

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

SURVIE DES JUVÉNILES DURANT L'ÉLEVAGE CHEZ LA BERNACHE DU
CANADA (*BRANTA CANADENSIS MAXIMA*) NICHANT AU SUD DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

AMÉLIE FONTAINE

MAI 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal 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 Montréal 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.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est composé de trois parties. Une introduction générale rédigée en français présente d'abord une revue de littérature sur la gestion des populations animales qui profitent des modifications anthropiques. Je présente ensuite un bref survol de l'écologie des populations de bernaches du Canada et de l'estimation de la survie des juvéniles durant l'élevage. L'introduction générale se termine par l'énoncé des objectifs et des hypothèses de l'étude. Le corps du mémoire est composé d'un chapitre écrit sous forme d'article scientifique rédigé en anglais qui sera soumis pour publication dans une revue scientifique. Une conclusion générale, rédigée en français, termine le mémoire et revient sur les principaux résultats et conclusions de l'étude ainsi que son implication dans ce domaine de recherche. Le manuscrit traite principalement de l'évaluation de la survie des oisons durant l'élevage chez une population de bernaches du Canada établies dans le sud du Québec ainsi que de l'effet des principaux facteurs influençant cette survie. Je serai première auteure alors que mes codirecteurs Jean-François Giroux et Eric T. Reed seront coauteurs tout comme Jean Rodrigue impliqué dans le programme de baguage de bernaches. J'ai effectué la collecte des données en 2013-2014 et réalisé l'ensemble des analyses ainsi que la rédaction de l'article.

En tant que directeur de recherche, Jean-François Giroux m'a donné l'opportunité de travailler sur un projet passionnant. J'aimerais le remercier pour cette chance, ses généreux conseils ainsi que sa grande écoute tout au long de ma maîtrise. Un grand merci également à mon codirecteur, Eric T. Reed, qui m'a conseillé et grandement aidé au niveau des analyses. Sans son aide, ces modélisations complexes m'auraient causé bien plus de maux de tête. Un merci spécial à Francis St-Pierre, pour qui les îles de Varennes et sa faune n'ont plus de secret et qui m'a permis de récolter les données de terrain avec facilité et efficacité. Un remerciement spécial à tous les responsables de laboratoire qui m'ont permis d'utiliser leurs ordinateurs pour accélérer le processus d'analyse (Labo Peres-Neto, Labo Giraldeau et Labo d'informatique du département). Un grand merci à mes collègues de laboratoire pour m'avoir encouragée et aidée ainsi qu'à tous les assistants de terrain qui depuis dix ans, ont permis d'amasser et de compiler les données nécessaires à mon projet. J'aimerais finalement remercier toute ma famille et mes amis qui m'ont soutenue pendant les aléas de ma maîtrise.

Cette étude a été possible grâce au soutien financier du Service canadien de la faune d'Environnement Canada, du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, la Faculté des sciences de l'UQAM ainsi que du Centre de la Science de la Biodiversité du Québec.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	vii
RÉSUMÉ	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Gestion de la faune et modifications anthropiques	1
La survie des oissons durant l'élevage chez les oies et les bernaches	3
Facteurs influençant la survie pré-envol chez les bernaches	4
Les bernaches du Canada nichant au sud du Québec	7
Objectifs et hypothèses	9
CHAPITRE I	
PRE-FLEDGING SURVIVAL OF TEMPERATE-NESTING CANADA GEESE: THE RELATIVE IMPORTANCE OF DENSITY-DEPENDENT EFFECTS AND INDIVIDUAL COVARIATES	11
Summary	12
Introduction	13
Methods	17
Results	23
Discussion	35
Conclusion	42

CONCLUSION GÉNÉRALE 44

APPENDICE A

STRUCTURE DES DIFFÉRENTES TRANSITIONS POSSIBLE POUR CHAQUE COHORTE

APPENDICE B

LISTE COMPLÈTE DES MODÈLES UTILISÉS POUR DÉTERMINER LE MEILLEUR MODÈLE À APPLIQUER ET POUR MESURER L'EFFET DU LIEU ET DES ANNÉES

APPENDICE C

LISTE DES MODÈLES UTILISÉS POUR TESTER LA VALIDITÉ DU SOUS-ÉCHANTILLON D'INDIVIDUS DONT L'ÂGE DE LA MÈRE EST CONNU

APPENDICE D

PROBABILITÉS DE SURVIE DES JUVÉNILES DURANT L'ÉLEVAGE POUR LES MODÈLES SIMPLIFIÉS UTILISÉS POUR LES MODÉLISATIONS DE L'EFFET DES DIFFÉRENTES COVARIABLES SUR LA SURVIE PRÉ-ENVOL

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1. Estimates and 95% CIs of annual pre-fledging survival probabilities of Canada geese at Varennes and Repentigny, 2005-2014	27
2. Survival probabilities and 95% CIs (dashed lines) of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to their relative hatching date (day) in southern Quebec, 2005-2014. Relative hatching date is defined as the number of days from the median hatching date of each cohort. Asterisk following a year indicates a significant effect (single asterisk: β 95% CI excluding 0 for one of the two beta estimates and double asterisk: β 95% CI excluding 0 for the two beta estimates)	31
3. Survival probabilities and 95% CIs (dashed lines) of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to the initial brood size of their family in southern Quebec, 2005-2014. Initial brood size is defined as the number of goslings leaving the nest. Years followed by an asterisk indicate a significant effect (β 95% CI excluding 0)	32
4. Survival probabilities and 95% CIs of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to the age of their mother in southern Quebec, 2008-2014. Asterisk following a year indicates a significant effect. Mother age classes 10 to 15 years were pooled because of small sample size	34

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1. Top Model selection for survival rate of pre-fledged juvenile Canada geese in southern Quebec, 2005–2014	26
2. Brood density for Canada geese in southern Quebec and water levels of St. Lawrence River during brood rearing recorded at the Varennes station, 2005–2014	28
3. Model selection of hatching date, brood size, temperature, precipitation and wind on pre-fledging survival rate of Canada geese in southern Quebec, 2005–2014	30
4. β -estimates and 95% CI for the effect of hatching date on pre-fledged survival rate of Canada geese in southern Quebec, 2005–2014. Significant β estimates are indicated in bold	30

RÉSUMÉ

Les modifications anthropiques intenses des dernières décennies ont permis à certaines populations animales d'exploiter de nouvelles ressources et d'accroître leur effectif à un point tel où des problèmes au niveau écologique, économique et sanitaire peuvent survenir. Comprendre les différentes composantes de la dynamique de ces populations est essentiel afin de prendre des décisions de gestion adéquate. La bernache du Canada (*Branta canadensis maxima*) s'est particulièrement bien adaptée aux milieux urbains et est aujourd'hui considérée comme étant très abondante dans plusieurs régions des États-Unis et du Canada. Au début des années 1990, une population s'est établie dans une zone péri-urbaine du sud du Québec et a connu une forte croissance jusqu'à récemment alors que des facteurs dépendants de la densité semblent se manifester. La survie des juvéniles durant l'élevage n'a pas encore été déterminée pour ces oiseaux, ce qui constitue le dernier élément manquant afin d'évaluer leur succès reproducteur. L'objectif principal de cette étude était donc d'estimer le taux de survie des juvéniles durant l'élevage chez des bernaches du Canada nichant au sud du Québec, dans les régions de Varennes et de Repentigny. Des effets dépendants de la densité ainsi que l'effet de l'année, de deux sites d'élevage, des conditions météorologiques (température, précipitations et vent), de la date d'éclosion, de la taille de la couvée initiale et de l'âge de la mère sur le taux de survie a également été évalué. Les données obtenues par marquage-recapture entre 2005 et 2014 ont été analysées à l'aide de modélisations effectuées avec le logiciel MARK. La survie pré-envol variait entre 0.45 (95% IC: 0.40–0.50) et 0.76 (0.62–0.84) selon les années et les sites d'élevage. La survie des juvéniles à Varennes a décliné durant l'étude alors qu'elle est restée stable à Repentigny. Le taux de survie à Repentigny était légèrement supérieure qu'à Varennes (0.64 (0.53 – 0.72) vs 0.60 (0.55 – 0.65)) où la densité de couvées était plus élevée, supportant ainsi l'hypothèse d'effets densité-dépendant sur la survie des jeunes durant l'élevage. La date d'éclosion, et dans une moindre mesure, la taille de couvée et l'âge de la mère avaient une influence sur la survie des jeunes. La survie était généralement plus élevée pour des oisons éclos avant la date médiane d'éclosion. La taille de couvée et l'âge de la mère avaient une influence positive sur la survie. L'élevage des jeunes se déroulait en majeure partie à proximité des sites d'éclosion. Seulement 13% à 17% des oisons changeaient de site après l'éclosion. Les modélisations ont également montré un faible taux de perte d'étiquettes de palmure annuelle, soit 2% pour les juvéniles après

l'envol et les sous-adultes et 7% pour les adultes. Cette étude a permis d'approfondir les connaissances sur la dynamique de cette population et sur les facteurs régulant la survie des juvéniles bernaches du Canada avant l'envol en région tempérée. Elle a aussi permis de développer une méthode innovatrice et robuste permettant l'évaluation de la survie des juvéniles durant l'élevage.

Mots clés : *Branta canadensis maxima*, dynamique de population, survie pré-envol, conditions météorologiques, site d'élevage, date d'éclosion, taille de couvée, âge de la mère, effets densité-dépendant

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Gestion de la faune et modifications anthropiques

Depuis son apparition sur Terre, l'être humain n'a cessé de modifier l'environnement qui l'entoure et a maintenant un impact direct sur la faune et la flore (Goudie, 1982). Une des conséquences fréquemment mentionnées est le déclin de plusieurs espèces végétales et animales (Vitousek *et al.*, 1997). Cependant, certaines espèces opportunistes peuvent parfois tirer profit de ces modifications d'habitats et rapidement combler de nouvelles niches écologiques créées par l'homme et ainsi devenir surabondantes (Destefano & Deblinger, 2005).

En Amérique du Nord, certains cas comme celui du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ou du castor du Canada (*Castor canadensis*) sont bien connus (Côté *et al.*, 2004; Lafond & Pilon, 2004). Cependant, bien d'autres cas moins connus ont été répertoriés, notamment chez la faune aviaire avec le cormoran à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*) et plusieurs espèces de goélands (*Larus spp.*), d'oies (*Anser spp.*) et de bernaches (*Branta spp.*) (Hindman & Ferrigno, 1990; Bédard *et al.*, 1997; Weiser & Powell, 2010). De nouvelles sources alimentaires, de nouveaux habitats offrant des sites de nidification supplémentaires ou une protection contre les prédateurs, le contrôle de la chasse et la création de refuges ont tous été suggérés pour expliquer l'augmentation phénoménale de certaines populations animales (Gering & Blair, 1999; Gassett, 2001; DeStefano & DeGraaf, 2003; Weiser & Powell, 2010).

Cependant, la taille d'une population ne peut s'accroître indéfiniment. Des effets densité-dépendants peuvent s'installer au fur et à mesure qu'une population croît et peuvent moduler certains paramètres agissant sur le taux de croissance de celle-ci. La diminution des ressources, l'augmentation de la compétition, une hausse de la prédation sont les principaux effets pouvant mener à une hausse de taux de mortalité, une baisse du taux de natalité ou une baisse de l'émigration ayant comme conséquences de diminuer la taille de la population. Des conditions environnementales anormales peuvent également subvenir et diminuer la taille de la population. Puisqu'elles surviennent de manière aléatoire et indépendante de la densité, elles n'ont toutefois pas le même pouvoir régulateur que les effets dépendants de la densité (Cain et al. 2008, Begon et al. 2009).

Une population abondante cohabitant avec des humains peut causer des problèmes tels que les nuisances associées aux dépôts de fientes sur les terrains privés ou publics, la dépréciation dans les terres agricoles et les risques d'accidents routiers ou aériens (Conover & Chasko, 1985; MacMillan *et al.*, 2004; Cleary *et al.*, 2006). Cependant, des activités comme la chasse et l'observation de certaines populations peuvent engendrer des revenus de plusieurs millions de dollars par année (Groupe-conseil Genivar Inc., 2004; Lafond & Pilon, 2004; Henderson, 2005). Les avantages et les désagréments qu'une population abondante occasionne montrent l'importance

d'appliquer une gestion fondée sur l'optimisation des bénéfices de ces ressources naturelles tout en minimisant les nuisances occasionnées.

La gestion d'une population abondante requiert entre autres la connaissance de son utilisation des habitats et de la dynamique de population. Plusieurs paramètres démographiques incluant le succès reproducteur, l'immigration, l'émigration et la mortalité des individus sont nécessaires afin de modéliser la tendance des effectifs d'une population (Williams *et al.*, 2002). Chez les espèces aviaires, le succès reproducteur inclut le succès de nidification et la survie des jeunes durant l'élevage. Plusieurs méthodes permettent l'évaluation de ces deux paramètres. Cependant, la survie des jeunes durant l'élevage demeure un élément difficile à évaluer avec justesse chez les espèces nidifuges, comme la sauvagine.

La survie des oisons durant l'élevage chez les oies et les bernaches

La survie des jeunes durant l'élevage chez la bernache du Canada et chez les *Anserinae* en général, est difficile à évaluer avec précision en partie à cause de leur petite taille leur permettant de se camoufler facilement dans la végétation, de l'habitat semi-aquatique dans lequel ils vivent et du fait que les jeunes se déplacent aisément peu de temps après leur naissance (Stolley *et al.*, 1999). En général, les estimations de la survie des oisons sont basées sur l'une des quatre méthodes suivantes : comparaison de la taille moyenne des couvées, comparaison du nombre total d'oisons

sur un même site à des dates successives, changement temporel de la taille de la couvée de femelles marquées ou changement de la taille de couvée d'oisons marqués. Chacune de ces méthodes comporte ses propres biais. Toutefois, il semble que les méthodes basées sur le marquage individuel donnent les résultats les plus précis (Eberhardt *et al.*, 1989; Stolley *et al.*, 1999). Toujours selon ces quatre méthodes, une revue de littérature effectué par Warhurst *et al.* (1983) rapportent des taux de survie des jeunes durant l'élevage chez les bernaches du Canada variant entre 59% et 88%. D'autres études plus récentes comme celle de Fondell *et al.* (2008) obtiennent des valeurs plus faibles avec une survie de seulement 32%. Les résultats dépendent grandement du lieu d'étude et de la méthode d'estimation, c'est pourquoi il est difficile de faire des comparaisons directes entre les études (Stolley *et al.*, 1999). Il apparaît donc impératif de trouver une méthode d'évaluation fiable qui pourrait être appliquée de manière standardisée. Les dernières avancées en modélisation reliées aux techniques de capture-marquage-recapture offrent des pistes de solutions intéressantes (Lebreton & Pradel, 2002; Nicolai & Sedinger, 2012).

Facteurs influençant la survie pré-envol chez les bernaches

Les jeunes étant plus vulnérables peu de temps après leur naissance, la mortalité semble se produire en grande partie au cours des deux premières semaines de vie (Brakhage, 1965; Zicus, 1981; Eberhardt *et al.*, 1989; Flint *et al.*, 1995). Les

conditions météorologiques comme la température, la pluie et le vent peuvent avoir une influence négative sur la survie des jeunes durant les premiers jours suivant l'éclosion en raison de leur petite taille, de leurs habiletés thermorégulatrices limitées et de leurs faibles réserves de graisses (Sedinger, 1986, 1992; Blumberg & Sokoloff, 1998).

Un autre facteur important est le site d'élevage. La qualité et la quantité de végétation comestible disponible à un site d'élevage peuvent exercer une grande influence sur la croissance des jeunes oies et bernaches qui en retour peut avoir un impact sur leur survie (Aubin *et al.*, 1993; Shorrocks *et al.*, 1998; Hill *et al.*, 2003; Mainguy *et al.*, 2006). Bien que moins étudiés, le dérangement humain, l'accès facile à un plan d'eau, la distance entre les sites de nidification et d'élevage, la compétition intraspécifique et la prédatation peuvent également influencer la qualité d'un site d'élevage (Vermeer, 1970; Hanson & Eberhardt, 1971; Lake *et al.*, 2008). Pannetier Lebeuf et Giroux (2014) ont observé des effets dépendants de la densité de couples nicheurs sur le succès de nidification des bernaches établies dans deux sites ayant un historique de colonisation et des densités différentes. On peut donc se demander s'il y a aussi un effet dépendant de la densité sur le taux de survie des juvéniles lié à la qualité des sites d'élevage.

La date d'éclosion peut également influencer la croissance des jeunes chez la sauvagine. Les oisons éclos hâtivement ont généralement une meilleure croissance

(Cooch *et al.*, 1991; Sedinger & Flint, 1991; Lindholm *et al.*, 1994) ce qui augmente leur chance de survie (Fondell *et al.*, 2008). Doiron (2006) a constaté chez la population de bernaches du Canada du sud du Québec une différence allant jusqu'à 36 jours entre la première et la dernière éclosion. Cet étalement des éclosions laisse présager que les contraintes environnementales et alimentaires reliées à la date d'éclosion seraient moins importantes en milieu tempéré qu'en milieu arctique ou subarctique. Cependant, Doiron (2006) a tout de même montré un effet de la date d'éclosion sur la condition corporelle des juvéniles et Pilote *et al.* (2014) ont observé un plus faible taux de survie post-envol pour les juvéniles éclos tardivement.

La taille de la couvée peut aussi influencer la survie des juvéniles bien que les mécanismes pouvant expliquer ce phénomène ne soient pas encore bien compris. L'étude de Loonen *et al.* (1999) a montré un lien entre la taille de couvée des bernaches nonnettes (*Branta leucopsis*), la croissance des jeunes et la dominance de l'unité familiale sur les sites d'alimentation. De plus, la survie des juvéniles lors de la migration automnale était meilleure chez les familles plus nombreuses. Le phénomène d'adoption, fréquent chez les *Anserinae*, peut cependant venir modifier le nombre d'individus d'une famille durant l'élevage par rapport à la taille de couvée initiale (Eadie *et al.*, 1988; Choudhury *et al.*, 1993). Cet important phénomène rend difficile le suivi des couvées et peut venir biaiser des résultats utilisant la taille de couvée initiale comme facteur influençant la survie. Dans le cas de la population du

sud du Québec, un taux d'adoption par les couples nicheurs de 50% a été rapporté (Doiron, 2006).

Le taux de survie des jeunes durant l'élevage peut finalement être influencé par l'âge de la mère (Raveling, 1981; Rockwell *et al.*, 1993). Selon Rockwell *et al.* (1993), le succès reproducteur de la petite oie des neiges (*Chen caerulescens*), basé sur la taille de la ponte et la survie des oisons, augmente jusqu'à l'âge optimal de six ans et décline par la suite. Le développement de comportements agonistiques, une meilleure condition corporelle et une meilleure connaissance des sites d'élevage pourraient contribuer au succès accru des femelles plus âgées (Raveling, 1981). À l'opposé, les femelles trop âgées offriraient des soins parentaux de moindre qualité due à la sénescence ou à leur fidélité à des sites d'élevage perturbés (Rockwell *et al.*, 1993). D'autres études chez différentes espèces de sauvagines ont également montré que les femelles plus âgées ont tendance à nidifier plus tôt et à pondre plus d'œufs (Ringelman & Longcore, 1982; Hamann & Cooke, 1987).

Les bernaches du Canada nichant au sud du Québec

Au début des années 1990, une population de bernaches du Canada s'est établie dans le sud du Québec (Giroux *et al.*, 2001). Depuis la découverte de quelques nids sur les îles de Varennes en 1992, la population s'est accrue de façon exponentielle. En 2014, on y dénombrait 320 nids, sans compter les 95 autres nids

localisés sur les îles avoisinantes dans la région de Repentigny (Giroux, J.-F. données non publiées).

Cette croissance élevée est reliée à plusieurs facteurs. Les adultes ont une faible dispersion reproductive et sont également fidèles à leur site de reproduction (Giroux, données non publiées). L'étude de Pannetier Lebeuf et Giroux (2014) a montré une faible dispersion natale, ce qui signifie qu'une proportion importante des juvéniles sont fidèles à leur site de reproduction. Cette étude montre également que la majeure partie de la population niche sur des îles où les couples trouvent une protection accrue contre les prédateurs terrestres résultant en un succès de nidification élevé. L'habitat (milieu tempéré et anthropisé) offre des sites d'alimentation favorables à l'élevage des jeunes (Doiron, 2006). Finalement, leur comportement de dispersion post-reproductive vers des sites où la chasse est interdite ou moins intensive (Beaumont *et al.*, 2013) permet une plus grande survie pour les juvéniles et leurs parents (Pilotte *et al.*, 2014). Depuis 2013, le nombre de couples nicheurs semble se stabiliser sur les îles de Varennes. Pannetier Lebeuf et Giroux (2014) ont soumis l'hypothèse que des facteurs dépendant de la densité pourraient commencer à limiter la croissance de cette population. Ils ont en effet observé une réduction du succès de nidification liée à la fois à l'hétérogénéité des territoires de qualité et aux interférences agonistiques entre couples nichant à proximité l'un de l'autre.

Au sein de cette population, la survie des juvéniles durant l'élevage n'a pas encore été déterminée. Elle constitue le dernier élément manquant afin d'évaluer le succès reproducteur, qui est un paramètre essentiel dans la compréhension de la dynamique d'une population en croissance et dans l'utilisation de modélisations comme outil de gestion (Gauthier & Brault, 1998).

Objectifs et hypothèses

Le premier objectif de ce projet de recherche consistait à estimer le taux de survie avant l'envol des juvéniles bernaches du Canada établies dans le sud du Québec à l'aide d'une méthode d'estimation robuste et innovatrice. Le second objectif visait à évaluer l'effet de plusieurs variables individuelles susceptibles d'influencer la survie des jeunes avant l'envol.

Les prédictions concernant l'effet de facteurs influençant la survie des oisons durant l'élevage étaient les suivantes :

- 1) Les oisons élevés dans la région de Repentigny, où la densité de couvées est moins élevée, auront une survie supérieure à ceux élevés dans la région de Varennes.
- 2) La survie des oisons sera plus faible s'ils subissent des températures froides, de fortes précipitations ou de forts vents pendant les premiers jours de leur vie.
- 3) Les oisons nés plus tard en saison auront une survie plus faible que ceux nés plus tôt.

- 4) Les oissons issus d'une famille dont la taille de couvée initiale est plus élevée auront une survie plus élevée.
- 5) La survie des oissons augmentera avec l'âge de la mère jusqu'à l'atteinte d'un plateau puis diminuera avec la sénescence de celle-ci.

CHAPITRE I

PRE-FLEDGING SURVIVAL OF TEMPERATE-NESTING CANADA GEESE:
THE RELATIVE IMPORTANCE OF DENSITY-DEPENDENT EFFECTS AND
INDIVIDUAL COVARIATES

Summary

1. Several bird species have taken advantage of human modified habitats, resulting in population increases. Determining how and which demographic parameters can be affected by these anthropogenic modifications is essential to understand population dynamics. Among these parameters, unbiased estimates of pre-fledging survival remain relatively difficult to obtain for precocial birds. Furthermore this parameter can vary from year to year and find the causes of these variations is another challenge for ecologists.
2. In this study, we developed an accurate method to estimate pre-fledging survival in a population of temperate-nesting Canada geese (*Branta canadensis maxima*) that has undergone an exponential increase during the last two decades. We also examined whether pre-fledging survival was affected by density-dependent effects and individual covariates.
3. Between 2005 and 2014, 8,679 goslings were marked with web tags when hatching at two adjacent sites that support different brood densities. A total of 3,922 of these birds were recaptured and banded before fledging while 338 were recaptured and banded in subsequent years as after-hatching year birds. Multistate models with joint live and dead encounters were used to estimate survival and to look at the effects of rearing sites, hatching date, initial brood size, mother age, and weather conditions at hatching.
4. During the 10 years of the study, survival varied between 0.45 (95% CI: 0.40–0.50) and 0.76 (0.62–0.84) according to years and sites with an overall mean of 0.62 (0.55–0.69). Survival rates varied little between the two sites and declined over time at the site with the highest density. Pre-fledging survival generally declined for birds hatched after median hatching date and tended to increase with initial brood size and mother age. Weather conditions at time of hatching did not affect gosling survival.
5. This study provides the first estimate of true pre-fledging survival for a temperate-nesting population of Canada geese using an improved and robust method. Density dependent effects that were shown to influence nesting success of this population also appear to affect gosling survival.

Keywords: *Branta canadensis maxima*, brood size, density-dependent effect, hatching date, gosling, mother age, population dynamics, rearing site, weather conditions

Introduction

Rapid urbanization over the last decades has had considerable impact on several animal populations. Although many species have been negatively affected, some have taken advantage of these changes, resulting in colonization of new areas with sometimes a concomitant exponential population growth. In North America, this has been the case for raccoon (*Procyon lotor*), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), several species of gulls (*Larus* spp.), and temperate-nesting Canada geese (*Branta canadensis maxima*) (Hindman & Ferrigno, 1990; Riley *et al.*, 1998; Côté *et al.*, 2004; Weiser & Powell, 2010).

When animals have access to new habitats and abundant food resources, a shift in their reproductive output and/or mortality rates can occur (Adams *et al.*, 2006). In birds, components of reproductive success that can be affected include breeding propensity, clutch size, hatching success, and pre-fledging survival. Although ecologists have explored populations dynamic for several decades, some parameters are still difficult to assess accurately. In precocial birds like waterfowl, unbiased estimation of pre-fledging survival is particularly challenging. It is usually based on either a comparison of mean brood size through the rearing period, a comparison of the total number of young in a specific wetland through time, a change in mean brood size of marked adults or a change in mean brood size of marked young. Each of these methods has its own biases and can provide divergent estimates

but those based on marked individuals provide the most reliable estimates (Stolley *et al.*, 1999). Most of all, all these methods have for implicit assumptions that by comparing proportions of “survivors” in the samples, they will test for differences in “survival probability”. In fact, the proportion of individual that are encountered alive on the different sampling occasion is the product of different processes: the probability of surviving and returning to the sampling area, and the probability of being encountered, conditional on being alive and in the sample. The capture-marking-recapture (CMR) method fills these gaps and the latest advances in modeling provide new opportunities to develop unbiased robust estimation method for pre-fledging survival (Gosser & Conover, 1999; Slattery & Alisauskas, 2002; Nicolai & Sedinger, 2012).

A second challenge is to identify what factors can affect pre-fledging survival. The major causes of mortality for precocial young are predation, starvation or hypothermia, but what improves or reduces the survival can vary among years and populations and remains little studied in opposition to altricial young. The suitability of a rearing site can influence pre-fledging survival. It can be affected by the quality and quantity of food resources, the presence of predators, the level of human disturbance, and the distance from natal sites (Hanson & Eberhardt, 1971; Aubin *et al.*, 1993; Hill *et al.*, 2003; Lake *et al.*, 2008; Dunton & Combs, 2010). The suitability of rearing site can vary through years because of adverse environmental conditions

like drought, storm or water levels. High water levels can restrict the availability of feeding sites and low water levels can increase the predation by facilitating the movement of predators. In a growing population, the suitability of rearing site can also be eventually affected by density-dependent effects. High densities have been attributed to an increased use of territories with lower food availability or to greater competition for food and even to an increase of predation (Ferrer & Donazar, 1996; Sedinger *et al.*, 1998; Elmberg *et al.*, 2009).

Several individual covariates can also affect pre-fledging survival of geese. Weather conditions characterised by low temperatures, heavy rains or strong winds prevailing during the first few days after hatching can reduce gosling survival because of their small size, their limited thermoregulatory abilities and their minimal fat reserves (Sedinger, 1986, 1992). Geese hatched during the peak of resources can benefit from better feeding conditions enhancing their growth and survival (Cooch *et al.*, 1991; Sedinger & Flint, 1991; Lindholm *et al.*, 1994; Fondell *et al.*, 2008). Pre-fledging survival can also be influenced by initial brood size. Larger families may have an advantage over smaller ones for accessing to the best feeding sites (Black & Owen, 1983; Loonen *et al.*, 1999). Finally, maternal experience may also play a role in juvenile survival. Rockwell *et al.* (1993) found that brood survival in snow geese (*Anser caerulescens*) increased with mother age up to 6 years old due to their

increasing knowledge about the best rearing sites and then declined due to female senescence.

In southern Quebec, a breeding population of Canada geese became established in the early 1990s in a suburban area and has grown exponentially since (Giroux *et al.*, 2001; Pannetier Lebeuf & Giroux, 2014). The birds nest on a series of islands located at two contiguous sites and the young are reared along the shorelines of islands and the mainland. In this study, we first estimate pre-fledging survival of Canada geese established in this suburban environment by an improved and robust method. Next, we determined whether density-dependent effects can affect pre-fledging survival by comparing survival through time and between the two contiguous sites that have a different history of colonisation and different densities of breeding pairs. If there were some density-dependent effects, pre-fledging survival would decrease according to the increase of density. We also looked at the effects of individual covariates that could potentially affect gosling survival. We predicted that survival should be lower for young facing cold, windy, and rainy conditions shortly after hatch. Survival would be lower for early and late hatched goslings. Finally, survival should be lower for young in smaller families and for those with younger or senescent mother

Methods

Study area

The study was conducted along the St. Lawrence River, approximately 15 km northeast of Montreal, Quebec, Canada ($45^{\circ} 40' N$, $73^{\circ} 27' W$). Canada geese nest on six large islands located near Varennes (total area: 98 ha) and on 18 smaller ones near Repentigny (total area: 123 ha). The Varennes and Repentigny sites are contiguous encompassing approximately 11 km of the River. Islands are characterized by areas of open vegetation consisting of herbaceous plants, shrubs, and small trees (Pannetier Lebeuf & Giroux, 2014). Nests are initiated between late March and mid-May and the first nests usually hatch in early May with the last ones in mid-June. Rearing takes place along the island shores and the mainland on both sides of the River. Families remain within the study area until they disperse in late summer (Beaumont *et al.*, 2013). The rearing habitats include marshes and wet meadows affected by water levels as well as recreational, agricultural, and residential lands along the St. Lawrence River Shores. The shoreline length totaled 40.8 and 43.2 km at Varennes and Repentigny, respectively.

Capture, marking and reencounter

Each spring between 2005 and 2014, three systematic nests searches were carried out on each island of the Varennes and Repentigny sites. Nest location was

recorded with a GPS and the number of eggs and parent identity, if they were already marked with a neck band (see below), were noted. For nests found during laying, initiation date was calculated by backdating the discovery date considering a laying interval of 1.5 days. If a nest was found during incubation, the age of the embryos was estimated by flotation and the initiation date was based on the number of eggs laid and the incubation stage (Walter & Rusch, 1997). In both cases, hatching date was predicted considering a 28 days incubation period and used to determine when to visit a nest for marking newly hatched goslings. All the goslings were marked with unique numbered web tags (Pilotte *et al.*, 2014). The site where goslings were marked was considered the natal site.

Each July, when adults were molting and therefore both adults and young were unable to fly, flocks of geese were driven towards corral nets set along the mainland or island shores by people on foot and in boats. The banding operations lasted 7-10 days each year and included 10-22 catches per year for a total of 151 catches split between the Varennes ($n = 70$) and Repentigny ($n = 81$) sites. The date of the banding operations was adjusted each year to capture juveniles that were approximately 40-54 days. The site where pre-fledged juveniles were captured was considered the rearing site. All geese were aged as hatching-year (juveniles) or after-hatching year (yearlings and adults) based on plumage, sexed by cloacal examination, and checked for the presence of web tags. Unbanded birds were fitted with a United

States Geological Survey aluminum leg band while a sample of yearlings and adults (females with brood patches, birds with web tags and randomly chosen males) also received an orange plastic neck-collar with a unique alphanumeric white code. Worn bands were replaced and those that had opened since the previous capture were reclosed to reduce band loss (Pilotte *et al.*, 2014). Groups of geese were released simultaneously after each banding drive to reduce the probability of family breakup. Band recovery data were obtained from the Bird Banding Laboratory (BBL) while recovered unbanded geese with web tags were either reported through the BBL or directly to us. Animal handling methods were approved by the UQAM Animal Care Committee (#578 and #716) and conformed to guidelines of the Canadian Council for Animal Care.

Estimation of pre-fledging survival probabilities

We extended the general approach based on double marking developed by Nicolai and Sedinger (2012) to estimate gosling survival. We improved their approach by using multi-state models that allowed to follow individuals through time in function of different states like age and location. This provides the opportunity to test the robustness of the models through a large set of constraints. Models with joint live and dead encounters also allowed estimation of true survival compared to studies where permanent emigration and mortality are confounded resulting in an estimation of apparent survival. Multi-state models with joint live and dead encounters

implemented in program MARK 8.0 (White & Burnham, 1999) were used to estimate: (i) true survival (S_i^{ab}) defined as the probability that an animal alive in state a at time (i) was alive and in state b at time ($i + 1$), (ii) recapture probability (p_i^b), which is the probability that a marked animal alive in state b at time (i) was recaptured at time (i), (iii) transition probability (ψ), which is the conditional probability that an animal in one state at time i was in another state at time $i + 1$, given that the animal was alive at time ($i + 1$), and (iv) recovery probability (r^b) defined as the probability that a bird has died in state b and its web tag and/or band recovered and reported.

The states considered in our models included: age classes (pre-fledged juveniles [a_0], post-fledged juveniles [a_1], yearlings [a_2], and adults [a_3]), time ($t_{0.5}, t_1, t_2, \dots, t_{10}$), encounter type (web tagging, capture, banding, recapture), encounter location (Varennes and Repentigny) and the status of the web tag (present, loss) for a total of 18 states (see appendix A). For a given cohort, each individual could switch among these states during its lifetime with a time interval of 1.5 month for the first interval (hatching to first capture occasion) and 12 months for subsequent intervals (banding at time t_x to banding at time t_{x+1}). Use of the natal area for brood rearing varied as a function of dispersal rate and time spent on site prior to dispersal. Because we had information on location of the first two encounters of a cohort (natal and rearing sites), we were able to quantify dispersal rate on an annual and site-specific

basis. Dispersal rates were low (see results) and we therefore assumed that survival estimated as a function of natal site was a good indicator of the rearing site condition considering that the studies of Eberhardt *et al.* (1989b) in Washington and Zicus (1981) in Wisconsin showed that the majority of families used only one rearing area and remained on the area until the fledging of young. The loss of web tags was modeled according to the three most plausible relationships: web tag age dependent, time dependent, and constant through time.

The starting model's structure integrated knowledge of the demographic patterns identified in previous studies of this population (Pilotte *et al.*, 2014). It was constructed by considering: (i) full interaction between time and encounter location for pre-fledging survival and additive effect of time and age class for post-fledged juvenile, yearling, and adult survival, (ii) additive effect of time and age and full interaction among encounter locations, age classes and time for post-fledged juvenile, yearling, and adult recapture, (iii) full interactions between time, age, and encounter location for all age classes, and (iv) constant and equal recovery for post-fledged juveniles, yearlings, and adults. Based on this initial model, a set of 40 reduced candidate models was developed. Monthly pre-fledging survival estimates provided by MARK were then adjusted considering 1.5 month for the pre-fledging period.

Two constraints on pre-fledging survival describing the density of birds and the annual variation in habitat quality were added to the best model to explain

survival variation through years. During rearing, families stayed together and acted as a single unit. They also stayed on the shores and rarely went upland further than 100 m. from the river. The total number of pairs leaving the nest with one or more goslings was thus used in relation to the total shoreline length available at each site to provide an index of brood density for each year. Water levels of the St. Lawrence River at the median hatching date for each year were obtained from Fisheries and Oceans Canada for the Varennes station (#15660; <http://www.isdm-gdsi.gc.ca/isdm-gdsi/twl-mne/index-eng.htm>). Water levels are relative to the chart datum reference. Given the proximity of the two study sites, the water levels recorded at Varennes could be applied to Repentigny. The best models were selected using the Akaike information criterion after assessing goodness of fit with program U-Care (Choquet *et al.*, 2005) and adjusting as needed.

Effect of individual covariates on pre-fledging survival

Individual covariates including weather conditions, initial brood size, hatching date, and mother age were added to the best models. The new set of models considered possible interactions between hatching date * brood size, mother age * hatching date, mother age * brood size, and mother age * hatching date * brood size. The best models were selected using the Akaike information criterion and *beta* estimates were used to evaluate the effect of covariates on pre-fledging survival. Minimum temperature (°C) and total precipitation (mm) were obtained for each day

of the rearing period from the Rivière-des-Prairies station while wind speed (km/h) was obtained from the Varennes station, both stations being located less than 3 km from the study area (http://climat.meteo.gc.ca/advanceSearch/searchHistoricData_f.html). The mean for the first 4 days of life of each gosling (hatch date + 3 next days) was computed for each variable. Initial brood size was the number of young leaving the nest where the young was marked. Relative hatching date of goslings was calculated as the number of days between the observed hatching date and the median hatching date for each cohort. The effect of mother age was estimated from a subsample of individuals whose mother age was known (mothers banded as juvenile or marked as gosling and subsequently fitted with a neck-collar).

Results

From 2005 to 2014, 8,678 web tags were placed on goslings at hatching including 6,709 at Varennes and 1,969 at Repentigny. A total of 3,922 were recaptured and banded as pre-fledged juveniles and 338 as after-hatching year birds one to six years after their birth. In addition, 880 banded individuals were recaptured at least once for a total of 1,319 recaptures. Finally, 966 banded geese were reported dead to the BBL while 28 unbanded geese with web tags were reported to us or

through the BBL. For the analysis on the effect of the mother's age, a sub-sample of 2,805 marked goslings was used.

Loss of web tags

The best model that explained the loss of web tags was dependent on age class. Models that included a time dependent effect or constant through time did not converge well. The annual loss rates were 0.022 (95% CI 0.015–0.032) for post-fledged juveniles, 0.022 (0.013–0.037) for yearlings, and 0.070 (0.058–0.083) for adults. The loss of web tags during the pre-fledging period was impossible to evaluate and considered negligible considering the fact that almost very few young (<10 /year) were caught with an apparent loss of web tags (hole or tear in the webbing). This structure was kept for model selection of pre-fledging survival.

Pre-fledging survival

The general model fit the data well and showed no over dispersion ($\hat{c} = 1.0$; $n = 8,678$). We therefore used AIC corrected for small sample size relative to the number of parameters (AICc) for model selection. The best-approximating model indicated that pre-fledging survival probability varied among years and natal sites ($w_i = 0.74$). The second best model excluding the interactions between years and natal sites had less support ($w_i = 0.20$; $\Delta\text{AICc} = 2.58$) as well as the third best model that excluded the effect of natal sites ($w_i = 0.05$; $\Delta\text{AICc} = 5.27$; Table 1). These first three models accounted for 98% of the AICc weight. Model averaged estimates of pre-

fledging survival of these three models varied between 0.45 (0.40 – 0.50) and 0.76 (0.62 – 0.84) over the 10-year period (Fig. 1). Mean survival during rearing was 0.60 (0.55 – 0.65) and 0.64 (0.53 – 0.72) for Varennes and Repentigny, respectively for an overall mean of 0.62 (0.55 – 0.69) and generally follow the same trend for both site. Models including the brood density index, water levels and survival decline through time did not perform well (Table 1).

The best model included transition probabilities that were similar for all age classes but varied among years and encounter sites with a loss of web tags constrained as a function of age class (see appendix B for complete model selection). There was a low transition probability from natal site (first encounter) to the rearing site (second encounter during the same year). The probability that a juvenile hatched at Varennes stayed at that site during rearing varied between 0.78 (0.73 – 0.83) and 0.99 (0.96 – 1.00) according to years while it varied between 0.74 (0.61 – 0.84) and 0.99 (0.93 – 1.00) for juveniles hatched at Repentigny. In addition, Beaumont *et al.* (2013) showed that dispersal from the breeding sites does not occur until early August when young are fledged. The use of the natal site as a proxy for the rearing site was thus well justified.

Table 1. Model selection for survival rate of pre-fledged juvenile Canada geese in southern Quebec, 2005–2014.

Model*					$\Delta AICc$	AICc weight (w_i)	K	Deviance
Survival (Sa_0)	Survival ($Sa_1a_2a_3$)	Recapture (p)	Transition ($\psi_{a_0=a_1=a_2=a_3}$)	Recovery (r)				
$Sa_0(t^*l)$	$Sa_1a_2a_3(a+t)$	$pa_1a_2a_3(a+t^*l)$	$\psi(t^*l)$	$ra_0(.,a_1=a_2=a_3.)$	0	0.73	132	35159.41
$Sa_0(t+l)$			$\psi(t^*l)$		2.58	0.20	123	35180.31
$Sa_0(t)$			$\psi(t^*l)$		5.27	0.05	122	35185.04
$Sa_0(l^*\text{decline}$ Clogit)			$\psi(t^*l)$		7.99	0.01	121	35189.78
$Sa_0(l^*\text{decline})$			$\psi(t^*l)$		39.50	0.00	116	35231.49
$Sa_0(l^*\text{ID})$			$\psi(t^*l)$		48.23	0.00	117	35238.17
$Sa_0(l^*\text{WL})$			$\psi(t^*l)$		62.58	0.00	116	35254.55
$Sa_0(l)$			$\psi(t^*l)$		68.24	0.00	114	35264.28
$Sa_0(.)$			$\psi(t^*l)$		70.01	0.00	113	35267.30

* Only top models are presented and only pre-fledged survival and transition for all age classes varied. a_0 = pre-fledged juvenile; a_1 = post-fledged juvenile; a_2 = yearling; a_3 = adult. t = time, l = encounter location, a = age class and, . = constant. Clogit= cumulative logit link. ID= index of density, and WL= water level. The + between variables indicates an additive effect and the * an interaction. K= number of estimable parameters. Akaike's Information Criterion (AICc) was for \hat{c} of 1.

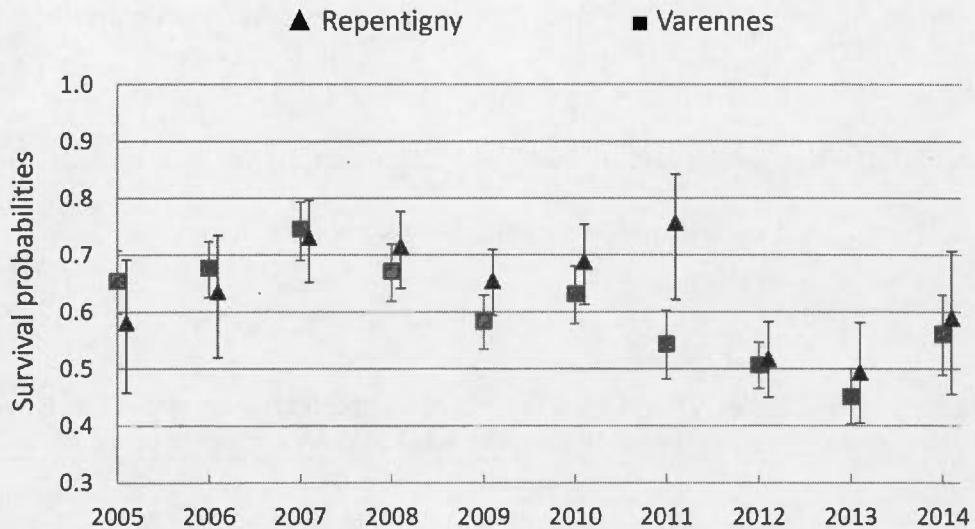


Figure 1. Estimates and 95% CIs of annual pre-fledging survival probabilities of Canada geese at Varennes and Repentigny, 2005–2014.

Density-dependent effect and water levels

Even if models with some forms of decline in pre-fledging survival did not perform better than the model where survival varied by location and time, there was a significant decrease of survival rates between 2005 and 2014 at Varennes ($r^2 = 0.66$, $F = 15.3$, $DF = 1 \& 8$, $P = 0.004$) but not at Repentigny ($r^2 = 0.14$, $F = 1.30$, $DF = 1 \& 8$, $P = 0.290$). Based on predicted values of the regression model, survival declined by 22% during the study at Varennes. Brood density was always higher at Varennes than Repentigny ($t = -5.6409$, $DF = 9.844$, $P < 0.005$) and it significantly increased over time at both sites (Varennes: $r^2 = 0.78$, $F = 28.0$, $DF = 1 \& 8$, $P < 0.005$; Repentigny: $r^2 = 0.42$, $F = 5.70$, $DF = 1 \& 8$, $P = 0.044$; Table 2). The annual

increase in density was 26% and 15% at Varennes and Repentigny, respectively. Water levels at median hatching date varied little during the 10 years except in 2010 and 2011 when levels were respectively lower and higher than average (Table 2). High water level in 2011 resulted in high nest flooding at Repentigny with a resulting low brood density.

Table 2. Brood density for Canada geese in southern Quebec and water levels of St. Lawrence River during brood rearing recorded at the Varennes station, 2005–2014.

Year	Brood density (number/km)		Water levels (m)
	Repentigny	Varennes	
2005	0.39	1.98	0.806
2006	0.81	2.69	0.862
2007	0.88	2.96	0.895
2008	0.69	3.33	1.29
2009	0.93	4.56	1.503
2010	1.27	4.78	-0.103
2011	0.25	3.04	2.513
2012	1.20	6.96	0.928
2013	1.41	7.10	1.21
2014	1.46	6.54	0.523

Effect of hatching date, brood size and weather on pre-fledging survival

The best model that included an effect of year and site on pre-fledging survival had some convergence problems and yielded unrealistic β estimates when individual covariates were added because of the complexity of models. This was particularly true with the addition of a quadratic relationship of survival as a function of hatching. The problem was compounded when many covariates were included in

interaction. We therefore applied covariates to a simplified model structure and used the third best model in which pre-fledging survival was year dependent only. This model had a $\Delta\text{AICc} = 5.27$ and pre-fledging survival estimates were similar to those obtained from the best model (see appendix D). Our justification was based on Anderson and Burnham (1999) suggestion that models with $\Delta\text{AICc} < 7$ do not support strong evidence that they are really different.

The best approximating model included an effect of hatching date and brood size ($w_i = 1.00$). This model performed better than the model without covariates while models with temperature, precipitations, and wind speed performed less well than the model without covariates (Table 3). Pre-fledging survival was significantly higher for juveniles that hatched before the median hatching date during six of the 10 years (Fig. 2; Table 4). Survival tended to increase for birds hatched 10 days after the median date in some years but the confidence intervals greatly increased. In 2005, survival was significantly higher for juveniles that hatched around the median hatching date and was lower before and after (Fig. 2).

Pre-fledging survival increased with initial brood size during seven of the 10 years of the study but was significant only in 2012 ($\beta=0.17$ [0.05–0.28]; Fig. 3). Confidence intervals increased for the lowest and largest brood sizes as a result of small sample sizes.

Table 3. Model selection of hatching date, brood size, temperature, precipitation and wind on pre-fledging survival rate of Canada geese in southern Quebec, 2005–2014.

Model*		ΔAICc	AICc weight	K	Deviance
Survival (S_{A_0})	Covariates added to S_{A_0}				
$S_{A_0}(t)$	Hatching Date * Brood Size	0.00	1.00	125	35059.57
$S_{A_0}(t)$	Hatching Date	21.61	0.00	124	35333.40
$S_{A_0}(t)$		119.37	0.00	122	35185.04
$S_{A_0}(t)$	Temperature	125.93	0.00	123	35189.56
$S_{A_0}(t)$	Brood Size	144.72	0.00	123	35208.36
$S_{A_0}(t)$	Precipitations	147.62	0.00	123	35211.26
$S_{A_0}(t)$	Wind	155.08	0.00	123	35218.72

* Only top models are presented. A_0 = pre-fledged juvenile. The * between variables indicates an interaction. K= number of estimable parameters. Akaike's Information Criterion (AICc) was for c of 1 for hatching date, brood size, temperature, precipitation and wind.

Table 4. β -estimates and 95% CI for the effect of hatching date on pre-fledged survival rate of Canada geese in southern Quebec, 2005–2014. Significant β estimates are indicated in bold.

Year	β_1^*	95% CI	β_2^*	95% CI
2005	0.33	-0.09 – 0.74	-0.64	-1.11 – -0.17
2006	-0.18	-0.39 – 0.03	-0.07	-0.24 – 0.10
2007	-0.33	-0.60 – -0.06	-0.06	-0.16 – 0.05
2008	-0.40	-0.65 – -0.15	0.23	0.08 – 0.38
2009	-0.59	-0.83 – -0.35	0.17	0.03 – 0.30
2010	-0.02	-0.20 – 0.16	0.25	-0.11 – 0.16
2011	-0.52	-0.76 – -0.28	0.08	-0.02 – 0.19
2012	-0.19	-0.33 – -0.06	0.07	0.01 – 0.13
2013	-0.38	-0.56 – -0.19	0.08	0.01 – 0.15
2014	-0.21	-0.50 – 0.07	0.19	-0.002 – 0.38

* β_1 and β_2 represent respectively the x and x^2 coefficients of the quadratic relationship between survival rates and hatching date.

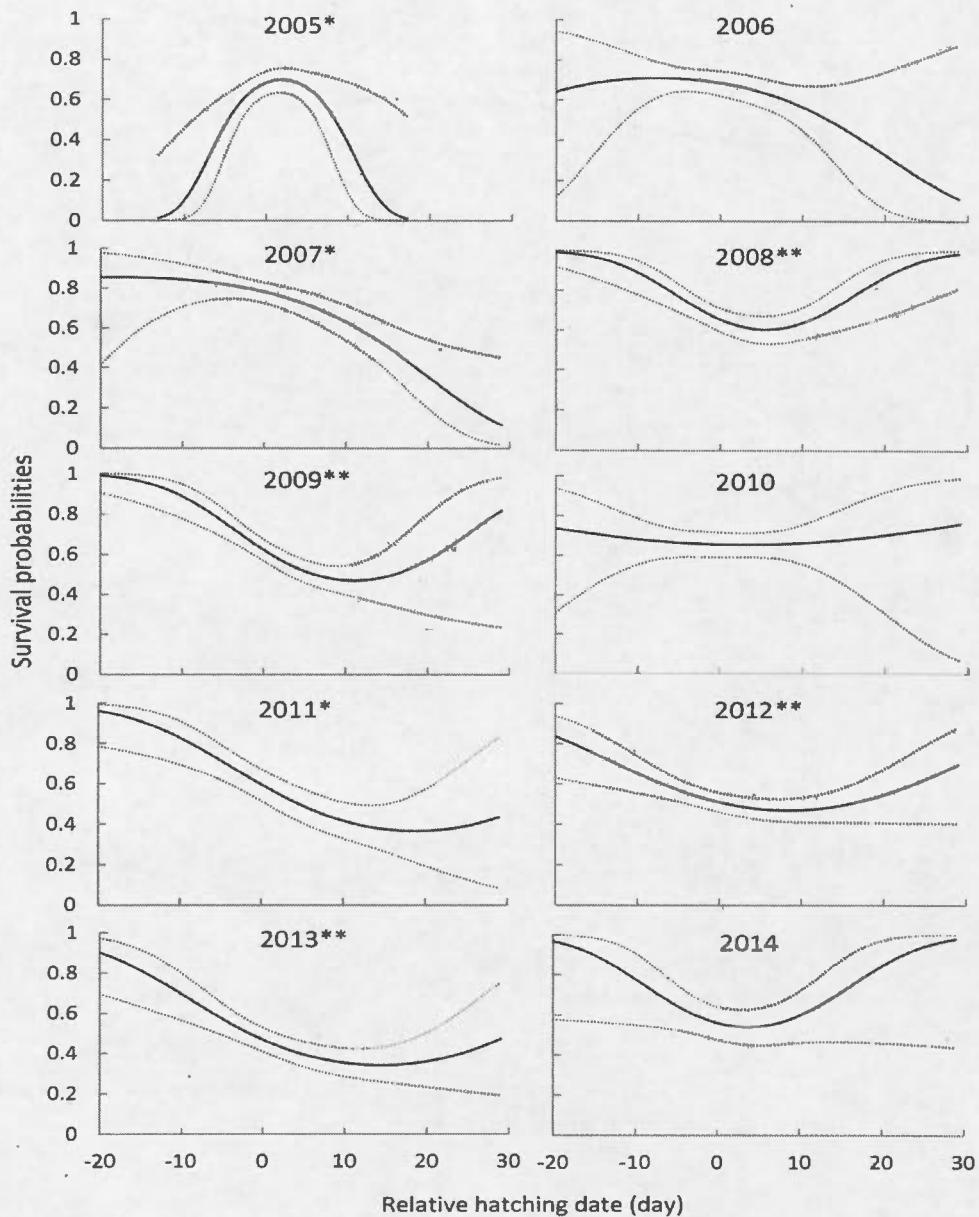


Figure 2. Survival probabilities and 95% CIs (dashed lines) of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to their relative hatching date (day) in southern Quebec, 2005-2014. Relative hatching date is defined as the number of days from the median hatching date of each cohort. Asterisk following a year indicates a significant effect (single asterisk: β 95% CI excluding 0 for one of the two beta estimates and double asterisk: β 95% CI excluding 0 for the two beta estimates).

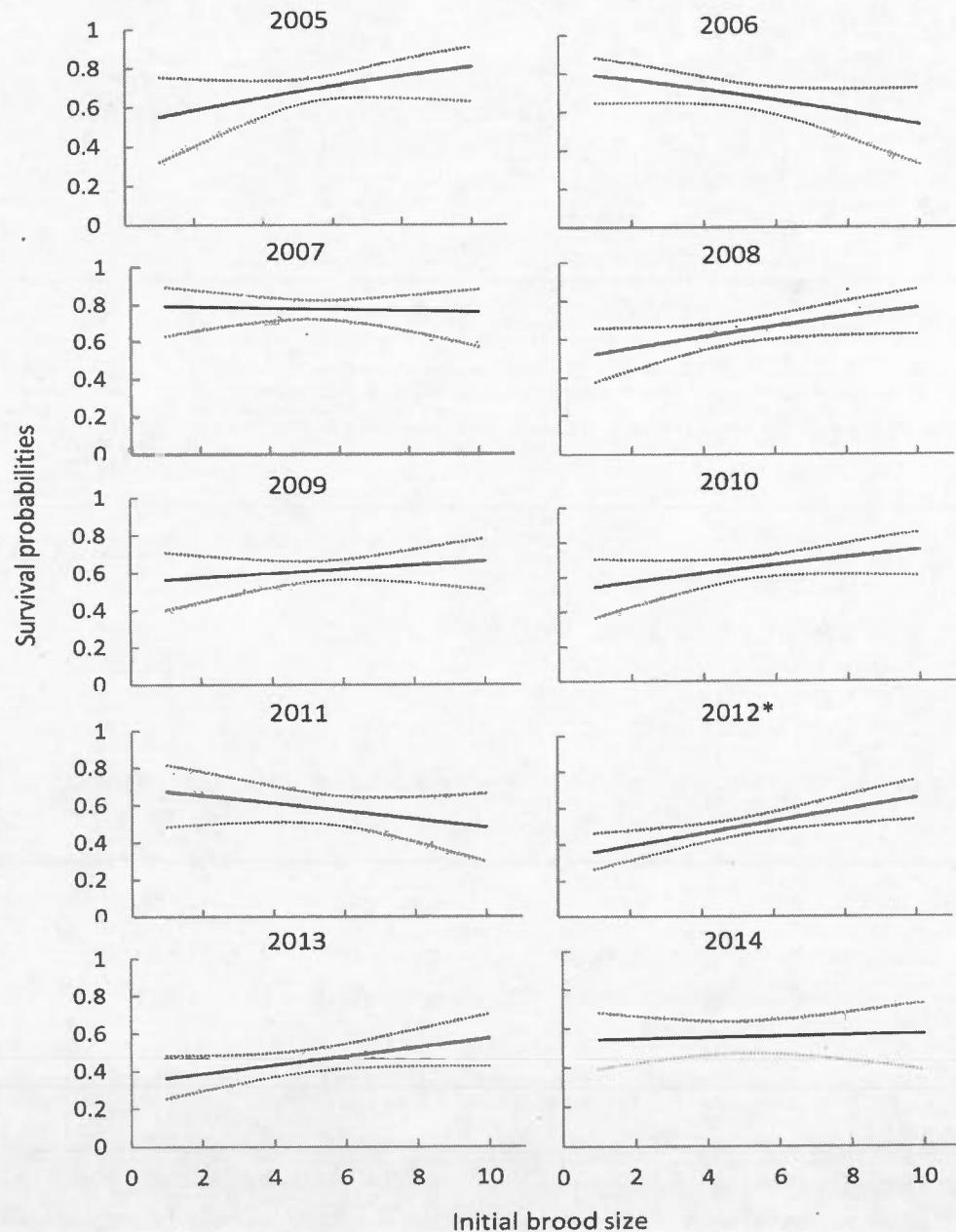


Figure 3. Survival probabilities and 95% CIs (dashed lines) of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to the initial brood size of their family in southern Quebec, 2005-2014. Initial brood size is defined as the number of goslings leaving the nest. Years followed by an asterisk indicate a significant effect (β 95% CI excluding 0).

Effect of mother age on pre-fledging survival

The top models remained in the same relative order for the subsample of juveniles hatched from mothers of known-aged than for the entire sample set (Appendix C). The best model explaining pre-fledging survival included an effect of year and natal site. Again, this model had convergence problems yielding unreliable β estimates when covariates were added, particularly mother age and hatching date that had quadratic relationships with survival. The problem was even more severe because the sample size was three times smaller than for the full sample. We were therefore not able to test interactions between mother age and other covariates like hatching and brood size.

The best model had a simplified structure by the withdrawal of the interactions between mother age and site. The model depicting a linear relationship of mother age on survival performed better than the model with the quadratic relationship ($\Delta AICc = 5.25$) and equivalent to the model without covariates ($\Delta AIC = 0.28$). Pre-fledging survival significantly increases with mother age in 2010 ($\beta = 0.49$ [0.09 – 0.90]), 2012 ($\beta = 0.34$, [0.08 – 0.60]), and 2013 ($\beta = 0.27$, [0.01 – 0.55]; Fig. 4).

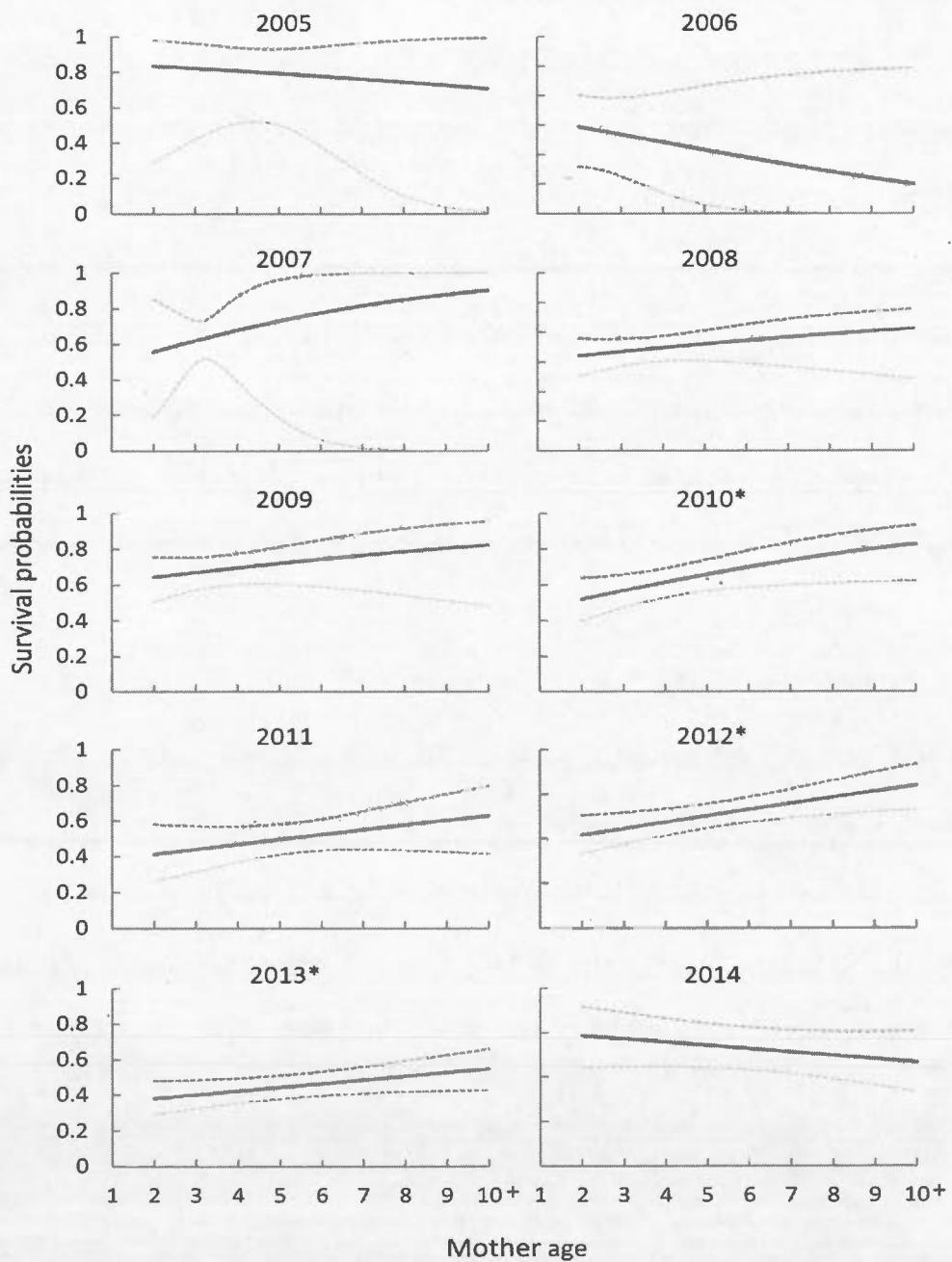


Figure 4. Survival probabilities and 95% CIs of pre-fledged juvenile Canada geese in relation to the age of their mother in southern Quebec, 2008-2014. Asterisk following a year indicates a significant effect. Mother age classes 10 to 15 years were pooled because of small sample size.

Discussion

Modeling pre-fledging survival

Our study is among the first to use CMR analytical techniques and get accurate estimates of pre-fledging survival for a precocial bird species. The use of double marking, recaptures, and recoveries in a multi-state framework increases the robustness of our estimates and allows an estimation of “true survival” probabilities for pre-fledged juveniles. It also allows to determine the factors affecting them. This is an improvement over the method developed by Nicolai and Sedinger (2012) who estimated “apparent survival” of pre-fledged juvenile black brant (*Branta bernicla nigricans*).

An issue with the use of web tags to estimate pre-fledging survival is that recapture probabilities are often low and they can incur high loss rates (Seguin & Cooke, 1985). However, in our study we obtained a high recapture rates of webtagged individuals and an annual loss rate of less than 2% per year during the first two years of life of geese and 7% thereafter. Complex modeling approaches often imply a trade-off between the improvement brought by a better fit of a more complex model to the data and the loss of precision resulting from a greater number of parameters. In our case, because of this constraint and the limited loss of web tags, survival estimates were not corrected for loss rates. We nevertheless conducted preliminary tests by including loss rates and found no significant differences in

survival rates. A considerable limitation of complex multi-state modeling that includes covariates is the long and intensive use computer central processing unit (CPU) required to obtain model convergence. The complexity of some models compared to the amount of data was also an issue for models convergence. There is also a loss of precision when a large number of parameters and the interactions between parameters or covariates are considered. Our results show that using simplified models to test the effect of covariates on pre-fledging survival appears a suitable alternative approach.

Pre-fledging survival of temperate nesting Canada geese

Few studies have estimated pre-fledging survival of temperate-nesting Canada geese but none used CMR analytical techniques that provide true survival probabilities. Gosling survival rates vary greatly depending on the study area and the estimation method. Based on total and partial brood loss of marked young and females, gosling survival was estimated between 0.32 and 0.66 in New Jersey and Ontario (Guerena (2011) Bruggink *et al.* (1994). Conover (1998) reported gosling survival of 0.76 in Connecticut based on brood size of marked females. Our estimates that ranged between 0.45 - 0.76 among years and sites with an overall mean of 0.62 are thus within the range reported for temperate-nesting Canada geese in the Atlantic Flyway.

We know little about the causes of mortality of goslings. Only nine carcasses were found during our 10-year study, none providing evident clues on mortality causes. However, all these dead goslings were less than 14 days which support several studies that found that mortality occurs during the early stages of brood rearing (Brakhage, 1965; Zicus, 1981; Eberhardt *et al.*, 1989a; Flint *et al.*, 1995). One mortality cause commonly mentioned is predation but measuring it accurately remains difficult (Prop *et al.*, 1984; Gosser & Conover, 2000; Bowman *et al.*, 2004). No predation events on broods was witnessed during our study. Potential predators like the red foxes (*Vulpes vulpes*), the American minks (*Neovison vison*), the northern pikes (*Esox lucius*), and the peregrine falcons (*Falco peregrinus*) are nonetheless common throughout our study area.

A few studies found an effect of weather on survival of young for geese or ducks. Fondell *et al.* (2008) found that precipitation during the first three days post-hatch was negatively related to gosling survival and this effect increased with date. Makepeace and Patterson (1980) found that the overall survival of ducklings increased significantly with increasing number of warm days in the season and decreased significantly with more windy days. Neither temperature, precipitation or wind had an effect on pre-fledging survival of Canada geese goslings in our study. Most studies that found an effect of weather on pre-fledging survival of waterfowl were conducted in northern regions (Makepeace & Patterson, 1980; Schmutz *et al.*,

2001; Fondell *et al.*, 2008). Weather conditions in temperate regions like southern Quebec are likely not severe enough to induce hypothermia of few day-old goslings and to have a significant impact on their survival.

Density-dependent and individuals covariates effects on pre-fledging survival

Difference of pre-fledging survival between the two sites were small and followed the same trends except for 2011. This can mean that the same regional factors regulate the survival of young at both sites. However, brood density was significantly greater and increased at a faster rate at Varennes than Repentigny. More importantly, survival significantly declined at Varennes but not at Repentigny. Pre-fledging survival declined by 22% at Varennes during the course of the study, which provides some support to a density-dependent effect even if the model with the brood density index was not retained to explain annual variations of pre-fledging survival. Our index based on shoreline length may not have been representative of true density compared to an index that would have considered the area covered by different types of rearing habitats.

Water levels during brood rearing were relatively similar throughout the study period except for two years. This variable did not affect annual variations of pre-fledging survival. In this suburban environment, it is possible that families have sufficient anthropic areas to forgo feeding in marshes and wet meadows when these natural habitats are negatively impacted by water levels. Nevertheless, water levels

can indirectly influence pre-fledging survival by affecting brood density. Nesting islands at Repentigny are smaller and are at a lower elevation than those at Varennes. Exceptional high water levels in 2011 caused extensive nest flooding resulting in a much lower brood density (Pannetier Lebeuf & Giroux, 2014). The highest survival rate of goslings recorded during our study occurred at Repentigny in 2011, adding some support to an effect of density.

Our results also show a positive effect of an early hatching date and not a negative effect of early and late hatching as we predicted. Several studies have considered density-dependent effects to explain why hatching date influences growth and survival of different species of geese that breed in subarctic or arctic regions (Francis *et al.*, 1992; Loonen *et al.*, 1997; Brook *et al.*, 2015). The general mechanism proposed by these authors is a seasonal decrease of food resources on brood rearing areas associated with intense grazing. Although we lack data on food quality and availability to test this hypothesis, our results show a corresponding pattern. Nevertheless, the effect of hatching date on survival was relatively unexpected because we initially assumed that it was unlikely that food availability would be limited in temperate regions because geese often forage in anthropic habitats and because of the greater primary production at this latitude (Running *et al.*, 2004). In a controlled experiment, Lindholm *et al.* (1994) found that supplementing food to late hatched greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) enhanced their

growth but this was not sufficient to compensate the growth difference with early hatched goslings that were not food-supplemented. This suggests that factors other than food resources can explain the effect of hatching date on gosling growth and survival. In our study, survival also tended to increase for birds hatched ≥ 10 days after the median date during five years out of 10 but the confidence intervals greatly increased. This part of the results may be therefore not reliable.

Aggressive behavior can sometimes occur at an individual level (lone gosling-adult) or at a group level (family-family) during rearing. According to Lepage *et al.* (1998), pre-fledging survival of goslings increased in enlarged broods and decreased in reduced broods compared to controls. The main hypothesis is that larger broods are socially dominant over smaller ones and lone pairs, which provides greater access to rearing areas with high food quality and adequate protection (Prop *et al.*, 1984; Lepage *et al.*, 1998; Loonen *et al.*, 1999). However, other studies found no relationship between clutch size and family dominance and assumed that dominance of a family on another was more related to the aggressiveness of the parents (Mulder *et al.*, 1995). Our results showed that pre-fledging survival tended to increase with initial brood size but this relationship was significant for only one year. Gosling adoption is a common phenomenon in temperate nesting geese and this can change brood size during the rearing period compared to the initial brood size (Eadie *et al.*, 1988; Choudhury *et al.*, 1993). In southern Quebec, adoption rates up to 50% of

nesting pairs have been reported by Doiron (2006). Adoption seems to be more common shortly after hatching and seems to result from accidental brood mixing during aggressive altercations between families when parents-offspring recognition is not yet fully developed (Choudhury *et al.*, 1993; Kalmbach *et al.*, 2005). Because mortality occurs mostly during the early stage of brood rearing, the real effect of brood size on survival is therefore difficult to assess accurately for temperate nesting goose populations. More detailed studies on adoption and parents-offspring recognition are required to assessing if the impact of initial brood size on goslings survival is tangled by adoption.

We found that a linear relationship explained better the relationship between mother age and pre-fledging survival than a quadratic relationship. It is also possible that our population sample did not have enough older females to detect an effect of senescence and therefore see a decrease of survival for gosling reared by older mothers like reported by Rockwell *et al.* (1993). We found an important influence of mother age on gosling survival with a significant and positive effect in three years. This supports Raveling (1981) results who submitted the hypothesis that older females improve their skill in agonistic behavior, have a better body condition and a greater knowledge of rearing sites. The little ΔAICc between the model with and without mother age show however that the influence of mother age on pre-fledging

survival is weak. Like brood size, this could be because of the frequent and possibly early adoption in this population.

Several studies on geese have shown that age and breeding experience affect fertility, clutch size, and nest initiation date (Hofman, 1982; Hamann & Cooke, 1987; Lepage *et al.*, 2000). We cannot test these relationships but we found an interaction between hatch date and brood size which supports the idea that these two factors can act mutually on pre-fledging survival. Older females that breed earlier and had a greater clutch size may provide better maternal care by taking their goslings to rearing areas that offer better feeding opportunities and/or less disturbance. Alternatively, in this suburban environment, the effect of human disturbances (e.g. motor-boat, kite-surfing, fishermen) could play an important role but remains to be assessed.

Conclusion

This study provides a new estimation method of pre-fledging survival that is based on unbiased and more robust mark-recapture modelling approach than what has been done so far. There is some indication that density-dependent effects can affect gosling survival as we found an inverse relationship between brood density and survival. However, more research is needed to unravel the mechanisms of these patterns. A first limitation of our results and several others is the difficulty to identify

the precise cause of mortality. Likewise, we lack detailed quantitative data on the quality and quantity of forage resources in the rearing areas. The decline in survival rates of pre-fledged juveniles suggest that this could be a more important factor limiting the growth of the population than the nesting success of adults (Pannetier Lebeuf & Giroux, 2014). This is supported by the observed recent decline in growth rate of the breeding population. In parallel to a density-dependent effect, individuals covariates can also affect pre-fledging survival depending of the year. However, survival was mainly affected by hatching date, which was a relatively unexpected result for a population living in a temperate region compared to those breeding in arctic or subarctic systems. Our findings supports the idea that breeding chronology may act as a strong selective force on reproductive output and follows a gradient of importance between subarctic regions and southern regions. The effect of environmental changes like warming temperature known to affect breeding chronology (Dunn & Winkler, 2010) may also indirectly affect survival of precocial birds during brood rearing.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Chez les populations de sauvagine, la survie des jeunes durant l'élevage est un paramètre important pour modéliser la tendance des effectifs d'une population mais demeurait difficile à évaluer avec précision. Nous avons donc voulu dans un premier temps développer une méthode permettant d'évaluer avec précision et justesse ce paramètre chez une population en croissance de bernaches du Canada nichant au sud du Québec entre 2005 et 2014. À l'aide d'une technique de capture-marquage-recapture à double marqueur (étiquette de palmure et bague), des modélisations permettant l'évaluation de la survie pré-envol des juvéniles ont pu être effectuées. Bien qu'il soit difficile de comparer nos estimations à celles d'études réalisées ailleurs qu'au sud du Québec et ayant utilisé des méthodes différentes des nôtres, nos estimations se situent dans la moyenne des estimations pour les populations de bernaches du Canada du corridor de migration de l'Atlantique. Nous avons estimé un taux de survie qui varie en fonction des années et des deux sites d'élevage de l'aire d'étude. Une limite de notre étude et d'études similaires à la nôtre est la difficulté d'identifier les causes de mortalité des oissons et donc d'expliquer les variations annuelles de survie.

Nos analyses ont également permis d'estimer un taux de perte d'étiquettes de palmure variant en fonction des classes d'âge que nous avons jugé, à l'aide analyse préliminaire, négligeable quant à la correction des estimations de survie. Nous avons également trouvé que les jeunes étaient élevés en grande majorité à proximité de leur

site d'éclosion. Minimiser les déplacements durant la période d'élevage des couvées peut réduire les risques de préation (Giroux, 1980; Dieter & Anderson, 2009).

Notre second objectif visait à évaluer l'effet du site d'élevage, des conditions météorologiques, de la date d'éclosion, de la taille de couvée initiale et de l'âge de la mère sur ce taux de survie. Nos résultats ont montré que les oissons élevés dans la région de Repentigny, où la densité de couples nicheurs était moins élevée, avaient une survie légèrement supérieure à ceux élevés dans la région de Varennes. De plus, la survie des oissons élevés à Varennes a décliné durant les 10 ans de l'étude de manière plus importante qu'à Repentigny alors que la densité de couples nicheurs s'était accentuée davantage à Varennes. Ces résultats appuient l'hypothèse que les sites d'élevage influencerait la survie des jeunes en partie par le biais d'effets dépendants de la densité. Le déclin du taux de survie des jeunes durant l'élevage suggère que l'observation récente de la diminution du taux de croissance démographique de la population nicheuse pourrait être liée à ce facteur parallèlement aux effets dépendants de la densité montrés au niveau de la nidification de cette population (Pannetier Lebeuf & Giroux 2014). Nous manquons toutefois d'information sur la qualité des sites d'élevage (qualité et quantité des ressources alimentaires et pression de préation) pour comprendre plus en détail les mécanismes écologiques en cause.

Un autre élément important à considérer dans un milieu péri-urbain comme celui à l'étude est l'effet du dérangement humain sur la survie des oisons, qui demeure lui aussi à déterminer dans les aires d'élevages. Une augmentation notable de la présence de bateaux à moteur, motomarines, "kite-surfing" et autres dans cette partie du fleuve Saint-Laurent au cours des dernières années a été observée. À l'intérieur de la saison d'élevage, ces perturbations deviennent substantielles surtout à partir du premier long congé aux alentours du 24 juin, soit lorsque les jeunes sont en moyenne âgées entre quatre et six semaines. Malgré l'âge avancé de la plupart des jeunes, ces perturbations peuvent possiblement affecter le bilan d'activité des oisons par la diminution du temps à s'alimenter, l'augmentation du niveau de stress, l'augmentation des déplacements parfois à contre-courant, etc.

Nous n'avons pas observé d'effets de la température, des précipitations ou du vent durant les premiers jours de vie des oisons sur leur survie. Ceci laisse penser que les conditions météorologiques en milieu tempéré ne sont pas assez intenses pour induire l'hypothermie chez les oisons et influencer leur survie.

À notre connaissance, nos résultats sont les premiers à montrer un effet de la date d'éclosion sur la survie des jeunes durant l'élevage des jeunes oies en milieu tempéré. Nos modèles ont montré un effet positif de l'éclosion hâtive sur la survie des oisons. Plusieurs études se déroulant en milieu arctique et subarctique, où le pic de disponibilité des ressources est limité à une courte période de temps, ont mis en

évidence l'importance de la date d'éclosion pour la survie des oisons (Lindholm *et al.*, 1994; Lepage *et al.*, 2000; Cooch, 2002). Nous pensions qu'en milieu tempéré, cette hypothèse serait peu applicable puisque les bernaches s'alimentent fréquemment sur des terrains entretenus par l'homme et que la production primaire y est élevée (Running *et al.*, 2004). Toutefois, n'ayant aucune information sur les ressources alimentaires présentes dans l'aire d'étude, cette hypothèse n'a pu être testée. Il se peut également que d'autres facteurs comme la prédation ou le dérangement humain varient à l'intérieur de la saison d'élevage et qu'ils soient corrélés à la date d'éclosion et influence la survie pré-envol.

Nous avons observé un effet positif, mais faible de la taille de couvée sur la survie des oisons de bernaches du Canada, ce qui est corroboré par plusieurs autres études menées chez d'autres *Anserinae* (Lepage *et al.*, 1998; Loonen *et al.*, 1999). Dans notre cas, l'effet est probablement plus important que celui observé puisque le phénomène d'adoption, commun à l'intérieur de la population à l'étude (Doiron, 2006), a pu modifier la taille de couvée initiale et ainsi masquer l'effet de cette covariable.

La survie des jeunes durant l'élevage était également affectée par l'âge de la mère, confirmant l'hypothèse soumise par Raveling (1981) voulant que les femelles plus âgées aient de meilleurs comportements agonistiques, une meilleure condition corporelle ainsi qu'une meilleure connaissance des sites d'élevages. Nous n'avons

toutefois pas pu observer un effet de la senescence des femelle sur la survie des jeunes. Il se peut toutefois que la taille et l'étendue de l'échantillon de femelles âgées soient en cause. Une fois encore l'effet l'âge de la mère sur la survie des jeunes était faible et a pu être masqué par le phénomène d'adoption. Une étude approfondie sur la chronologie d'adoption serait nécessaire afin d'éclaircir l'effet de ce phénomène sur la validité de la taille de couvée et de l'âge de la mère comme facteur influençant la survie. Bien que nous n'ayons pu montrer un lien entre l'âge de la mère, la date d'éclosion et la taille de couvée initiale, comme observé dans d'autres études (Hofman, 1982; Hamann & Cooke, 1987; Lepage *et al.*, 2000), une interaction entre la date d'éclosion et la taille initiale de la couvée a été trouvée, supportant l'hypothèse que des femelles âgées, nichant tôt et ayant une taille de couvée élevée, donneraient de meilleurs soins parentaux à leur couvée entre autres en les menant à de meilleurs sites d'élevage.

Finalement, même si Pannetier Lebeuf et Giroux (2014) ont identifié des facteurs dépendants de la densité durant la période de nidification, le succès d'éclosion de la population à l'étude est généralement élevé et les concentrations d'oiseaux nicheurs demeurent importantes, surtout au site de Varennes. La survie des jeunes durant l'élevage semble donc être le premier facteur limitant la croissance de la population en réduisant le succès reproducteur puisque la survie après envol est élevée (Pilotte *et al.* 2014). Comprendre les mécanismes impliqués dans la mortalité

des juvéniles serait donc la prochaine question à aborder dans ce programme de recherche. Enfin, Une autre étape importante maintenant réalisable grâce à cette étude est la modélisation de la dynamique de la population qui permettra de tester différents scénarios de contrôle de la population.

APPENDICE A

TABLEAU A : STRUCTURE DES DIFFÉRENTES TRANSITIONS POSSIBLE POUR CHAQUE COHORTE

CLASSE ÂGE	Juvénile pré-envol (a ₀)				Juvénile post-envol (a ₁)				Sous-adulte (a ₂)				Adulte (a ₃)			
	t _{0.5}	t ₁			t ₂			t ₃			...					
TEMPS	Wt	Capture	Baguage	Capture	Baguage	Recapture	Capture	Baguage	Recapture	Capture	Baguage	Recapture	Capture	Baguage	Recapture	
TYPE RENC. ¹	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP	VAR	REP
LIEUX ²											P	A	P	A		
WT ³															P	A
ÉTAT	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	I	K	J	L	M	N
											O	P	Q	R		

¹ TYPE RENC. : Type de rencontre (Pose d'étiquette de palmure (Wt), Baguage, Capture, Recapture)

² LIEUX : Lieux de capture (VARennes ou REPentigny)

³ WT : Étiquette de palmure (Présent ou Absent)

APPENDICE B

LISTE COMPLÈTE DES MODÈLES UTILISÉS POUR DÉTERMINER LE MEILLEUR MODÈLE À APPLIQUER ET POUR MESURER L'EFFET DU LIEU ET DES ANNÉES

Tableau B : Seulement la survie pré-envol et les transitions pour toutes les classes d'âge varient. A_0 = juvénile pré-envol; a_1 = juvénile post-envol; a_2 = sous-adulte; a_3 = adulte; WL = niveau de l'eau; AB = âge au baguage. Pour tous les modèles, la probabilité de survie (S) pour a_1 , a_2 et a_3 était modélisée comme étant $S_{a_1}a_2a_3(t+a)$, la probabilité de recapture (p) était modélisée comme étant $p(t+a^*)$ et la probabilité de retour de marqueurs (r) était modélisée comme étant $r(.)$ pour a_0 et $r(a_1=a_2=a_3=)$ pour les autres classes d'âges. Le + entre les variables indique un effet additif et le * une interaction entre les variables. K= nombre de paramètres estimable.

Modèle	Modèle				$\Delta AICc$	Poids AICc	K	Déviance
	Survie (S_{a_0}) ($S_{a_1}a_2a_3$)	Recapture (p)	Transition (Ψ)	Retour (r)				
$S_{a_0}(t^*)$		$\Psi(t^*)$			0.00	0.74	132	35159.41
$S_{a_0}(t+1)$		$\Psi(t+1)$			2.58	0.20	123	35180.31
$S_{a_0}(t)$		$\Psi(t)$			5.27	0.05	122	35185.04
$S_{a_0}(l^*ID)$		$\Psi(l^*)$			48.23	2.49396 ^E -11	117	35238.17
$S_{a_0}(l^*WL)$	$S_{a_1}a_2a_3(a+t)$	$p_{a_1}a_2a_3(a+t)$			62.58	1.9112 ^E -14	116	35261.98
$S_{a_0}(l)$		$\Psi(t^*)$			68.24	1.1271 ^E -15	114	35264.28
$S_{a_0}(.)$		$\Psi(t)$			69.23	6.8888 ^E -16	113	35267.30
$S_{a_0}(l^*AB)$		$\Psi(t^*)$			70.01	4.6618 ^E -16	116	35254.55
$S_{a_0}(t^*)$		$\Psi(a^*t^*)$			98.28	3.3852 ^E -22	207	35104.56
$S_{a_0}(t+1)$		$\Psi(a^*t+1)$			98.80	2.6103 ^E -22	198	35122.56

Tableau B (suite)

$Sa_0(t)$	$\Psi(a^*t^*)$	100.58	1.0733^{E-22}	197	35126.92
$Sa_0(l)$	$\Psi(a^*t^*)$	163.64	2.1754^{E-36}	189	35206.42
$Sa_0(.)$	$\Psi(a^*t^*)$	170.22	8.0843^{E-38}	188	35215.06
$Sa_0(t)$	$\Psi(t)$	221.18	6.9379^{E-49}	86	35481.62
$Sa_0(t+1)$	$\Psi(t)$	228.78	1.5514^{E-50}	87	35480.09
$Sa_0(t^*)$	$\Psi(t)$	229.28	1.2104^{E-50}	96	35453.76
$Sa_0(t+1)$	$\Psi(l)$	232.18	2.8340^{E-51}	59	35543.70
$Sa_0(t)$	$\Psi(a^*)$	234.43	9.2245^{E-52}	68	35528.53
$Sa_0(t^*)$	$\Psi(l)$	236.30	3.6152^{E-52}	68	35521.42
$Sa_0(t)$	$\Psi(l)$	236.71	2.9549^{E-52}	58	35546.12
$Sa_0(t^*)$	$\Psi(a^*)$	238.35	1.2963^{E-52}	78	35503.45
$Sa_0(t+1)$	$\Psi(a^*)$	239.30	8.0837^{E-53}	69	35525.57
$Sa_0(.)$	$\Psi(a^*)$	262.15	8.8116^{E-58}	115	35507.23
$Sa_0(t+1)$	$\Psi(a^*)$	262.79	6.4139^{E-58}	124	35438.49
$Sa_0(l)$	$\Psi(l)$	284.18	1.4480^{E-62}	78	35554.16
$Sa_0(l)$	$\Psi(l)$	285.03	9.4877^{E-63}	50	35611.73
$Sa_0(t)$	$\Psi(t)$	285.14	8.9822^{E-63}	77	35555.23
$Sa_0(.)$	$\Psi(a^*)$	285.74	6.6565^{E-63}	59	35593.13
$Sa_0(l)$	$\Psi(a^*)$	286.14	5.4414^{E-63}	60	35591.52
$Sa_0(.)$	$\Psi(l)$	286.19	5.3013^{E-63}	49	35612.58
$Sa_0(t)$	$\Psi(a)$	290.71	5.5568^{E-64}	59	35602.98

Tableau B (suite)

$S_{a_0}(t+1)$		$\Psi(a)$	295.58	4.8514^{E-65}	60	35601.92
$S_{a_0}(t^*)$		$\Psi(a)$	296.54	3.0065^{E-65}	69	35577.92
$S_{a_0}(t^*l)$		$\Psi(a^*t)$	311.20	1.9751^{E-68}	133	35686.82
$S_{a_0}(l)$		$\Psi(a^*t)$	312.53	1.0144^{E-68}	116	35506.53
$S_{a_0}(.)$		$\Psi(a)$	337.38	4.0628^{E-74}	50	35662.92
$S_{a_0}(l)$	$S_{a_1a_2a_3}(a+t)$	$\Psi(a)$	339.36	1.5109^{E-74}	51	35662.88
$S_{a_0}(t)$		$\Psi(a^*t)$	529.45	7.9785^{E-116}	123	35439.89
$S_{a_0}(t+1)$		$\Psi(.)$	614.11	3.2946^{E-134}	55	35936.61
$S_{a_0}(t^*)$		$\Psi(.)$	621.15	9.7787^{E-136}	64	35911.42
$S_{a_0}(t^*l)$		$\Psi(.)$	625.21	1.2822^{E-136}	54	35942.68
$S_{a_0}(t)$		$\Psi(.)$	682.30	5.1377^{E-149}	46	36015.89
$S_{a_0}(l)$		$\Psi(.)$	686.14	7.5285^{E-150}	45	36021.74

APPENDICE C

LISTE DES MODÈLES UTILISÉS POUR TESTER LA VALIDITÉ DU SOUS-ÉCHANTILLON D'INDIVIDUS DONT L'ÂGE DE LA MÈRE EST CONNU

Tableau C : Seulement la survie pré-envol et les transitions pour toutes les classes d'âge varient. A_0 = juvénile pré-envol; a_1 = juvénile post-envol; a_2 = sous-adulte; a_3 = adulte. Pour tous les modèles, la probabilité de survie (S) pour a_1 , a_2 et a_3 était modélisée comme étant $S_{a_1}a_{23}(t+a)$, la probabilité de recapture (p) était modélisée comme étant $p(t+a^*)$ et la probabilité de retour de marqueurs (r) était modélisée comme étant $r(\cdot)$ pour a_0 et $r(a_1=a_2=a_3=)$ pour les autres classes d'âges. Le + entre les variables indique un effet additif et le * une interaction entre les variables. K= nombre de paramètres estimable.

Modèle		Survie (S_{a_0})	Survie ($S_{a_1a_2a_3}$)	Recapture (p)	Transition (ψ)	Retour (r)	$\Delta AICc$	Poids AICc	K	Déviance
$S_{a_0}(t^*)$					$\psi(t^*)$		0.00	0.55	132	10142.88
$S_{a_0}(t+1)$					$\psi(t^*)$		0.42	0.44	123	10162.34
$S_{a_0}(t)$					$\psi(t^*)$		9.52	4.70 ^E -03	122	10173.56
$S_{a_0}(\cdot)$					$\psi(t^*)$		10.70	2.60 ^E -03	113	10193.70
$S_{a_0}(1)$					$\psi(t^*)$		14.40	4.08 ^E -04	114	10195.30
$S_{a_0}(t^*)$	$S_{a_1a_2a_3}(a+t)$	$p_{a_1a_2a_3}(a+t^*)$			$\psi(a^*)$	$r_{a_0}(\cdot), a_1=a_2=a_3(\cdot)$	44.77	1.04 ^E -10	78	10300.80
$S_{a_0}(t+1)$					$\psi(a^*)$		45.78	6.26 ^E -11	69	10320.42
$S_{a_0}(t^*)$					$\psi(t)$		57.33	1.95 ^E -13	96	10275.95
$S_{a_0}(t+1)$					$\psi(t)$		58.02	1.38 ^E -13	87	10295.39
$S_{a_0}(t^*)$					$\psi(a^*t^*)$		97.46	3.75 ^E -22	198	10098.24
$S_{a_0}(t^*)$					$\psi(a^*t^*)$		104.10	1.36 ^E -23	207	10261.98
$S_{a_0}(t+1)$					$\psi(a^*t)$		102.17	3.57 ^E -23	124	10085.17

APPENDICE D

PROBABILITÉS DE SURVIE DES JUVÉNILES DURANT L'ÉLEVAGE POUR LES MODÈLES SIMPLIFIÉS UTILISÉS POUR LES MODÉLISATIONS DE L'EFFET DES DIFFÉRENTES COVARIABLES SUR LA SURVIE PRÉ-ENVOI

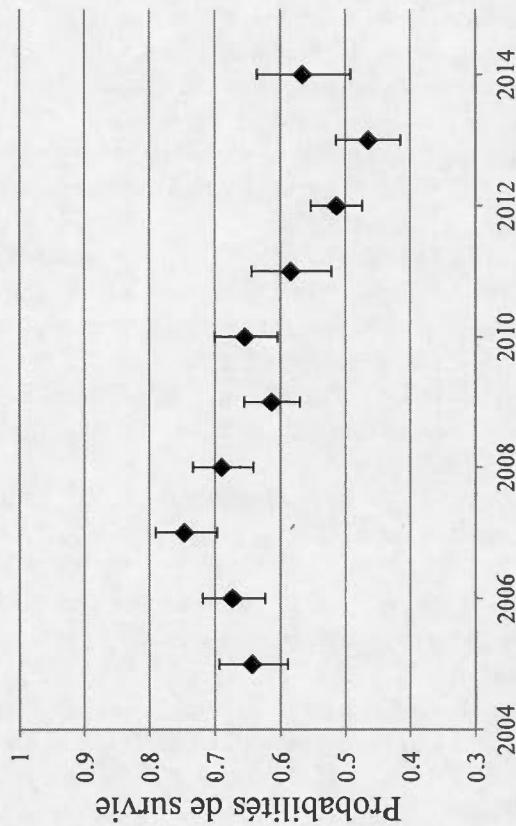


Figure D : Probabilités de survie et intervalles de confiance (95%) des juvéniles pré-envol chez les bernaches du Canada nichant au sud du Québec, 2005-2014 selon le modèle $Sao(t)$ utilisé pour évaluer l'effet de la date d'éclosion, la taille initiale de couvée et les conditions météorologiques sur la survie pré-envol.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, C., Lindsey, K. & Ash, S. (2006) *Urban Wildlife Management*, (Taylor and Francis: Boca Raton, FL.).
- Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (1999) General strategies for the analysis of ringing data. *Bird Study*, 46, S261-S270.
- Aubin, A.E., Dzubin, A., Dunn, E.H. & MacInnes, C.D. (1993) Effects of summer feeding area on gosling growth in Snow Geese. *Ornis Scandinavica*, 24, 255-260.
- Beaumont, M., Rodrigue, J. & Giroux, J.-F. (2013) Movements and habitat use by temperate-nesting Canada geese during the postbreeding period in southern Québec. *Avian Conservation and Ecology*, 8(1): 3.
- Bedard, J., Nadeau, A. & Lepage, M. (1997) Double-crested cormorant culling in the St. Lawrence river estuary: Results of a 5-year program. *Symposium on Double-Crested Cormorants: Population Status and Management Issues in the Midwest* (ME Tobin, ed.). USDA Tech. Bull, 1879, 147-154.
- Begon, M., M. Mortimer et D. J. Thompson. (2009) *Population ecology : A Unified Study of Animals and Plants*. 2e édition. Malden: Blackwell Science Ltd., 256 p. Oxford, UK.
- Black, J.M. & Owen, M. (1983) Importance of the family unit to Barnaeie Goose *Branta leucopsis* offspring—a progress report. *Norsk Polarinstittut Skrifter*, 181, 79-86.
- Blumberg, M.S. & Sokoloff, G. (1998) Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species—revisited. *Developmental Psychobiology*, 33, 107-123.
- Bowman, T.D., Stehn, R.A. & Scribner, K.T. (2004) Glaucous gull predation of goslings on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *The Condor*, 106, 288-298.
- Brakhage, G.K. (1965) Biology and Behavior of Tub-Nesting Canada Geese. *The Journal of Wildlife Management*, 29, 751-771.
- Brook, R.W., Leafloor, J.O., Douglas, D.C., Abraham, K.F., Rossman, S., McCabe, E.B., Barros, N.B., Gandhi, H., Ostrom, P.H. & Stricker, C.A. (2015) Density dependence and phenological mismatch: consequences for growth and survival of sub-arctic nesting Canada Geese. *Avian Conservation and Ecology*, 10(1):1.
- Bruggink, J.G., Tacha, T.C., Davies, J.C. & Abraham, K.F. (1994) Nesting and brood-rearing ecology of Mississippi valley population Canada geese. *Wildlife monographs*, 129, 3-39.
- Cain, M. L., W. D. Bowman et S. D. Hacker. (2008) *Ecology*. Sunderland, MA : Sinauer Associates Incorporated, 621 p. Massachusetts, USA.
- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Lebreton, J., Gimenez, O. & Pradel, R. (2005) U-CARE 2.2 user's manual. CEFE, Montpellier, France.

- Choudhury, S., Jones, C.S., Black, J.M. & Prop, J. (1993) Adoption of young and intraspecific nest parasitism in barnacle geese. *Condor*, 95, 860-868.
- Cleary, E.C., Dolbeer, R.A. & Wright, S.E. (2006) Wildlife strikes to civil aircraft in the United States 1990-2005. *U.S. Department of Transportation, Federal Aviation Administration, Serial report 5*.
- Conover, M. (1998). Reproductive biology of an urban population of Canada geese. Dans D. H. Rusch, M. D. Samuel, D. D. Humburg, & B. D. Sullivan (Eds.), *Proceedings of the 1998 International Canada Goose Symposium, Milwaukee Wi*, 67-70.
- Conover, M.R. & Chasko, G.G. (1985) Nuisance Canada goose problems in the eastern United States. *Wildlife Society Bulletin*, 13, 228-233.
- Cooch, E., Lank, D., Dzubin, A., Rockwell, R. & Cooke, F. (1991) Body size variation in lesser snow geese: environmental plasticity in gosling growth rates. *Ecology*, 72, 503-512.
- Cooch, E.G. (2002) Fledgling size and survival in snow geese: timing is everything (or is it?). *Journal of Applied Statistics*, 29, 143-162.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. & Waller, D.M. (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 113-147.
- DeStefano, S. & DeGraaf, R.M. (2003) Exploring the ecology of suburban wildlife. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 95-101.
- Destefano, S. & Deblinger, R.D. (2005) Wildlife as valuable natural resources vs. intolerable pests: a suburban wildlife management model. *Urban ecosystems*, 8, 179-190.
- Dieter, C.D. & Anderson, B.J. (2009) Reproductive success and brood movements of giant Canada geese in eastern South Dakota. *The American Midland Naturalist*, 162, 373-381.
- Doiron, M. (2006) Élevage et croissance des jeunes chez la bernache du Canada résidente (*Branta canadensis maxima*) dans le sud du Québec. *Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal*, 80 p.
- Dunn, P.O. & Winkler, D.W. (2010) Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. *Effects of climate change on birds*, 113-128.
- Dunton, E.M. & Combs, D.L. (2010) Movements, habitat selection, associations, and survival of giant Canada goose broods in central Tennessee. *Human-Wildlife Interactions*, 4, 192-201.
- Eadie, J.M., Kehoe, F.P. & Nudds, T.D. (1988) Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a review of hypotheses. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1709-1721.

- Eberhardt, L.E., Anthony, R.G. & Rickard, W.H. (1989) Survival of juvenile Canada geese during the rearing period. *The Journal of Wildlife Management*, 53, 372-377.
- Elmberg, J., Folkesson, K., Guillemain, M. & Gunnarsson, G. (2009) Putting density dependence in perspective: nest density, nesting phenology, and biome, all matter to survival of simulated mallard *Anas platyrhynchos* nests. *Journal of Avian Biology*, 40, 317-326.
- Ferrer, M. & Donazar, J.A. (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. *Ecology*, 77, 69-74.
- Flint, P.L., Sedinger, J.S. & Pollock, K.H. (1995) Survival of juvenile Black Brant during brood rearing. *The Journal of wildlife management*, 59, 455-463.
- Fondell, T.F., Miller, D.A., Grand, J.B. & Anthony, R.M. (2008) Survival of dusky Canada goose goslings in relation to weather and annual nest success. *The Journal of Wildlife Management*, 72, 1614-1621.
- Francis, C.M., Richards, M.H., Cooke, F. & Rockwell, R.F. (1992) Long-term changes in survival rates of lesser snow geese. *Ecology*, 73, 1346-1362.
- Gassett, J.W. (2001) Case 1. Restoration of white-tailed deer in Kentucky: From absence to overabundance. *Large Mammal Restoration: Ecological And Sociological Challenges In The 21St Century*, 119-123.
- Gauthier, G. & Brault, S. (1998) Population model of the greater snow goose: projected impacts of reduction in survival on population growth rate. *The greater snow goose: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture special publication. US Fish and Wildlife Service, Washington, DC, USA, and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario, Canada*, 65-80.
- Gering, J.C. & Blair, R.B. (1999) Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? *Ecography*, 22, 532-541.
- Giroux, J.-F., Lefebvre, J., Belanger, L., Rodrigue, J. & Lapointe, S. (2001) Establishment of a breeding population of Canada geese in southern Quebec. *Canadian Field-Naturalist*, 115, 75-81.
- Giroux, J. (1980) Overland travel by Canada Goose broods. *Canadian Field-Naturalist*, 94(4), 461-462.
- Gosser, A.L. & Conover, M.R. (2000) Does climate or habitat affect the frequency of cooperative brood rearing in Canada geese? *Ethology*, 106, 235-246.
- Goudie, A. (1982) *Human impact: man's role in environmental change*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Groupe-conseil Genivar Inc. (2004) Étude des retombées socioéconomiques, La sauvagine en migration dans la vallée du Saint-Laurent, particulièrement la

- Grande oie des neiges et la Bernache du Canada, Environnement Canada, Québec, 52p.
- Guerena, K.B. (2011) Nesting and brood-rearing ecology of resident Canada geese in New Jersey. *Master thesis, University of Delaware*, 128p.
- Hamann, J. & Cooke, F. (1987) Age effects on clutch size and laying dates of individual female lesser snow geese *Anser caerulescens*. *Ibis*, 129, 527-532.
- Hanson, W.C. & Eberhardt, L.L. (1971) A Columbia River Canada goose population, 1950-1970. *Wildlife Monographs*, 28, 61p.
- Henderson, E. (2005) Economic impact of waterfowl hunting in the United States: Addendum to the 2001 national survey of fishing, hunting, and wildlife-associated recreation. *US Fish and Wildlife Service. Arlington, VA. Ecological Modeling*, 196, 462-470.
- Hill, M.R., Alisauskas, R.T., Ankney, C.D. & Leafloor, J.O. (2003) Influence of body size and condition on harvest and survival of juvenile Canada geese. *The Journal of Wildlife Management*, 67, 530-541.
- Hindman, L.J. & Ferrigno, F. (1990) Atlantic flyway goose populations: Status and management. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 55: 293-311.
- Hofman, D.E. (1982) Breeding experience as a factor influencing clutch size and fertility in captive Canada geese. *Wildlife Society Bulletin*, 10, 384-386.
- Kalmbach, E., van der Aa, P. & Komdeur, J. (2005) Adoption as a gosling strategy to obtain better parental care? Experimental evidence for gosling choice and age-dependency of adoption in greylag geese. *Behaviour*, 142, 1515-1533.
- Lafond, R. & Pilon, C. (2004) Abondance du castor (*Castor canadensis*) au Québec. Bilan d'un programme d'inventaire aérien. *Le Naturaliste canadien*, 128, 43-51.
- Lake, B.C., Schmutz, J.A., Lindberg, M.S., Ely, C.R., Eldridge, W.D. & Broerman, F.J. (2008) Body mass of prefledging Emperor Geese *Chen canagica*: large-scale effects of interspecific densities and food availability. *Ibis*, 150, 527-540.
- Lebreton, J. & Pradel, R. (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, 29, 353-369.
- Lepage, D., Gauthier, G. & Desrochers, A. (1998) Larger clutch size increases fledgling success and offspring quality in a precocial species. *Journal of Animal Ecology*, 67, 210-216.
- Lepage, D., Gauthier, G. & Menu, S. (2000) Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, 69, 414-427.
- Lindholm, A., Gauthier, G. & Desrochers, A. (1994) Effects of hatch date and food supply on gosling growth in arctic-nesting Greater Snow Geese. *Condor*, 96, 898-908.

- Loonen, M., Oosterbeek, K. & Drent, R. (1997) Variation in growth of young and adult size in barnacle geese *Branta leucopsis*: evidence for density dependence. *Ardea*, 85, 177-192.
- Loonen, M.J., Bruinzeel, L.W., Black, J.M. & Drent, R.H. (1999) The benefit of large broods in barnacle geese: a study using natural and experimental manipulations. *Journal of Animal Ecology*, 68, 753-768.
- MacMillan, D., Hanley, N. & Daw, M. (2004) Costs and benefits of wild goose conservation in Scotland. *Biological Conservation*, 119, 475-485.
- Mainguy, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., Béty, J. & Haukos, D. (2006) Gosling growth and survival in relation to brood movements in greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*). *The Auk*, 123, 1077-1089.
- Makepeace, M. & Patterson, I. (1980) Duckling mortality in the shelduck, in relation to density, aggressive interaction and weather. *Wildfowl*, 31, 57-72.
- Mulder, R., Williams, T. & Cooke, F. (1995) Dominance, brood size and foraging behavior during brood-rearing in the lesser snow goose: an experimental study. *Condor*, 97, 99-106.
- Nicolai, C.A. & Sedinger, J.S. (2012) Are there trade-offs between pre- and post-fledging survival in black brent geese? *Journal of Animal Ecology*, 81, 788-97.
- Pannetier Lebeuf, A. & Giroux, J.F. (2014) Density-dependent effects on nesting success of temperate-breeding Canada geese. *Journal of Avian Biology*, 45, 600-608.
- Pilotte, C., Reed, E.T., Rodrigue, J. & Giroux, J.-F. (2014) Factors influencing survival of Canada geese breeding in southern Quebec. *The Journal of Wildlife Management*, 78(2):, 231–239.
- Prop, J., Van Eerden, M.R. & Drent, R.H. (1984) Reproductive success of the barnacle goose *Branta leucopsis* in relation to food exploitation on the breeding grounds, western Spitsbergen. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*, 181, 87-117.
- Raveling, D.G. (1981) Survival, experience, and age in relation to breeding success of Canada geese. *The Journal of Wildlife Management*, 45, 817-829.
- Riley, S.P., Hadidian, J. & Manski, D.A. (1998) Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1153-1164.
- Ringelman, J.K. & Longcore, J.R. (1982) Survival of juvenile black ducks during brood rearing. *The Journal of Wildlife Management*, 46, 622-628.
- Rockwell, R., Cooch, E., Thompson, C. & Cooke, F. (1993) Age and reproductive success in female lesser snow geese: experience, senescence and the cost of philopatry. *Journal of Animal Ecology*, 62, 323-333.

- Running, S.W., Nemanic, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M. & Hashimoto, H. (2004) A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, 54, 547-560.
- Schmutz, J.A., Manly, B.F. & Dau, C.P. (2001) Effects of gull predation and weather on survival of emperor goose goslings. *The Journal of Wildlife Management*, 65, 248-257.
- Sedinger, J.S. (1986) Growth and development of Canada Goose goslings. *Condor*, 88, 169-180.
- Sedinger, J.S. (1992) Ecology of prefledging waterfowl. *Ecology and management of breeding waterfowl*, (eds B. Batt, A. Afton & M. Anderson) pp.109-127. University Minnesota Press, Minnesota.
- Sedinger, J.S. & Flint, P.L. (1991) Growth rate is negatively correlated with hatch date in Black Brant. *Ecology*, 72, 496-502.
- Sedinger, J.S., Lindberg, M.S., Person, B.T., Eichholz, M.W., Herzog, M.P. & Flint, P.L. (1998) Density-dependent effects on growth, body size, and clutch size in Black Brant. *The Auk*, 115, 613-620.
- Seguin, R. J., & Cooke, F. (1985) Web tag loss from lesser snow geese. *The Journal of Wildlife Management*, 49, 420-422.
- Shorrocks, B., Albon, S., Jeugd, H.P. & Larsson, K. (1998) Pre-breeding survival of barnacle geese *Branta leucopsis* in relation to fledgling characteristics. *Journal of Animal Ecology*, 67, 953-966.
- Slattery, S. & Alisauskas, R. (2002) Use of the Barker model in an experiment examining covariate effects on first-year survival in Ross's geese (*Chen rossii*): a case study. *Journal of Applied Statistics*, 29, 497-508.
- Stolley, D.S., Bissonette, J.A. & Kadlec, J.A. (1999) Evaluation of Methods to Estimate Gosling Survival (Evaluación de Métodos para Estimar la Supervivencia de Crías de *Branta canadensis*). *Journal of Field Ornithology*, 70, 374-379.
- Vermeer, K. (1970) A study of Canada geese, *Branta canadensis*, nesting on islands in southeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 48, 235-240.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Walter, S.E. & Rusch, D.H. (1997) Accuracy of egg flotation in determining age of Canada Goose nests. *Wildlife Society Bulletin*, 25, 854-857.
- Warhurst, R.A., Bookhout, T.A. & Bednarik, K.E. (1983) Effect of gang brooding on survival of Canada goose goslings. *The Journal of Wildlife Management*, 47, 1119-1124.
- Weiser, E.L. & Powell, A.N. (2010) Does Garbage in the diet improve reproductive output of Glaucous gulls? *The Condor*, 112, 530.

- Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Zicus, M.C. (1981) Canada goose brood behavior and survival estimates at Crex Meadows, Wisconsin. *The Wilson Bulletin*, 93, 207-217.