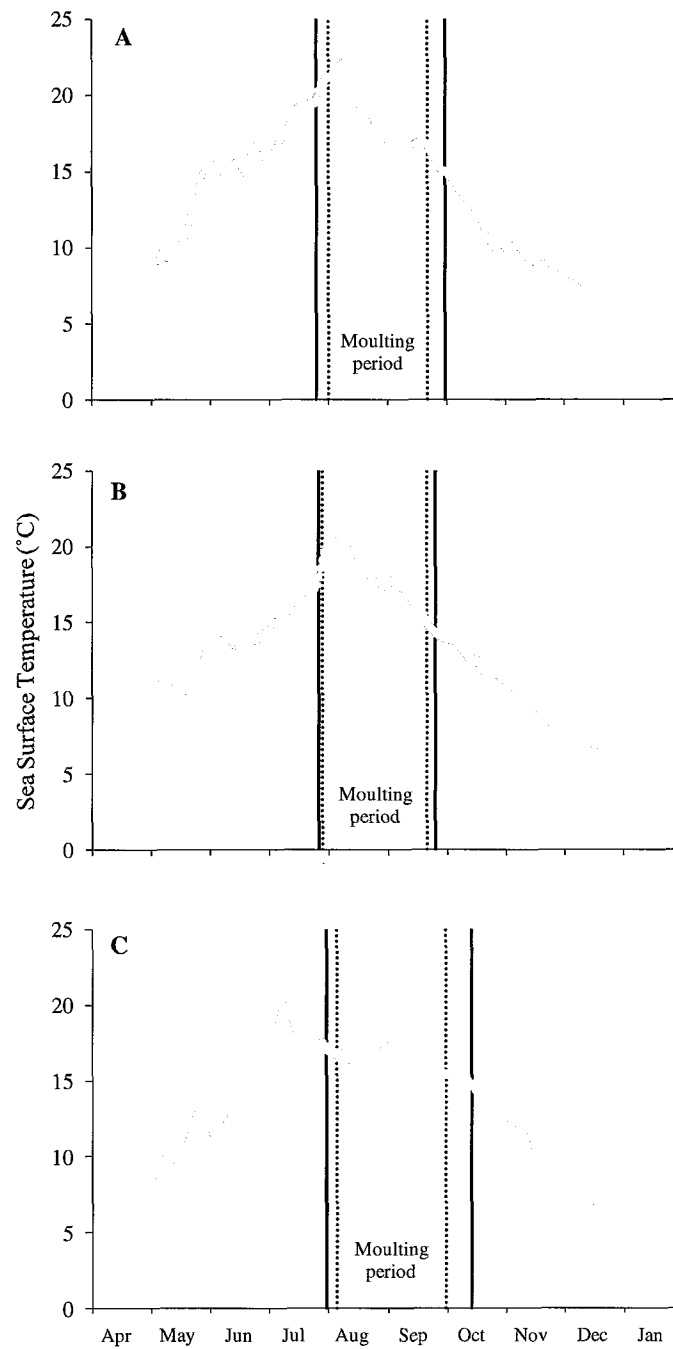


Figure 4.1 The average SST (°C) from 2003 to 2005, respectively in a, b and c. The range of mouling period and the 95% CI of instrumented female eiders are delimited by black vertical lines and by vertical dotted lines, respectively (n = 10 in 2003, n = 7 in 2004 and n = 9 in 2005).

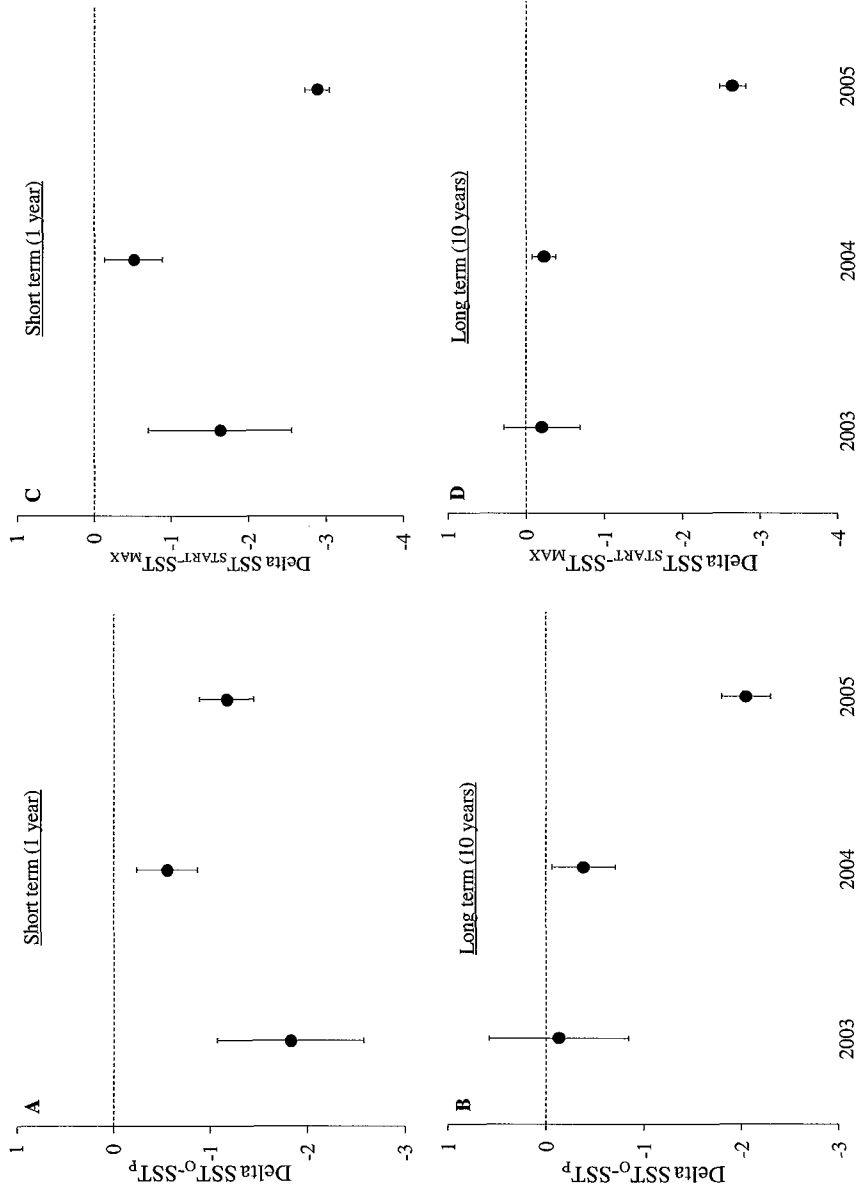


Figure 4.3 The average difference ($\pm 95\%$ CI) between observed SST (SST_O) and predicted SST (SST_P) and between SST at the start of the wing moult (SST_{START}) and maximum SST (SST_{MAX}) ($n = 26$), where SST_P and SST_{MAX} are computed for (a and c) a given year and (b and d) a ten year average, respectively. The mean difference between SST_O and SST_P and between SST_{START} and SST_{MAX} are declared significantly different when their 95% CI exclude zero (see methods).

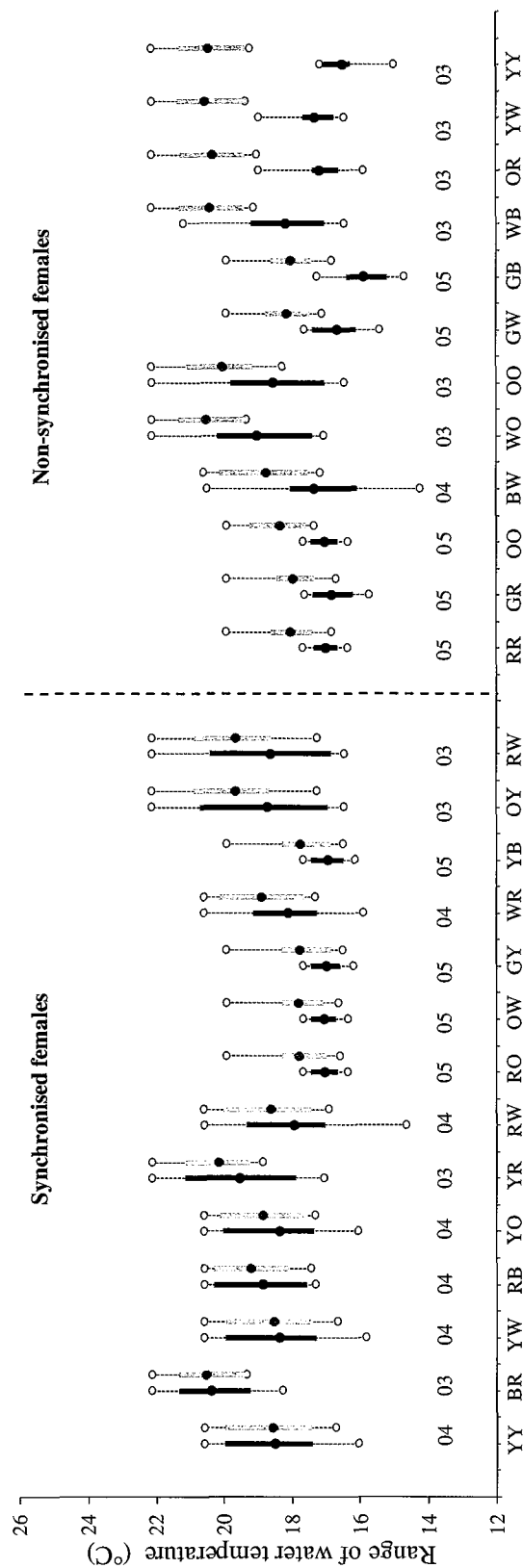


Figure 4.4 Synchronisation diagram of wing moult with SST for each instrumented female eiders of this study ($n = 26$). For each individual, a black and grey rectangle represents the range of 50% of mean SST (between 1st and 3rd quartiles) for the SST_O during wing moult and SST_P for a similar time period, respectively. Fitted black dots and grey dots represent the average SST for SST_O and SST_P, respectively. Open dots and dotted lines correspond to the total range of SST_O or of SST_P. Individuals are ranked from the most synchronised ($n = 14$) to the less synchronised females ($n = 12$). The first and second group were discriminated on the base of a 1 °C difference between SST_O and SST_P. A high level of synchronisation leads to an important matching between rectangles depicting SST_O and SST_P, whereas for non-synchronised females, the average SST_O is outside the 75% range of the warmest SST_P. Each female was represented by a ring colour code.

Table 4.1 Mean Resting Heart Rate (RHR), body temperature (T_b in °C) and flightless duration (days) for 26 females eiders. Also shown is the mean difference between average between SST_O and SST_P for two groups of females (see text).

	Synchronous females	Females out of sync
<i>n</i>	14	12
RHR (beats.min⁻¹)	100.1 ± 14.97	114.6 ± 17.14
T_b (°C)	40.2 ± 0.33*	40.2 ± 0.57*
$SST_O - SST_P$ (°C)	- 0.60 ± 0.32	- 2.01 ± 0.95
Flightless period (Days)	42.6 ± 6.5	33.3 ± 5.6

*No data of T_b has been recorded in 2003 $n = 10$ and $n = 6$ respectively for synchronous females and females out of sync

4.6 Discussion

Most studies dealing with the seasonal timing of birds have been conducted in terrestrial species during spring migration and breeding. Combining a novel technique that remotely records physiological variables and flight behaviour of individual birds with satellite-based observations of SST, we present here the first study testing the timing between moult of an aquatic bird and water temperature. We found that most birds were moulting in synchrony with high SST but with a large individual variation associated with an increase of resting metabolic rate for those birds moulting under colder water temperatures. These findings might apply to many species of diving birds in general as we found that most species reviewed were moulting by the end of the summer, a period coinciding with seasonal high SST. Finally, we also found a strong and positive correlation between migration dates and the start of wing moult supporting the idea that the high level of synchrony observed with warm SST is mostly governed by endogenous cues interacting with water temperature.

4.6.1 Delta SST and individual variation

In this study, we tested the general hypothesis that eider females time their moult with a favourable SST. Most of our results concerning the SST_O during wing moult are significantly different than the SST_P , suggesting that our working hypothesis should be rejected. We consider, however, that it would be misleading to do so. First, our working hypothesis is similar to a null model where SST_O is equated to SST_P (delta SST = 0). Although convenient, this null model requires a perfect match between SST_P and SST_O , which is stringent by design. For example, a less stringent working hypothesis could have been $SST_O \geq 15$ °C, which corresponds to the lower critical temperature for that species (Jenssen, Ekker & Bech 1989). Second, the effect size reported in this study was small in most cases. For instance, SST_O differs on average by only 1.2 °C from the SST_P . Using the rate of the observed change of water temperature indicates that such a difference occurs on only 7 - 8 days (Appendix A). Third, when testing our hypothesis, the average difference between SST_O and SST_P obscures the large individual variation (Fig. 4.4). Indeed, it is obvious that some females are much better at timing their wing moult with warm SST than others, and this apparent difference between individuals is related to some important biological features. Earlier events could also influence the timing of moult, such as the bodily condition of the birds at the end of the breeding season or their date of departure from the breeding ground (Siikamaki, Hovi & Ratti 1994; Czapulak 2002; Stutchbury *et al.* 2011). Nevertheless, in this study, none of these variables were correlated with the start date of remigial moult.

4.6.2 Energetic savings for synchronised females

Avian moult is associated with disruptions of body plumage, elevated evaporative heat loss and increased vascularization (Chilgren & deGraw 1977; Dolnik & Gavrilov

1979; Walsberg 1983; Murphy 1996; Schieltz & Murphy 1997). Additional thermoregulation costs may be associated with the wing moult of diving birds as they spend most of their time (> 95 %) on the water or diving in the water column (Guillemette & Butler 2012). In our study, the individual difference of delta SST ranges from 0 to 4 °C and one may wonder how such a difference can influence thermoregulation costs. Previous studies on thermoregulation in winter-acclimatised eiders have revealed that the lower critical temperature (LCT_{water}) is high, with a value of 15 °C when floating on the water, compared to 0 °C in the air (LCT_{air} ; Jenssen, Ekker & Bech 1989). Given the physiological condition of moulting birds described above that results in a higher conductance for several species of birds (Lustick 1970; Dietz, Daan & Masman 1992; Piersma, Cadée & Daan 1995; Schieltz & Murphy 1997; Buttemer, Nicol & Sharman 2003), it is very likely that the LCT_{water} of eiders increases several degrees (°C) during the wing moult. In support of this, Gabrielsen *et al.* (1991) estimated the LCT_{air} of summer-acclimatised eiders to be 7 °C, which is 7 °C higher than the LCT_{air} measured in winter by Jenssen, Ekker and Bech (1989). Accordingly, non-synchronised females would pay an extra cost in terms of energy expenditure because they experienced a water temperature below their LCT, when metabolic rate is inversely and linearly related to water temperature (Jenssen, Ekker & Bech 1989). Non-synchronised females have an average RHR 14% higher than synchronised females in our study, whereas we observed a similar T_b for both groups (Table 4.1). Such a difference in RHR between the two groups can be converted into an 8% difference in resting metabolic rate using the methods of Guillemette *et al.* (2007). This indicates substantial energy savings for the synchronised females, given that we estimated wing moult to last 42.6 days for this group of females (Table 4.1). Guillemette *et al.* (2007) hypothesized that energy savings were important in the evolution of a synchronous moult strategy of diving birds while Guillemette and Butler (2012) have shown that seasonal variation in energy expenditure of common eiders peaked during wing moult. Therefore, we hypothesized that other diving birds synchronise their moult with warm waters. A

literature search has shown that the simultaneous replacement of flight feathers in diving bird species mainly occurs during the summer or early autumn (Fig. 4.5), which often corresponds to a seasonal high of coastal SST in northern environments. Indeed, 84% of the 31 species reviewed moulted during this period, suggesting that the timing of wing moult with warm water temperatures may have evolved this way because it might be beneficial for these species.

4.6.3 Timing and predictive cues

One intriguing aspect of our study is how some of the instrumented eiders achieved such a high level of matching with warm SST (Fig. 4.4). Photoperiod is a pervasive cue used by plants and animals to synchronise life cycle events with the environment (Dawson *et al.* 2001). Based on four points, we hypothesized that photoperiod was the main cue used by female eiders when timing their wing moult. First, in our study area, the patterns of periodic changes in photoperiod and in SST are similar but with an average delay of 40 days for the latter (Guillemette *unpublished data*). Second, moulting females showed a higher level of synchronicity with the warmest SST over a long-term period than over a short-term period (Fig. 4.3). Third, the moulting (Fig. S1 in Appendix A), wintering and breeding ranges of that population are found at about the same latitude (Lyngs 1992), implying that the photoperiod varies little in relation to the location. Fourth, several experimental studies have shown that migration behaviour is controlled by changes in photoperiod (Gwinner 1990; Berthold 1996; Gwinner 1996; Dawson *et al.* 2001) and we have observed in this study that migration dates were correlated with the start of moult. Thus, photoperiod is potentially a cue that has a high predictive value for the seasonal timing of that population.

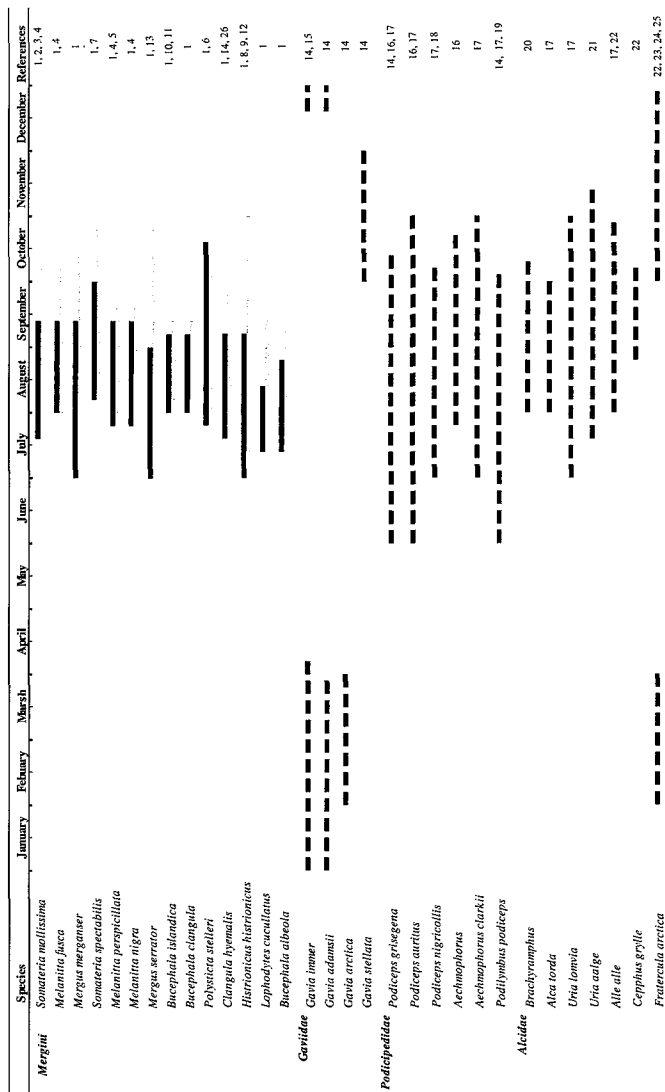


Figure 4.5 Diagram of the occurrence of the wing moult period of 31 species of diving birds, where black lines and grey lines represent males and females, respectively, and dashed lines represent both sexes. The simultaneous replacement of flight feathers mainly occurs during the summer or early autumn. Only a few exceptions to this pattern exist, such as adult loons moulting in late winter and Atlantic Puffins (*Fratercula arctica*), which can moult in fall or in February–March. (1) Hohman *et al.* 1992, (2) Savard *et al.* 2011, (3) Viain *unpublished data*, (4) Rail & Savard 2003, (5) O’Connor 2008, (6) Flint *et al.* 2000, (7) Frimer 1994, (8) Adams, Robertson & Jones 2000, (9) Robertson *et al.* 1997, (10) Van De Wetering & Cooke 2000, (11) Hogan, Esler & Thompson 2013, (12) Iverson & Esler 2007, (13) Craik 2009, (14) Petersen, McCaffery & Flint 2003, (15) Palmer 1978, (16) Evers 2004, (17) Stout & Cooke 2003, (18) Pyle 2008, (19) Jehl 1988, (20) Otto 1985, (21) Peery *et al.* 2008, (22) Thompson *et al.* 1998, (23) Pyle 2009, (24) Harris & Yule 1977, (25) Harris & Wanless 2011, (26) Harris & Elkins 2013 and (27) Howell 2002.

Although, photoperiod changes are entirely predictable both within and between years, unpredictable changes in habitat and environment can still occur (see Caro *et al.* 2013 for a review). For instance, our results showed inter-annual variability in the pattern of SST (2005 being the most different, Fig. 4.1c). Thus, to respond appropriately to short-term environmental variations, secondary non-photoperiodic cues such as ambient temperature, food supply, rainfall, snow cover etc. can be used to help birds “fine-tune” their life cycle events (Gwinner 1990; Gwinner 1996; Leitner, Van't Hof & Gahr 2003; Dawson 2008; Visser, Holleman & Caro 2009; Visser *et al.* 2010). More recently, Danner *et al.* (2015) showed that food availability is a cue for moult initiation in a small passerine suggesting it may act secondarily to photostimulation. Eiders are molluscivore birds that feed preferentially on blue mussel (*Mytilus edulis*), a benthic prey characterised by large biomasses that decrease slowly over few years (Larsen & Guillemette 2000). This suggests that food supply may not be an appropriate secondary non-photoperiodic cue for the moult initiation in eiders. Dawson (2005) showed that both male and female Common Starling (*Sturnus vulgaris*) exposed to higher ambient temperatures started post-nuptial significantly earlier despite the overwhelming importance that photoperiod has in that species. A similar observation was made for breeding Great Tits (*Parus major*, Visser, Holleman & Caro 2009). Therefore, we suggest that water temperature could act as a non-photoc secondary cue for the structure of the annual cycle of aquatic birds, enabling individuals to better adjust their timing with SST. Birds' response to cold exposure is both physiologically and behaviourally determined (Bruijn & Romero 2011). A simple mechanism could be the direct effect of water temperature as perceived by an individual bird. As mentioned above, we expected HR and resting metabolic rate to increase when the water is below the lower critical temperature. In addition, the legs of birds act as a very efficient heat exchanger, a mechanism that is tightly connected to water temperature in aquatic birds (Steen & Steen 1965; Kilgore & Schmidt-Nielsen 1975).

Therefore, we suggest that one area of future research should be the interaction of endogenous versus environmental cues. In our study, 2005 was an atypical year for SST, with an earlier peak of warm SST and with SST above 15 °C for a longer time interval (Fig. 4.1). Changes in the pattern of SST could occur more frequently in the context of global warming. Thus, some questions must be considered for future research. How fast aquatic birds will adjust the timing of moult with the rapid changes of temperature caused by global warming? Do aquatic birds will modify their moult migration in a way to reach other, more appropriate, areas?

To conclude, our results shift the emphasis from the largely dominant topic related to the timing of breeding and underline the importance of studying other events of the life cycle of birds in the context of global warming. We have shown for the first time the existence of a tight synchronisation between an aquatic endotherm and SST, although a large variation in the level of matching was observed between individuals. Nevertheless, we proposed that such energy savings may have been important in the evolution of a synchronous wing moult strategy of diving birds, which was supported by a literature search. We also proposed that photoperiod was the main cue governing such a high level of matching, complemented by water temperature as a second (flexible) exogenous cue, although the interaction between the two deserves further research, which would allow a better level of prediction when assessing susceptibility of a species to climate change.

4.7 Acknowledgements

We thank Dr. Annette Flagstad from Royal Veterinary School of Denmark for performing the surgeries on the experimental birds and Torben Anderson and Ina Jørgensen for lending a very convenient surgery room. We thank Yves Rigou and Peter Lyngs for their invaluable help in the field. We also thank Jean-Marc

Grandbois, who designed the computer software used in this study, and David Pelletier, who performed the analysis on flight behaviour. We gratefully thank Dan Esler, Piero Calosi and Steven Portugal for their constructive comments on an earlier version of the manuscript. A.V. was partly financed during that project through an Environment Canada funding contribution. This study was conducted in collaboration with the National Environmental Research Institute of Denmark and was funded through the Canadian Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) discovery and equipment grants to M. G.

4.8 Data Accessibility

All data associated with this study are included in the paper, in supporting information or deposited in the Dryad Digital Repository.

APPENDIX A

COMPARISON OF SEA SURFACE TEMPERATURES OF BALTIC, KATTEGAT AND WADDEN SEAS

As previously indicated in the materials and methods section, it was not possible to estimate exactly where their moulting quarters were located for 7 out of the 23 females. So, our purpose was to test whether we could consider the pattern of Sea Surface Temperature (SST) variability to be similar when the three seas (Baltic Sea, Kattegat Sea and Wadden Sea) are compared. Graphically, the SST variability pattern of these three areas appears to be very similar (Fig. S2). Nevertheless, we quantified the pairwise Pearson correlation coefficient between two seas in turn for the period between July 1st to October 15th. The correlation coefficients observed were highly significant and close to unity in many cases (Table S1). However, for year 2005, the coefficient is < 0.90 . When using a decadal SST average the correlation coefficient ranged from a minimum of 0.94 (Wadden/Kattegat) to a maximum of 0.99 (Baltic/Wadden).

In addition, we calculated the amplitude of the SST difference between two seas by subtracting each value of SST of the first area from the corresponding value of SST of the second area to obtain a delta. We repeated this method over the moulting period for each year (2003-05) and over the decadal year period (2001-11). The average observed differences were very close to zero in most pairwise comparisons (Table S1). Moreover, a two-way ANOVA performed on this set of delta SST, with “years” and “areas” as factors, led us to conclude that “areas” had no significant effect on the variation of SST ($F_{2, 180} = 2.550$, $P = 0.081$). However, the factor

“years” had a significant effect on delta SST ($F_{3, 180} = 3.141$, $P = 0.027$), but we found no significant effect of interactions ($F_{6, 180} = 0.279$, $P = 0.946$). Thus, given the results above, we considered the patterns of SST variability and amplitude of the Baltic Sea, Kattegat Sea and Wadden Sea to be similar.

Finally, Figure 4.1 shows the mean SST patterns for each year of our study (2003-05). Thus, in 2003 and 2004, a peak SST, exceeding 20 °C, appeared between the end of July and the beginning of August and then decreased steadily. In 2005, a peak of SST was observed one month earlier (at the beginning of July) and did not exceed 20 °C, compared to 2003 and 2004. Unlike in 2003 and 2004, the peak of SST observed in 2005 was followed by a relative constant level of temperature of approximately 17 °C until September (Fig. 4.1c). For all years studied, the time required for SST to rise by 1 °C and reach peak SST was 6.8 ± 2.4 days on average, whereas 7.7 ± 4.0 days were required to decrease the SST of 1 °C once the maximal SST was reached.

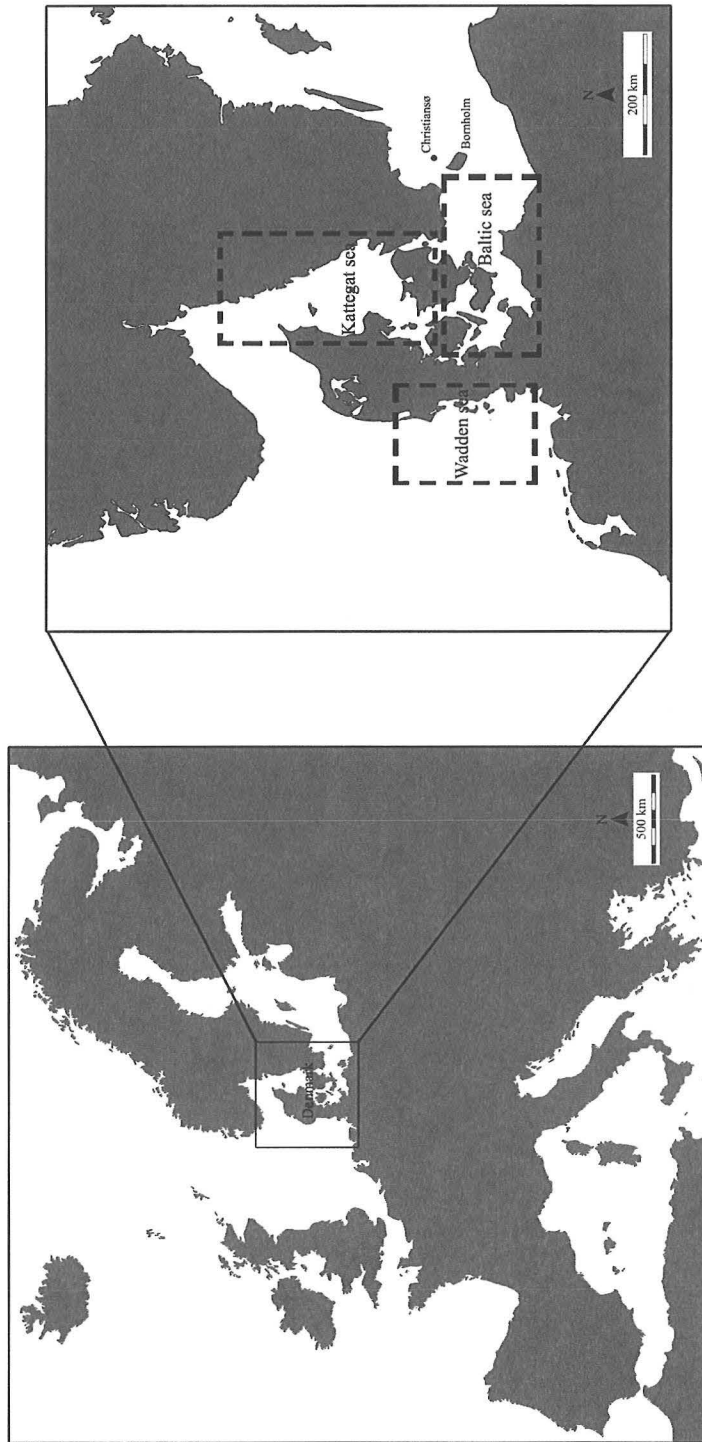


Figure S.1 Map of the moulting quarters and the breeding origin of the 26 instrumented female Common Eiders (*S. m. mollissima*, L.).

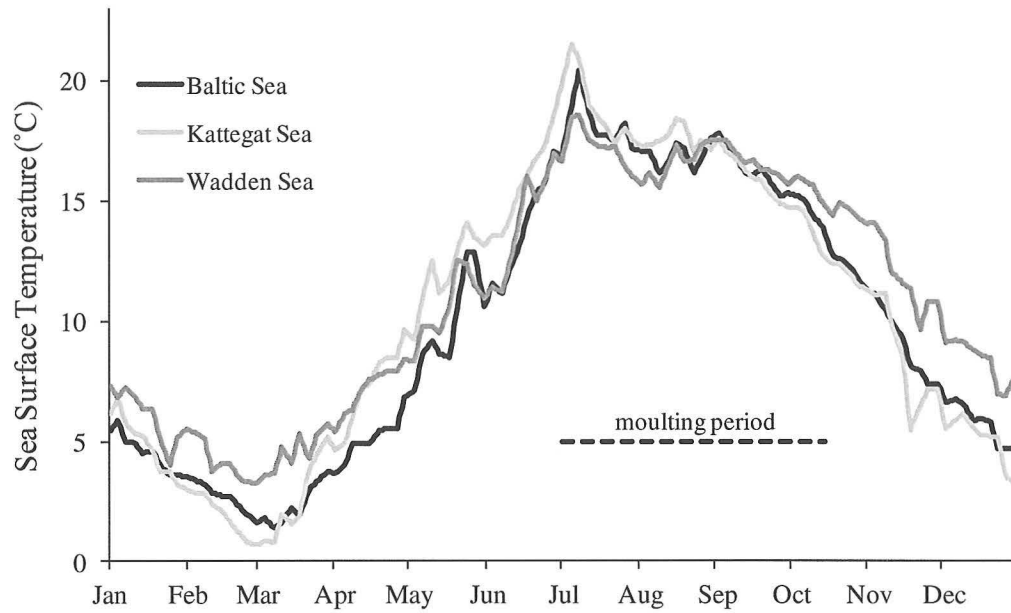


Figure S.2 An example of the temporal variability pattern of the Baltic, Kattegat and Wadden Seas for the year 2005. Dotted line represents the period corresponding to the range of moult occurrence (July 1st to October 15th).

Table S.1 Pearson correlation coefficient between sea surface temperatures (SST in °C) of Baltic, Wadden and Kattegat Seas for each year (2003-05) and over the decadal year period (2001-11).

Pearson correlation	Moulting period		
	Baltic/Kattegat	Baltic/Wadden	Kattegat/Wadden
<i>SST 2003</i>	0.97**	0.97**	0.96**
<i>SST 2004</i>	0.98**	0.99**	0.98**
<i>SST 2005</i>	0.95**	0.89**	0.85**
<i>over 10 years</i>	0.99**	0.96**	0.94**
Mean Delta			
<i>SST 2003</i>	-0.47	-0.77	-0.09
<i>SST 2004</i>	-0.43	-0.03	-0.16
<i>SST 2005</i>	-0.22	0.04	0.26
<i>over 10 years</i>	-0.24	-0.23	-0.04

**** highly significant $p < 0.0001$**

4.9 References

- Adams, P. A., Robertson, G. J., & Jones, I. L. (2000). Time-activity budgets of Harlequin ducks molting in the Gannet Islands, Labrador. *The Condor*, *102*(3), 703-708.
- Barnagaud, J. Y., Devictor, V., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Le Viol, I., & Archaux, F. (2012). Relating Habitat and Climatic Niches in Birds. *PLoS ONE*, *7*(3), e32819. doi:10.1371/journal.pone.0032819.
- Berthold, P. (1996). *Control of bird migration*. London: Chapman & Hall.
- Bevan, R. M., Boyd, I. L., Butler, P. J., Reid, K., Woakes, A. J., & Croxall, J. P. (1997). Heart rates and abdominal temperatures of free-ranging south georgian shags, *Phalacrocorax georgianus*. *Journal of Experimental Biology*, *200*, 661-675.
- Bevan, R. M., & Butler, P. J. (1992). The effects of temperature on the oxygen consumption, heart rate and deep body temperature during diving in the tufted duck *Aythya fuligula*. *Journal of Experimental Biology*, *163*, 139-151.
- Bradley, E. (1982). *The Jackknife, the Bootstrap and other resampling plans*. Philadelphia, Pennsylvania, USA: Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM).
- Bruijn, R., & Romero, L. M. (2011). Behavioral and physiological responses of wild-caught European starlings (*Sturnus vulgaris*) to a minor, rapid change in ambient temperature. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, *160*, 260-266.
- Buttemer, W. A., Nicol, S. C., & Sharman, A. (2003). Thermoenergetics of pre-moulting and moulting kookaburras (*Dacelo novaeguineae*): they're laughing. *Journal of Comparative Physiology B*, *173*, 223-230.

- Caro, S. P., Schaper, S. V., Hut, R. A., Ball, G. F., & Visser, M. E. (2013). The case of the missing mechanism: How does temperature influence seasonal timing in endotherms? *PLoS Biology*, *11*(4), e1001517. doi:10.1371/journal.pbio.1001517.
- Chilgren, J. D., & deGraw, W. A. (1977). Some blood characteristics of white-crowned sparrows during molt. *The Auk*, *94*, 169-171.
- Christensen, T. K., & Bregnballe, T. (2011). Status of the Danish breeding population of Eiders *Somateria mollissima* 2010. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, *105*, 195-205.
- Coulson, J. C. (1984). The population dynamics of the eider duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis*, *126*, 525-543.
- Craik, S. R. (2009). *Habitat use by breeding and molting red-breasted mergansers in the Gulf of St. Lawrence*. (Doctoral dissertation, McGill University, Montreal, Canada). Retrieved from http://digitool.library.mcgill.ca/R/?func=dbin-jump-full&object_id=86605&local_base=GEN01-MCG02.
- Czapulak, A. (2002). Timing of primary molt in breeding Mute Swans. *Waterbirds*, *25*, 258-267.
- Danner, R.M., Greenberg, R.S., Danner, J.E., & Walters, J.R. (2015) Winter food limits timing of pre-alternate moult in a short-distance migratory bird. *Functional Ecology*, *29*, 259-267.
- Dawson, A. (2005). The effect of temperature on photoperiodically regulated gonadal maturation, regression and moult in starlings – potential consequences of climate change. *Functional Ecology*, *19*(6), 995-1000.

- Dawson, A. (2008). Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 1621-1633. doi:10.1098/rstb.2007.0004.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., & Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms*, 16, 365-380. doi:10.1177/074873001129002079.
- Day, R. H., Rose, J. R., Prichard, A. K., Blaha, R. J., & Cooper, B. A. (2004). Environmental effects on the fall migration of eiders at Barrow, Alaska. *Marine Ornithology*, 32, 13-24.
- Dietz, M. W., Daan, S., & Masman, D. (1992). Energy requirements for molt in the Kestrel *Falco tinnunculus*. *Physiological Zoology*, 65(6), 1217-1235.
- Dolnik, V. R., & Gavrilov, V. M. (1979). Bioenergetics of molt in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *The Auk*, 96(2), 253-264.
- Durant, J. M., Hjermmann, D. Ø., Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33, 271-283.
- Enstipp, M. R., Grémillet, D., & Jones, D. J. (2005). The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetic of a diving endotherm, the double-crested cormorant *Phalacrocorax auritus*. *Journal of Experimental Biology*, 209, 845-859.
- Evers, D. C. (2004). *Status assessment and conservation plan for the Common Loon (Gavia immer) in North America*. Hadley, MA: Fish and Wildlife Service. Retrived from http://www.fws.gov/alaska/mbsp/mbm/loons/pdf/Common_Loon_Status_Assessment.pdf.

- Flint, P. L., Petersen, M. R., Dau, C. P., Hines, J. E., & Nichols, J. D. (2000). Annual survival and site fidelity of Steller's Eiders molting along the Alaska Peninsula. *Journal of Wildlife Management*, *64*, 261-268.
- Frimer, O. (1994). Autumn arrival and moult in King eiders (*Somateria spectabilis*) at Disko, West Greenland. *Arctic*, *47*(2), 137-141.
- Gabrielsen, G. W., Mehlum, F., Karlsen, H. E., Andresen, O., & Parker, H. (1991). Energy cost during incubation and thermoregulation in the female common eider *Somateria mollissima*. *Norsk Polarinstitut Skrifter*, *195*, 51-62.
- Gienapp, P., Leimu, R., & Merilä, J. (2007). Responses to climate change in avian migration time-microevolution versus phenotypic plasticity. *Climate Research*, *35*, 25-35.
- Good, P. (2006). *Resampling Methods - A Practical Guide to Data Analysis* (3rd. ed.). New York, USA: Birkhäuser.
- Gordo, O. (2007). Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research*, *35*, 37-58.
- Green, R. E., Collingham, Y. C., Willis, S. G., Gregory, R. D., Smith, K. W., & Huntley, B. (2008). Performance of climate envelope models in retrodicting recent changes in bird population size from observed climatic change. *Biology Letters*, *4*(5), 599-602.
- Grémillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y., & Wanless, W. (2005). Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology*, *36*, 57-63.
- Grémillet, D., Tuschy, I., & Kierspel, M. (1998). Body temperature and insulation in diving great cormorants and European shags. *Functional Ecology*, *12*, 386-394.

- Guillemette, M., & Butler, P. J. (2012). Seasonal variation in energy expenditure is not related to activity level or water temperature in a large diving bird. *Journal of Experimental Biology*, 215, 3161-3168. doi:10.1242/jeb.061119.
- Guillemette, M., Pelletier, D., Grandbois, J. M., & Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88, 2936-2945.
- Guillemette, M., Richman, S. E., Portugal, S. J., & Butler, P. J. (2012). Behavioural compensation reduces energy expenditure during migration hyperphagia in a large bird. *Functional Ecology*, 26(4), 876-883. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.01993.x.
- Guillemette, M., Woakes, A. J., Flagstad, A., & Butler, P. J. (2002). Effects of data-loggers implanted for a full year in female common eiders. *The Condor*, 104(2), 448-452.
- Gwinner, E. (1990). *Bird migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- Gwinner, E. (1996). Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138, 47-63.
- Harris, M. P., & Elkins, N. (2013). An unprecedented wreck of Puffins in eastern Scotland in March and April 2013. *Scottish Birds*, 32, 157-159.
- Harris, M. P., & Wanless, S. (2011). *The Puffin*. London, UK: T. and A. D. Poyser.
- Harris, M. P., & Yule, R. F. (1977). The moult of the Puffin *Fratercula arctica*. *Ibis*, 119, 535-540.

- Hawkins, P. A. J., Butler, P. J., Woakes, A. J., & Speakman, J. R. (2000). Estimation of the rate of oxygen consumption of the common eider duck *Somateria mollissima*, with some measurements of heart rate during voluntary dives. *Journal of Experimental Biology*, 203(18), 2819-2832.
- Hogan, D., Esler, D., & Thompson, J. E. (2013). Duration and Phenology of Remigial Molt of Barrow's Goldeneye. *The Condor*, 115(4), 762-768.
- Hohman, W. L., Ankney, C. D., & Gordon, D. H. (1992). Ecology and management of postbreeding waterfowl. In B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (pp. 128-189). Minneapolis, USA: University of Minnesota Press.
- Howell, M. D. (2002). *Molt dynamics of male long-tailed ducks on the Beaufort Sea*. (Unpublished master's thesis), Auburn University, Auburn, Alabama.
- Humphreys, E. M., Wanless, S., & Bryant, D. B. (2007). Elevated metabolic costs while resting on water in a surface feeder: the Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 149(1), 106-111.
- Hurlbert, A. H., & Liang, Z. (2012). Spatiotemporal Variation in Avian Migration Phenology: Citizen Science Reveals Effects of Climate Change. *PLoS ONE*, 7(2), e31662. doi:10.1371/journal.pone.0031662.
- Iverson, S. A., & Esler, D. (2007). Survival of female harlequin ducks during wing molt. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1220-1224. doi:10.2193/2006-433.
- Jehl, J. R. Jr. (1988). Biology of the Eared Grebe and Wilson's Phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. *Studies in Avian Biology*, 12, 1-74.

- Jenni, L., & Kéry, M. (2003). Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 1467-1471.
- Jenssen, B. M., Ekker, M., & Bech, C. (1989). Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders *Somateria mollissima* in air and water. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 669-673.
- Jiguet, F., Gadot, A. S., Juliard, R., Newson, S. E., & Couvet, D. (2007). Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, 13, 1672-1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x.
- Kerby, J. T., Wilmers, C. C., & Post, E. (2012). Climate change, phenology and the nature of consumer–resource interactions: advancing the match/mismatch hypothesis. In T. Ohgushi, O. J. Schmitz, & R. D. Holt (Eds.), *Trait-Mediated Indirect Interactions: Ecological and Evolutionary Perspectives* (pp. 508-525). New York, New York, USA: Cambridge University Press.
- Kilgore, D. L., & Schmidt-Nielsen, K. (1975). Heat loss from ducks' feet immersed in cold water. *The Condor*, 77, 475-517.
- King, J. R. (1981). Energetics of avian molt. *Proceedings International Ornithological Congress*, 17, 312-317.
- Larsen, J.K., & Guillemette, M. (2000) Influence of annual variation in food supply on abundance of wintering common eiders *Somateria mollissima*. *Marine Ecology: Progress Series*, 201, 301-309.
- Legendre, P. (2011). lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-1/r1794. Retrieved from <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>.

- Lehikoinen, A., & Jaatinen, K. (2012). Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *Journal of Ornithology*, *153*(2), 563-570. doi:10.1007/s10336-011-0777-z.
- Lehikoinen, E., Sparks, T. H., & Zalakevicius, M. (2004). Arrival and departure dates. *Advances in Ecological Research*, *35*, 1-31.
- Leitner, S., Van't Hof, T. J., & Gahr, M. (2003). Flexible reproduction in wild canaries is independent of photoperiod. *General and Comparative Endocrinology*, *130*(2), 102-108. doi:10.1016/S0016-6480(02)00574-9.
- Lustick, S. (1970). Energy requirement of molt in cowbirds. *The Auk*, *87*, 742-746.
- Lyngs, P. (1992). Ynglefuglene på Græsholmen 1925-90. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, *86*, 1-93.
- Lyngs, P. (2000). Status of the Danish breeding population of Eiders *Somateria mollissima* 1988-1993. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, *94*, 12-18.
- Monahan, W. B. (2009). A Mechanistic niche model for measuring species' distributional responses to seasonal temperature gradients. *PLoS ONE*, *4*(11), e7921. doi:10.1371/journal.pone.0007921.
- Monahan, W. B., & Tingley, M. W. (2012). Niche tracking and rapid establishment of distributional equilibrium in the house sparrow show potential responsiveness of species to climate change. *PLoS ONE*, *7*(7), e42097. doi:10.1371/journal.pone.0042097.
- Murphy, M. E. (1996). Energetics and nutrition of molt. In C. Carey (Ed.), *Avian energetics and nutritional ecology* (pp. 158-198). New York, New York, USA: Chapman and Hall.

- Murphy, M. E., & King, J. R. (1992). Energy and nutrient use during moult by white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23(3), 304-313.
- Newton, I. (1968). The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. *The Condor*, 77(4), 323-332.
- O'Connor, M. (2008). *Surf scoter (Melanitta perspicillata) ecology on spring staging grounds and during the flightless period*. (Doctoral dissertation). McGill University, Montreal, Canada. Retrieved from http://digitool.library.mcgill.ca/R/?func=dbin-jump-full&object_id=112548&local_base=GEN01-MCG02.
- Otto, J. E. (1985). Wing molt by nesting Pied-billed Grebe. *Wilson Bulletin*, 97(2), 239-240.
- Palmer, R. S. (1978). *Handbook of North American birds, Loons through flamingos* (3rd. ed., vol. 1). New Haven, Connecticut, USA: Yale University Press.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-69. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
- Peery, M. Z., Henkel, L. A., Newman, S. H., Becker, B. H., Harvey, J. T., Thompson, C. W., & Beissinger, S. R. (2008). Effects of rapid flight-feather molt on postbreeding dispersal in a pursuit-diving seabird. *The Auk*, 125, 13-123.
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J. M., & Butler, P. J. (2007). It is time to move: linking flight and foraging behaviour in a diving bird. *Biology Letters*, 3(4), 357-359. doi:10.1098/rsbl.2007.0088.

- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J. M., & Buttlar, P. J. (2008). To fly or not to fly: high light costs in a large sea duck do not imply an expensive lifestyle. *Proceedings of the Royal Society B*, 275(1647), 2117-2124. doi:10.1098/rspb.2008.0422.
- Petersen, M. R., McCaffery, B. J., & Flint, P. L. (2003). Post-breeding distribution of Long-tailed Ducks *Clangula Hyemalis* from the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildfowl*, 54, 103-113.
- Piersma, T., Cadée, N., and Daan, S. (1995). Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long-distance migrant shorebird, the knot (*Calidris canutus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 165, 37-45.
- Portugal, S. J., Green, J. A., & Butler, P. J. (2007). Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *Journal of Experimental Biology*, 210, 1391-1397.
- Pyle, P. (2008). *Identification guide to North American birds part II*. Point Reyes Station, California, USA: Slate Creek Press.
- Pyle, P. (2009). Age determination and molt strategies in North American alcids. *Marine Ornithology*, 37, 219-226.
- Rail, J.-F., & Savard, J.-P. L. (2003). *Identification des aires de mue et de repos au printemps des macreuses (Melanittan sp.) et de l'Eider à duvet (Somateria mollissima) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent* (406). Québec : Service canadien de la faune.
- Rigou, Y., & Guillemette, M. (2010). Foraging effort and pre-laying strategy in breeding common eiders. *Waterbirds*, 33(3), 314-322. doi:10.1675/063.033.0307.
- Robertson, G. J., Cooke, F., Goudie, R. L., & Boyd, W. S. (1997). The timing of arrival and moult chronology of harlequin ducks. *Wildfowl*, 48, 147-155.

- Root, T. L., MacMynowski, D. P., Mastrandrea, M. D., & Schneider, S. H. (2005). Human-modified temperatures induce species changes: Joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(21), 7465-7469. doi:10.1073/pnas.0502286102.
- Savard, J.-P. L., Lesage, L., Gilliland, S. G., Gilchrist, G., & Giroux, J.-F. (2011). Molting, staging and wintering locations of common eiders breeding in the Gyrfalcon Archipelago, Ungava Bay. *Arctic*, 64, 97-206.
- Schieltz, P. C., & Murphy, M. E. (1997). The contribution of insulation changes to the energy cost of avian molt. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 396-400.
- Siikamaki, P., Hovi, M., & Ratti, O. (1994). A trade off between current reproduction and moult in the Pied flycatcher: an experiment. *Functional Ecology*, 8, 587-593.
- Steen, I., & Steen, J. B. (1965). The importance of the legs in the thermoregulation of birds. *Acta Physiologica Scandinavica*, 63, 285-291.
- Stout, B. E., & Cooke, F. (2003). Timing and location of wing molt in Horned, Red-necked, and Western Grebes in North America. *Waterbirds*, 26, 88-93.
- Stutchbury, B. J. M., Gow, E. A., Done, T., MacPherson, M., Fox, J. W., & Afanasyev, V. (2011). Effects of post-breeding moult and energetic condition on timing of songbird migration into the tropics. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 131-137.
- Thompson, C. W., Wilson, M. L., Melvin, E. F., & Pierce, J. D. (1998). An unusual sequence of flight-feather molt in Common Murres and its evolutionary implications. *The Auk*, 115, 653-669.

- Tingley, M. W., Monahan, W. B., Beissinger, S. R., & Moritz, C. (2009). Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19637-19643.
- Tucker, V. A. (1991). The effect of molting on the gliding performance of a Harris' hawk *Parabuteo unicinctus*. *The Auk*, 108(1), 108-113.
- Van De Wetering, D., & Cooke, F. (2000). Body weight and feather growth of male Barrow's goldeneye during wing molt. *The Condor*, 102(1), 228-231.
- Viaian, A., Savard, J. P. L., Gilliland, S., Perry, M. C., & Guillemette, M. (2014). Do seabirds minimise the flightless period? : inter- and intra-specific comparisons of remigial moult. *PloS ONE* 9(9): e107929. doi:10.1371/journal.pone.0107929
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B*, 272(1581), 2561-2569. doi:10.1098/rspb.2005.3356.
- Visser, M. E., Caro, S. P., van Oers, K., Schaper, S. V., & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3113-3127. doi:10.1098/rstb.2010.0111.
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2323-2331. doi:10.1098/rspb.2009.0213.
- Walsberg, G. E. (1983). Avian ecological energetics. In D. S. Farner, J. R. King, & K. C. Parkes (Eds.), *Avian biology* (vol. 7, pp. 161-220). New York, New York, USA: Academic Press.

White, F. M. (1984). *Heat transfer* (3rd ed.). Reading, Massachusetts, USA: Addison-Wesley.

White, C. R., Cassey, P., Schimpf, N. G., Halsey, L. G., Green, J. A., & Portugal, S. J. (2013). Implantation reduces the negative effects of bio-logging devices on birds. *The Journal of Experimental Biology*, *216*, 537-542. doi:10.1242/jeb.076554.

Wormworth, J., & Şekercioğlu C. H. (2011). *Winged sentinels: Birds and climate change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9781139150026.

CHAPITRE V

DOES WATER TEMPERATURE AFFECT THE TIMING AND DURATION OF REMIGIAL MOULT IN SEADUCKS? AN EXPERIMENTAL APPROACH.

Anouck Viain¹, Magella Guillemette¹

¹ Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski

5.1 Résumé

L'effet de la température de l'eau sur la biologie de mue d'oiseaux aquatiques a rarement été étudié. Nous avons émis l'hypothèse que les oiseaux d'eau qui muent en eau chaude économisaient de l'énergie par rapport à ceux muant en eau froide en raison d'un coût de thermorégulation plus faible. Ainsi, avec cette hypothèse, nous avons testé les prévisions qu'un niveau plus élevé de réserves corporelles, une vitesse de croissance des plumes plus rapide et un début de mue des rémiges plus précoce seraient observés chez les oiseaux muant en eau chaude par rapport aux individus exposés en eau froide. Dans cette étude, nous avons utilisé comme espèce modèle l'Eider à duvet (*Somateria mollissima dresseri*), un canard de mer de grande taille qui, dans la nature, passe plus de 95% de son temps sur l'eau. Pendant la période de mue, des oiseaux captifs ont été expérimentalement exposés à des températures d'eau chaude (18 °C) et d'eau froide (8 °C). Contrairement à nos prévisions, nous avons trouvé des taux de croissance des plumes similaires pour les deux traitements thermiques. De plus, les eiders exposés à la température d'eau chaude présentaient une masse corporelle plus faible et un délai d'environ 7 jours dans l'initialisation de la mue des rémiges comparativement à ceux exposés à la température d'eau froide. Nos données suggèrent que les variations de masse corporelle interagissent avec la phénologie de la mue d'une manière inattendue, probablement par un contrôle de l'occurrence de la mue des rémiges suite à une réponse hormonale en cascade. Cette étude souligne l'importance d'améliorer nos connaissances sur les effets de la température de l'eau sur la mue des rémiges pour affiner notre compréhension des effets potentiels d'un réchauffement climatique sur la vie des oiseaux marins.

5.2 Abstract

The effect of water temperature on the biology of moulting in aquatic birds has rarely been studied. We hypothesized that aquatic birds moulting in warm water saved energy comparatively with those moulting in cold water due to the lower thermoregulation cost. Thus, under this hypothesis we tested the predictions that a higher level of body reserves, a faster feather growth rate and an earlier start of remigial moult will be observed in moulting birds in warm water compared with individuals exposed to cold water temperature. In this study, we used Common Eiders (*Somateria mollissima dresseri*), a large seaduck as a model species that spends more than 95% of its time on the water in the wild. During the moulting period, captive individuals were experimentally exposed to warm (18 °C) and cold water (8 °C) temperatures. In contrast to our predictions, we found a similar feather growth rate for the two water temperature treatments. Moreover, eiders exposed to warm water temperature had a lower body mass and showed a delayed onset of remigial moult of approximately 7 days compared with those exposed to cold water. Our data suggest that body mass variations interact with the timing of moult in unexpected ways, probably by controlling the occurrence of wing moult through a hormonal cascade. This study emphasises the importance of improving our knowledge on the effects of water temperature on remigial moult to increase our understanding of potential effects of global warming on the life of seabirds.

5.3 Introduction

The timing of major events in birds' annual cycle, such as reproduction and migration events has recently been the subject of several studies, especially in the context of global warming. The timing of moult is an important factor that may apparently affect the body condition of birds as well as their future survival (Barshep *et al.*, 2013; Dawson *et al.*, 2000). The postnuptial moult usually follows the breeding season and occurs before migration to overwintering grounds, requiring birds to moult within a restricted time period. Many living organisms adjust their activities and physiological functions in relation to photoperiod as a reliable cue to anticipate the timing of seasonal events. Indeed, photoperiod is used to initiate various physiological functions that trigger, for instance, migration, reproduction and the moult of birds (Berthold, 1996; Farner & Follet, 1966; Gwinner, 1996). In addition to endogenously determined annual cycles of birds, several studies have shown that birds can use secondary non-photoperiodic cues, such as ambient air temperature, food supply, and rainfall, among others, to "fine tune" their life cycle events with environmental variations (Dawson, 2008; Gwinner, 1990; 1996; Leitner *et al.*, 2003; Visser *et al.*, 2009; 2010). Air temperature variations can be high and may have physiological consequences for moulting birds. Avian moult is associated with the disruption of body plumage, and for several species of birds, a higher conductance was observed during this period (Buttemer *et al.*, 2003; Dietz *et al.*, 1992; Dolnik & Gavrilov, 1979; Lustick, 1970; Piersma *et al.*, 1995; Schieltz & Murphy, 1997; Thompson & Boag, 1976). This effect is exacerbated in the aquatic environment because water has a 23-fold higher thermal conductance, a 4-fold higher specific heat capacity, and a higher viscosity/density compared with air (White, 1984). Consequently, the moult of aquatic birds may represent an important window for heat loss via water conduction and convection.

Feathers are inert integuments that have three main functions: body insulation, flight ability, and visual communication (Ginn & Melville, 1983; Hohman *et al.*, 1992). During the year, feathers are damaged by mechanical abrasion induced by flight, reproduction, and foraging activities (Weber *et al.*, 2005) and are degraded by photochemical process or by parasitic and bacterial infections (Bergman, 1982; Burt & Ichida, 1999; Figuerolaa *et al.*, 2003). Thus, the maintenance of plumage integrity via the moult process is essential and is one of the crucial events in the annual cycle of birds, by which they replace worn feathers with new ones. During the postnuptial moult, seabirds moult their body plumage especially their belly part throughout the period of flightlessness as for instance for Red-breasted Mergansers (*Mergus serrator*) and Common Eiders (*Somateria mollissima*) (Craik *et al.* 2009; A. Viain, *pers. obs.*). Moreover, the synthesis of feathers entails widespread metabolic adjustments, requires a nutrient supply, and increases vascularization (Chilgren & deGraw, 1977; Dolnik & Gavrilov, 1979; King, 1981; Kuenzel, 2003; Murphy & King, 1992; Murphy, 1996; Newton, 1968; Schieltz & Murphy, 1997; Walsberg, 1983). For these reasons, moult is energetically costly especially in simultaneous moults such as waterfowl species (Guillemette *et al.*, 2007; Portugal *et al.*, 2007), which become flightless for several weeks (Hohman *et al.*, 1992; Pyle, 2008; Viain *et al.*, 2014).

The length of the flightless period depends on the number of simultaneously growing feathers (moult intensity), the relative length of the feathers when the birds regain their flight ability, and the feather growth rate. Some investigations in birds with a sequential moult have shown their abilities to modulate the length of the moult period at the individual level, for instance, by increasing the feather growth rate (Dawson, 2004; 2005; Hall & Fransson, 2000).

Recently, Dawson (2005) and Visser *et al.* (2011) showed an earlier initiation of post-nuptial moult at high temperatures for the Common Starling (*Sturnus vulgaris*) and the Great Tit (*Parus major*), respectively. Barshep *et al.* (2013) obtained similar results in male Curlew Sandpipers (*Calidris ferruginea*), but in which females started moult earlier in years when the temperature in July was low. Most waterfowl species undergo remigial moult during summer or early autumn, coinciding with warm water temperatures (Viain & Guillemette, *chapitre IV*). In a previous study, Guillemette and Butler (2012) postulated that it was energetically advantageous to synchronise the remigial moult with warm water, and later, Viain and Guillemette (*chapitre IV*) observed a high level of synchronism between the water temperature and the onset of remigial moult in wild Common Eiders (*S. m. mollissima*). A possible implication for these observations is that the timing of moult may influence condition and quality of feathers and future survival of birds. We used an experimental approach on a captive seaduck species (Common Eiders, *S. m. dresseri*) maintained in a controlled environment with different water temperatures, to test the predictions that water temperature influences: 1 – body mass, 2 – the feather growth rates and the duration of moult and 3 – the timing of moult. We investigate the energy-saving strategy hypothesis, which predicts that the energy saved by lower thermoregulation costs in warm water will lead moulting individuals to have higher body reserves, a higher feather growth rate and an earlier onset of remigial moult.

5.4 Materials and methods

5.4.1 Care of captive seaducks

During 2010-11, eggs of Common Eiders (*S. m. dresseri*) were collected at Pointe-Métis in Quebec, Canada, from a breeding colony with the appropriate permit from Environment Canada (Permit Number: SC-24). Eider ducklings (10 males and 7

females) were reared and imprinted on the experimenter for ease of handling. During the first 2.5 months, up to 10 hours per day were spent with ducklings training them to climb on a digital scale with a platform (Ohaus 5000 series T51P) and to be measured and manipulated. Ducklings were fed with Mazuri Waterfowl Starter Diet (#5641; 20% protein, 3.0% fat, 6.5% fibre) and then they were gradually accustomed to a diet of two parts Mazuri Sea duck Diet (#5681; 21.5% protein, 5.0% fat, 4.5% fibre) to one part Mazuri Waterfowl Maintenance (#5642; 14.0% protein, 3.0% fat, 5.0% fibre) *ad libitum* on a daily basis. Eiders were housed at Rimouski in an indoor enclosure, 6.7 x 3.7 m in area, with a natural photoperiod and containing a 6.0 x 1.7 m pool with continuously flowing fresh water 0.4 m deep. Under these conditions, the eiders maintained seasonal cycles of moult in synchrony with those of free-living individuals (A. Viain, *pers. obs.*). All bird manipulations were approved by the animal care committee of the Université du Québec à Rimouski (CPA-44-11-96).

5.4.2 Experimental design

The experiment took place over 3 years (2011-13). Our aim was to test the hypothesis that the energy saved by lower thermoregulation costs in warm water is advantageous for moulting eiders. From the end of June, before the moulting period, the indoor enclosure was separated into two parts. During the study period, the ambient temperature and the hygrometry were recorded daily and the water temperature of the two swimming pools was recorded twice per day. The water temperature of the first swimming pool was maintained at 18 °C (ranging between 17.4 °C and 19.3 °C – the warm water treatment). The second part was maintained at 8 °C (ranging between 7.0 °C and 9.5 °C – the cold water treatment). The air temperature of both parts was mainly maintained under 19 °C (ranging between 10.0 °C and 19.6 °C) with an air conditioner, and the air humidity was at 74% on average (ranging between 65% and 95%). Previous studies of thermoregulation on Common Eiders indicated that the

lower critical temperature on air (LCT_{AIR}) for resting and winter acclimatised birds was $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($n = 7$; Jenssen *et al.*, 1989), while the LCT_{AIR} was higher in summer ($7\text{ }^{\circ}\text{C}$, $n = 12$ females; Gabrielsen *et al.*, 1991). Moreover, the lower oxygen consumption recorded in summer for eiders in air was found between 7 and $21\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Gabrielsen *et al.*, 1991). Consequently, the air temperatures used in our study ($10 - 19\text{ }^{\circ}\text{C}$) were most probably in the thermoneutral zone of moulting eiders. Jenssen *et al.* (1989) have evaluated at $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ the LCT for winter acclimatised birds floating on the water (LCT_{WATER}). No studies have evaluated the LCT_{WATER} for eiders floating on the water in summer. However, it is most likely that the LCT_{WATER} in summer might have a similar pattern of the LCT_{AIR} between the winter and the summer period and so that the LCT_{WATER} increases much over $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Even if the LCT_{WATER} in summer is not moved above $15\text{ }^{\circ}\text{C}$, in our experiment moulting birds exposed to cold water ($8\text{ }^{\circ}\text{C}$) were most probably under the LCT_{WATER} while birds exposed to warm water ($18\text{ }^{\circ}\text{C}$) were most probably in the thermoneutral zone or close to it. Consequently, here it was assumed that eiders exposed to cold water temperature lost more energy due to thermoregulation cost comparatively to birds exposed to warmer water temperature.

The eiders were separated into two groups; one was placed in the warm water treatment and the other in the cold water treatment. The following year, the treatments were reversed. Thus, eiders hatched in 2010 ($n = 10$, 5 males and 5 females) underwent two moults in cold water and one in warm water, and those hatched in 2011 ($n = 7$, 5 males and 2 females) moulted once in warm water and once in cold water. During the 3 years of experiment, 4 eiders died in winter (3 males and 1 female). Data from these 4 individuals were excluded from subsequent analyses ($n = 13$).

5.4.3 Body mass and feather measurements

During the moulting period, the shedding dates of the 9th primary (P9) and 1st secondary (S1) of each eider were noted as well as the emergence dates. Twice per week during feather growth, the lengths of P9 and S1 were measured with a Vernier caliper to the nearest 0.01 mm. The measurements were made with the primary and secondary flattened, from the rim of the follicle to the distal tip of the feather, with the measurements repeated three times for both feathers. For each measurement, the time was noted for modelling the feather growth. All birds were weighed weekly (± 0.1 g), and the handling of each bird took approximately 2 - 4 min during the measuring session.

5.4.4 Feather growth and flightlessness duration

We used the Gompertz model for modelling the feather growth of P9 and S1 and for each bird and each feather, we estimated A , μ and λ as defined by the following function:

$$y(t) = A \cdot \exp\left[-\exp\left(\frac{\mu \cdot \exp(1)}{A}(\lambda - t) + 1\right)\right]$$

where A represents the asymptotic value, which is an estimate of the maximum length of the feather; μ represents the maximum feather growth rate; and λ represents the lag-phase. We determined the growth rate of P9 and S1 between 5% and 90% of the final length of the feather by calculating the change in the feather length divided by the change in time. Finally, the flightlessness duration of each moulting eider was calculated by determining the time between the shedding day of the old P9 (on growth curves, corresponding to the value of 1.5% of the P9 final length) and the day when seabirds could fly again, estimated at 88% of the P9 final length of eiders. To

determine this percentage, the eiders were trained to fly and respond to the call to take-off from the experimenter (the value was determined with 19 eiders, including 9 females and 10 males aged between 1 and 3 years old; A. Viain, *unpublished data*).

5.4.5 Thermal conductance

The estimation of thermal wet conductance was calculated using equation [1] of Jenssen *et al.* (1989): $C_w = (H \times M) / ((T_b - T_a) \times A)$ where C_w is in $W \cdot m^{-2} \cdot C^{-1}$, H represents the metabolic heat production ($W \cdot kg^{-1}$), M is body weight (kg), T_b is body temperature ($^{\circ}C$) which was evaluated at $40.2^{\circ}C$ (Viain & Guillemette, *chapitre IV*), T_a is ambient air or water temperature ($^{\circ}C$) and A represents the surface area of plumage (m^2) and was estimated by using the following formula: $A = 0.097 \times M^{2/3}$. Jenssen *et al.* (1989), indicated that the lowest heat production (H) for winter acclimatised eiders floating on the water was found between 16 and $25^{\circ}C$ water temperature and was of $3.83 W \cdot kg^{-1}$. Previous studies have shown a higher conductance associated with the moult of birds (Buttemer *et al.*, 2003; Dietz *et al.*, 1992; Dolnik & Gavrillov, 1979; Lustick, 1970; Piersma *et al.*, 1995; Schieltz & Murphy, 1997; Thompson & Boag, 1976). Consequently, it was assumed in this study that the value $3.83 W \cdot kg^{-1}$ was the minimal metabolic heat production for moulting eiders exposed to $18^{\circ}C$ water temperature. Under the LCT_{WATER} , Jenssen *et al.* (1989) indicated that the heat production of winter acclimatised eider increased by following the equation $H (W \cdot kg^{-1}) = 5.48 - 0.09 T_w$ (T_w represents water temperature in $^{\circ}C$). Thus, in our experiment we assumed that the minimal metabolic heat production for moulting eiders floating on cold water ($8^{\circ}C$) was of $4.76 W \cdot kg^{-1}$.

5.4.6 Analyses of time-budgets

All activities were videotaped with a GoPro HERO3 throughout the flightless period. Surveys were designed to determine the percentage of time that birds spent in water and outside of water during this period for the two water temperatures (cold and warm). Birds were checked daily to assess moult stage and all eiders (males and females) were in wing moult during the videotaped sessions. Each sampling session was recorded between 0900-1600 hours GMT and every 5 min of the videotaped session the number of birds in water and outside of water was determined. Approximately 940 min and 1300 min of video were analysed respectively for the cold and the warm water temperatures.

5.4.7 Statistical analysis

Data were analysed using R (R, v.3.0.1. Development Core Team, 2013). To model feather growth, we used the R package “*grofit*” (v.1.1, Kahm *et al.*, 2010). To model the effect of treatment and sex on morphological and biometric variables, we performed linear mixed-effects models fitted with restricted maximum likelihood by using the R package “*lme4*” (v.1.1-7, Bates *et al.*, 2014) with the treatment (warm or cold water) and sex as the fixed effect and bird identity as the random effect. All variables were tested for homogeneity of variance and normality of distribution before proceeding with parametric tests. We used Mann-Whitney tests (U) to evaluate changes in the mean percentage of time that birds spent in water and outside of water during the flightless period in the two water temperatures (cold and warm). All *P*-values were considered significant at the $\alpha = 0.05$ level.

5.5 Results

5.5.1 Time-budget of birds and thermal conductance

Birds spent approximately 26% of their time in water and 74% outside of water whatever was the water temperature during flightless period (cold water: 27.5% and 72.5%; warm water: 24.2% and 75.8% respectively in water and outside of water; $U = 11, P = 0.188$).

Using the thermal wet conductance equation [1] given by Jenssen *et al.* (1989), the body temperature of moulting eiders of 40.2 °C (Viain & Guillemette, *chapitre IV*), together with the body mass of our eiders at the beginning of moult on cold and on warm water, we estimated that the minimal thermal conductance (C) were of 1.9 W.m⁻².°C⁻¹ and of 2.17 W.m⁻².°C⁻¹ respectively for individuals on cold and on warm water. Thus, the thermal conductance is 14% higher for individuals on warm water than individuals on cold water.

5.5.2 Effect of temperature on body mass

At the beginning of the experiment, there was no significant difference in body mass between the two treatment groups and between sexes (treatment: $F_{1, 19} = 0.555, P = 0.465$, sex: $F_{1, 11} = 4.262, P = 0.062$, interaction: $F_{1, 19} = 0.409, P = 0.530$, Fig. 5.1). One week before the start of remigial moult and at the P9 shedding date, eiders exposed to cold water were significantly heavier than those exposed to warm water for both sexes but markedly so in females (body mass one week before the start of remigial moult, treatment: $F_{1, 19} = 19.658, P < 0.001$; sex: $F_{1, 11} = 0.522, P = 0.485$; interaction: $F_{1, 19} = 6.007, P = 0.024$; beginning of remigial moult, treatment: $F_{1, 19} = 48.632, P < 0.001$; sex: $F_{1, 11} = 0.285, P = 0.604$; interaction: $F_{1, 19} = 13.340, P = 0.002$;

Fig. 5.1). In one month, females exposed to cold water gained a mean of 307 g (16% of their initial body mass) and those exposed to warm water gained only 158 g (9%). The gain in body mass for males was less pronounced: 167 g (9%) for individuals exposed to cold water compared with 110 g (6%) for those in warm water. At the end of remigial moult, as well as one week later, the body mass of eiders, especially females, exposed to warm water was still lighter than the mass of those exposed to cold water, but not significantly (body mass at the end of remigial moult, treatment: $F_{1, 19} = 1.242$, $P = 0.279$; sex: $F_{1, 11} = 2.419$, $P = 0.147$; interaction: $F_{1, 19} = 0.161$, $P = 0.693$; one week later the end of remigial moult, treatment: $F_{1, 19} = 1.514$, $P = 0.234$; sex: $F_{1, 11} = 2.288$, $P = 0.258$; interaction: $F_{1, 19} = 1.360$, $P = 0.258$; Fig. 5.1). One month after the end of remigial moult, individuals exposed to cold water were significantly heavier than those exposed to warm water (treatment: $F_{1, 19} = 8.149$, $P = 0.010$; sex: $F_{1, 11} = 6.225$, $P = 0.030$; interaction: $F_{1, 19} = 0.002$, $P = 0.967$; Fig. 5.1). The body mass of females exposed to cold water was an average of 118 g higher (6.9%) than the mass of those exposed to warm water, whereas for males, body mass was estimated as 122 g heavier (6.6%) for the cold water-treated birds.

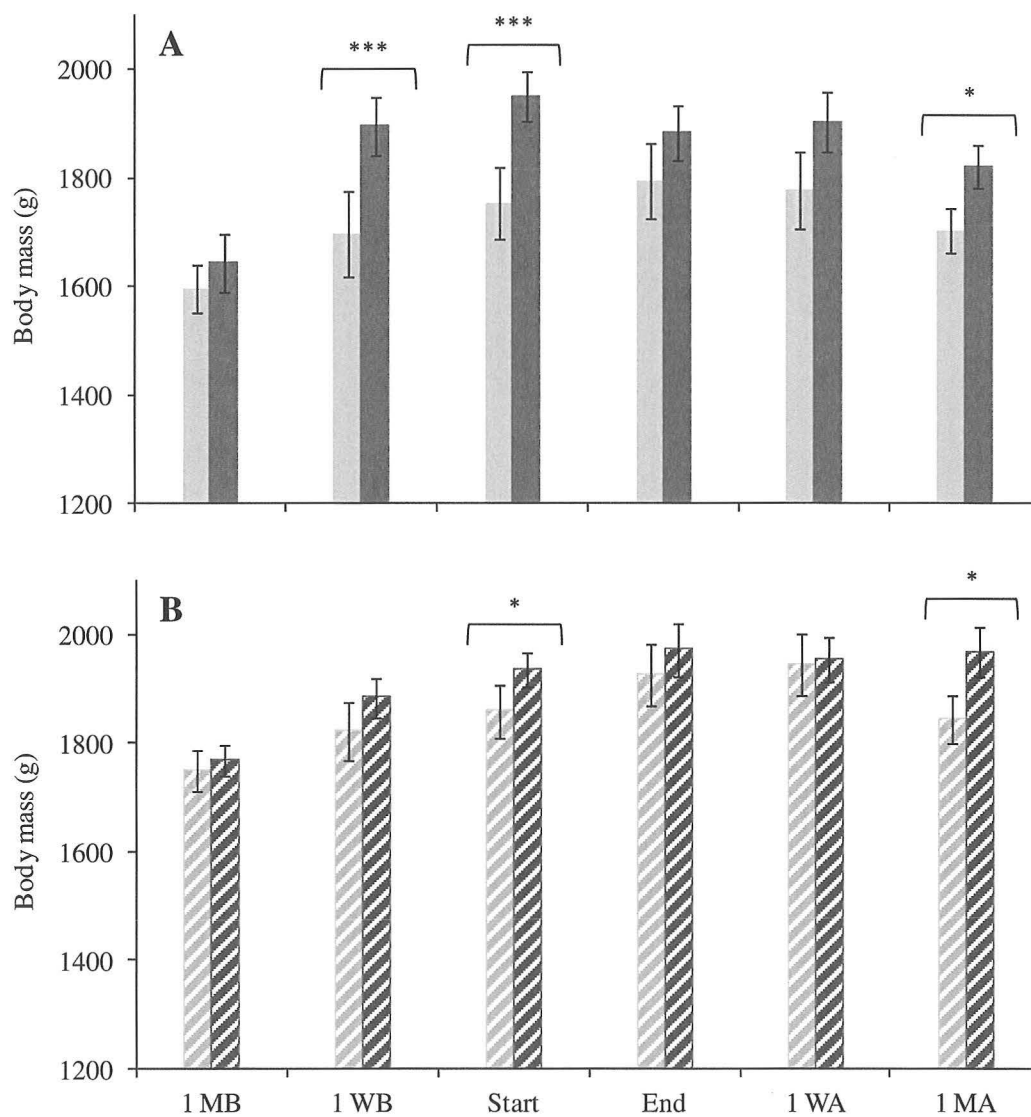


Figure 5.1 Mean body mass (\pm SE) at six points in time (1 MB: one month before shedding date; 1 WB: one week before the shedding date; start: at the shedding date of P9; end: at the end of remigial moult; 1 WA: one week after the end of remigial moult; and 1 MA: one month after the end of remigial moult) during the moult of female (filled bars, A) and male (hatched bars, B) Common Eiders. Light grey bars represent eiders exposed to warm water, and dark grey bars represent birds exposed to cold water. “***” $P < 0.001$, “*” $P < 0.05$.

5.5.3 Timing and duration of flight feather growth

Eiders from the experimental group exposed to warm temperatures delayed the emergence date of both flight feathers P9 and S1, compared with birds in cold water, with a significant mean delay of 6.7 days and 7.3 days, respectively (P9, treatment: $F_{1, 19} = 4.8813$, $P = 0.041$; sex: $F_{1, 11} = 2.460$, $P = 0.145$; interaction: $F_{1, 19} = 1.203$, $P = 0.286$; Fig. 5.2A; S1, treatment: $F_{1, 19} = 5.020$, $P = 0.037$; sex: $F_{1, 11} = 1.218$, $P = 0.294$; interaction: $F_{1, 19} = 0.8131$, $P = 0.379$; Fig. 5.2B). We did not find any treatment effects on the growth rates of P9 and S1 (P9, treatment: $F_{1, 19} = 0.005$, $P = 0.946$; sex: $F_{1, 11} = 2.320$, $P = 0.155$; interaction: $F_{1, 19} = 0.707$, $P = 0.411$; S1, treatment: $F_{1, 19} = 0.413$, $P = 0.528$; sex: $F_{1, 11} = 3.167$, $P = 0.101$; interaction: $F_{1, 19} = 0.007$, $P = 0.935$; Fig. 5.3). As a result, the flightlessness duration of eiders exposed to the two treatments did not differ (treatment: $F_{1, 19} = 2.241$, $P = 0.151$; sex: $F_{1, 11} = 10.457$, $P = 0.008$; interaction: $F_{1, 19} = 2.249$, $P = 0.150$). Females had a flightlessness duration of 41.9 ± 1.7 days and males a duration of 43.7 ± 1.3 days.

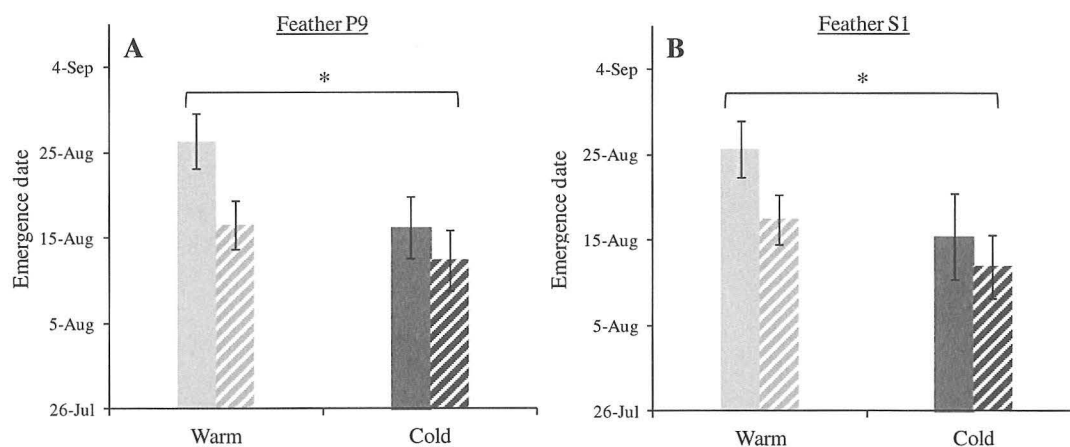


Figure 5.2 Mean emergence date of P9 and S1 (\pm SE), respectively, in A and B for male (hatched bars) and female eiders (filled bars) exposed to two water temperatures (18 °C in light grey and 8 °C in dark grey). Significant differences were observed due to water treatment with respect to emergence date (P9, $P = 0.041$; S1, $P = 0.037$). “ * ” $P < 0.05$.

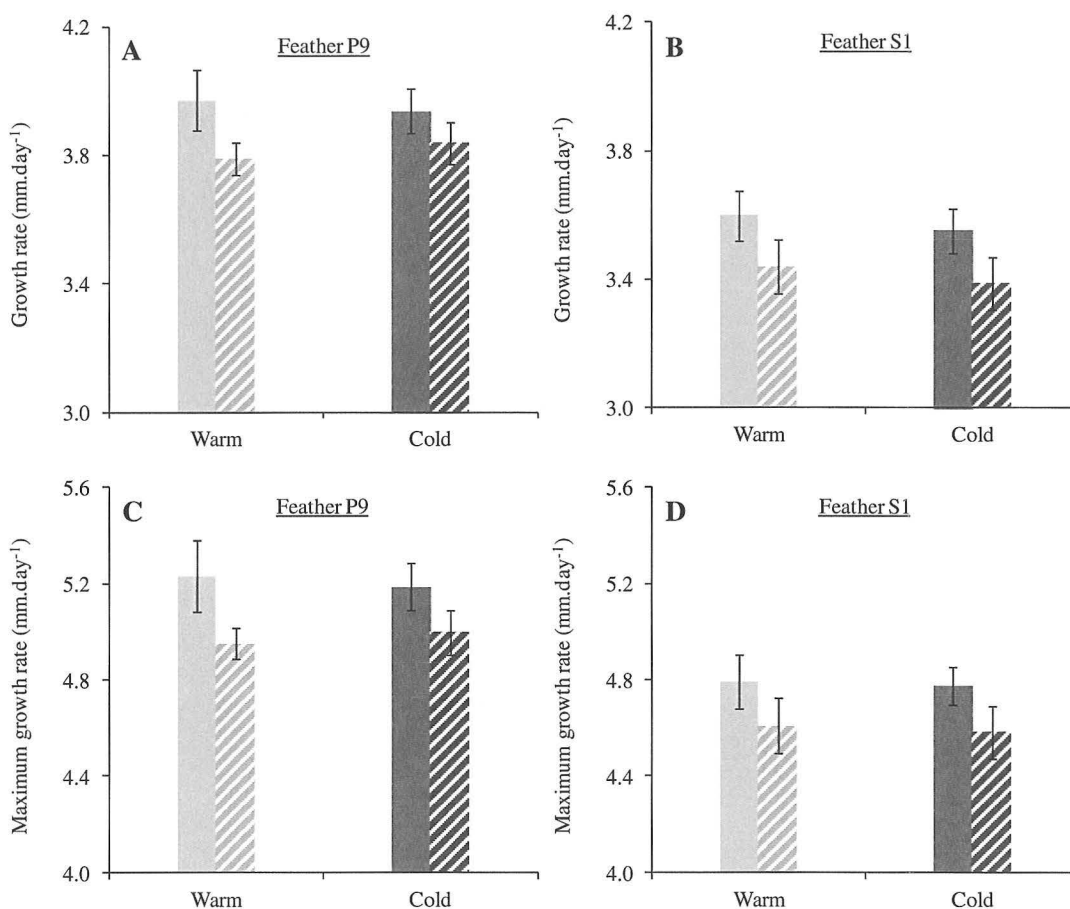


Figure 5.3 Mean growth rate of P9 and S1 in mm.day⁻¹ (\pm SE), respectively, in A and B, and mean of the maximum growth rate of P9 and S1 in mm.day⁻¹ (\pm SE), respectively, in C and D for male (hatched bars) and female eiders (filled bars) exposed to two water temperature treatments (18 °C in light grey and 8 °C in dark grey). No significant difference was observed due to water temperature treatment.

5.6 Discussion

Few papers have quantified the direct effect of temperature on feather growth during moult, and such studies dealt with terrestrial species and air temperature (Blackmore, 1969; Chilgren, 1977; 1978; Dawson, 2005; Visser *et al.*, 2011; Zuberbier & Grubb, 1992). We present here the first study investigating the effect of water temperature on remigial moult of a large diving duck.

5.6.1 Effect of water temperature on body mass during remigial moult

At the beginning of moult, water temperature had an unexpected and significant effect on body mass, as eiders exposed to 18 °C gained mass less rapidly than those moulting at 8 °C. Indeed, the mean body weight of captive eiders moulting on cold water; 1951 ± 45 g for females and 1934 ± 33 g for males, were approximately similar or slightly lighter than the body weight of wild eiders at the same moult stage (around 2074 ± 115 g for females, A. Viain, *pers. obs.* and around 2220 ± 150 g for males, Viain *et al.*, *chapitre III*), while captive individuals exposed to warm water were notably lighter than wild individuals at the beginning of moult.

The energy expenditure assumed to be higher for moulting eiders exposed to cold water temperature, as they are under the estimated range temperature of this subspecies (Table 5.1), may have been compensated by an increase in food intake to the point where the cold-exposed eiders surpassed the intake rate of eiders exposed to the warm temperature treatment. Food was available *ad libitum*, and although we did not measure the food intake rate in this experiment, we observed that the rate of food disappearance was higher for the group exposed to cold water than for the group exposed to warm water (A. Viain, *pers. obs.*). Remigial moult imposes nutritional and energetic demands above those of general maintenance (Guillemette *et al.*, 2007;

Hohman *et al.*, 1992; Portugal *et al.*, 2007). Indeed, moulting seaducks increased their body mass at the beginning of wing moult and then decreased it during the steep slope of feather growth, a period of high energy demand (Viain *et al.*, 2014). Portugal *et al.* (2007) observed a similar pattern for moulting Barnacle geese (*Branta leucopsis*), fed *ad libitum*, with body mass peaking at the onset of wing moult and then dropping dramatically during moult. Thus, the amount of reserves that a bird can accumulate at the onset of moult might be beneficial and represents energy that can be reinvested in the process of feather replacement. The gain of mass is anticipatory and this response was stronger for eiders exposed to cold water treatment. However, our results indicate a significant difference between the thermal wet conductance of eiders on cold water and those on warm water with an increase of 14%. This lower thermal wet conductance of individuals on cold water is the sign of a higher isolation on cold water. Thus, this result suggests that the gain of mass might be a gain of fat to improve the isolation of eiders and so reduce the thermal wet conductance.

5.6.2 Effect of water temperature on the timing of moult and feather growth

Contrary to our initial energy-saving strategy hypothesis, which predicts that the energy saved by lower thermoregulation costs in warm water will lead individuals to have an earlier onset of remigial moult, eiders moulting in warm water delayed the onset of remigial moult of 7 days. This trend is concordant with that reported by Gavrilov and Dolnik (1974), who showed a delay of 12 days in the moult of the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*), a terrestrial bird, in a warm air temperature (26 °C) compared with a cold temperature (7 °C). In contrast, data for four passerine birds suggested that high air temperatures induced the onset of remigial moult and low temperatures inhibited it (Blackmore, 1969; Chilgren, 1977; Dawson, 2005; Visser *et al.*, 2011; Wingfield *et al.*, 2003). Therefore, these results indicate that the responses of the onset of remigial moult to temperature varied with species. The

higher weight gain for eiders exposed to cold water, might have caused the earlier onset of remigial moult, as these birds had accumulated larger body reserves. Czapulak (2002) showed that the initiation of remigial moult in Mute Swans (*Cygnus olor*) is negatively correlated with body condition. Indeed, males that moulted later in the season were in poorer body condition at moult initiation. Jehl (1988) observed that Eared Grebes (*Podiceps nigricollis*) must reach a threshold of fat accumulation, approximately 40 g, before remigial moult begins. Thus, we concord with these authors and hypothesized that moult initiation is modulated through hormonal mechanisms and body mass in an anticipatory fashion. Indeed, it is well known that the thyroid gland activity peaks during moult (Höhn, 1949; Jallageas *et al.*, 1978; Kuenzel, 2003; Voitkevich, 1966), and that the concentration of thyroid hormone circulating in the blood is related to temperature variation, high food intake and fat deposition (Burger & Denver, 2002; Jenni-Eiermann *et al.*, 2002; Stokkan *et al.*, 1985; Wada, 1993).

Contrary to our predictions, eiders moulting in warm water did not show a faster feather growth rate in comparison with birds exposed to cold water. Viain *et al.* (2014) have shown that little variance exists in feather growth rate among various seaduck species, which is also supported by studies on birds in general (Langston & Rohwer, 1996; Prevost, 1983; Rohwer *et al.*, 2009). Rohwer *et al.* (2009) suggested that an architectural constraint at the follicle level limits the feather growth rate. All of these may explain the lack of difference in feather growth rate between the two water temperatures.

5.6.3 Comparison with previous studies on wild eiders

Viain and Guillemette (*chapitre IV*) reported that most diving bird species of northern hemisphere were moulting during the warmest period of the year. More

specifically, they showed for a wild subspecies of Common Eider (*S. m. mollissima*) that many individuals were moulting in synchrony with maximal Sea Surface Temperature (SST). Therefore the results of the present experimental study, conducted on *S. m. dresseri*, contrast with those of wild *S. m. mollissima*, because captive moulting eiders on warm water appear disadvantaged and in less body condition than those moulting on cold water. We already mentioned above that the timing of the moult might be related to body condition. Another hypothesis that may explain this apparent difference is the possibility that each population of this species is adapted to regional temperature regimes. Indeed, M. Guillemette (*unpublished data*) has found a strong correlation between daily body temperature and water temperature during a full annual cycle of *S. m. mollissima* suggesting that this population is intimately adapted to its water temperature regime. Therefore, under this scenario, each subspecies of Common Eider could be adapted to local conditions, which would result in specific thermoneutral zone boundaries. Indeed, Common Eiders have a circumpolar distribution and the water temperature they are exposed to during the moulting period is highly variable among the six subspecies (Table 5.1). Although the subspecies *dresseri* may encounter water temperatures around 18 °C throughout the moulting period for a single year, the mean water temperature during the past 15 years (2000-14) was approximately 12.6 °C during the whole moulting period. The subspecies *mollissima* moults in the warmest environment of the six subspecies of eiders (Table 5.1). The difference in how water temperature may affect remigial moult among the two subspecies *S. m. dresseri* and *S. m. mollissima* may be the result of a high adaptive evolution of these two populations respectively to their “cold” or “warm” environments during remigial moult. Further investigations in a controlled environment would be required to test such a hypothesis.

In conclusion, our predictions that the energy saved by lower thermoregulation costs in warm water will lead moulting individuals to have higher body reserves, a higher feather growth rate and an earlier onset of remigial moult, were not supported by our data. Nevertheless, we observed that water temperature can affect the timing of moult of a diving bird. We suggest that the timing of remigial moult is modulated indirectly by the level of body condition and that each population or subspecies of birds might be adapted to local moulting conditions. In the context of global warming, our observations pinpoint the importance of improving our knowledge on the effect of temperature on remigial moult of seabirds.

Table 5.1 Range and mean of sea surface temperature (SST in °C) including 15 years (2000-14) of data, between 15th July and 1st October in the moulting areas of six subspecies of Common Eiders (*Somateria mollissima* sp.).

Species	SST during moult period (between 2000-14, in °C)*		Moult area	References
	Mean	Range		
<i>S. m. borealis</i>	6.5	2.5 - 8.8	Gyrfalcon archipelago, Ungava Bay, Disko Bay, Bell inlet southern and southwestern coastline of Anticosti island, north shore of the lower estuary (between Les Escoumins and Pointe à Boisvert), south shore of the lower estuary (between Cape Marteau and Matane), Pontriland Bay, east of Baie-Johan-Beetz, coast of Maine and Nova Scotia	Savard <i>et al.</i> , 2011; Mosbech <i>et al.</i> , 2006
<i>S. m. dresseri</i>	12.6	10.5 - 18.5	Faeroe island, North East and West of Shetland Baltic sea, Kattegat sea, Wadden sea	Heubeck, 1993 Lyngs, 1992; 2000
<i>S. m. faeroeensis</i>	12.4	11.6 - 13.4	Hudson Bay, James Bay, western side of the Belcher islands, Sleeper islands	Lepage and Borge, 2009
<i>S. m. mollissima</i>	17.5	15.6 - 21.1	Cape Parry, west side of Banks island, north side of Prince Albert Sound, Cape Bathurst, south-central	Dickson, 2012
<i>S. m. sedentaria</i>	8.2	5.4 - 11.4	Coronation Gulf, Minto inlet, Harrowby Bay, Kolyuchin Bay in Russia	
<i>S. m. V-nigrum</i>	7.0	3.3 - 10.6		

* SST between 2000-14 estimated from database of SST50 or SST14 of National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) http://www.class.ncdc.noaa.gov/saa/products/search?datatype_family=SST50 and http://www.class.ncdc.noaa.gov/saa/products/search?datatype_family=SST14

5.7 Acknowledgments

Special thanks to Sylvain Christin for his voluntary help in the field and during the construction of the enclosures for eiders. We are also grateful to Antoine Jean and his nephew Martin, who gave us the authorisation to access to their private property and lake for the daily walk and baths of eiders. Many thanks to Martin Tremblay for his technical help and for welcoming us onto his property. AV was partially financed during this project through Environment Canada funding and was supported by a grant from the Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. This study was funded through the Canadian Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) discovery and equipment grants to MG.

5.8 References

- Barshep, Y., Minton, C. D. T., Underhill, L. G., Erni, B., & Tomkovich, P. (2013). Flexibility and constraints in the molt schedule of long-distance migratory shorebirds: causes and consequences. *Ecology and Evolution*, 3(7), 1967-1976.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bergman, G. (1982). Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica*, 59, 77-83.
- Berthold, P. (1996). *Control of bird migration*. London: Chapman & Hall.
- Blackmore, F. H. (1969). The effect of temperature, photoperiod and molt on the energy requirements of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 30(3), 433-444.
- Burger, M. F., & Denver, R. J. (2002). Plasma thyroid hormone concentrations in a wintering passerine bird: their relationship to geographic variation, environmental factors, metabolic rate, and body fat. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 187-199.
- Burt, Jr. E. H., & Ichida, J. M. (1999). Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *The Auk*, 116(2), 364-372.
- Buttemer, W. A., Nicol, S. C., & Sharman, A. (2003). Thermoenergetics of pre-moulting and moulting kookaburras (*Dacelo novaeguineae*): they're laughing. *Journal of Comparative Physiology B*, 173, 223-230.

- Chilgren, J.D. (1977). Body composition of captive White-Crowned Sparrows during postnuptial molt. *The Auk*, 94(4), 677-688.
- Chilgren, J. D. (1978). Effects of photoperiod and temperature on postnuptial molt in captive White-Crowned Sparrows. *The Condor*, 80(2), 222-229.
- Chilgren, J. D., & deGraw, W. A. (1977). Some blood characteristics of white-crowned sparrows during molt. *The Auk*, 94, 169-171.
- Czapulak, A. (2002). Timing of primary molt in breeding Mute Swans. *Waterbirds*, 25, 258-267.
- Dawson, A. (2004). The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, 146, 493-500.
- Dawson, A. (2005). The effect of temperature on photoperiodically regulated gonadal maturation, regression and moult in starlings – potential consequences of climate change. *Functional Ecology*, 19(6), 995-1000.
- Dawson, A. (2008). Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 363, 1621-1633. doi:10.1098/rstb.2007.0004.
- Dawson, A., Hinsley, S. A., Ferns, P. N., Bonser, R. H. C., & Eccleston, L. (2000). Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 2093-2098.
- Dickson, L. D. (2012). *Seasonal Movement of Pacific Common Eiders Breeding in Arctic* (521). Quebec: Canadian Wildlife Service.

- Dietz, M. W., Daan, S., & Masman, D. (1992). Energy requirements for molt in the Kestrel *Falco tinnunculus*. *Physiological zoology*, 65(6), 1217-1235.
- Dolnik, V. R., & Gavrilov, V. M. (1979). Bioenergetics of molt in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *The Auk*, 96(2), 253-264.
- Farner, D. S., & Follett, B. K. (1966). Light and other environmental factors affecting avian reproduction. *Journal of Animal Science*, 25, 90-118.
- Figuerolaa, J., Domenech, J., & Senar, J. C. (2003). Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour*, 65, 551-557.
- Gabrielsen, G. W., Mehlum, F., Karlsen, H. E., Andresen, O., & Parker, H. (1991). Energy cost during incubation and thermoregulation in the female common eider *Somateria mollissima*. *Norsk Polarinstitut Skrifter*, 195, 51-62.
- Gavrilov, V. M., & Dolnik, D. V. R. (1974). Bioenergetika i reguliaciia poslebračnoj i postiuvennoj linek u ziablikov (*Fringilla coelebs coelebs*). *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 55, 14-61.
- Ginn, H. B., & Melville, D. S. (1983). B.T.O. *Guides: Molt in Birds* (Vol. 19). Tring: British Trust for Ornithology.
- Guillemette, M., & Butler, P. J. (2012). Seasonal variation in energy expenditure is not related to activity level or water temperature in a large diving bird. *The Journal of Experimental Biology*, 215, 3161-3168. doi:10.1242/jeb.061119.
- Guillemette, M., Pelletier, D., Grandbois, J.-M., & Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88, 2936-2945.

- Gwinner, E. (1990). *Bird migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Gwinner, E. (1996). Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis*, 138, 47-63.
- Hall, K. S. S., & Fransson, T. (2000). Lesser Whitethroats under Time-Constraint Moulting More Rapidly and Grow Shorter Wing Feathers. *Journal of Avian Biology*, 31(4), 583-587.
- Heubeck, M. (1993). Moulting flock surveys indicate a continued decline in the Shetland Eider population, 1984-92. *Scottish birds*, 17(2), 77-84.
- Hohman, W. L., Ankney, C. D., & Gordon, D. H. (1992). Ecology and management of postbreeding waterfowl. In B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec & G. L. Krapu (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (pp. 128-189). Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Höhn, E. O. (1949). Seasonal changes in the thyroid gland and effects of thyroidectomy in the Mallard in relation to molt. *American Journal of Physiology*, 158, 337-344.
- Jallageas, M., Tamisier, A., & Assenmacher, I. (1978). A comparative study of the annual cycles in sexual and thyroid function in male Peking ducks (*Anas platyrhynchos*) and teal (*Anas crecca*). *General and Comparative Endocrinology*, 36, 201-210.
- Jehl, J. R. Jr. (1988). Biology of the Eared Grebe and Wilson's Phalarope in the nonbreeding season: a study of adaptations to saline lakes. *Studies in Avian Biology*, 12, 1-74.

- Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., & Piersma, T. (2002). Temporal uncoupling of thyroid hormones in red knots: T3 peaks in cold weather, T4 during moult. *Journal of Ornithology*, *143*, 331-340.
- Jenssen, B. M., Ekker, M., & Bech, C. (1989). Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders *Somateria mollissima* in air and water. *Canadian Journal of Zoology*, *67*, 669-673.
- Kahm, M., Hasenbrink, G., Lichtenberg-Frate, H., Ludwig, J., & Kschischo, M. (2010). Grofit: fitting biological growth curves with R. *Journal of Statistical Software* *33*(7): 1-21. Retrieved from: <http://www.jstatsoft.org/v33/i07/>.
- King, J. R. (1981). Energetics of avian molt. *Proceedings International Ornithological Congress*, *17*, 312-317.
- Kuenzel, W. J. (2003). Neurobiology of Molt in Avian Species. *Poultry Science*, *82*, 981-991.
- Langston, N. E., & Rohwer, S. (1996). Molt-breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. *Oikos*, *76*, 498-510.
- Leitner, S., Van't Hof, T. J., & Gahr, M. (2003). Flexible reproduction in wild canaries is independent of photoperiod. *General and Comparative Endocrinology*, *130*(2), 102-108. doi:10.1016/S0016-6480(02)00574-9.
- Lepage, C., & Bordage, D. (2009). *Status of Quebec Waterfowl Populations, 2009* (525). Quebec: Canadian Wildlife Service. Retrieved from http://publications.gc.ca/collections/collection_2013/ec/CW69-5-525A-eng.pdf
- Lustick, S. (1970). Energy requirement of molt in cowbirds. *The Auk*, *87*, 742-746.

- Lyngs, P. (1992). Ynglefuglene på Græsholmen 1925-90. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, 86, 1-93.
- Lyngs, P. (2000). Status of the Danish breeding population of Eiders *Somateria mollissima* 1988-1993. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, 94, 12-18.
- Mosbech, A., Gilchrist, G., Merkel, F., Sonne, C., Flagstad, A., & Nyegaard, H. (2006). Year-round movements of northern Common eiders *Somateria mollissima borealis* breeding in Arctic Canada and West Greenland followed by satellite telemetry. *Ardea*, 94(3), 651-665.
- Murphy, M. E. (1996). Energetics and nutrition of molt. In C. Carey (Ed.), *Avian energetics and nutritional ecology* (pp. 158-198). New York: Chapman & Hall.
- Murphy, M. E., & King, J. R. (1992). Energy and nutrient use during moult by white-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23(3), 304-313.
- Newton, I. (1968). The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. *The Condor*, 77(4), 323-332.
- Piersma, T., Cadée, N., & Daan, S. (1995). Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long-distance migrant shorebird, the knot (*Calidris canutus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 165, 37-45.
- Portugal, S. J., Green, J. A., & Butler, P. J. (2007). Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *The Journal of Experimental Biology*, 210, 1391-1397.
- Prevost, Y. (1983). The moult of the Osprey *Pandion haliaetus*. *Ardea*, 71, 199-209.

- Pyle, P. (2008). *Identification guide to North American birds, part 2*. Point Reyes Station, California, USA: Slate Creek Press.
- Rail, J.-F., & Savard, J.-P. L. (2003). *Identification des aires de mue et de repos au printemps des macreuses (*Melanittan sp.*) et de l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent* (406). Québec : Service canadien de la faune.
- Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G., & Copple, M. M. (2009). Allometry of the Duration of Flight Feather Molt in Birds. *PLoS Biology*, 7(6): e1000132. doi:10.1371/journal.pbio.1000132.
- Savard, J.-P. L., Lesage, L., Gilliland, S. G., Gilchrist, G., & Giroux, J.-F. (2011). Molting, staging and wintering locations of common eiders breeding in the Gyrfalcon Archipelago, Ungava Bay. *Arctic*, 64, 197-206.
- Schieltz, P. C., & Murphy, M. E. (1997). The contribution of insulation changes to the energy cost of avian molt. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 396-400.
- Stokkan, K. A., Harvey, S., Klandorf, H., Unander, S., & Blix, A. S. (1985). Endocrine changes associated with fat deposition and mobilization in svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *General and Comparative Endocrinology*, 58, 76-80.
- Thompson, D. C., & Boag, D. A. (1976). Effect of molting on the energy requirements of Japanese quail. *The Condor*, 78, 249-252.
- Viain, A., Savard, J. P. L., Gilliland, S., Perry, M. C., & Guillemette, M. (2014). Do seabirds minimise the flightless period? : inter- and intra-specific comparisons of remigial moult. *PloS ONE*, 9(9): e107929. doi:10.1371/journal.pone.0107929

- Visser, M. E., Caro, S. P., van Oers, K., Schaper, S. V., & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3113-3127. doi:10.1098/rstb.2010.0111.
- Visser, M. E., Holleman, L. J. M., & Caro, S. P. (2009). Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2323-2331. doi:10.1098/rspb.2009.0213.
- Visser, M. E., Schaper, S. V., Holleman, L. J. M., Dawson, A., Sharp, P., Gienapp, P., & Caro, S. P. (2011). Genetic variation in cue sensitivity involved in avian timing of reproduction. *Functional Ecology*, 25, 868-877.
- Voitkevich, A. A. (1966). *The feathers and plumage of birds*. London: Sidgwick & Jackson.
- Wada, M. (1993). Low temperature and short days together induce thyroid activation and suppression of LH-release in Japanese quail. *General and Comparative Endocrinology*, 90, 355-363.
- Walsberg, G. E. (1983). Avian ecological energetics. In D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes (Eds.), *Avian biology* (vol 7, pp. 161-220). New York: Academic Press.
- Weber, T. P., Borgudd, J., Hedenström, A., Persson, K., & Sandberg, G. (2005). Resistance of flight feathers to mechanical fatigue covaries with moult strategy in two warbler species. *Biology Letters*, 1, 27-30.
- White, F. M. (1984). *Heat transfer* (3rd ed.). Reading, Massachusetts, USA: Addison-Wesley.

- Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Maney, D. L., Schoech, S. J., Wada, M., & Morton, M. L. (2003). Effects of temperature on photoperiodically induced reproductive development, circulating plasma luteinizing hormone and thyroid hormones, body mass, fat deposition and molt in mountain white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *General and Comparative Endocrinology*, *131*, 143-158.
- Zuberbier, G. M., & Grubb, T. C. Jr. (1992). Ptilochronology: Wind and cold temperatures fail to slow induced feather growth in Captive White-Breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* maintained on ad libitum food. *Ornis Scandinavica*, *23*(2), 139-142.

CHAPITRE VI

CONCLUSION GÉNÉRALE

Comprendre l'impact des changements environnementaux sur la dynamique des populations à court, moyen et long termes, nécessite une bonne connaissance des différentes étapes du cycle des espèces étudiées notamment des contraintes auxquelles elles doivent faire face, ainsi que des stratégies qu'elles peuvent développer pour traverser ces étapes. En période de mue des ailes, les oiseaux se retrouvent confrontés à de nombreuses contraintes et pressions, cela aussi bien pour les espèces à mue synchrone que pour celles à mue séquentielle. Comme nous l'avons développé et souligné dans l'introduction, les oiseaux n'y sont toutefois pas soumis avec la même intensité au cours de la mue. Les données actuelles indiquent que les coûts liés à une mue sous fortes contraintes, comme une étroite fenêtre de temps pour l'effectuer, se répercutent sur les étapes suivantes de la vie de l'oiseau et peuvent donc avoir des conséquences sur le fitness de ces individus (Dawson, 2004; Dawson *et al.*, 2000; Griggio *et al.*, 2009; Nilsson et Svensson, 1996; Vágázi *et al.*, 2012). Bien que le processus de remplacement des plumes, la mue, soit un événement primordial dans la survie d'un oiseau, il reste encore peu étudié comparativement à la reproduction et à la migration. Actuellement, chez plusieurs espèces, la phénologie ou le degré de variabilité individuelle de la mue sont encore méconnus (Bridge, 2011). Pourtant, au cours de cette période, un oiseau va devoir synthétiser davantage de protéines et remplacer alors entre 20 et 40 % de sa masse en protéines totales (Hohman *et al.*, 1992; Murphy, 1996); c'est uniquement au cours de ce processus que la qualité du plumage est déterminée, définissant ainsi, pour le cycle annuel à venir, la durabilité des fonctions primordiales de ce nouveau plumage. La plupart des oiseaux

dépendent du vol pour leur survie (Booth et Ellis, 2006; Guillemette et Ouellet, 2005; Moore, 2001; Morgan, 1986; Pomeroy, 1990; Smith, 2006) et il est donc logique d'envisager que la sélection naturelle a favorisé la mise en place de stratégies conduisant à maintenir la capacité de vol tout au long de l'année. Mais qu'en est-il pour les oiseaux qui subissent une réduction voire une incapacité totale de vol pendant la mue ? Quelles stratégies seront alors adoptées par des oiseaux comme les *Mergini* qui possèdent, en plus, une charge alaire très élevée (Rayner, 1988) ? Il est important de connaître les différentes stratégies écophysologiques employées au cours de cette période pour mieux comprendre les compromis et les choix que chaque espèce et chaque individu effectuent. Cela permettrait de mieux prévoir les potentielles menaces auxquelles ces oiseaux sont confrontés, dans un environnement de plus en plus influencé ou perturbé par des activités anthropiques, notamment pour les espèces qui, pendant cette période, sont en incapacité de vol.

Les quatre principaux chapitres de cette thèse ont permis la mise en évidence de stratégies écophysologiques, utilisées ou non, au sein de ce groupe ainsi que l'observation d'une variabilité interspécifique voire interindividuelle dans l'utilisation de ces stratégies. Une limite physiologique au niveau de la croissance des plumes a été confortée tandis que l'influence de la température de l'eau sur cette période a été déterminée. Ce projet souligne bien la complexité des choix auxquels les oiseaux sont confrontés pour traverser au mieux cette période coûteuse et clé de leur cycle annuel (Guillemette *et al.*, 2007; Portugal *et al.*, 2007). Ce dernier chapitre fait un retour sur la question principale abordée au cours de ce projet de recherche, à savoir : quelles sont les stratégies auxquelles les oiseaux peuvent avoir recours pour « optimiser » leur période de mue ? Il débutera par une section présentant une synthèse des connaissances acquises au cours de ce projet dans le domaine des stratégies employées par les oiseaux à mue synchrone, plus spécifiquement les canards de mer. Celle-ci sera complétée par une mise en parallèle des stratégies utilisées par les

oiseaux à mue séquentielle. Cette section se poursuivra par la mise en avant de l'importance de certaines des connaissances acquises au cours de cette étude, connaissances nécessaires pour la prise de décision dans le domaine de la conservation des *Mergini*. Une autre section de ce chapitre sera dédiée aux limites de cette étude et avant de conclure, une dernière section envisagera différentes perspectives de recherches que ce projet a pu soulever.

6.1 Les différentes stratégies, revue des connaissances

6.1.1 Migration de mue

La littérature fait principalement référence à la migration de mue comme première stratégie utilisée par de nombreuses espèces qui subissent une mue simultanée des rémiges, comme les *Alcidae*, les *Anatidae*, les *Gruidae*, les *Podicipedidae*, etc. (Ginn et Melville, 1983; Hohman *et al.*, 1992; Salomonsen 1968). On définit sous le terme de migration de mue, une migration; 1 - dont la direction ne coïncide pas forcément avec celle de la migration automnale, 2 - quand les espèces atteignent une zone spécifique pour perdre leurs rémiges, 3 - quand ces espèces atteignent une zone différente de leurs aires de reproduction ou d'hivernage, 4 - quand les oiseaux se déplacent généralement vers une région géographique très localisée accueillant une densité élevée d'individus, et enfin 5 - lorsque certaines classes d'âge ou de sexe, généralement les femelles reproductrices, n'y participent pas (Hohman *et al.*, 1992; Jehl, 1990; Salomonsen, 1968). Même si la migration de mue est une stratégie très développée chez les Ansériformes et les autres groupes ayant une mue simultanée, quelques mentions de migration de mue ont été faites chez des espèces à mue séquentielle, notamment chez des *Charadriidae*, des *Scolopacidae* ou encore chez certains Passériformes comme par exemple le Passerin nonpareil (*Passerina ciris*) de l'Ouest des États-Unis (Boere, 1976; Cherubini *et al.*, 1996; Jehl, 1990; Thompson, 1991).

La mue est une période énergétiquement coûteuse (Guillemette *et al.*, 2007; Portugal *et al.*, 2007) et, dans le cas des oiseaux à mue simultanée, les individus se retrouvent momentanément avec une mobilité réduite ce qui rend alors primordial le choix du site de mue. Les études qui se sont penchées sur la description des caractéristiques de ces aires de mue ont communément évoqué le choix d'un milieu riche en nourriture permettant ainsi aux oiseaux de subvenir à leurs considérables besoins du moment (Fox *et al.*, 1998; Gehrold, 2014a; Gehrold et Köhler, 2013; Hogan *et al.*, 2013a; Young et Boag, 1982). Ce choix est considéré comme l'une des raisons principales pour le développement et l'utilisation de la stratégie de migration de mue (Hohman *et al.*, 1992; Rohwer et Manning, 1990; Young, 1991). Chez les oiseaux à mue séquentielle cette même raison est évoquée (Thompson, 1991). Enfin, la stratégie de migration de mue est également identifiée comme un moyen de diminuer les risques de prédation en favorisant la sélection d'un milieu avec une présence moindre de prédateurs et/ou l'existence d'un couvert végétal important, ce qui permet aux oiseaux d'être plus discrets et donc de se protéger de potentielles attaques (Fox *et al.*, 1998; Fox et King, 2011; Gehrold, 2014a; Hohman *et al.*, 1992). Cependant, cette thèse va plus loin et, pour la première fois, regarde cette stratégie de migration de mue sous un angle nouveau. Le timing de la mue est souvent intégré dans le cycle de vie d'un oiseau de manière à ce que cette période à haute demande énergétique ne chevauche pas un autre événement également coûteux tel la reproduction ou la migration (Barta *et al.*, 2008; Hohman *et al.*, 1992). En effet, Echeverry-Galvis et Hau (2013) ont récemment démontré l'impact négatif du chevauchement de deux activités coûteuses sur la qualité du plumage, les performances de vol et donc sa possible répercussion sur le fitness de l'individu. Les résultats du **chapitre IV** démontrent que les femelles eiders synchronisent leur période de mue avec les températures de surface de l'eau les plus élevées même si, associée à ce résultat, il existe une variabilité interindividuelle. De plus, la revue de littérature effectuée au **chapitre IV** et portant sur les dates de mue d'oiseaux à mue synchrone, montre que 84 % d'entre eux l'effectuent en été ou au tout début de l'automne, périodes où l'on

rencontre, dans l'hémisphère Nord, les températures de l'eau les plus fortes. Par ailleurs, les femelles eiders dont la mue est asynchrone avec les températures de l'eau les plus chaudes en payent le prix du point de vue énergétique : elles ont un taux métabolique au repos en moyenne 8 % plus élevé que celui des femelles synchrones, représentant une augmentation équivalente à celle de la période d'incubation. D'autre part, ces mêmes femelles asynchrones ont une mue plus rapide (en moyenne 9 jours de moins que les individus synchronisés). On sait que la photopériode joue un rôle primordial dans le déclenchement de la mue et l'observation du synchronisme de la mue avec les plus fortes températures de l'eau, évoquée au *chapitre IV*, n'est peut-être que le reflet d'une simple coïncidence et non une véritable relation de cause à effet. A ce stade, l'utilisation de la température de l'eau comme signal secondaire reste donc discutable. Cependant, dans le *chapitre V*, l'effet de la température de l'eau sur la phénologie du démarrage de mue d'un endotherme aquatique a été démontré. Ce paramètre doit donc être considéré comme signal secondaire potentiel permettant le bon synchronisme du déroulement de cette période. Il est bien connu que les pattes et le bec des oiseaux sont des zones d'intenses échanges thermiques avec leur environnement (Baudinette *et al.*, 1976; Kilgore et Schmidt-Nielsen, 1975; Steen et Steen 1965) toutefois, une question intéressante, mais qui reste en suspens, est celle de la compréhension plus fine de ce mécanisme. Comment les oiseaux font-ils pour l'intégrer comme signal ? S'agit-il d'une relation directe entre la température de l'eau et le déclenchement de la mue ou fait-elle intervenir un ou des intermédiaires tel le poids comme cela est suggéré dans le *chapitre V* ? Danner *et al.* (2014) ont, par exemple, mis en évidence que l'abondance de nourriture chez des oiseaux sauvages engendrait un démarrage plus précoce de la mue. Les *chapitres IV* et *V* soulignent par leurs résultats la complexité des effets de la température de l'eau sur la période de mue. Il est notoire de supposer, dans notre expérience, que la dépense énergétique est plus élevée chez les Eiders à duvet en mue flottant sur une eau froide (8 °C) que pour des individus en mue en eau chaude (18 °C) (Gabrielsen *et al.*, 1991; Jenssen *et al.*, 1989). Réduire les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation pourrait

constituer un avantage pour des oiseaux aquatiques en période de mue. Ainsi, au vu de l'influence de la température de l'eau à différents niveaux de la mue, cette température pourrait constituer un des critères de sélection d'un site de mue.

Chez des espèces à mue séquentielle, différentes études ont fait état de l'influence de la température de l'air sur la phénologie de la mue (Blackmore, 1969; Chilgren, 1977; Dawson, 2005; Visser *et al.*, 2011; Wingfield *et al.*, 2003). Dans un contexte de changement climatique, les températures de l'eau et de l'air devraient davantage être prises en compte dans les études cherchant à décrire et caractériser les sites de mue. En effet, même si de nombreuses espèces montrent une certaine fidélité à leur zone de mue (Bowman et Brown, 1992; Flint *et al.*, 2000; Gehrold, 2014b; Phillips et Powell, 2006; Savard et Robert, 2013), il s'avère que le suivi télémétrique de certaines d'entre elles a récemment montré qu'elles pouvaient visiter différents sites avant de s'établir sur l'un d'eux pour y muer (Gehrold, 2014b; Lewis *et al.*, 2010).

6.1.2 Vitesse de remplacement des rémiges

Rohwer *et al.* (2009) ont démontré que la durée de la mue augmentait selon la puissance $0,154$ de la masse corporelle des oiseaux. Pour maintenir les performances ou la capacité de vol le plus longtemps possible au cours de l'année, une autre stratégie consisterait à augmenter la vitesse de la mue pour ainsi réduire le temps passé avec des plumes en croissance. Plusieurs auteurs ont ainsi mis en évidence, chez différentes espèces à mue séquentielle, leur capacité à faire varier la durée de mue soit en accélérant la vitesse propre de la croissance des plumes, soit en augmentant le nombre de plumes en croissance simultanée ou encore en combinant ces deux stratégies (Blackmore, 1969; Dawson, 2005; Hall et Fransson, 2000). Toutefois, une telle stratégie peut également avoir un impact négatif notamment au niveau de la qualité du plumage (Dawson *et al.*, 2000; De la Hera *et al.*, 2009; Hall et Fransson, 2000; Serra *et al.*, 2007).

Contrairement aux oiseaux à mue séquentielle, les *Mergini* et les autres oiseaux à mue synchrone ne peuvent avoir recours à l'augmentation du nombre de plumes en croissance simultanée car leur mode de mue est déjà maximisé dans ce sens. En étudiant différentes espèces de *Mergini*, les résultats du **chapitre II** indiquent que la vitesse de croissance des plumes de ce groupe augmente très faiblement relativement à leur masse corporelle ($M^{0,054}$). Cela ne représente qu'une augmentation de 4 % de la vitesse de croissance pour un doublement de la masse corporelle alors que Rohwer *et al.* (2009) ont constaté une augmentation trois fois plus forte (12,6 %) dans leur étude qui portait sur différentes espèces intégrant 65 % d'oiseaux avec une mue séquentielle. Dans ce **chapitre II**, l'analyse de cette relation est approfondie en se plaçant au niveau intra-spécifique. Dans ce cas, aucune corrélation n'a pu être établie entre la vitesse de croissance et la masse corporelle des différents individus d'une même espèce. Toutefois, pour chacune des deux espèces de macreuses les corrélations entre vitesse de croissance et masse corporelle sont marginalement significatives, ce qui souligne une faible variabilité interspécifique. Il serait intéressant de pouvoir refaire cette étude avec un effectif plus grand afin de confirmer si les macreuses diffèrent des autres espèces sur ce point. Quoiqu'il en soit, ces résultats soulignent qu'il n'existe qu'une très faible possibilité pour les *Mergini* d'utiliser la stratégie consistant à augmenter la vitesse de croissance des plumes pour réduire la durée de la mue. Prevost (1983), Langston et Rohwer (1996) et Rohwer *et al.* (2009) ont suggéré que ce résultat est peut être la conséquence d'une limite d'ordre physiologique et structural de la vitesse de production des plumes. De plus, nos résultats au **chapitre V** indiquent que les Eiders à duvet (*Somateria mollissima dresseri*), alors même qu'ils sont soumis à des contraintes hydro-thermiques différentes, n'ont pas recours à une variation de la vitesse de croissance des plumes. Ces résultats appuient l'hypothèse de départ de Prevost (1983) selon laquelle ce sont principalement les Ansériformes qui auraient atteint cette limite de croissance des plumes. Cependant, au **chapitre IV**, les eiders femelles, asynchrones avec les températures chaudes de l'eau, réduisent de 9 jours la durée de leur incapacité de vol.

Comment parviennent-elles alors à un tel résultat ? Ont-elles, par exemple, recours à une diminution de la longueur de leurs plumes ? Cette question intéressante reste, à ce jour, en suspens.

6.1.3 Gestion de la masse corporelle

Une idée largement évoquée dans la littérature veut que la perte de poids observée chez de nombreuses espèces au cours de la mue pourrait être le reflet d'une stratégie pour regagner rapidement leur capacité de vol (Douthwaite, 1976; Owen et Ogilvie, 1979; Sjöberg, 1988). Durant la mue, les oiseaux montrent une réduction de leur surface alaire augmentant par conséquent leur charge alaire et réduisant ainsi leur capacité de vol. En effet, un oiseau n'est capable de voler que s'il possède une charge alaire et une musculature adéquates lui permettant de développer une force telle que le rapport à sa masse soit supérieur à $9,8 \text{ N.kg}^{-1}$ (Guillemette et Ouellet, 2005; Marden, 1994). C'est probablement pour cette raison que le suivi de la masse corporelle est l'un des sujets les plus approfondis pendant cette période. La majeure partie des études ont été conduites chez les Ansériformes, et ces différentes investigations montrent que le patron de modification de la masse corporelle au cours de la mue est variable selon les espèces. Certaines perdent du poids (Fox et Kahlert, 2005; Panek et Majewski, 1990; Sjöberg, 1988), d'autres vont en gagner alors que d'autres semblent capables de le maintenir (Fox *et al.*, 1998; Hogan *et al.*, 2013a; Hohman *et al.*, 1992). Toutefois, les études indiquant une baisse de la masse corporelle reposent essentiellement sur des individus collectés à un unique instant t de la mue et non sur un suivi régulier tout au long de la période de mue (Brown et Saunders, 1998). Par conséquent, il peut-être plus délicat d'évoquer avec certitude l'utilisation d'une stratégie qui consiste à minimiser la charge alaire vers la fin de la mue pour regagner plus rapidement la capacité de vol : cela pourrait être simplement la conséquence d'une demande énergétique accrue. Dans ce projet, le suivi régulier

de la masse corporelle chez 5 espèces de *Mergini* en conditions contrôlées présenté au **chapitre II**, apporte une réponse plus fine sur les probables raisons des changements de masse observés au cours de la mue. Les résultats indiquent, comme dans les précédentes études, une variabilité des réponses quant à la gestion de la masse corporelle tant au niveau des espèces que des sexes. Par ailleurs, le fait que certaines espèces présentent des changements de poids (augmentation et diminution), et cela malgré un accès *ad libitum* à la nourriture, peut être interprété comme le résultat d'une stratégie endogène. L'augmentation de la masse corporelle en début de mue est suivie d'une diminution qui coïncide avec la croissance la plus rapide des plumes. Dans ce projet de recherche, cette variation est interprétée comme une stratégie qui consiste à allouer les réserves corporelles à la croissance des plumes. De plus, la comparaison de la masse corporelle de chaque individu avant la mue avec celle atteinte à 80 - 100 % de la croissance de la neuvième primaire et ce pour les cinq espèces de *Mergini* à l'étude, souligne une tendance vers un poids plus léger en fin de mue chez les femelles contrairement aux mâles. Toutefois, ce résultat est uniquement significatif chez l'Arlequin plongeur. L'ensemble des mâles présente une tendance opposée à celle des femelles. Ces tendances opposées entre mâles et femelles pourraient être la conséquence, pour ces dernières, d'une flexibilité d'ordre génétique (en regard de la reproduction) plus grande en termes de gain ou de perte de poids comparativement aux mâles. Ce dernier constat mériterait une étude plus approfondie. Par ailleurs, au **chapitre III**, il n'a pas été possible de mettre en évidence une variation de la masse corporelle totale au cours de la mue chez des eiders sauvages. Finalement, les résultats de ces études (**chapitre II** et **chapitre III**) ne supportent pas ou très peu l'utilisation d'une stratégie de réduction de la masse corporelle pour un regain hâtif du vol chez les *Mergini*. Comme le suggère Hohman (1993), chez les canards plongeurs qui utilisent un milieu aquatique ouvert en période de mue, l'avantage d'une telle stratégie pourrait être moindre car ces oiseaux peuvent échapper à une attaque de prédateurs en plongeant. Toutefois, pour un oiseau

plongeur, le risque de prédation peut aussi provenir du milieu aquatique (Booth et Ellis, 2006; Guillemette et Ouellet, 2005; Moore, 2001; Morgan, 1986; Smith, 2006).

Chez les oiseaux à mue séquentielle, des études moins nombreuses indiquent également des changements de la masse corporelle qui sont tout aussi variables selon les espèces (Flinks et Kolb, 1997; Gosler, 1994; Lind et Jakobsson, 2001; Swaddle et Witter, 1997). Lind et Jakobsson (2001) soulignent toutefois la rapidité avec laquelle s'effectuent ces changements en réponse à la diminution de la surface alaire. Ils utilisent des Moineaux friquets (*Passer montanus*) et montrent qu'ils répondent à cette diminution de surface alaire par une réduction de leur masse corporelle en l'espace de seulement une semaine. Cette étude souligne bien la possibilité qu'ont les oiseaux à mue séquentielle d'utiliser cette stratégie de gestion de masse corporelle pour minimiser les effets de la mue sur leur capacité de vol. Ainsi, la gestion de la masse corporelle est une stratégie qui peut être utilisée aussi bien par des oiseaux à mue séquentielle que par des oiseaux à mue synchrone.

6.1.4 Gestion de la masse des organes

La gestion de la masse corporelle peut être accompagnée de la réorganisation de la masse des organes internes des oiseaux. Cette autre stratégie a également fait l'objet de nombreuses études principalement chez les Ansériformes et plus spécifiquement les oies (Ankney, 1979; 1984; Fox et Kahlert, 2005; Portugal *et al.*, 2009b), les canards de surface (Brown et Saunders, 1998; Dubowy, 1985, Ndlovu *et al.*, 2010; Young et Boag, 1982) et les canards plongeurs utilisant uniquement la force de leurs pattes pour se déplacer sous l'eau (Austin et Fredrickson, 1987; Bailey, 1985; Fox *et al.*, 2008; Piersma, 1988; Thompson et Drobney, 1996). Le *chapitre III* présente l'une des premières études conduites sur un canard plongeur qui se déplace sous l'eau avec un autre mode de propulsion, en l'occurrence la force combinée de ses pattes et

de ses ailes. Plusieurs études ont permis d'observer un maintien de la masse corporelle au cours de la mue tout en notant une réorganisation dans la gestion de la masse des organes internes comme c'est le cas pour les eiders mâles (voir **chapitre III**; Ankney, 1979; 1984; Fox *et al.*, 2008). Dans le /, les eiders présentent une faible plasticité au niveau des organes digestifs, les principaux changements étant observés au niveau du gésier, variations interprétées ici, comme le signe d'une diminution possible de la qualité de nourriture disponible au cours de la mue. A l'opposé, nos résultats montrent une forte plasticité au niveau de la musculature des eiders avec notamment une augmentation précoce des muscles liés au vol, avant même la fin de la croissance des rémiges. Ce résultat sous-tend, comme pour d'autres espèces (Bailey, 1985; Fox et Kahlert, 2005; Fox *et al.*, 2008; Gaunt *et al.*, 1990; Hohman *et al.*, 1992; Howell, 2002; Ndlovu *et al.*, 2010), l'utilisation de la stratégie qui consiste à augmenter la puissance de la musculature de vol pour compenser la réduction de la surface alaire, et donc l'augmentation de la charge, pour permettre à l'oiseau de regagner sa capacité de vol au plus vite. Un autre résultat, très intéressant de cette étude renvoie à l'augmentation de la musculature des pattes au cours de la mue. Une telle observation a déjà été faite chez différentes espèces (Ankney, 1979; 1984; Fox *et al.*, 2005; Portugal *et al.*, 2009b), mais ce phénomène est beaucoup moins répandu chez les oiseaux plongeurs. Habituellement, ces derniers ne présentent pas de variations de la musculature des pattes. L'explication couramment présentée dans la littérature serait liée à leur mode de propulsion qui utilise exclusivement la force des pattes pendant les périodes de recherche alimentaire sous l'eau (Bailey, 1985; Hohman, 1993; Piersma, 1988). Ce résultat pose une question encore peu abordée dans la littérature : la mue, et donc la réduction de la surface alaire, entraîne-t-elle une diminution des performances de plongée chez les oiseaux utilisant leurs ailes comme moyen de propulsion sous l'eau ? Nous suggérons au **chapitre III** que les résultats observés chez les eiders pourraient être un moyen de compenser une diminution de l'efficacité des ailes lors des plongées en période de mue comme constaté chez le

Macareux huppé (*Fratercula cirrhata*) et le Guillemot de troïl (*Uria aalge*) (Bridge, 2004), ce qui nécessiterait des recherches plus approfondies.

Un résultat original et inusité du *chapitre III* consiste en l'observation comparée de l'évolution des dépôts de graisse au cours de la mue et du patron de remplacement des rémiges. En effet, cette étude met pour la première fois en avant l'utilisation possible des réserves lipidiques, non comme unique moyen de compenser une demande énergétique élevée, mais également comme stratégie permettant de minimiser les possibles dommages sur les jeunes plumes en croissance. En début de mue, les oiseaux peuvent ainsi réduire leur besoin de s'alimenter en plongeant notamment lors des premiers stades de croissance des primaires alors que ces dernières ne sont plus protégées par les plumes de couverture, contrairement aux secondaires.

Actuellement, chez les oiseaux à mue séquentielle, la majeure partie des études traitant de la plasticité des organes ont principalement porté sur la reproduction et les migrations. Peu d'études abordent ce sujet pendant la mue. Lind et Jakobsson (2001) ont regardé spécifiquement les changements de masse des organes en période de mue, mais uniquement au niveau des muscles pectoraux. Ils ont pu constater que les Moineaux friquets augmentaient de façon très rapide la masse musculaire des pectoraux en concordance avec les changements de la surface alaire. Ainsi, quel que soit le mode de mue utilisé par les oiseaux, les individus peuvent avoir recours à cette même stratégie de gestion de la masse des organes internes pour réduire la durée d'incapacité de vol ou minimiser les effets de la mue sur les performances du vol.

6.1.5 Modifications d'origine comportementale

Mentionnons enfin que les oiseaux peuvent avoir recours à un changement d'ordre comportemental qui n'a, cette fois, pas fait l'objet d'une étude spécifique dans ce projet de recherche. Les oiseaux peuvent diminuer leurs activités énergétiquement coûteuses, ou encore se faire plus discrets dans leur environnement en favorisant par exemple une alimentation nocturne, ou en minimisant leurs vocalises. Ces différents comportements ont été observés chez les oiseaux à mue synchrone (Adams *et al.*, 2000; Bailey, 1981; Ginn et Melville, 1983; Hohman *et al.*, 1992; Kahlert *et al.*, 1996; Thompson, 1992; Van De Wetering et Cooke, 2000). Portugal *et al.* (2009a) ont par exemple mis en évidence une augmentation du temps passé au repos en période de mue pour les Eiders à duvet tandis que les Sarcelles d'été (*Anas querquedula*) vont principalement diminuer le temps passé en recherche de nourriture. Les oiseaux à mue séquentielle peuvent également avoir recours à ces stratégies comportementales (Kurvers *et al.*, 2008; Newton, 1966; Wingfield *et al.*, 2001; Wingfield et Soma, 2002).

6.1.6 Bilan comparatif

Nos travaux permettent de montrer que les oiseaux n'utilisent pas une seule stratégie mais bien plusieurs stratégies combinées de façon plus ou moins complexe. Une importante variabilité existe dans l'utilisation de ces différentes stratégies, aussi bien entre les espèces qui ont des modes de mue différents, qu'au sein des espèces qui ont le même mode de mue ou qu'entre les individus d'une même espèce. Les oiseaux à mue simultanée, comme les canards de mer, semblent toutefois plus restreints dans le nombre de stratégies utilisables comparativement aux oiseaux à mue séquentielle. Ces résultats indiquent que la mue synchrone est un mode de remplacement des plumes qui a évolué pour minimiser la durée de l'incapacité de vol.

6.2 Limites de l'étude

La moitié des analyses de cette thèse porte sur des oiseaux captifs alors que l'autre moitié des résultats provient d'individus sauvages. L'utilisation complémentaire de ces deux sources de données permet de mieux juger de la portée des résultats obtenus. Toutefois, la nature même des données, que ce soit celles obtenues en captivité ou en milieu naturel, présente à la fois des avantages et des inconvénients.

Tout d'abord, la collecte des données sur des oiseaux captifs permet le suivi annuel très régulier d'un même individu au niveau de nombreux paramètres tels que la masse, l'évolution du changement du plumage corporel au cours des saisons, etc. Ceci ne peut être le cas en milieu naturel où la capture et la recapture d'un même canard plongeur sont nécessaires, difficiles, voire impossibles en dehors de la période de reproduction. Par ailleurs, grâce au travail d'imprégnation, les oiseaux captifs sont habitués à la manipulation pour les différentes prises de mesures, ce qui conduit à une rationalisation du temps passé en expérimentation, et réduit d'autant leur stress. Toutefois, cela nécessite un long travail d'imprégnation qui commence dès la naissance des individus. Ainsi la récolte des premières données utilisables dans ce projet de recherche sur la mue des ailes, ne fut possible qu'à partir de la seconde année de vie des canards, période à laquelle ils effectuent le premier remplacement de leurs rémiges. Un avantage non négligeable de la captivité est bien sûr la possibilité de contrôler de nombreux paramètres tels la disponibilité en nourriture, la température, etc., permettant de faciliter l'interprétation des résultats obtenus. Néanmoins ces conditions restent éloignées de la vie sauvage et rendent parfois difficile l'extrapolation directe au milieu naturel, des résultats obtenus en captivité.

La force du design expérimental du *chapitre V* consistait à placer au cours de deux, voire trois années consécutives, les mêmes individus dans des conditions hydrothermiques différentes. Le succès de ce design nécessite la survie des mêmes

individus sur plusieurs années ce qui peut, pour des oiseaux dont l'élevage est délicat tels les canards de mer, s'avérer difficile car ils sont très sensibles à différentes pathologies comme l'aspergillose. La taille des échantillons était relativement limitée (*chapitres II et V*), ce qui s'explique principalement par les contraintes logistiques liées notamment à l'espace d'élevage nécessaire pour le maintien dans de bonnes conditions, d'espèces de grande taille telles l'Eider à duvet. L'augmentation des effectifs serait une solution mais engendrerait en contrepartie une augmentation notable du temps consacré uniquement aux nettoyage et entretien quotidiens des bassins et enclos. En effet, l'entretien quotidien représentait entre 2 et 4 heures en plus d'un après-midi par semaine pour les 28 eiders gardés en captivité. Ceci aurait pu porter préjudice au temps consacré aux mesures et observations nécessaires à ce projet.

Dans le *chapitre III*, il aurait été souhaitable d'inclure des femelles dans l'échantillon analysé, d'autant plus que l'échantillonnage sur le terrain a permis de collecter des individus des deux sexes. Cependant, le nombre de femelles récoltées fut trop faible pour l'inclure dans notre analyse. Pour améliorer ce jeu de données, il aurait fallu augmenter la fréquence des sorties sur le Saint-Laurent au cours de la période de mue ce qui fut limité pour des raisons d'ordre logistique.

La collecte des données du *chapitre IV* a été obtenue grâce à des consigneurs de données implantés dans la cavité abdominale de femelles d'eiders. Les avantages de cette technique sont indéniables puisque cette dernière permet d'accéder à un suivi continu sur plusieurs mois (période d'accumulation des données qui dépend de la longévité des batteries des consigneurs) de quelques paramètres physiologiques sur des oiseaux sauvages. Au vu des résultats obtenus aux *chapitres IV et V*, il aurait été préférable de faire une analyse similaire à celle du *chapitre IV* sur la sous-espèce d'Eiders à duvet *S. m. dresseri*, surtout dans le contexte hypothétique où chaque sous-

espèce est en adéquation avec les conditions locales observées au cours du cycle annuel. Toutefois, l'un des principaux désavantages de cette technique est qu'elle repose sur la recapture d'un nombre suffisant d'individus, l'extraction et l'organisation de plusieurs millions de données et sur la disponibilité d'un manufacturier maintenant à la retraite. Pour toutes ces raisons, il fut décidé de s'orienter vers l'utilisation d'une base de données déjà disponible mais sur la sous-espèce *mollissima*. Le suivi sur plusieurs mois de paramètres physiologiques tels le rythme cardiaque et la température corporelle d'eiders sauvages demeure une base de données intéressante pouvant générer plusieurs questions pertinentes.

Enfin la présente thèse a été remodelée par rapport à la proposition initiale déposée en début de projet. En effet, à la base, celui-ci proposait de quantifier les dépenses énergétiques au cours de la mue, de deux sous-espèces d'Eiders à duvet (*dresseri* et *borealis*), placés dans des conditions hydro-thermiques différentes. Bien que cet objectif aurait été pertinent et aurait certainement aidé à la compréhension de certains résultats présentés dans ce projet, plusieurs obstacles d'ordre logistique, comme la mortalité des œufs de la sous-espèce *borealis* lors du voyage d'Iqaluit à Rimouski, ont contraint à son abandon.

6.3 Implications pour la conservation

La conservation des espèces sauvages nécessite des connaissances fondamentales aussi bien au niveau de la dynamique de la population de l'espèce concernée, que des connaissances de base sur sa biologie, afin de pouvoir prendre des décisions avisées. Or, concernant les *Mergini*, les connaissances dans ces différents domaines restent succinctes, ce qui est probablement lié au fait que ce sont des oiseaux marins qui restent méfiants, parfois très nerveux face à la présence humaine et souvent

inaccessibles sur une partie de leur cycle annuel, ce qui rend difficile les recherches et l'acquisition des connaissances.

Plusieurs espèces de *Mergini* ont vu certaines de leurs populations subir un déclin important au cours des dernières décennies, parfois jusqu'à 50 % de leurs effectifs en 30 ans comme c'est le cas pour l'Harelde Kakawi (Schamber *et al.*, 2009), ou même à plus de 80 % en 40 ans pour l'Eider à duvet de la sous-espèce *borealis* (Merkel, 2004). Toutefois, les raisons expliquant ces diminutions restent encore mal comprises (Alberta Sustainable Resource Development, 2002; Dickson et Gilchrist, 2002; Merkel, 2004; Robertson et Gilchrist, 1998; Stehn *et al.*, 1993; Suydam *et al.*, 2000). Certaines études ont, quant à elles, souligné l'importance du rôle que pouvait jouer la quantité de prélèvements par la chasse sur la dynamique des populations de certains *Mergini*. C'est le cas pour l'Eider à duvet de la sous-espèce *borealis* et l'Eider à tête grise (Gratto-Trevor *et al.*, 1998; Merkel, 2004; Mosbech et Boertmann, 1999; Robertson et Gilchrist, 1998).

Au Canada, les décisions qui déterminent par exemple les périodes de chasse, les quotas, les espèces migratrices chassables, reposent sur la connaissance des niveaux des populations ainsi que sur une connaissance de la biologie des espèces, notamment en ce qui concerne la reproduction, l'alimentation ou les menaces dues aux épizooties (Comité sur la sauvagine du Service canadien de la faune, 2013). Dès 1994, une des recommandations de Goudie *et al.* (1994), pour une bonne gestion des populations de *Mergini*, était d'améliorer les connaissances au sujet des réseaux trophiques en hivernage mais aussi en période de mue. La mue des rémiges, qui entraîne l'incapacité de vol chez les *Mergini*, s'effectue, quant à elle, à la fin de l'été, juste avant le départ en migration et est plus tardive d'environ un mois chez les femelles reproductrices que chez les mâles (Frimer, 1994; Hohman *et al.*, 1992; Joensen, 1973; Mosbech et Boertmann, 1999; Petersen, 1981; Petersen *et al.*, 1999; **chapitre II**). Un

décalage a également été constaté chez des femelles non reproductrices, soulignant le caractère endogène de ce phénomène (*chapitre II*). Par ailleurs, les périodes de chasse débutent à l'automne, avant cette migration. Par exemple, l'ouverture de la chasse à l'Eider à duvet dans le Bas Saint-Laurent n'a pas changé depuis ces 10 dernières années (Environnement Canada, *com. pers.*) et, pour la période de chasse 2014-2015, débutait dès le 13 septembre. Or en observant des groupes d'Eiders à duvet de plusieurs centaines d'individus, comprenant aussi bien des mâles que des femelles, il a pu être constaté, durant cette année, qu'à moins de 8 jours de l'ouverture, très peu d'individus étaient capables de voler (*obs. pers.*). Les mâles avaient presque atteint leur capacité d'envol alors que la plupart des femelles qui se trouvaient dans ces groupes étaient seulement en train de perdre leurs premières rémiges, ou venaient tout juste de le faire. Compte tenu des données sur la durée d'incapacité de vol présentées dans cette étude aux *chapitres II, IV* et *V* et par Guillemette *et al.* (2007) ces femelles ne seront pas aptes à voler avant un mois. Elles deviennent donc des cibles plus « faciles » alors même qu'elles constituent le devenir des populations reproductrices. Des dates d'ouverture de chasse qui ne prendraient pas en compte des informations concernant la phénologie de la mue, pourraient, à long terme, devenir préjudiciables à la dynamique des populations de certains oiseaux migrateurs, avec des variations possibles selon les sexes.

Dans un contexte de réchauffement climatique, cette situation pourrait même se renforcer. En effet, les données du *chapitre V* indiquent un délai d'une semaine dans le démarrage de la mue pour les oiseaux qui se trouvent en eau chaude. Galbraith *et al.* (2012) ont indiqué que les températures de surface de l'eau du Saint-Laurent avaient augmenté de 0,9 °C par siècle pour la période 1873-2011, en corrélation avec l'augmentation de la température de l'air. Depuis les années 1990, cette tendance est plus forte avec une augmentation de la fréquence des anomalies climatiques. McGowan *et al.* (1998) font un constat identique, avec depuis les années 1970, une

augmentation de la fréquence des événements chauds qui se sont traduits par une augmentation de la température de surface de l'océan dans le Pacifique Nord-Est. Il est donc important pour les années à venir, d'améliorer les connaissances sur la phénologie de mue des différentes espèces de *Mergini* et d'approfondir celles de l'impact de facteurs environnementaux, tels la température de l'eau.

6.4 Perspectives de recherche

Ce projet de recherche a permis de documenter quelques stratégies employées par les *Mergini* au cours de la mue des rémiges pour leur permettre de minimiser la durée de cette période à mobilité réduite et donc avec un risque de prédation potentiellement plus élevé. Par ailleurs, il a aussi révélé en quoi le facteur température de l'eau pouvait être un paramètre important à prendre en compte dans l'étude de la mue des rémiges. En outre, il a également soulevé de nouvelles interrogations et hypothèses qui mériteraient d'être explorées lors de futures recherches notamment dans le contexte actuel du changement climatique.

6.4.1 Évaluation de la dépense énergétique et des zones de thermo-neutralité

Une des thématiques principales à l'origine de ce projet fut la notion de dépense énergétique en période de mue selon les conditions hydro-thermiques. Cette dépense énergétique n'a cependant fait l'objet que d'une estimation au *chapitre IV*. Une part importante de cette recherche s'appuie sur la connaissance des valeurs des températures critiques minimales de l'Eider à duvet déjà disponibles dans la littérature. Ainsi, une de ces températures a été évaluée à 15 °C pour des individus acclimatés à l'hiver et flottant sur l'eau (Jenssen *et al.*, 1989). Si un endotherme se retrouve en-dessous de sa zone de thermo-neutralité, il va devoir allouer de l'énergie supplémentaire à des mécanismes lui permettant de maintenir une température

corporelle convenable pour assurer le bon fonctionnement de son organisme. En conséquence, il a été supposé dans ce projet que des eiders en mue sur une eau à 8 °C seraient désavantagés sur le plan de la dépense énergétique par rapport à des individus en mue placés à 18 °C, donc, d'après la littérature, dans leur zone de thermo-neutralité. Cette hypothèse bien que basée sur un ensemble d'évidences notoires issu de la littérature mériterait, dans une prochaine étude, d'être validée dans des conditions expérimentales contrôlées mais sur des eiders en mue. En effet, plusieurs études ont démontré une augmentation de la conductance chez les oiseaux en mue (Buttemer *et al.*, 2003; Dietz *et al.*, 1992; Dolnik et Gavrilov, 1979; Lustick, 1970; Schieltz et Murphy, 1997; Thompson et Boag, 1976) or l'évaluation des températures critiques minimales pour l'Eider à duvet, issue de la littérature, repose uniquement sur des individus qui ne sont pas en mue (Gabrielsen *et al.*, 1991; Jenssen *et al.*, 1989). Par conséquent, la zone de thermo-neutralité des Eiders à duvet en mue diffère-t-elle des données de la littérature ? Quelles sont les dépenses énergétiques des Eiders à duvet en mue selon le régime hydro-thermique auquel ils sont soumis ? En examinant les résultats des *chapitres IV* et *V*, il peut paraître déroutant de voir, alors même que les eiders sauvages muent à une température de l'eau proche de 18 °C (*chapitre IV*), que les individus captifs placés dans une eau à 18 °C retardent leur mue et constituent moins rapidement de réserves que ceux dans une eau à 8 °C. Les résultats du *chapitre V* semblent suggérer que les eiders en eau « chaude » ont un certain « désavantage » à muer dans ces conditions. Il est important, néanmoins, de noter que les sous-espèces d'Eider à duvet utilisées aux *chapitres IV* et *V* sont différentes. Les sous-espèces qui muent à des latitudes différentes sont-elles sensibles de la même manière aux températures de l'eau ? Les dépenses énergétiques selon les conditions hydro-thermiques dépendent-elles alors de la sous-espèce en mue ? Il serait donc profitable de tester une première hypothèse selon laquelle la température critique minimale d'un Eider à duvet en mue sur l'eau est déplacée vers une valeur plus élevée que celle notée dans la littérature et qui concerne des individus acclimatés à l'hiver. Par ailleurs, il serait également souhaitable de tester une seconde hypothèse

selon laquelle la zone de thermo-neutralité des différentes sous-espèces d'Eider à duvet en mue varie en fonction des températures locales de leur milieu naturel respectif. En effet, très récemment, Khaliq *et al.* (2014) ont indiqué que, par comparaison avec les mammifères, les tolérances thermiques des oiseaux étaient probablement davantage adaptées aux températures ambiantes qu'ils rencontrent. Ainsi, obtenir une bonne connaissance de la zone de thermo-neutralité de l'Eider à duvet, et surtout des différentes sous-espèces, permettrait d'affiner, à l'avenir, les travaux ayant pour objectif une meilleure compréhension des effets de la température de l'eau en période de mue. Dans une future étude il serait intéressant d'effectuer une expérience similaire à celle du *chapitre V* mais en utilisant différentes sous-espèces d'Eider à duvet. Elles seraient exposées aussi bien à des températures proches de celles qu'elles peuvent expérimenter en milieu naturel (voir Table 5.1 *chapitre V*) qu'à des températures en dehors de leur zone de thermo-neutralité. Il serait aussi judicieux d'améliorer ce protocole en utilisant, par exemple, des individus implantés de loggers pour enregistrer à la fois leur rythme cardiaque et leur température corporelle. Ceci permettrait d'évaluer la dépense énergétique en période de mue et en conditions hydro-thermiques différentes afin de mieux mettre les résultats en parallèle avec ceux obtenus en milieu naturel au *chapitre IV*. Un tel projet permettrait d'évaluer si certaines sous-espèces d'Eider à duvet sont potentiellement plus vulnérables que d'autres aux changements climatiques.

Au cours de ce projet de thèse nous avons pu constater que les conditions hydro-thermiques auxquelles les eiders étaient soumis en période de mue, avaient des répercussions sur la phénologie de mue, sur la prise de poids et par conséquent sur la quantité de réserves énergétiques disponibles pour muer (*chapitre V*). Or différentes études ont récemment souligné que l'investissement énergétique fourni par les oiseaux pendant la période précédant la mue avait un impact direct sur la qualité du plumage (Dawson *et al.*, 2000; Echeverry-Galvis et Hau, 2013; Nilsson et Svensson,

1996; Saino *et al.*, 2014). On peut donc se demander si l'investissement énergétique en période de mue, en fonction des conditions hydro-thermiques rencontrées par les eiders pourrait aussi avoir des conséquences sur la qualité du plumage. Il pourrait être intéressant, notamment dans le contexte actuel de réchauffement climatique, de tester l'hypothèse selon laquelle le degré de l'investissement énergétique lié aux conditions hydro-thermiques en période de mue influence la qualité du plumage. Cette hypothèse pourrait être testée en ajoutant au protocole expérimental précédent l'évaluation de la qualité du plumage avec, par exemple, des mesures morphométriques (taille, masse, etc.) et des mesures de résistance à l'abrasion pour les plumes nouvellement formées.

6.4.2 Intégration du signal induit par la température de l'eau

Au *chapitre V* nous avons constaté que des eiders en mue sur une eau « chaude » déclenchaient plus tardivement leur mue comparativement à ceux placés en eau « froide ». Dans ce chapitre les eiders sont exposés à une température de l'eau fixe sans variation. Par ailleurs, au *chapitre IV* il a pu être constaté un retard dans le démarrage de la mue pour l'année 2005 comparativement aux années 2003 et 2004 alors même que les températures de l'eau pour 2005 présentaient un patron atypique. En effet, au cours de cette année les températures de l'eau ont atteint un pic plus tôt dans l'année suivi d'un long plateau de températures qui sont restées aux alentours de 17 °C. Ces résultats soulèvent une question intéressante quant à la « nature » du signal secondaire que peut jouer la température de l'eau. Les eiders « utilisent-ils » une valeur seuil de la température de l'eau ou bien repèrent-ils une variation de celle-ci comme étant un signal précurseur de l'arrivée de la mauvaise saison, signal utilisé pour le démarrage de la mue ? Il serait intéressant de tester l'hypothèse selon laquelle la variation de température de l'eau est un signal d'anticipation de l'hiver favorisant le synchronisme de la mue avec les températures de l'eau les plus favorables. Une

expérience permettant de tester cela consisterait à placer des eiders en période de mue dans des milieux où l'on ferait varier la date du pic de température de l'eau ainsi que son amplitude. Par exemple, quel serait l'impact sur les dates de démarrage de mue d'un pic de température de l'eau début août suivi d'une lente diminution comparativement à un pic identique suivi d'une chute brutale des températures de l'eau ? En plus des dates de démarrage de mue, il pourrait être pertinent de suivre la masse corporelle et éventuellement de réaliser, par l'intermédiaire de prises de sang régulières, un suivi de paramètres physiologiques tels les concentrations en hormones thyroïdiennes connues pour influencer le déroulement de la mue (Payne, 1972; Voitkevich, 1966). En effet, au *chapitre V* nous avons émis l'hypothèse selon laquelle l'initiation de la mue est modulée par la masse corporelle de manière anticipatoire. Un tel projet pourrait donc aider à améliorer la compréhension des mécanismes par lesquels la température de l'eau peut être intégrée par un individu comme un signal et servir de repère pour le déclenchement de la mue. La prise de poids constitue-t-elle alors une étape intermédiaire dans ce déclenchement ?

6.4.3 Adaptabilité face au réchauffement climatique

Le réchauffement climatique entraîne en plus de l'augmentation de la température de surface de l'eau, une augmentation de la fréquence des événements chauds (Galbraith *et al.*, 2012; McGowan *et al.*, 1998). La rapidité mais également l'amplitude avec laquelle un oiseau est capable de répondre à des changements dans son environnement, c'est-à-dire sa flexibilité de réponse, est un paramètre déterminant de sa vulnérabilité face à des changements rapides comme ceux engendrés par le réchauffement climatique (Şekercioğlu *et al.*, 2012). Au vu des résultats de ce projet montrant l'influence de la température de l'eau sur la mue des eiders, il serait intéressant de savoir si les oiseaux sont capables de changer de site de mue en tenant compte de la température de l'eau. De nombreuses espèces sont connues pour être

fidèles à leur zone de mue (Bowman et Brown, 1992; Flint *et al.*, 2000; Gehrold, 2014b; Phillips et Powell, 2006; Savard et Robert, 2013), mais pour certaines, des études récentes ont indiqué qu'elles pouvaient visiter différents sites avant de s'y installer pour muer (Gehrold, 2014b; Lewis *et al.*, 2010). Si les eiders en ont l'opportunité, font-ils eux aussi un choix ? Cela peut-il avoir, par conséquent, une influence sur leurs futures routes de migration de mue ? Une hypothèse pourrait être testée selon laquelle, pendant la période de quelques jours suivant leur arrivée dans une zone de mue, les eiders prospectent le milieu pour déterminer un secteur qui présente les meilleures conditions hydro-thermiques avant de débiter la perte de leurs rémiges. Une expérience comportementale en période de mue consisterait, par exemple, à placer les eiders dans un milieu présentant deux bassins en accès libre mais avec des températures d'eau différentes. Ceci permettrait d'évaluer, par le biais du budget de temps passé dans un bassin ou l'autre, s'ils manifestent une préférence particulière. Ce projet permettrait éventuellement de mieux comprendre et peut-être prédire un potentiel changement de route migratoire ou de zone de mue en fonction des modifications possibles de la température de l'eau.

6.4.4 Stratégie comportementale

Les Eiders à duvet sont des oiseaux plongeurs qui utilisent leurs ailes pour se déplacer sous l'eau. Pour cette espèce il a été observé (*chapitre III*) qu'en début de mue les primaires en croissance ne sont pas protégées par les anciennes plumes de couverture, ce qui les rend plus vulnérables en plongée. En effet, en début de mue les plumes sont fragiles et peuvent se rompre ou être arrachées plus facilement alors même qu'elles sont gorgées de sang (A. Viain, *obs. pers*). Les résultats du *chapitre III* suggèrent que les eiders utilisent leurs réserves lipidiques pour diminuer leur besoin de plonger au cours des premiers stades de croissance de leurs plumes quand elles sont non protégées et donc les plus fragiles. Il serait intéressant d'évaluer si c'est une stratégie utilisée par

d'autres espèces présentant les mêmes caractéristiques que les eiders (primaires non protégées et utilisation des ailes pour se déplacer sous l'eau). Un projet pourrait consister dans un premier temps à décrire précisément le patron de mue des ailes d'espèces de canards plongeurs utilisant leur ailes pour se déplacer sous l'eau (séquences de perte et de croissance des plumes primaires et secondaires en parallèle avec celles des couvertures sus et sous-alaires) par opposition aux espèces qui n'utilisent que les pattes pour se déplacer sous l'eau. Dans un deuxième temps ce projet évaluerait chez des oiseaux sauvages implantés d'un logger, la fréquence et le temps passé en plongée en période de mue. La bonne connaissance du patron de mue des oiseaux avec, en parallèle, celle de leur comportement de plongée au cours du déroulement de la mue permettraient éventuellement de mieux comprendre le choix de leur zone de mue. Les oiseaux doivent-ils trouver un site avec une forte abondance de nourriture pour leur permettre d'adopter un comportement tel que suggéré au *chapitre III* ? Ou faut-il que la nourriture soit plus facilement accessible (plus faible profondeur de plongée et donc moins de risque pour les plumes en croissance) ? En effet, l'adaptation d'un comportement spécifique, comme suggéré au *chapitre III*, nécessite que chaque individu ait pu faire suffisamment de réserves énergétiques avant le démarrage de sa mue.

6.5 Conclusion

L'objectif de cette thèse était de déterminer une partie des stratégies écophysiologiques utilisées par les *Mergini* pour leur permettre de réduire la durée de leur période d'incapacité de vol tout en conservant une mue de bonne qualité. Tout d'abord, ce projet montre clairement que la croissance des plumes exerce une contrainte chez les *Mergini* et notamment pour les individus de grande taille. Il met également en évidence que les *Mergini* n'ont pas recours à une stratégie de gestion de leur masse corporelle pour réduire la durée d'incapacité de vol. Toutefois, il suggère

l'utilisation d'une stratégie consistant à minimiser les coûts de maintenance des organes lorsqu'ils sont supérieurs aux bénéfices qu'ils procurent. De même, cette étude indique, chez l'Eider à duvet, l'utilisation d'une probable stratégie d'ordre comportemental qui consisterait à limiter les risques de dommages aux nouvelles plumes en croissance. Ce travail a aussi permis de montrer l'influence de la température de l'eau sur la mue d'endothermes aquatiques, tant au niveau de leur masse corporelle que du démarrage de leur mue. Enfin, l'ensemble de la thèse souligne la nécessité de prendre en compte la période de mue dans les prises de décisions qui touchent à la conservation des espèces, surtout si ces dernières subissent déjà de fortes contraintes pendant cette période. Une prochaine avenue pour la recherche serait de se pencher, dans le contexte actuel, sur la vulnérabilité potentielle de certaines communautés d'oiseaux face au réchauffement des eaux induit par le réchauffement climatique global.

6.6 Références

- Adams, P. A., Roberson, G. J. et Jones, I. L. (2000). Time-activity budgets of harlequin ducks molting in the Gannet Islands, Labrador. *The Condor*, 102, 703-708.
- Alberta Sustainable Resource Development. (2002). *Status of the White-winged Scoter (Melanitta fusca deglandi) in Alberta* (45). Edmonton, AB : SRD/ACA. Récupéré de <http://esrd.alberta.ca/fish-wildlife/species-at-risk/species-at-risk-publications-web-resources/birds/documents/SAR-StatusWhiteWingedScoterAlberta-May2002.pdf>
- Alerstam, T. et Lindström, Å. (1990). Optimal bird migration: The relative importance of time, energy and safety. Dans E. Gwinner (dir.), *Bird Migration* (p 331-335). Berlin : Springer-Verlag.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- Ankney, C. D. (1979). Does the wing molt cause nutritional stress in lesser snow geese? *The Auk*, 96, 68-72.
- Ankney, C. D. (1984). Nutrient reserve dynamics of breeding and molting brant. *The Auk*, 101, 361-370.
- Austin, J. E. (1983). *Postbreeding ecology of female Lesser scaup*. (Mémoire de maîtrise non publié). Columbia, MO : Université du Missouri.
- Austin, J. E. et Fredrikson, L. H. (1987). Body and organ mass and body composition of postbreeding female lesser scaup. *The Auk*, 104, 694-699.
- Bailey, R. O. (1981). *The postbreeding ecology of the redhead duck (Anas americana) on Long Island Bay, Lake Winnipegosis, Manitoba*. (Thèse de doctorat non publiée). Montréal : Université McGill.

- Bailey, R. O. (1985). Protein reserve dynamics in postbreeding adult male redheads. *The Condor*, 87, 23-32.
- Barshep, Y., Minton, C. D. T., Underhill, L. G., Erni, B. et Tomkovich, P. (2013). Flexibility and constraints in the molt schedule of long-distance migratory shorebirds: causes and consequences. *Ecology and Evolution*, 3(7), 1967-1976.
- Barta, Z., McNamara, J. M., Houston, A. I., Weber, T. P., Hedenström, A. et Feró, O. (2008). Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 211-229.
- Baudinette, R. V., Loveridge, K. J., Wilson, C. D. et Schmidt-Nielsen, K. (1976). Heat loss from feet of herring gulls at rest and during flight. *American Journal of Physiology*, 230(4), 920-924.
- Bellrose, F. C. (1980). *The ducks, geese, and swans of North America*. Harrisburg, Pennsylvania : Stackpole Books.
- Bergman, G. (1982). Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica*, 59, 77-83.
- Billard, R. S. et Humphrey, P. S. (1972). Molts and plumages in the Greater Scaup. *Journal of Wildlife Management*, 36(3), 765-774.
- Birkhead, T. R. et Taylor, A. M. (1977). Molt of the Guillemot, *Uria aalge*. *Ibis*, 119(1), 80-85.
- Blackmore, F. H. (1969). The effect of temperature, photoperiod and molt on the energy requirements of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 30(3), 433-444.

- Bock, W. J. (2000). Explanatory history of the origin of feathers. *American Zoologist*, 40(4), 478-485.
- Boere, G. C. (1976). The significance of the Dutch Waddenzee in the annual life cycles of arctic, subarctic and boreal waders. Part 1. The function as a moulting area. *Ardea*, 64(3-4), 210-291.
- Bond, A. L., Konyukhov, N. B. et Jones, I. L. (2013). Variation in primary molt in the least auklet. *The Condor*, 115(2), 348-355.
- Bonser, R. H. C. (1995). Melanin and the abrasion resistance of feathers. *The Condor*, 97, 590-591.
- Bonser, R. H. C. (1996). The mechanical properties of feather keratin. *Journal of Zoology (London)*, 239, 477-484.
- Booth, C. J. et Ellis, P. (2006). Common eiders and common guillemots taken by killer whales. *British Birds*, 99, 533-535.
- Booth, D. T., Clayton, D. H. et Block, B. A. (1993). Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings Biological Sciences*, 253(1337), 125-129.
- Bostwick, K. S. et Prum, R. O. (2005). Courting bird sings with stridulating wing feathers. *Science*, 309, 736.
- Bowman, T. D. et Brown, P. W. (1992). Site fidelity of male Black Ducks to a molting area in Labrador. *Journal of Field Ornithology*, 63, 32-34.
- Bridge, E. S. (2004). The effects of intense wing molt on diving in alcids and potential influences on the evolution of molt patterns. *Journal of experimental Biology*, 207(17), 3003-3014.

- Bridge, E. S. (2011). Mind the gaps: what's missing in our understanding of feather molt. *The Condor*, 113(1), 1-4.
- Brown, P. W. et Fredrickson, L. H. (1997). White-winged Scoter (*Melanitta fusca*). Dans A. Poole et F. Gill (Dir.), *The Birds of North America*, 274. Philadelphia, PA : ANS/AOU.
- Brown, R. E. et Saunders, D. K. (1998). Regulated changes in body mass and muscle mass in molting blue-winged teal for an early return to flight. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 26-32.
- Burt, Jr., E. H. et Ichida, J. M. (1999). Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *The Auk*, 116(2), 364-372.
- Butler, M. W. et McGraw, K. J. (2009). Indoor housing during development affects moult, carotenoid circulation and beak colouration of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*). *Avian Biology Research*, 2, 203-211.
- Buttemer, W. A., Nicol, S. C. et Sharman, A. (2003). Thermoenergetics of pre-moulting and moulting kookaburras (*Dacelo novaeguineae*): they're laughing. *Journal of Comparative Physiology B*, 173, 223-230.
- Cade, T. J. et Maclean, G. L. (1967). Transport of water by adult sandgrouse to their young. *The Condor*, 69, 323-343.
- Cherubini, G., Serra, L. et Baccetti, N. (1996). Primary moult, body mass and moult migration of little tern *Sterna albifrons* in NE Italy. *Ardea*, 84(1/2), 99-114.
- Chilgren, J. D. (1978). Effects of photoperiod and temperature on postnuptial molt in captive White-Crowned Sparrows. *The Condor*, 80(2), 222-229.

- Chilgren, J. D. et de Graw, W. A. (1977). Some blood characteristics of white-crowned sparrows during molt. *The Auk*, 94, 169-171.
- Clark, G. A. (2001). Form and function: the external bird. Dans S. Podulka, R. Rohrbaugh et R. Bonney (dir.), *Handbook of bird biology* (p. 3.1-3.56). New York : Cornell Lab of Ornithology.
- Comité sur la sauvagine du Service canadien de la faune. (2013). Règlement sur les oiseaux migrateurs au Canada, juillet 2013 (39). Canada : SCF. Récupéré de <http://www.ec.gc.ca/rcom-mbhr/6CA3782D-C69D-4113-ADA0-1090B9DC1FFE/1363%20-%202013%20July%20Report%20FRE%20Final.pdf>
- Craik, S. R., Savard, J.-P. L. et Titman, R. D. (2009). Wing and body molts of male Red-breasted mergansers in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *The Condor*, 111(1), 71-80.
- Cruz, D. L., Takekawa, J. Y., Wilson, M. T., Nysewander, D. R., Evenson, J. R., Esler, D., Boyd, W. S. et Ward, D. H. (2009). Spring migration routes and chronology of Surf Scoters (*Melanitta perspicillata*): a synthesis of Pacific coast studies. *Canadian Journal of Zoology*, 87(11), 1069-1086.
- Danner, R. M., Greenberg, R. S., Danner, J. E. et Walters, J. R. (2014). Winter food limits timing of pre-alternate moult in a short-distance migratory bird. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12322
- Dawson, A. (2004). The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*, 146, 493-500.

- Dawson, A. (2005). The effect of temperature on photoperiodically regulated gonadal maturation, regression and moult in starlings - potential consequences of climate change. *Functional Ecology*, 19(6), 995-1000.
- Dawson, A. (2006). Control of molt in birds: association with prolactin and gonadal regression in starlings. *General and Comparative Endocrinology*, 147(3), 314-22.
- Dawson, A., Hinsley, S. A., Ferns, P. N., Bonser, R. H. C., et Eccleston, L. (2000). Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267, 2093-2098.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E. et Ball, G. F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms*, 16, 365-380. doi:10.1177/074873001129002079.
- De la Hera, I., Pérez-Tris, J. et Tellería, J. L. (2009). Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 98-105.
- De la Hera, I., Pérez-Tris, J. et Tellería, J. L. (2010). Relationships among timing of moult, moult duration and feather mass in long-distance migratory passerines. *Journal of Avian Biology*, 41, 609-614.
- Delhey, K., Peters, A., Johnsen, A. et Kempenaers, B. (2006). Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? *Behavioral Ecology*, 17, 790-798.
- DesRochers, D. W., Reed, J. M., Awerman, J., Kluge, J. A., Wilkinson, J., van Griethuijsen, L. I., Aman, J. et Romero, L. M. (2009). Exogenous and endogenous

- corticosterone alter feather quality. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152, 46-52.
- Dickson, D. L. et Gilchrist, H. G. (2002). Status of marine birds of the southeastern Beaufort sea. *Arctic*, 55, 46-58.
- Dietz, M. W., Daan, S. et Masman, D. (1992). Energy requirements for molt in the Kestrel *Falco tinnunculus*. *Physiological Zoology*, 65(6), 1217-1235.
- Diéval, H., Giroux, J.-F. et Savard, J.-P. L. (2011). Distribution of common eiders *Somateria mollissima* during the brood-rearing and moulting periods in the St. Lawrence Estuary Canada. *Wildlife Biology*, 17(2), 124-134.
- Dolnik, V. R. et Gavrilov, V. M. (1979). Bioenergetics of molt in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *The Auk*, 96(2), 253-264.
- Douthwaite, R. J. (1976). Weight changes and wing moult in the red-billed teal. *Wildfowl*, 27, 123-127.
- Dove, C. L. et Agreda, A. (2007). Differences in plumulaceous feather characters of dabbling and diving ducks. *The Condor*, 109(1), 192-199.
- Dubowy, P. J. (1985). Seasonal organ dynamics in post-breeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers. *Comparative Biochemistry and Physiology A Comparative Physiology*, 82, 899-906.
- Dumbacher, J. P. (1999). The evolution of toxicity in pitohuis: I. Effects of homobatrachotoxin on chewing lice (Order Phthiraptera). *The Auk*, 116, 957-963.
- Echeverry-Galvis, M. A. et Hau, M. (2013). Flight performance and feather quality: paying the price of overlapping moult and breeding in a tropical highland bird. *PLoS ONE*, 8, e61106.

- Edwards, A. E. (2008). Large-scale variation in flight feather molt as a mechanism enabling biennial breeding in albatrosses. *Journal of Avian Biology*, 39(2), 144-151.
- Ely, C. R., Dau, C. P. et Babcock, C. A. (1994). Decline in a Population of Spectacled Eiders Nesting on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Northwestern Naturalist*, 75, 81-87.
- Endler, J. A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34, 76-91.
- Ferns, P. N. et Lang, A. (2003). The value of immaculate mates: relationships between plumage quality and breeding success in shelducks. *Ethology*, 109, 521-532.
- Figuerolaa, J., Domenech, J. et Senar, J. C. (2003). Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour*, 65, 551-557.
- Fitzpatrick, S. (1998). Birds' tails as signaling devices: markings, shape, length, and feather quality. *American Naturalist*, 151, 157-173.
- Flinks, H. et Kolb, H. (1997). Body mass variations of Stonechats *Saxicola torquata* during breeding and moult. *Vogelwelt*, 118, 1-10.
- Flint, P. L., Petersen, M. R., Dau, C. P., Hines, J. E. et Nichols, J. D. (2000). Annual survival and site fidelity of Steller's Eiders molting along the Alaska Peninsula. *Journal of wildlife management*, 64(1), 261-268.
- Fox, A. D., Hartmann, P. et Petersen, I. K. (2008). Body mass and organ size change during wing moult in common scoter. *Journal of Avian Biology*, 39, 35-40.

- Fox, A. D. et Kahlert, J. (2005). Changes in body mass and organ size during wing moult in non-breeding greylag geese *Anser anser*. *Journal of Avian Biology*, 36, 538-548.
- Fox, A. D., Kahlert, J., Walsh, A. J., Stroud, D. A., Mitchell, C., Kristiansen, J. N. et Hansen, E. B. (1998). Patterns of body mass change during moult in three different goose populations. *Wildfowl*, 49, 45-56.
- Fox, A. D. et King, R. (2011). Body mass loss amongst moulting pochard *Aythya ferina* and tufted duck *A. fuligula* at Abberton Reservoir, south east England. *Journal of Ornithology*, 152, 727-732.
- Frimer, O. (1994). Autumn arrival and moult in King eiders (*Somateria spectabilis*) at Disko, West Greenland. *Arctic*, 47(2), 137-141.
- Gabrielsen, G. W., Mehlum, F., Karlsen, H. E., Andresen, O. et Parker, H. (1991). Energy cost during incubation and thermoregulation in the female common eider *Somateria mollissima*. *Norsk Polarinstitut Skrifter*, 195, 51-62.
- Galbraith, P. S., Larouche, P., Chasse, J. et Petrie, P. (2012). Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence: interdecadal variability and long term trends. *Deep-Sea Research Part II*, 77-80, 10-20.
- Gaunt, A. S., Hikida, R. S., Jehl, Jr. J. R. et Fenbert, L. (1990). Rapid atrophy and hypertrophy of an avian flight muscle. *The Auk*, 107, 649-659.
- Gehrold, A. (2014a). Species-specific habitat use of wing-moulting waterbirds in response to temporary flightlessness. *Ibis*, 156, 850-863
- Gehrold, A. (2014b). Forschung am Ismaninger Speichersee mit Fischteichen: Ortstreue und Habitatwahl mausernder Schnatterenten. *Falke*, 61(7), 24-26.

- Gehrold, A. et Köhler, P. (2013). Wing-moulting waterbirds maintain body condition under good environmental conditions: a case study of Gadwalls (*Anas strepera*). *Journal of Ornithology*, 154, 783-793.
- Ginn, H. B. et Melville, D. S. (1983). *Moult in Birds*. BTO Guides 19. Norfolk, UK : British Trust for Ornithology.
- Gosler, A. G. (1994). Mass-change during moult in the great tit *Parus major*. *Bird Study*, 41, 146-154.
- Goudie, R. I., Brault, S., Conant, B., Kondratyev, A. V., Petersen, M. R. et Vermeer, K. (1994). The status of sea ducks in the north Pacific Rim: toward their conservation and management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 59, 27-49.
- Goudie, R. I., Robertson, G. J. et Reed, A. (2000). Common Eider (*Somateria mollissima*). Dans A. Poole et F. Gill (Dir.), *The Birds of North America*, 546. Philadelphia, PA : ANS/AOU. doi: 10.2173/bna.546.
- Gratto-Trevor, C. L., Johnston, V. H. et Pepper, S. T. (1998). Changes in shorebird and eider abundance in the Rasmussen Lowlands, NWT. *Wilson Bulletin*, 110(3), 316-325.
- Griggio, M., Serra, L., Licheri, D., Campomori, C. et Pilastro, A. (2009). Moult speed affects structural feather ornaments in the Blue Tit. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 782-792.
- Guillemette, M. et Butler, P. J. (2012). Seasonal variation in energy expenditure is not related to activity level or water temperature in a large diving bird. *The Journal of Experimental Biology*, 215, 3161-3168. doi:10.1242/jeb.061119.

- Guillemette, M. et Ouellet, J.-F. (2005). Temporary flightlessness in pre-laying Common Eiders *Somateria mollissima*: Are females constrained by excessive wing-loading or by minimal flight muscle ratio? *Ibis*, 147, 293-300.
- Guillemette, M. Pelletier, D., Grandbois, J. M. et Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88(11), 2936-2945.
- Haas, C. A. (2005). *Flight performance of bumble bees with wing wear*. (Mémoire de maîtrise). Alberta : Université de Lethbridge. Récupéré de <https://www.uleth.ca/dspace/handle/10133/262>.
- Haas, C. A. et Cartar, R. V. (2008). Robust flight performance of bumble bees with artificially induced wing wear. *Canadian Journal of Zoology*, 86(7), 668-675.
- Hall, K. S. S. et Fransson, T. (2000). Lesser White throats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *Journal of avian biology*, 31, 583-587
- Hall, K. S. S. et Tullberg, B. S. (2004). Phylogenetic analyses of the diversity of moult strategies in *Sylviidae* in relation to migration. *Evolutionary Ecology*, 18, 85-105.
- Hedenström, A. et Sunada, S. (1999). On the aerodynamics of moult gaps in birds. *Journal of Experimental Biology*, 202(1), 67-76.
- Hill, G. E. (1990). Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40, 563-572.
- Hill, G. E. et Montgomerie, R. (1994). Plumage color signals nutritional condition in the house finch. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 258, 47-52.

- Hodges, J. I., King, J. G., Conant, B. P. et Hanson, H. A. (1996). Aerial surveys of waterbirds in Alaska 1957-94: population trends and observer variability. *Information and Technology Report*, 4, 1-24.
- Hogan, D., Esler, D. E. et Thompson, J. E. (2013a). Variation in Body Mass and Foraging Effort of Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) During Remigial Molt. *The Auk*, 130(2), 313-322.
- Hogan, D., Thompson, J. E. et Esler, D. E. (2013b). Survival of Barrow's Goldeneyes during remigial molt and fall staging. *Journal of Wildlife Management*, 77, 701-706.
- Hohman, W. L. (1993). Body composition dynamics of Ruddy Ducks during wing moult. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 2224-2228.
- Hohman, W. L., Ankney, C. D. et Gordon, D. H. (1992). Ecology and management of postbreeding waterfowl. Dans B. D. J. Batt, A. D. Afton, M. G. Anderson, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec et G. L. Krapu (dir.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl* (p. 128-189). Minneapolis : University of Minnesota.
- Howell, M. D. (2002). *Molt dynamics of male long-tailed ducks on the Beaufort Sea*. (Mémoire de maîtrise non publié). Université d'Auburn, Alabama.
- Hoye, B. J. et Buttemer, W. A. (2011). Inexplicable inefficiency of avian molt? Insights form an opportunistically breeding arid-zone species, *Lichenostomus penicillatus*. *PloSONE*, 6, e16230.
- Humphrey, P. S. et Parkes, K. C. (1959). An approach to the study of molts and plumages. *The Auk*, 76(1), 1-31.

- Iverson, S. et Esler, D. (2007). Survival of female Harlequin Ducks during wing molt. *Journal of Wildlife Management*, 71(4), 1220-1224.
- Jehl, Jr. J. R. (1990). Aspects of the molt migration. Dans E. Gwinner (dir.), *Bird migration* (p. 102-113). Berlin : Springer-Verlag.
- Jenssen, B. M., Ekker, M. et Bech, C. (1989). Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders *Somateria mollissima* in air and water. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 669-673.
- Joensen, A. H. (1973). Moulting migration and wing-feather moult of seaducks in Denmark. *Danish Review of Game Biology*, 8, 1-42.
- Johnson, S. R. et Richardson, W. J. (1982). Waterbird migration near the Yukon and Alaskan Coast of the Beaufort Sea: II: molt migration of seaducks in summer. *Arctic*, 35, 291-301.
- Jovani, R., Blas, J., Stoffel, M. J., Bortolotti, L. E. et Bortolotti, G. R. (2010). Fault bars and the risk of feather damage in cranes. *Journal of Zoology*, 281(2), 94-98.
- Kahlert, J., Fox, A. D. et Ettrup, H. (1996). Nocturnal feeding in moulting greylag geese *Anser anser* an anti-predator response? *Ardea*, 84, 15-22
- Khaliq, I., Hof, C., Prinzinger, R., Böhning-Gaese, K. et Pfenninger, M. (2014). Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings Biological Sciences*, 281(1789), doi: 10.1098/rspb.2014.1097.
- Kilgore, D. L. et Schmidt-Nielsen, K. (1975). Heat loss from ducks' feet immersed in cold water. *The Condor*, 77, 475-517.

- King, J. R. (1981), Energetics of avian molt. *Proceedings International Ornithological Congress*, 17, 312-317.
- Kose, M. et Møller, A. P. (1999). Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(6), 430-436.
- Kuenzel, W. J. (2003). Neurobiology of Molt in Avian Species. *Poultry Science*, 82, 981-991.
- Kurvers, R. H. J. M., Roberts, M. L., McWilliams, S. R. et Peters, A. (2008). Experimental manipulation of testosterone and condition during molt affects activity and vocalizations of male blue tits. *Hormones and Behavior*, 54, 263-269.
- Laguna, M. P., Maillé, S., Uriot, S., Bocher, P., Duzont, F. et Delcroix, E. (2012). *Suivi des populations de limicoles migrants en Guadeloupe et Guyane, mise en relation avec le dispositif de suivi régional « Pan American Shorebird Program » (PASP)*. Récupéré de http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/pdf/limicoles_outremer_rapport_final.pdf
- Langston, N. E. et Rohwer, S. (1995). Unusual patterns of incomplete primary molt in Laysan and black-footed albatrosses. *The Condor*, 97(1), 1-19.
- Langston, N. E. et Rohwer, S. (1996). Molt-breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. *Oikos*, 76, 498-510.
- Lattin, C. R., Reed, J. M., DesRochers, D. W. et Romero, L. M. (2011). Elevated corticosterone in feathers correlates with corticosterone-induced decreased feather quality: a validation study. *Journal of Avian Biology*, 42, 247-252.
- Lewis, T. L., Flint, P. L., Schmutz, J. A. et Derksen, D. V. (2010). Pre-moult patterns of habitat use and moult site selection by Brent Geese *Branta bernicla nigricans*: individuals prospect for moult sites. *Ibis*, 152, 556-568.

- Lind, J. et Jakobsson, S. (2001). Body building and concurrent mass loss: flight adaptations in tree sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268, 1915-1919.
- Livezey, B. C. (1995). Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (*Anatidae: Mergini*). *The Condor*, 97, 233-255.
- Lustick, S. (1970). Energy requirement of molt in cowbirds. *The Auk*, 87, 742-746.
- Lyngs, P. (1992). Ynglefuglene på Græsholmen 1925-90. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, 86, 1-93.
- Lyngs, P. (2000). Status of the Danish breeding population of Eiders *Somateria mollissima* 1988-1993. *Dansk Ornitologisk Forening Tidsskrift*, 94, 12-18.
- Marden, J. H. (1994). From damselflies to pterosaurs: how burst and sustainable flight performance scale with size. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 266, 1077-1084.
- Mawhinney, K., Diamond, A. W., Kehoe, P. et Benjamin, N. (1999). Status and productivity of common eiders in relation to great black-backed gulls and herring gulls in the southern Bay of Fundy and the northern gulf of Maine. *Waterbirds*, 22, 253-262.
- McGowan, J. A., Cayan, D. R. et Dorman, L. M. (1998). Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science*, 281(5374), 210-217.
- Merilä, J. et Hemborg, C. (2000). Fitness and feather wear in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology*, 31, 504-510.
- Merkel, F. R. (2004). Evidence of population decline in common eiders breeding in Western Greenland. *Arctic*, 57, 27-36

- Mewaldt, L. R. et King, J. R. (1979). Latitudinal variation of postnuptial molt in pacific coast White-crowned sparrows. *The Auk*, 95, 168-179.
- Moore, P. G. (2001). Concerning grey seals killing eider ducks in the Clyde Sea area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 1067-1068.
- Moreau, E. (1937). The comparative breeding biology of the african hornbills (*Bucerotidæ*). *Proceedings of the Zoological Society of London A*, 107(3), 331-346.
- Morgan, R. (1986). Eider attacked by grey seal. *British Birds*, 79, 338.
- Mosbech, A. et Boertmann, D. (1999). Distribution, abundance and reaction to aerial surveys of post-breeding king eiders (*Somateria spectabilis*) in western Greenland. *Arctic*, 52(2), 188-203.
- Murphy, M. E. (1996). Energetics and nutrition of molt. Dans C. Carey (dir.), *Avian energetics and nutritional ecology* (p. 158-198). New York : Chapman and Hall.
- Murphy, M. E. et King, J. R. (1992). Energy and nutrient use during moult by White-crowned sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23(3), 304-313.
- Murphy, M. E., Miller, B. T. et King, J. R. (1989). A structural comparison of fault bars with feather defects known to be nutritionally induced. *Canadian Journal of Zoology*, 67(5), 1311-1317.
- Ndlovu, M., Cumming, G. S., Hockey, P. A. R. et Bruinzeel, L. W. (2010). Phenotypic flexibility of a southern African duck *Alopochen aegyptiaca*: do northern hemisphere paradigms apply? *Journal of Avian Biology*, 41, 558-564.

- Neukirch, A. (1982). Dependence of life span of the honeybee (*Apis mellifica*) upon flight performance and energy consumption. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 146(1), 35-40.
- Newton, I. (1966). The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ibis*, 108, 41-87
- Newton, I. (1968). The temperatures, weights, and body composition of molting bullfinches. *The Condor*, 77(4), 323-332.
- Nilsson, J. A. et Svensson, E. (1996). The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265, 711-714.
- Nysewander, D. R., Evenson, J. R., Murphie, B. L. et Cyra, T. A. (2005). *Report of marine bird and marine mammal component, Puget Sound Ambient Monitoring Program, for July 1992 to December 1999 period*. Olympia, WA : Washington Department of Fish and Wildlife.
- Owen, M. et Ogilvie, M. A. (1979). Wing molt and weights of barnacle geese in Spitsbergen. *The Condor*, 81, 42-52.
- Palmer, R. S. (1972). Patterns of molting. Dans D. S. Farner et J. R. King (dir.), *Avian Biology*, (Vol. 2, p. 65-102). New York : Academic Press.
- Panek, M. et Majewski, P. (1990). Remex growth and body mass of mallards during wing molt. *The Auk*, 107, 255-259.
- Pap, P. L., Barta, Z., Tökölyi, J. et Vágási, C. I. (2007). Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38, 471-478.

- Payne, R. B. (1972). Mechanisms and control of molt. Dans D. S. Farner et J. R. King (dir.), *Avian Biology* (Vol. 2, p. 104-155). New York : Academic Press.
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J.-M. et Butler, P. J. (2007). It is time to move: linking flight and foraging behaviour in a diving bird. *Biology Letters*, 3(4), 357-359.
- Pelletier, D., Guillemette, M., Grandbois, J.-M. et Butler, P. J. (2008). To fly or not to fly: high flight costs in a large sea duck do not imply an expensive lifestyle. *Proceedings of the Royal Society B*, 275(1647), 2117-2124.
- Pennyquick, C. J. (1987). Flight of seabirds. Dans J. P. Croxall (dir.), *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems* (p. 43-62). Cambridge : Cambridge University Press.
- Petersen, M. (1981). Populations, feeding ecology and molt of Steller's Eider. *The Condor*, 83, 256-262.
- Petersen, M. R., Larned, W. W. et Douglas, D. C. (1999). At-sea distribution of spectacled eiders: a 120-year-old mystery resolved. *The Auk*, 116, 1009-1020.
- Petersen, M. R., McCaffery, B. J. et Flint, P. L. (2003). Post-breeding distribution of Long-tailed Ducks *Clangula hyemalis* from the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildfowl*, 54, 129-139.
- Piersma, T. (1988). Breast muscle atrophy and constraints on foraging during the flightless period of wing moulting great crested grebes. *Ardea*, 76, 96-106.
- Phillips, L. M. et Powell, A. N. (2006). Evidence for wing molt and breeding site fidelity in King Eiders. *Waterbirds*, 29, 148-153.

- Pomeroy, D. (1990). Why fly? The possible benefits of lower mortality. *Biological journal of the Linnean Society*, 40, 53-65.
- Portugal, S. J., Butler, P. J., Green, J. A. et Cassey, P. (2011). Indications of phenotypic plasticity in moulting birds: captive geese reveal adaptive changes in mineralisation of their long bones during wing moult. *Journal of Ornithology*, 152, 1055-1061.
- Portugal, S. J., Green, J. A. et Butler, P. J. (2007). Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *Journal of Experimental Biology*, 210(8), 1391-1397.
- Portugal, S. J., Isaac, R., Quinton, K. L. et Reynolds, S. (2009a). Do captive waterfowl alter their behaviour patterns during their flightless period of moult? *Journal of Ornithology*, 151(2), 443-448.
- Portugal, S. J., Thorpe, S. K. S., Green, J. A., Myatt, J. P. et Butler, P. J. (2009b). Testing the use/disuse hypothesis: pectoral and leg muscle changes in captive barnacle geese *Branta leucopsis* during wing moult. *Journal of Experimental Biology*, 212, 2403-2410. doi:10.1242/jeb.021774.
- Prevost, Y. (1983). The moult of the Osprey *Pandion haliaetus*. *Ardea*, 71, 199-209.
- Prince, P. A., Weimerskirch, H., Huin, N. et Rodwell, S. (1997). Molt, maturation of plumage and ageing in wandering albatross. *The Condor*, 99, 58-72.
- Pyle, P. (2008). *Identification guide to North American birds, part 2*. Point Reyes Station, California : Slate Creek Press.

- Rail, J.-F. et Savard, J.-P. L. (2003). *Identification des aires de mue et de repos au printemps des macreuses (Melanittan sp.) et de l'Eider à duvet (Somateria mollissima) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (406)*. Québec : Service canadien de la faune.
- Rayner, J. M. V. (1988). Form and functions in avian flight. *Current Ornithology*, 5, 1-66.
- Reed, A., Benoit, R., Lalumière, R. et Julien, M. (1996). *Utilisation des habitats côtiers du Nord-Est de la Baie James par les canards (90)*. Québec : Service canadien de la faune.
- Reed, A. et Erskine, A. I. (1986). La taille et l'état des populations d'Eiders à duvet dans l'Est de l'Amérique du Nord. Dans A. Reed (dir.), *Les eiders au Canada (47)*, p. 163-170). Québec : Service canadien de la faune.
- Robertson, G. J. Cooke, F. Goudie, R. I. et Boyd W. S. (1998). Molt speed predicts pairing success in male harlequin ducks. *Animal Behaviour*, 55, 1677-1684.
- Robertson, G. J. et Gilchrist, H. G. (1998). Evidence of population decline among common eiders breeding in the Belcher Islands, Northwest Territories. *Arctic*, 51, 378-385.
- Robertson, G. J. et Goudie, R. I. (1999). Harlequin Duck (*Histrionicus histrionicus*). Dans A. Poole et F. Gill (Dir.), *The Birds of North America*, 466. Philadelphia, PA : ANS/AOU. doi:10.2173/bna.466.
- Robertson, G. J. et Savard J.-P. L. (2002). Long-tailed Duck (*Clangula hyemalis*). Dans A. Poole et F. Gill (Dir.), *The Birds of North America*, 651. Philadelphia, PA : ANS/AOU. doi: 10.2173/bna.651.

- Rowher, S. et Manning, J. (1990). Differences in timing and number of molts for Baltimore and Bullock's Orioles: implications to hybrid fitness and theories of delayed plumage maturation. *The Condor*, 92, 125-140.
- Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G. et Copple, M. M. (2009). Allometry of the duration of flight feather molt in birds. *Plos Biology*, 7(6), e1000132.
- Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Ambrosini, R., Romano, A., Caprioli, M., ... et Bazzi, G. (2014). A trade-off between reproduction and feather growth in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 9(5), e96428. doi:10.1371/journal.pone.0096428
- Salomonsen, F. (1968). The moult migration. *Wildfowl*, 19, 5-24.
- Sarasola, J. H. et Jovani, R. (2006). Risk of feather damage explains fault bar occurrence in a migrant hawk, the Swainson's hawk *Buteo swainsoni*. *Journal of Avian Biology*, 37(1), 29-35.
- Savard, J.-P. L., Bordage, D. et Reed, A. (1998). Surf Scoter (*Melanitta perspicillata*). Dans A. Poole et F. Gill (Dir.), *The Birds of North America*, 363. Philadelphia, PA : ANS/AOU.
- Savard, J.-P. L., Lesage, L., Gilliland, S. G., Gilchrist, G. et Giroux, J.-F. (2011). Molting, staging and wintering locations of common eiders breeding in the Gyrfalcon Archipelago, Ungava Bay. *Arctic*, 64, 197-206.
- Savard, J.-P. L. et Robert, M. (2013). Relationships among breeding, molting and wintering areas of adult female Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) in eastern North America. *Waterbirds*, 36, 34-42.

- Schamber, J. L., Flint, P. L., Grand, J. B., Wilson, H. M. et Morse, J. A. (2009). Population dynamics of Long-tailed Ducks breeding on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Arctic*, 62(2), 190-200.
- Schieltz, P. C. et Murphy, M. E. (1997). The contribution of insulation changes to the energy cost of avian molt. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 396-400.
- Schmid-Hempel, P. et Wolf, T. (1988). Foraging effort and life span of workers in a social insect. *Journal of Animal Ecology*, 57(2), 509-521.
- Serra, L. (2001). Duration of primary moult affects primary quality in Grey Plovers *Pluvialis squatarola*. *Journal of Avian Biology*, 32, 377-380.
- Serra, L., Griggio, M., Licheri, D. et Pilastro, A. (2007). Molt speed constrains the expression of a carotenoid-based sexual ornament. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(5), 2028-2034.
- Serra, L. et Underhill, L. (2006). The regulation of primary molt speed in the grey plover, *Pluvialis squatarola*. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 451-455.
- Şekercioğlu, C. H., Primack, R. B. et Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation*, 148, 1-18.
- Sjöberg, K. (1988). The flightless period of free-living male teal *Anas crecca* in northern Sweden. *Ibis*, 130, 164-171.
- Smith, W. E. (2006). Moulting common eiders being devoured by killer whales. *British Birds*, 99, 264.
- Steen, I. et Steen, J. B. (1965). The importance of the legs in the thermoregulation of birds. *Acta Physiologica Scandinavica*, 63, 285-291.

- Stehn, R. A., Dau, C. P., Conant, B. et Butler, W. I. (1993). Decline of Spectacled Eiders nesting in Western Alaska. *Arctic*, 46(3), 264-277.
- Stettenheim, P. (1972). Patterns of molting. Dans D. S. Farner et J. R. King (dir.), *Avian Biology* (Vol. 2, p. 2-63). New York : Academic Press.
- Stresemann, E. et Stresemann, V. (1966). Die Mauser der Vogel. *Journal für Ornithologie*, 107.
- Sumida, S. S. et Brochu, C. A. (2000). Phylogenetic context for the origin of feathers. *American Zoologist*, 40(4), 486-503.
- Suydam, R. S., Dickson, D. L., Fadely, J. B. et Quakenbush, L. T. (2000). Population declines of King and Common eiders of the Beaufort Sea. *The Condor*, 102, 219-222.
- Svensson, L. (1992). *Identification Guide to the European Passerines* (4e ed.). Stockholm : Märsta tryck.
- Svensson, E. et Hedenström, A. (1999). A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western Palearctic warblers (*Aves: Sylviidae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(2), 263-276.
- Swaddle, J. P. et Witter, M. S. (1997). The effects of moult on the flight performance, body mass, and behaviour of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 1135-1146.
- Taylor, E. J. (1995). Molt of Black brant (*Branta bernicla nigricans*) on the arctic coastal plain, Alaska. *The Auk*, 112(4), 904-919.

- Thompson, C. W. (1991). The sequence of molts and plumages in Painted Buntings and implications for theories of delayed plumage maturation. *The Condor*, 93, 209-235.
- Thompson, J. E. (1992). *The nutritional ecology of molting male canvasbacks (Aythya valisineria) in central-Alberta*. (Mémoire de maîtrise non publié). Columbia, USA : Université du Missouri.
- Thompson, D. C. et Boag, D. A. (1976). Effect of molting on the energy requirements of Japanese quail. *The Condor*, 78, 249-252.
- Thompson, J. E. et Drobney, R. D. (1996). Nutritional consequences of moult in male canvasbacks: variation in nutrient reserves and digestive tract morphology. *The Condor*, 98, 512-526.
- Thompson, C. W. et Kitaysky, A. S. (2004). Polymorphic flight-feather molt sequence in Tufted puffins (*Fratercula cirrhata*): a rare phenomenon in birds. *The Auk*, 121(1), 35-45.
- Thompson, C. W., Wilson, M. L., Melvin, E. F. et Pierce, D. J. (1998). An unusual sequence of flight-feather molt in Common murrelets and its evolutionary implications. *The Auk*, 115(3), 653-669.
- Tucker, V. A. (1991). The effect of molting on the gliding performance of a Harris' hawk (*Parabuteo unicinctus*). *The Auk*, 108(1), 108-113.
- Uher-Koch, B. D., Esler, D., Dickson, R. D., Hupp, J. W., Evenson, J. R., Anderson, E. M., Barrett, J. et Schmutz, J. A. (2014). Survival of Surf Scoters and White-Winged Scoters during Remigial Molt. *The Journal of Wildlife Management*, 78(7), 1189-1196. doi: 10.1002/jwmg.774.

- Underhill, L. G. (2003). Within ten feathers: primary moult strategies of migratory waders (*Charadrii*). Dans P. Berthold, E. Gwinner et E. Sonnenschein (Dir.), *Avian Migration* (p. 187-198). Berlin : Springer.
- Vágási, C. I., Pap, P. L., Tökölyi, J., Székely, E. et Barta, Z. (2011). Correlates of variation in flight feather quality in the Great tit *Parus major*. *Ardea*, 99, 53-60.
- Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Benkö, Z., Marton, A. et Barta, Z. (2012). Haste makes waste but condition matters: molt rate-feather quality trade-off in a sedentary songbird. *PLoS ONE*, 7, e40651.
- Van De Wetering, D. et Cooke, F. (2000). Body weight and feather growth of male Barrow's goldeneye during wing moult. *The Condor*, 102, 228-231
- Van Den Hout, P. J., Mathot, K. J., Maas, L. R. M. et Piersma, T. (2010). Predator escape tactics in birds: linking ecology and aerodynamics. *Behavioral Ecology*, 21(1), 16-25.
- Verrier, D. (2003). *Croissance et mue chez le poussin de manchot royal (Aptenodytes patagonicus) : aspects écophysiologiques*. (Thèse non publiée). Lyon, France : Université Claude Bernard-Lyon I.
- Vézina, F., Gustowska, A., Jalvingh, K. M., Chastel, O. et Piersma, T. (2009). Hormonal correlates and thermoregulatory consequences of molting on metabolic rate in a northerly wintering shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(2), 129-142.
- Visser, M. E., Schaper, S. V., Holleman, L. J. M., Dawson, A., Sharp, P., Gienapp, P. et Caro, S. P. (2011). Genetic variation in cue sensitivity involved in avian timing of reproduction. *Functional Ecology*, 25, 868-877.

- Voitkevich, A. A. (1966). *The feathers and plumage of birds*. Londres : Sidgwick et Jackson.
- Walsberg, G. E. (1983). Avian ecological energetics. Dans D. S. Farner, J. R. King et K. C. Parkes (dir.), *Avian biology* (p. 161-220). New York : Academic Press.
- Weber, T. P., Borgudd, J., Hedenström, A., Persson, K. et Sandberg, G. (2005). Resistance of flight feathers to mechanical fatigue covaries with moult strategy in two warbler species. *Biology Letters*, *1*(1), 27-30.
- Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Maney, D. L., Schoech, S. J., Wada, M. et Morton, M. L. (2003). Effects of temperature on photoperiodically induced reproductive development, circulating plasma luteinizing hormone and thyroid hormones, body mass, fat deposition and molt in mountain white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *General and Comparative Endocrinology*, *131*, 143-158.
- Wingfield, J. C., Lynn, S. E. et Soma, K. K. (2001). Avoiding the costs of testosterone: ecological bases of hormone behavior interactions. *Brain Behavior and Evolution*, *57*, 239-251.
- Wingfield, J. C. et Soma, K. K., (2002). Spring and autumn territoriality in song sparrows: same behavior, different mechanisms? *Integrative and Comparative Biology*, *42*, 11-20.
- Witherby, H. F. (1929). The moults of the European passerines. *Journal of Ornithology*, *77*(4), 236-248.
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F. et Du, X. (2003). Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, *421*(6921), 335-340.
- Young, B. (1991). Annual molts and interruption of the fall migration for molting in Lazuli Buntings. *The Condor*, *93*, 236-250.

- Young, D. A. et Boag, D. A. (1982). Changes of physical condition of male mallards (*Anas platyrhynchos*) during moult. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 3220-3226.
- Zenatello, M., Serra, L. et Baccetti, N. (2003). Trade-offs among body mass and primary moult patterns in migrating black terns *Chlidonias niger*. *Ardea*, 90(3), 411-420.