

MEGGIE DESNOYERS

**LE COMPORTEMENT SOCIAL DE LA GRANDE OIE
DES NEIGES (*CHEN CAERULESCENS ATLANTICA*):
EXISTE-T-IL DES ASSOCIATIONS STABLES AU
SEIN DES VOLÉES?**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures et postdoctorales de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en Biologie
pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2011

© Meggie Desnoyers, 2011

Résumé

Récemment, une structure génétique à une fine échelle spatiale a été mise en évidence sur les sites d'élevage de la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Nous vérifions l'existence possible de groupes stables allant au-delà de la famille, *i.e.* les parents et les jeunes de l'année, dans les volées de cette espèce, ce qui pourrait expliquer l'existence d'une telle structure. Nous utilisons une méthode statistique basée sur le ré-échantillonnage permettant de comparer le nombre d'associations observées au nombre attendu par chance. Nos résultats basés sur 50,000 ré-observations d'individus marqués sur une période de 18 ans ne montrent aucune évidence que des groupes stables persistent durant la migration. Cependant, des associations stables existent sur les sites de reproduction. Ces dernières semblent dues à une grande fidélité des individus pour leur site de reproduction, plutôt qu'à la formation de véritables agrégations stables entre les individus. Ceci nous permet de rejeter l'hypothèse de l'existence de groupes stables permettant aux femelles d'un même site d'élevage de rester ensemble durant la migration.

Abstract

Recently, a fine-scale genetic structure was found on the brood-rearing sites in the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*). We verified the possible existence of stable groups apart of the family bonds, *i.e.* parents and young of the year, in flocks of this species which could explain the existence of such a structure. We used a statistical method based on resampling to compare the number of associations observed to the number expected by chance alone. Our results based on 50,000 reobservations of marked individuals over an 18-year period provided no evidence that stable groups persist in geese during the migration. However, such associations exist on the breeding grounds. These associations are more likely due to the fidelity of individuals to their reproductive sites rather than to the formation of genuine stable aggregations among individuals. Therefore, we reject the hypothesis that stable groups would allow different females from a same brood-rearing site to travel together during the migration.

Avant-propos

Ce mémoire comporte un chapitre rédigé en anglais selon le format approprié pour publication dans une revue scientifique, ainsi qu'une introduction et une conclusion générales écrites en français. Le co-auteur de l'article (chapitre 1), Gilles Gauthier a contribué à l'élaboration de l'étude ainsi qu'à la rédaction et à la révision du manuscrit.

Le financement de cette étude provient des organismes suivant : le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada, le Service Canadien de la Faune, le Centre d'Études Nordiques, le Ministère des Affaires Indiennes et du Nord, l'Étude du Plateau Continental Polaire et le Fond de Recherche sur la Nature et les Technologies du Québec.

Je voudrais avant tout remercier mon directeur, Gilles Gauthier, pour sa patience, son partage de connaissances et pour m'avoir apporté son support ces deux dernières années. Merci Gilles d'avoir fait confiance à la petite fille que j'étais la première fois où j'ai frappé à ta porte.

Merci également à Marie-Christine Cadieux qui a toujours su prendre de son temps pour m'expliquer les rudiments de la base de données, pour corriger mon anglais déficient et pour une p'tite jasette le temps d'un dîner.

Merci à Pierrot Legagneux, un français extraordinaire (et désaxé), qui a toujours eu deux minutes pour la petite Coccinulle du labo.

Merci à tous les membres du lab Gauthier que j'ai eu la chance de côtoyer ces deux dernières années et qui m'ont apportée beaucoup: Cédrik, Marco, J, Mad, Guilleûme, Noème, Fredoux et le dernier, mais non le moindre, Jean-Ré, qui fut un moyen compagnon de bureau (et de 5 à 7, et de Paris (Oouuuuuuuuu!)), avec qui j'ai passé d'excellents moments, et qui est probablement un de ceux qui a le plus été témoin des hauts et des bas

de ma vie durant ces deux ans de maîtrise. Ce fut un plaisir de travailler à vos côtés
Monsieur Julien !

Merci à mes collègues de terrain avec qui j'ai pu vivre et grandir sur l'Île Bylot, entre autres: LaChalif, PY, Audrey, V.A., Cass, Martin, Peter, Marie-Claude, Joël, Gérald, Arnaud, Sandra, Léonie...

Merci à Loïc, sans qui je n'aurais jamais pu autant me dépasser.

Merci à tous ceux qui ont participé de près ou de loin au projet de la Grande Oie des neiges depuis le tout début.

Merci à Gaétan Daigle pour ses nombreuses et éclairantes explications du vaste monde des statistiques et pour son aide précieuse lors de la création de mon programme d'analyse.

Et finalement, merci à ma famille et à mes amis qui n'ont pas toujours compris pourquoi je passais autant de temps à étudier les oies, mais qui ont toujours su que j'étais heureuse de le faire et qui m'ont toujours fait sentir qu'ils étaient fiers de moi.

Bonne lecture !

Table des matières

<i>Résumé</i>	II
<i>Abstract</i>	III
<i>Avant-propos</i>	IV
<i>Table des matières</i>	VI
<i>Liste des tableaux</i>	VII
<i>Liste des figures</i>	VIII
<i>Liste des tableaux en annexe</i>	IX
<i>Introduction générale</i>	1
La vie en groupes	1
Les agrégations stables	2
<i>Facteurs à considérer</i>	3
Les agrégations stables chez les oies	4
<i>Groupes familiaux</i>	4
<i>Évidences de stabilité au-delà de la famille</i>	4
<i>Appariement et structure génétique chez les oies</i>	5
Implications pratiques	7
Considérations méthodologiques	8
Objectifs	9
CHAPITRE 1	10
Résumé	11
Abstract	12
Introduction	13
Methods	15
<i>Study species and study sites</i>	15
<i>Field methods</i>	16
<i>Statistical analyses</i>	18
Results	22
<i>Datasets</i>	22
<i>Worked examples</i>	23
<i>Occurrence of stable associations</i>	26
Discussion	31
Acknowledgments	36
<i>Conclusion générale</i>	37
Implications pratiques	39
Futures avenues de recherche	40
<i>Bibliographie</i>	42
ANNEXES	51

Liste des tableaux

Table 1. Samples of marked geese from different groups captured on the brood-rearing site of Bylot Island in 2 years showing the number of marked adult females in each encounter event (*i.e.* capture) and their original capture group.....24

Table 2. Comparison of the relative frequency of reobservation of adult females originally marked in 2006 (1 year before) and recaptured in 2007 on the brood-rearing sites on Bylot Island to null distribution obtained from Monte Carlo simulations. In grey and bold are the values associated with the number of matching geese observed. The dashed line shows the limit beyond which the observed number of matching geese would have been considered significant in that sample.....25

Table 3. Comparison of the relative frequency of reobservation of adult females originally marked in 2001 or 2002 (2-3 years before) and recaptured in 2004 on the brood-rearing sites on Bylot Island to null distribution obtained from Monte Carlo simulations. In grey and bold are the values associated with the observed number of matching geese. The dashed line shows the limit beyond which the observed number of matching geese would have been considered significant in that sample.....26

Table 4. Number of pooled samples, \sum observed χ_m^2 , number of distinct outcomes, and χ^2 and Monte Carlo probabilities for adult female geese originally marked on the brood-rearing sites of Bylot Island and subsequently recaptured/resighted together according to the region and time elapsed since marking. Significant probabilities are in bold.....28

Table 5. Number of distinct outcomes, cumulative probability associated with the observed number of matching geese and corresponding value of Lancaster's χ_m^2 , for the sample of adult females captured annually on the brood-rearing sites of Bylot Island and originally marked 2-3 years before.....29

Table 6. Number of distinct outcomes, cumulative probability associated with the observed number of matching geese and corresponding value of Lancaster's χ_m^2 for the sample of adult females captured annually on the brood-rearing sites of Bylot Island and originally marked the year before.....30

Table 7. Number of pooled samples, \sum observed χ_m^2 , number of distinct outcomes, and χ^2 and Monte Carlo probabilities for adult female geese recaptured together on the brood-rearing sites of Ellesmere Island or the staging grounds of Îles-aux-Oies according to the original capture site. Significant probabilities are in bold.....31

Liste des figures

Figure 1. Map showing the breeding, staging and wintering grounds of the greater snow goose and the locations (stars) of our capture and marking sites (Eureka on Ellesmere Island, Bylot Island and Île-aux-Oies). On Bylot Island, our main study site, we also show the location of the nesting and brood-rearing area.....16

Figure 2. Schematic representation of the resampling process used to develop the null distribution of matching recapture/reobservation within the different samples. A) Hypothetical observed distribution of a sample with five encounter events, where a total of seven geese from four distinct original capture groups were seen. The encounter event number four resulted in two matching geese. B) Geese are randomly reshuffled among the five encounter events 1000 times and the number of matching geese found was noted each time (here two matching geese occurred again at the encounter event 4). C) The relative frequency associated with the possibility of having zero, two or four matching geese (which correspond to all possible cases in this example) is computed and shown here. The number is the cumulated probability of obtaining the observed number of matching geese by chance.....20

Liste des tableaux en annexe

Tableau A-1. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.....52

Tableau A-2. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originellement marquées 2-3 ans auparavant.....53

Tableau A-3. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originellement marquées > 3 ans auparavant.....54

Tableau A-4. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.....55

Tableau A-5. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.....56

Tableau A-6. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées > 3 ans auparavant.....57

Tableau A-7. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.....57

Tableau A-8. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originalement marquées 2 à 3 ans auparavant.....58

Tableau A-9. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originalement marquées > 3 ans auparavant.....59

Tableau A-10. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originalement marquées ≤ 1 an auparavant.....60

Tableau A-11. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originalement marquées 2 à 3 ans auparavant.....61

Tableau A-12. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originalement marquées > 3 ans auparavant.....62

Tableau A-13. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originalement marquées < 1 an auparavant.....63

Tableau A-14. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originalement marquées 2 à 3 ans auparavant.....64

Tableau A-15. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations,

probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originellement marquées > 3 ans auparavant.....65

Tableau A-16. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées < 1 an auparavant.....66

Tableau A-17. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.....67

Tableau A-18. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées > 3 ans auparavant.....68

Introduction générale

La vie en groupes

Plusieurs études ont décrit les bénéfices et désavantages potentiels de la vie en groupe chez plusieurs espèces (*e.g.* Hoogland et Sherman 1976, Wrona et Dixon 1991, Mooring et Hart 1992, King et Cowlishaw 2007). Les bénéfices les plus fréquemment associés à la vie en groupe sont reliés à la réduction des risques de prédation et à l'acquisition de la nourriture (Blumstein 2002). En formant des groupes, les individus peuvent réduire leur risque de prédation, soit en augmentant la possibilité de détecter les prédateurs, en diluant leur propre risque, ou encore en diminuant la probabilité que les prédateurs ont de réussir une attaque (Bekoff 2004). Ils peuvent également augmenter leur succès au niveau de la recherche, de l'acquisition et la défense de la nourriture (Bekoff 2004). Bien qu'avantageux sur ces points, un important coût de la vie en groupe est l'augmentation de la compétition entre les individus d'un même groupe pour la source de nourriture, que ce soit par des interactions directes entre les rivaux (*i.e.* compétition par interférence) ou encore puisque la source de nourriture doit être divisée entre plusieurs rivaux (*i.e.* compétition par exploitation) (Sterck *et al.* 1997, Chapman et Chapman 2000 et les références qui y sont). Un autre coût de la vie en groupe est l'augmentation du risque de transmission d'agents pathogènes entre les individus (Blumstein 2002). Par exemple, une étude comparant des espèces de passereaux solitaires à des espèces vivant en groupe montre que ces dernières présentent un plus grand risque de transmission d'ectoparasites que les individus solitaires (Poulin 1991).

Malgré les désavantages que peut amener la vie en groupe, le rassemblement de plusieurs individus d'une même espèce animale ou d'espèces différentes est un phénomène très commun chez les animaux et peut avoir plusieurs causes. Ces groupes peuvent par exemple résulter simplement de la présence d'une source de nourriture provoquant des attroupements temporaires (Blumstein 2002) où on observe peu ou pas d'interaction entre les individus. Ou encore, les individus se rassemblant peuvent recevoir des bénéfices directs de ces associations (*e.g.* chasse coopérative) et ainsi, former des associations plus permanentes (Blumstein 2002). À un niveau encore plus complexe, les individus peuvent

former des agrégations intraspécifiques stables à long terme (Blumstein 2002), *i.e.* allant de quelques jours chez certaines espèces (*e.g.* rorquals à bosse *Megaptera novaeangliae*; Weinrich 1991) à plusieurs années chez d'autres (*e.g.* caracara à gorge rouge *Daptrius americanus*; Thiollay 1991), au sein desquels les membres du groupe se reconnaissent individuellement, ou du moins reconnaissent le groupe, et vivent en tout temps les uns avec les autres. Cette étude vise à examiner l'existence possible de groupes stables chez une espèce migratrice et grégaire, la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*).

Les agrégations stables

L'existence de groupes stables chez diverses espèces animales a été étudiée par de nombreux auteurs (*e.g.* Herrera et Macdonald 1993, Roberts et Evans 1993, O'Donnell 2000, Gardner *et al.* 2001, Lammertink 2004, Conklin et Colwell 2008, Ramp *et al.* 2010). Deux études en particulier ont confirmé de façon statistique la présence d'associations non aléatoires chez des poissons migrateurs pêchés commercialement (McKinnell *et al.* 1997, Hay et McKinnell 2002). Chez la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), l'existence d'une stabilité au sein des groupes a été montrée par la recapture commune en haute mer d'individus élevés en pisciculture et marqués ensemble trois ans auparavant (McKinnell *et al.* 1997). Une étude similaire de capture-recapture a été réalisée sur le Hareng du Pacifique (*Clupea pallasii*) et a démontré l'existence d'associations non aléatoires d'individus qui persistent au cours des migrations à longue distance (Hay et McKinnell 2002).

À plus petite échelle, une étude sur le Bécasseau variable (*Calidris alpina*) n'a montré aucune évidence d'associations stables entre les individus non reproducteurs formant des groupes sur les aires de repos (Conklin et Colwell 2008). Bien que des associations éphémères soient observées, elles semblent être le résultat d'un choix commun de l'aire de repos par les individus plutôt que d'une stabilité dans la composition des groupes (Conklin et Colwell 2008). Un résultat similaire est observé chez le Bécasseau sanderling (*Calidris alba*; Roberts et Evans 1993). Encore une fois, les observations d'individus en association sont simplement dues au hasard. Dans ce cas, les auteurs suggèrent qu'il n'existe ni préférence à être avec certains individus en particulier, ni préférences partagées pour un certain site (Roberts et Evans 1993).

Facteurs à considérer

Certains facteurs peuvent influencer la formation ou l'absence de groupes stables chez les espèces grégaires. Considérer ces facteurs pourrait permettre entre autres de mieux décrire les agrégations stables et parfois d'en expliquer les causes. Par exemple, chez la Truite arc-en-ciel, les populations de différentes régions sont connues pour avoir différentes aires de distribution dans l'océan (Burgner *et al.* 1992). Ainsi, en séparant les individus selon les régions, il sera possible de comparer les populations des différentes régions entre elles plutôt que de seulement vérifier la présence d'agrégations stables chez l'espèce dans son ensemble. Chez le Bécasseau variable, Conklin et Colwell (2008) ont examiné l'influence de la saison, de la période de la journée et de l'âge sur la formation d'associations non-aléatoires. Les facteurs ayant potentiellement une influence sur la présence ou l'absence d'agrégations stables pouvant varier d'une espèce à l'autre, il est important de considérer les connaissances déjà acquises sur l'espèce à l'étude afin d'évaluer les facteurs les plus pertinents.

Notre étude portant sur une espèce d'oie migratrice, nous avons déterminé que trois facteurs étaient susceptibles d'influencer la formation de groupes stables, *i.e.* les régions et saisons, ainsi que le temps écoulé depuis la pose du marqueur. Les oies changent en effet de site saisonnièrement pour se reproduire, se ressourcer durant la migration et hiverner. Il est possible que selon les différentes régions, et donc selon les différents stades du cycle annuel, des agrégations stables se forment ou pas. Également, chaque année peut être plus ou moins propice aux agrégations; par exemple, la quantité de nourriture disponible ou le couvert de neige présent au moment de l'arrivée au site de reproduction peuvent influencer la probabilité de nicher des oies ou encore leur distribution spatiale. Finalement, si on détecte la présence de groupes stables, il serait intéressant d'examiner si ces groupes persistent plus ou moins longtemps.

Les agrégations stables chez les oies

Groupes familiaux

Les oies sont connues pour former des groupes familiaux qui sont stables. Effectivement, les jeunes restent avec leurs parents jusqu'à un an après leur naissance et ce, même durant la migration (Prevett et MacInnes 1980, Black et Owen 1989). Cette forme d'agrégation stable entre individus de même famille permet le prolongement des soins parentaux qui procurent de nombreux avantages aux jeunes, *e.g.* un accès plus facile à la nourriture (Turcotte et Bédard 1989), l'atteinte d'un meilleur statut de dominance (Black et Owen 1989, Cloutier et Bédard 1990, Gregoire et Ankney 1992) et l'apprentissage de la route migratoire et de la localisation des meilleurs sites d'hivernages (Owen 1980, Warren *et al.* 1993). Fox *et al.* (1995) montrent également que cette association peut subsister jusqu'à la période de nidification suivante chez l'Oie rieuse (*Anser albifrons*). Les parents peuvent profiter de la présence des juvéniles avec qui ils partagent le temps de vigilance et de défense du nid, alors que ces derniers peuvent acquérir une meilleure valeur reproductive et sociale.

Évidences de stabilité au-delà de la famille

Les oies sont des oiseaux migrateurs, longévifs et grégaires, et plusieurs espèces vivent en colonies plus ou moins grandes durant la reproduction (Prevett et MacInnes 1980, Black 2001). Ces oiseaux présenteraient une fidélité assez forte aux sites de nidification (Anderson *et al.* 1992, Lindberg et Sedinger 1995) et possiblement également aux sites d'hivernage (Hestbeck *et al.* 1991, Robertson et Cooke 1999). La Grande Oie des neiges est un exemple d'espèce d'oie formant de très grandes volées lors des migrations et de l'hivernage, alors que durant l'été elles nichent en colonie (Johnsgard 1978). Ces groupes ont jusqu'à maintenant été considérés comme étant des associations fortuites d'individus ne présentant pas de stabilité dans le temps et l'espace, et qui pourraient être simplement la conséquence de la fidélité des individus à un site donné (*e.g.* site de reproduction).

Cependant, certains auteurs suggèrent que la reconnaissance individuelle serait plus poussée qu'on ne le croyait chez les oies. En effet, il a été montré chez la Bernache

nonnette (*Branta leucopsis*) que les mères, les sœurs et les filles peuvent se reconnaître entre elles à l'âge adulte (van der Jeugd *et al.* 2002). Les distances entre les nids de sœurs issues de la même couvée ou de sœurs qui ont les mêmes parents, mais qui sont issues de couvées différentes ont été comparées. Les résultats montrent que des sœurs issues de la même couvée ont tendance à nicher plus près les unes des autres que des sœurs provenant de différentes couvées, et ce même si elles vont nicher sur une île différente de leurs parents (van der Jeugd *et al.* 2002). Cela exclut donc la possibilité que les résultats ne soient dus qu'à une forte philopatrie au lieu de naissance (van der Jeugd *et al.* 2002), et suggère plutôt que les femelles vont nicher en préférence près d'autres femelles qu'elles reconnaissent. De plus, Larsson *et al.* (1995) ont montré que 17% des naissances sont le résultat de parasitisme de nid ou d'adoption chez la Bernache nonnette, et il est donc possible que les femelles ne choisissent pas de nicher près de leurs « sœurs » parce qu'elles partagent avec elles les mêmes gènes, mais simplement parce qu'elles les connaissent bien.

Cette reconnaissance entre les individus laisse donc supposer qu'il pourrait exister un phénomène de choix des individus lors des attroupements. Également, la mise en évidence récente d'une structure génétique à fine échelle spatiale pourrait impliquer l'existence d'agrégations stables au sein des volées d'oies (Lecomte *et al.* 2009).

Appariement et structure génétique chez les oies

L'appariement chez les oies des neiges se fait principalement sur leur site d'hivernage, un endroit où les individus provenant de diverses colonies se rassemblent et se mélangent (Cooke *et al.* 1995, Robertson et Cooke 1999). Il semble donc logique de penser que les appariements se fassent entre individus provenant de divers endroits. Ce mélange entre les différentes colonies maintiendrait donc un fort flux génique empêchant le développement de différences génétiques intraspécifiques (Rockwell et Cooke 1977). Effectivement, les premières études ont montré une absence de structuration génétique entre et au sein de colonies à l'échelle de l'Amérique du Nord, et même entre les deux sous-espèces d'oie des neiges, la petite (*Chen caerulescens caerulescens*) et la grande (Avisé *et al.* 1992 et les références qui y sont).

Récemment, on a cependant mis en évidence l'existence d'une structure génétique à fine échelle spatiale chez la Grande Oie des neiges et ce, entre les différents sites d'élevage d'une même colonie (Lecomte *et al.* 2009). Cette structure est retrouvée tant chez les femelles que chez les mâles, et donc son maintien n'est possible que si les individus des deux sexes montrent une fidélité au site de reproduction, incluant à leur site natal (philopatrie). Or, chez les oies, il est connu que seules les femelles présentent cette fidélité (Greenwood 1980), les mâles suivant plutôt la femelle avec laquelle ils s'apparient. Le choix de partenaire se fait en hiver, et pour expliquer la structure génétique mise en évidence par Lecomte *et al.* (2009), des mécanismes permettant à des individus provenant d'un même site natal de se retrouver afin de s'accoupler préférentiellement doivent exister.

Choudhury et Black (1994) ont montré que les appariements chez la Bernache nonnette peuvent être sélectifs, donc non aléatoires, et peuvent être basés sur la familiarité, c'est-à-dire que les individus s'apparient préférentiellement avec ceux avec lesquels ils ont déjà eu des contacts. L'étude de ces auteurs consistait à élever des oies en captivité, à en mettre certaines en contact, alors que d'autres étaient totalement séparées, afin de voir comment se produit le choix de partenaire lorsque toutes ces oies sont mises ensemble à l'âge de maturité. Les conclusions sont que des oies qui avaient été en contact lorsqu'elles étaient plus jeunes ont plus tendance à s'apparier entre elles qu'avec des oies avec lesquelles elles n'ont jamais eu de contact. Certains auteurs suggèrent que dans le cas où les oies se sont connues sur le même site de reproduction, la préférence serait due à la connaissance que les deux partenaires ont de ce site (Shields 1982, Greenwood 1987, Choudhury et Black 1994), ce qui augmenterait leur succès reproducteur étant donné que tous deux connaissent les ressources disponibles au site et les refuges contre les prédateurs. D'autres auteurs suggèrent plutôt que l'appariement avec un individu familier réduit les coûts associés à la recherche d'un partenaire, et ainsi permet à l'individu de s'accoupler plus tôt (Janetos 1980, Real 1990). Selon Godin *et al.* (2003) qui se basent sur des études chez les poissons, la familiarité est plus susceptible de se développer entre des individus vivant dans de petits groupes ou dans des groupes stables où les individus interagissent souvent entre eux et sur de longues périodes.

Dans le cas de la Grande Oie des neiges, il se pourrait que la reconnaissance individuelle ne se soit pas développée, mais que les individus soient capables de reconnaître le groupe dans lequel ils voyagent. Si ce genre d'association perdure depuis la période d'élevage des jeunes, le choix de partenaire pourrait se faire dans le groupe sans nécessairement qu'il y ait choix actif pour un individu du même site; ce serait plutôt simplement une conséquence indirecte de la stabilité du groupe. Une autre possibilité serait que les individus se reconnaissent bel et bien individuellement et choisissent de s'apparier préférentiellement avec un congénère déjà côtoyé par le passé, par exemple sur le lieu d'élevage pendant l'été. Néanmoins, les deux phénomènes pourraient agir de pair. En effet, l'existence de groupes stables entre des individus qui se reconnaissent et qui demeurent ensemble tout au cours de la migration pourrait expliquer comment des individus parcourant des milliers de kilomètres entre leur site natal et leur lieu d'appariement arrivent à se retrouver et à s'accoupler préférentiellement entre eux parmi des milliers d'oies inconnues.

Implications pratiques

L'existence de groupes stables peut avoir un impact au niveau de la gestion des populations étant donné que les modèles sur lesquels se basent les chercheurs pour étudier la dynamique de la population pourraient être biaisés. Une méthode fondamentale en dynamique des populations est le suivi d'individus marqués. L'application des méthodes statistiques de capture-marquage-recapture permet l'estimation rigoureuse de paramètres démographiques comme la survie, le recrutement ou la taille de la population grâce au suivi de ces individus (Lebreton *et al.* 1992, Nichols 1992). Les individus marqués permettent également d'apporter des corrections à des estimations de taille de population basées sur des dénombrements. Par exemple, Béchet *et al.* (2004) utilisent la présence d'individus marqués (dans ce cas, des oiseaux avec des émetteurs radio) pour estimer la proportion d'individus manqués lors des dénombrements aériens de la population. Ces modèles, comme toute méthode statistique, reposent sur un certain nombre de prémisses. Une de ces prémisses est l'indépendance entre les individus (Lindberg et Rexstad 2002). Cette dernière sera violée si les individus à l'étude se déplacent en groupes stables, étant donné que la probabilité d'observation n'est plus indépendante dans ce cas. Violent cette prémisses amène de la surdispersion, ce qui produit une sous-estimation de la variance des paramètres de la

population et peut amener à une mauvaise sélection du meilleur modèle pour expliquer biologiquement les données (Lindberg et Rexstad 2002).

L'avantage des méthodes de capture-recapture est de permettre de corriger pour la probabilité de détection en considérant cette dernière lors de l'estimation des différents paramètres désirés (Lebreton *et al.* 1992). Les oies sont parmi les espèces qui se prêtent le mieux à l'application de ces méthodes pour plusieurs raisons. D'abord, ce sont des oiseaux faciles à capturer en grand nombre étant donné leur mode de vie grégaire (Prevelt et MacInnes 1980), ce qui permet d'avoir des tailles d'échantillons considérables. Ensuite, ce sont de grands oiseaux qui utilisent des habitats ouverts pendant tout leur cycle de vie, ce qui facilite l'utilisation de marqueurs pouvant être lus à distance, augmentant ainsi les probabilités de détection. C'est pourquoi, ces méthodes ont été appliquées avec beaucoup de succès chez les oies, dont la Grande Oie des neiges, tant pour répondre à des questions théoriques que pratiques (*i.e.* liées à la gestion de l'espèce). Par exemple, l'application de ces méthodes a permis d'étudier la survie des oies sur une base saisonnière (Gauthier *et al.* 2001), d'évaluer l'effet de la chasse sur le taux de survie des oies (Menu *et al.* 2002, Calvert et Gauthier 2005) ou encore de mesurer l'âge à la première reproduction et les facteurs qui affectent le recrutement des oiseaux (Reed *et al.* 2003a).

L'absence de groupes stables chez les oies a toujours été assumée, mais si ces groupes existent, ceci pourrait avoir des conséquences sur l'estimation des paramètres démographiques basés sur la réobservation ou la recapture des individus, et donc avoir un impact non négligeable pour la gestion de cette espèce.

Considérations méthodologiques

Déterminer l'existence ou non d'agrégations stables au sein des volées d'oies peut sembler en apparence une question simple, mais répondre de façon objective et non-biaisée à cette question s'avère en fait fort complexe. En effet, il faut prendre en compte que (1) tous les individus ne sont pas marqués en même temps ni exactement au même site, (2) tous les oiseaux présents à un site à un moment donné ne sont pas tous observés (*i.e.* probabilité de détection < 1), (3) les individus peuvent parcourir de grandes distances entre les sites

d'observation dû à la migration et (4) des individus marqués à un même site peuvent être revus par hasard ensemble à un autre site sans que cela soit la conséquence d'associations stables entre ces individus. Plusieurs études ne se fient que sur des observations répétées d'individus qui sont dans un même groupe à un même site durant un certain temps pour dire que l'association est stable (*e.g.* Thiollay 1991, Lammertink 2004). D'autres études ont tenté de quantifier les associations en utilisant des indices d'association (*e.g.* Maisonneuve 1988, Weinrich 1991). Chez la Grande Oie des neiges, cette méthode n'a pas montré l'existence d'agrégations stables (Maisonneuve 1988). Cependant, la méthode est biologiquement et statistiquement difficile à appliquer, et manque de puissance statistique. Effectivement, elle se base sur la prémisse que la proximité physique entre deux individus signifie qu'il y a présence d'associations sociales, et que le temps passé ensemble est corrélé à la force de cette association (Bejder *et al.* 1998). Elle ne considère donc pas la possibilité que ces associations puissent être le fruit du hasard. Une approche intéressante est celle utilisée par McKinnell *et al.* (1997) chez la Truite arc-en-ciel et par Hay et McKinnell (2002) chez le Hareng du Pacifique. Cette méthode est fondée sur une approche probabiliste permettant de comparer le nombre d'associations observées à celui qui serait attendu si celles-ci n'étaient dues qu'au hasard.

Objectifs

L'objectif général de cette étude est de tester l'hypothèse qu'il existerait des agrégations stables au-delà de l'unité familiale au sein des volées (*i.e.* les groupes migratoires) de la Grande Oie des neiges et d'examiner les facteurs qui pourraient influencer ces agrégations. Nous supposons que les facteurs ayant possiblement une influence sont les régions géographiques (variant selon les saisons) et les années. Également, nous tenterons d'évaluer, dans le cas où il existerait des agrégations stables au sein des groupes d'oies, si ces dernières perdurent dans le temps, à court, moyen ou long terme.

CHAPITRE 1

Stable associations within greater snow goose flocks:
do they exist beyond family bonds?

Résumé

Comprendre la nature des groupes sociaux chez les animaux peut aider à expliquer la structure génétique d'une population. Récemment, une structure génétique à fine échelle spatiale a été trouvée chez la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) entre des adultes capturés sur différents sites d'élevage des jeunes. Une telle structure requiert l'existence d'un appariement préférentiel durant l'hiver entre des oies provenant d'un même site d'élevage, un phénomène qui pourrait être favorisé si les individus maintiennent des associations stables dans le temps. Nous avons donc vérifié l'existence possible de groupes stables en dehors des familles, *i.e.* parents et jeunes de l'année, qui pourraient persister durant le cycle annuel de cette espèce migratrice. Nous avons suivi durant 18 ans des femelles adultes marquées sur les sites d'élevage des jeunes en Arctique ($n = 16,060$) et recapturées sur ces sites ($n = 1479$) ou réobservées ($n = 49,339$) sur les haltes migratoire et sur les sites d'hivernage, durant les années subséquentes. Nous avons utilisé une méthode probabiliste permettant de comparer le nombre d'associations observées au nombre attendu par hasard. Nos résultats n'ont apporté aucune évidence que les groupes stables entre les femelles adultes persistent dans les volées durant la migration ou durant l'hiver. En contrepartie, les femelles marquées sur le même site d'élevage avaient une plus grande probabilité à être revues ensemble sur les sites de nidification ou d'être recapturées ensemble sur les sites d'élevage durant les années subséquentes que ce qui serait attendu par hasard. Nous suggérons que ces dernières associations sont plus susceptibles d'être dues à une fidélité des femelles à leur site de nidification précédent ou à leur site d'élevage qu'à la formation de groupes stables. En conséquent, nous rejetons l'hypothèse voulant que la formation d'agrégations stables soit un mécanisme permettant aux individus d'un même site d'élevage de voyager ensemble durant la migration et favorisant l'appariement préférentiel.

Abstract

Understanding the nature of social groups in animals may help explaining the genetic structure of populations. Recently, a fine-scale genetic structure was found in the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) among adults captured in different brood-rearing sites. Such a structure requires assortative pairing during winter among geese coming from the same brood-rearing site, a process that could be enhanced if individuals maintain stable associations over time. We thus verified the possible existence of stable groups apart from the family bonds, *i.e.* parents and young of the year, that could persist throughout the annual cycle of this migratory species. We used an 18-year dataset of females marked on brood-rearing sites in the Arctic ($n = 16,060$) and recaptured on those site ($n = 1479$) or reobserved ($n = 49,339$ resightings) on the breeding, staging or wintering grounds in subsequent years. We used a probabilistic method to compare the number of associations observed to the number expected by chance alone. Our results provided no evidence that stable groups persist in goose flocks during migration or in winter among adult females. In contrast, females marked at the same brood-rearing site had a greater probability to be found nesting together or to be recaptured together on the brood-rearing area in subsequent years than expected by chance alone. We suggest that the latter associations are more likely due to the fidelity of females to their previous nesting or brood-rearing site than a consequence of the formation of stable aggregations among individuals. Therefore, we reject the hypothesis that formation of stable groups is a mechanism allowing individuals from a same brood-rearing area to travel together during the migration and promoting assortative pairing.

Introduction

Understanding social interactions in animal groups may help explaining the genetic structure of populations. It has been shown that genetic structure, even at fine-scale, often results from non-random dispersal and/or sex-biased dispersal (*e.g.* Chesser 1991, Sugg *et al.* 1996, Coltman *et al.* 2003, Garant *et al.* 2005, Postma and van Noordwijk 2005, Lecomte *et al.* 2009). Clobert *et al.*, (2001) defined dispersal as the movement of individuals from one genetic population to another. Social interactions may influence the evolution of dispersal in several ways such as through kin selection, inbreeding avoidance or local mate and resource competition (Clobert *et al.* 2001). The importance of these factors will vary among species according to their life history and how they interact with the environment (Bowler and Benton 2005). For instance, in the hole-nesting lesser kestrel (*Falco naumanni*), dispersal is influenced foremost by competition for cavities, a limiting resource that often forces young to disperse from their natal colony to breed (Negro *et al.* 1997). In the barnacle goose (*Branta leucopsis*), van der Jeugd (2002) showed that there is a preference for females to breed close to kin, even among dispersing individuals. This shows that this preference is not only a by-product of a high philopatry of females to their natal site, but an active choice for known conspecifics.

In most migratory birds, pairing occurs on the breeding ground, either at the beginning of the nesting season (Oring 1982, Morbey and Ydenberg 2001) or in previous years in long-lived birds with long-term pair bonds (Wickler and Seibt 1983). Waterfowl, however, are unusual because pairing typically occurs in winter or during spring migration, away from the breeding ground (Hepp and Hair 1983, Paulus 1983, Wishart 1983, Bluhm 1988, Rohwer and Anderson 1988, Oring and Saylor 1992, Ganter *et al.* 2005, Rodway 2009). In geese, most species winter and migrate in large flocks but, apart from the family units (*i.e.* a pair accompanied by its young of the year), these aggregations were thought to be largely made of random and temporary associations among individuals (Prevet and MacInnes 1980). Therefore, because individuals from various nesting colonies gather and mix up at wintering and staging sites, it has been assumed that pairing mostly occurred between individuals from different colonies (Cooke *et al.* 1995, Robertson and Cooke 1999), thereby leading to a pattern of high gene flow. High gene flow should thus prevent the

development of strong genetic structure within the populations (Rockwell and Cooke 1977).

A fine-scale genetic structure was nonetheless recently found by Lecomte *et al.* (2009) in the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*), a gregarious species that nests colonially and migrates in large flocks. Like other geese, this species is precocial and families leave the nest a few hours after hatching to move to distinct brood-rearing sites, typically located several kilometers away from their nesting sites. Lecomte *et al.* (2009) showed that individual geese from the same brood-rearing site were more genetically similar than individuals from different brood-rearing sites at the scale of a few tens of kilometers. The existence of such a structure should be possible only if individuals from both sexes are faithful to their breeding site, including their natal site. Although geese form long-term pair bonds, and thus both males and females return together to the same breeding site year after year (Greenwood 1980, Cooke *et al.* 1995), female is the sex showing natal philopatry in waterfowl (Greenwood 1980, Greenwood and Harvey 1982, Anderson *et al.* 1992). Because males will follow their mate back to her natal site for breeding once pairing has occurred, mechanisms that would allow individuals from the same natal site to find each other and mate preferentially together during the non-breeding season should exist (Cooke *et al.* 1975).

Choudhury and Black (1994) found evidence of a selective, *i.e.* non random, partner choice in barnacle geese. This choice was apparently based on familiarity as individuals mated preferentially with those with whom they were in contact before. Other authors have also proposed that individual recognition could be more important than previously thought in geese (van der Jeugd *et al.* 2002 and references therein). For instance, in the barnacle goose, mothers, daughters and sisters who were in close contact may recognize each other when they become adults (van der Jeugd *et al.* 2002). Individual recognition could be a mechanism allowing individuals from gregarious species to associate together at particular gatherings such as on breeding sites, wintering grounds and migratory stop-over sites, provided that individuals can find each other in large flocks.

The existence of stable groups persisting during the migration and where individuals would live in constant proximity explain how individuals travelling thousands of kilometres could find each other and mate preferentially together among thousands of unknown geese. The occurrence of such stable associations could thus be an important mechanism contributing to the maintenance of the small-scale genetic structure found in greater snow geese by Lecomte *et al.* (2009). Raveling (1979) found weak evidence for such year-round associations in the Canada goose (*Branta canadensis*) as individuals from the same breeding colony tended to associate with each other at specific roosting sites in winter. Our objective was thus to test the hypothesis that individuals using the same brood-rearing sites during the summer form stable aggregations that persisted away from the breeding ground in greater snow geese. We examined if such aggregations could be maintained at the migratory stop-over, wintering or nesting sites, and for how many years.

Methods

Study species and study sites

Greater snow geese are long-distance migrants that nest colonially and migrate in large flocks. They breed in the eastern Canadian High Arctic, from North Baffin Island to Ellesmere Island, with some birds nesting on west Greenland. We studied them at two major breeding sites, on Bylot Island (73°08' N, 80°00'W) and around Eureka on Ellesmere Island (80°00' N, 85°56'W), Nunavut, Canada (Fig. 1). Bylot Island is the largest breeding colony in the Canadian Arctic, with about 15% of the total breeding population (Reed *et al.* 2002). The species travels up to 4000 km to winter along the Atlantic coast of the United States, from New Jersey to North Carolina. During their spring and fall migration, the population stages for 6 to 8 weeks along the St. Lawrence River in southern Quebec, Canada (Gauthier *et al.* 2005), and we also studied them during this period at Île-aux-Oies, Quebec (47°07'N, 70°30'W).

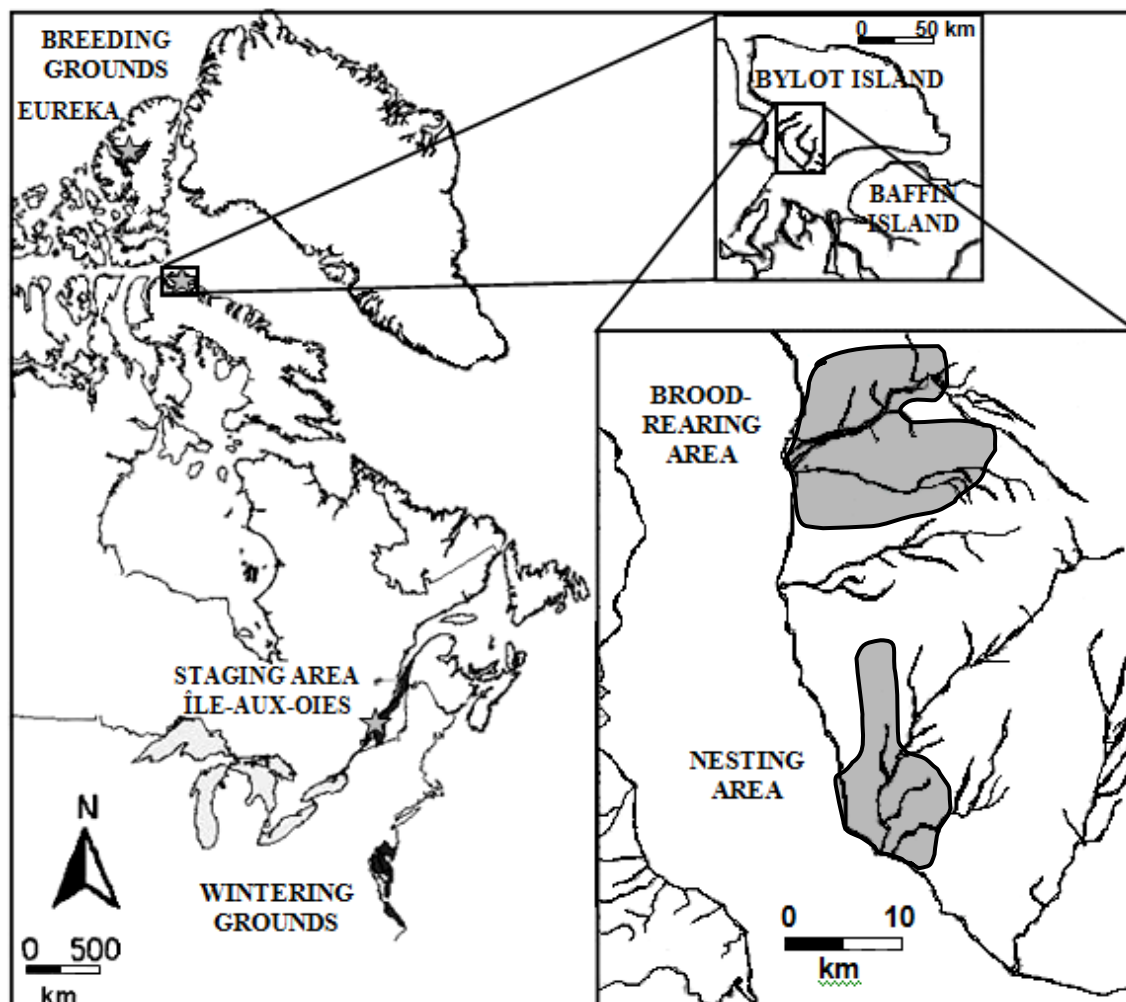


Figure 1. Map showing the breeding, staging and wintering grounds of the greater snow goose and the locations (stars) of our capture and marking sites (Eureka on Ellesmere Island, Bylot Island and Île-aux-Oies). On Bylot Island, our main study site, we also show the location of the nesting and brood-rearing area.

Field methods

A long-term population study of greater snow geese has been ongoing since 1990 on Bylot Island. Family groups are captured, marked and released each year at the end of the breeding season. Captures occurred from 1990 to 2008 during a one-week period in early August, when molting adults are flightless and before their young can fly. Groups of up to several hundred individuals (average: 335, range: 10 to 1085) were captured in mass banding drives on their brood-rearing areas with the assistance of a helicopter (see Menu *et*

al. 2001 for details). The locations of all capture sites were recorded with a GPS and the total area over which groups were captured over the years spanned 896-km². Similar captures were conducted from 2007 to 2009 around Eureka on Ellesmere Island, but the size of captured groups was smaller (average: 60, range: 25 to 240 individuals) and the area over which captured occurred was slightly larger (1112-km²) than on Bylot Island. Geese were also captured at Île-aux-Oies during their spring staging in May from 2006 to 2008 using cannon-nets (see Morez *et al.* 2000 for details). The size of captured groups averaged 65 geese (range: 10 to 185), and all captures occurred over a very small area (1.4-km²).

Geese were classified as adults (≥ 1 year old) or young (< 1 year) based on plumage, and their sex was determined by cloacal eversion. During the summer, most adults captured were successful nesters because non-breeders or individuals that lose their clutch to predation leave the area to molt elsewhere (Reed *et al.* 2003b). All individuals were marked with standard US Fish and Wildlife Service metal leg band and the presence of already banded geese was noted as recaptures. A proportion of adult females were also marked with a rigid, yellow plastic neck band with a unique alphanumeric code (about 60% of the females in the Arctic and 97% at the spring staging site) and thus all analyses based on distant resightings are restricted to this group of marked birds. All individuals captured in the same group were released at the same time, when all birds had been processed for banding.

Resightings of neck-banded geese were made in summer, spring, and fall at several sites from 1990 to 2009. During the summer, geese were resighted at their nest during extensive searches conducted throughout the colony on Bylot Island in most years (Lecomte *et al.* 2008). During spring and fall migration, intensive observations were made at all the major staging sites used by geese in southern Quebec, primarily along the St. Lawrence River, by 2 to 6 regular observers for a period of about 5 weeks each year. Additional observations were also reported to us by volunteer observers in most years. No systematic observations were conducted during the winter but each year several volunteers sent us neck observations of marked birds. For all observations, the date and the location were recorded (geographical site in the south, coordinates provided by a GPS in the Arctic).

Statistical analyses

Our statistical analysis was inspired from that of McKinnell *et al.* (1997). A capture group was defined as individuals caught, marked and released together, in the same group. Marked individuals were considered to be resighted together (neck-banded birds) if they were at the same site on the same day or recaptured (leg-banded birds) together if they were in the same capture group. The definition of a site changed according to the region. On the migration and wintering grounds, a site was a restricted area (from a few hundred meters in diameter up to ~1-km) occupied by geese. These sites were easy to recognize because areas suitable for geese occur in discrete patches. They typically correspond to a marsh or a field occupied by one or several closely spaced goose flocks and separated from other flocks by several kilometres. The size of flocks was highly variable, from a few hundred to ten thousand geese or more. In contrast to the situation during the non-breeding seasons, the distribution of geese in the nesting colony was relatively uniform, without distinctive barriers. We thus had to use different criteria to decide when two individuals could be considered seen at the same site. Lecomte *et al.* (2008) found that the median inter-annual distance between nests of the same individuals was 215-m in this population, and that 75% of individuals nested inside 1010-m from their previous nest site. We thus conducted two distinct analyses at two spatial scales: in the first one, females resighted at nests located at < 215-m from each other in the same year were considered at the same site, and in the second analysis a distance of 1010-m was used. The maximum diameter of the colony on Bylot Island is about 16-km. There was a match in our data if at least two geese originally marked in the same capture group were subsequently recaptured together in another capture group or resighted at the same site on the same date (or during the same breeding season in the nesting colony).

The null hypothesis was that marked females released from any capture group would migrate and/or nest randomly and independently from each other. The alternative hypothesis was that some individuals traveled and/or nested together in subsequent years. Because only adult females were marked with neck bands, we necessarily excluded direct family associations in those analyses (*i.e.* females with their young of the year). To distinguish between those two hypotheses, we had to determine if the numbers of matches

observed was higher than what was expected by chance alone. To do that, the observed frequency distribution of recaptured or resighted individuals for each sample was compared to null distributions, *i.e.* what was expected according to the null hypothesis.

We first separated the data into three datasets (geese marked on Bylot Island, Ellesmere Island and Île-aux-Oies) and conducted separate analyses for each of them. All recapture/resighting data were then stratified by region/season of re-encounter (nesting period in the Arctic, brood-rearing period in the Arctic, spring staging in Quebec, fall staging in Quebec and wintering season in the United States), by year and by time elapsed since marking (≤ 1 year, 2-3 years or > 3 years). We analysed years separately and considered them as replicates. Within each stratum, we cumulated several days of observations. For instance, during fall 2006 in Quebec, we cumulated 53 days of observations at different sites. Each day/site of observation, group of geese captured, or circle of a certain radius in the nesting colony are referred to as an encounter event. For the nesting site, the total number of circles used in a given year is the minimum number of circles needed to include the nests of all marked birds found. These cumulated observations were considered an individual sample and each sample was subjected to a distinct analysis.

A null distribution was generated for each sample as follows. Within a sample, we identified the original capture group of each individual in all the encounter events (Fig. 2A). The observations were shuffled randomly and independently in each sample, without reference to the original capture group, and reassigned to the encounter events, respecting the number of observations made at each event (Fig. 2B). The number and the type of matches (double, triple, quadruple...) for each simulation were recorded. This procedure was repeated 1000 times and these outcomes were ordered in ascending order of the number of matching geese (*i.e.* number of individuals that compose the matches) to form a frequency distribution (Fig. 2C).

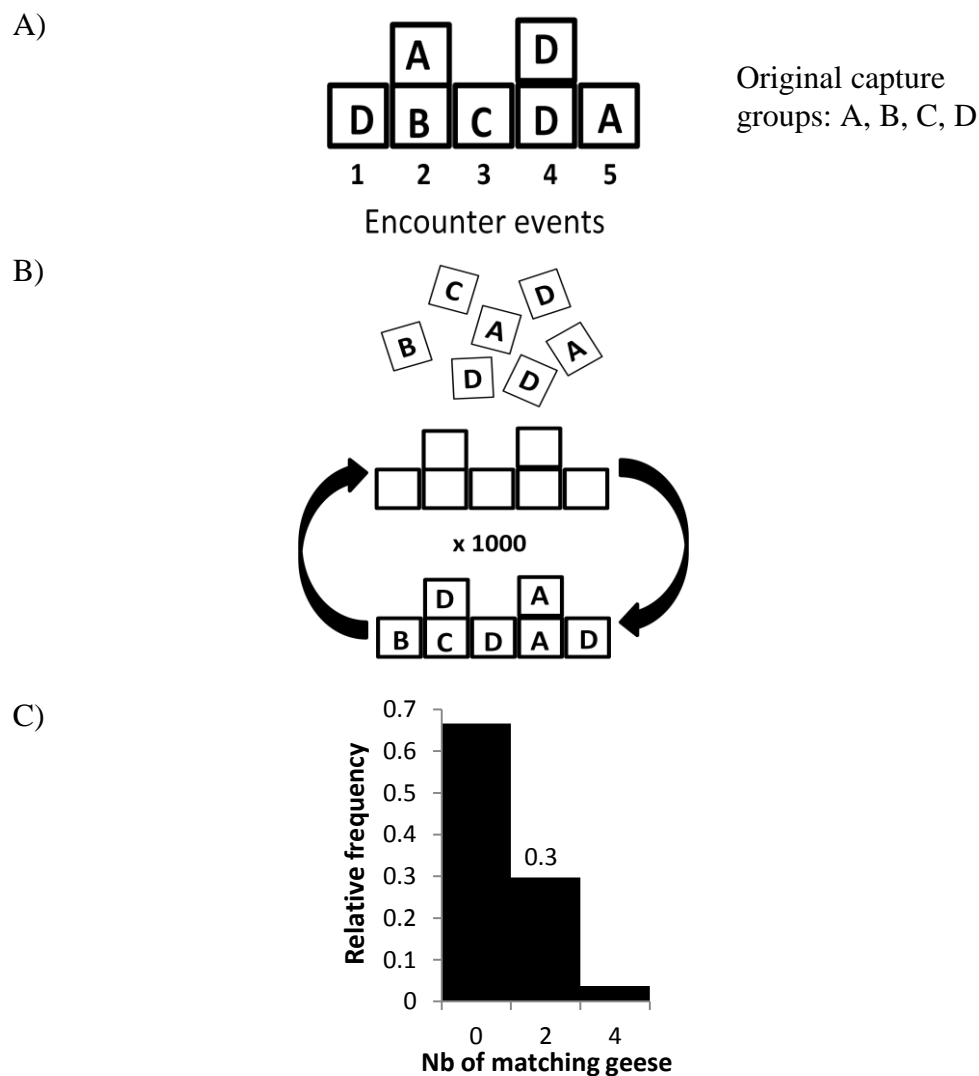


Figure 2. Schematic representation of the resampling process used to develop the null distribution of matching recapture/reobservation within the different samples. A) Hypothetical observed distribution of a sample with five encounter events, where a total of seven geese from four distinct original capture groups were seen. The encounter event number four resulted in two matching geese. B) Geese are randomly reshuffled among the five encounter events 1000 times and the number of matching geese found was noted each time (here two matching geese occurred again at the encounter event 4). C) The relative frequency associated with the possibility of having zero, two or four matching geese (which correspond to all possible cases in this example) is computed and shown here. The number is the cumulated probability of obtaining the observed number of matching geese by chance.

To compute the probability associated with each possible number of matching geese in a given sample under the null hypothesis, we summed the relative frequency of all the number of matching geese that were equal or higher than the number for which we were seeking the probability. We then retrieved from this null distribution the probability associated with the observed number of matching geese in that sample. For example, if 8 matching geese were observed in a sample, the probability associated with this event was obtained by summing the relative frequency associated with 8 matching geese and all possible number of matching geese higher than 8 (see results for detailed examples). We called this probability a tail probability (P) because the sum included all the value in the right-hand tail of the null distribution (McKinnell *et al.* 1997). If P was lower than 0.05, we concluded that this number of associations was higher than what would be expected by chance alone. In the case where the probability was near 0.05 (*i.e.* if the probability was between 0.04 and 0.06), we increased the number of iterations to 10,000 to improve precision. However, because using 10,000 iterations never changed conclusions based on 1000 iterations, we always report the later results.

To combine the statistical results from different samples, we used Fisher's method (1948) as modified by Lancaster (1949). Fisher's method (1948), which used a chi-square distribution ($\chi^2 = -2\ln(P)$, 2 degrees of freedom; where P is the tail probability associated with the observed number of matching geese in our null distribution) with additive property, is exact for continuous data but the approximation is less satisfactory for discrete data like ours because the expected value of χ^2 is biased low (Lancaster 1949). Lancaster (1949) proposed to replace the value of χ^2 by its mean value (χ_m^2) which gave a better approximation than the Fisher's (1948) method (see McKinnell *et al.* 1997 for details).

We proceeded in two ways to obtain an overall probability when combining strata (*e.g.* when combining all years of observation for a given region). First, we summed the χ_m^2 values for the observed number of matching geese of the k strata to combine. We assumed that the sum of the χ_m^2 values was distributed exactly as a random chi-square variable with $2k$ degrees of freedom, as proposed by Lancaster (1949). Second, we used Monte Carlo simulation to compute the overall probability and to confirm the value found

with the χ_m^2 test. A χ_m^2 value was drawn at random from the null distribution of each stratum to combine (*i.e.* among the χ_m^2 values associated with each possible number of matching geese in the relative frequency distribution), and these values were summed. This process was repeated 1000 times. We then determined from the null distribution of the χ_m^2 value generated by simulation the probability to obtain a summed χ_m^2 value as large or larger than the one that was actually observed.

Results

Datasets

Between 1990 and 2007, 11,273 females received a neck band and a leg band, and 4178 received a leg band only, for a total of 15,451 females banded on Bylot Island. A total of 1426 females banded were recaptured at this site and 37 at Île-aux-Oies. On Ellesmere Island, 609 females were banded in 2007 and 2008 and 53 were recaptured at that site. At Île-aux-Oies, 1890 females were banded between 2006 and 2008, and 20 were also recaptured there. From 1990 to 2008, we recorded a total of 49,979 resightings of 8,669 different neck-banded females on breeding ($n = 3,843$), staging ($n = 44,783$) and wintering ($n = 1,353$) areas.

The number of neck-banded geese seen during a single encounter event was highly variable. For example, on fall staging areas, the period where geese were most concentrated and the flocks largest, up to 61 neck-banded females could be seen together. In contrast, on nesting grounds, using the 215-m limit between nests, a maximum of 4 marked geese were seen together at their nest, and a maximum of 14 when using our 1010-m limit.

The number of encounter events contained in each sample was also variable because the observation effort varied annually. An average of 120 days/sites of observation was carried out annually in the fall, 107 in the spring and 10 on the wintering grounds. On average, we had 10 recapture groups per year on Bylot Island, 9 on Ellesmere Island and 8 on Île-aux-Oies. Finally, at the nesting sites, where circles of 215-m of radius or 1010-m of radius

were used as encounter event, we counted an average of 24 circles and 21 circles of each radius respectively.

We separated the data into 246 samples according to the different strata. Each stratum was a unique combination of region/season, year and time elapsed since initial marking. However, not all samples could be used for this study. For a sample to be informative, it had to contain at least two geese from the same capture group and at least two geese (regardless of its original capture group) had to be seen together, otherwise no match was possible. Consequently, 235 samples could be used for the analyses.

Worked examples

Here are two examples of informative strata to illustrate the statistical approach that we used in this study. In 2007, we recaptured on the brood-rearing sites 24 geese banded the year before (2006) in nine different encounter events (Table 1). These individuals came from 10 distinct original capture groups. On the fourth encounter event, two of the four geese recaptured together were from the same original capture group in 2006. For this sample, there was therefore only one double match (*i.e.* two matching geese). The sample was then randomly mixed during simulations to compute its null distribution. Although up to 12 matching geese occurred during the simulations, only two were observed (Table 2). Consequently, in this stratum, the observed number of matching geese appeared to have occurred only by chance based on the expected cumulative probability from the null distribution ($P = 0.860$).

Table 1. Samples of marked geese from different groups captured on the brood-rearing site of Bylot Island in 2 years showing the number of marked adult females in each encounter event (*i.e.* capture) and their original capture group.

Year	Time since marking (years)	Encounter events
2007	1	EFG/CI/BFH/ <u>DF</u> FH/EI/AG/CD/BEGHJ/J
2004	2-3	ZYWTSL/S <u>RR</u> M/UR/ <u>TT</u> / <u>ZZ</u> L/ <u>RKK</u> / <u>WW</u> / <u>V</u> <u>VL</u> /ZXSR/YX

Note: Each original capture group is identified by a different letter, the slashes separate the different encounter events of a sample, and the observed matches in original capture group are in bold and underlined.

Table 2. Comparison of the relative frequency of reobservation of adult females originally marked in 2006 (1 year before) and recaptured in 2007 on the brood-rearing sites on Bylot Island to null distribution obtained from Monte Carlo simulations. In grey and bold are the values associated with the number of matching geese observed. The dashed line shows the limit beyond which the observed number of matching geese would have been considered significant in that sample.

Matching geese	Relative frequency	Cumulative probability P	Lancaster's χ_m^2 ^a
0	0.140	1.000	0.147
2	0.310	0.860	0.712
3	0.007	0.550	1.209
4	0.297	0.543	1.910
5	0.014	0.246	2.863
6	0.152	0.232	3.801
7	0.010	0.080	5.182
8	0.055	0.070	6.478
9	0.005	0.015	8.778
10	0.008	0.010	10.406
12	0.002	0.002	14.429

^a Lancaster's $\chi_m^2 = 2 - 2 (P [\ln(P)] - P^* [\ln(P^*)]) / (P - P^*)$, where P^* is the cumulative probability associated with the previous number of matching geese than the one associated with P .

In the second example, we recaptured, in 2004, 31 geese that had been marked on the brood-rearing sites 2 or 3 years before (*i.e.* in 2001 or 2002) in 10 different encounter events (Table 1). These individuals came from 13 distinct original capture groups and we observed six double matches involving 12 matching geese. Based on the null distribution, the probability of encountering this number of matches was quite low ($P = 0.014$; Table 3) and thus we conclude that these geese showed a significant tendency to form stable associations.

Table 3. Comparison of the relative frequency of reobservation of adult females originally marked in 2001 or 2002 (2-3 years before) and recaptured in 2004 on the brood-rearing sites on Bylot Island to null distribution obtained from Monte Carlo simulations. In grey and bold are the values associated with the observed number of matching geese. The dashed line shows the limit beyond which the observed number of matching geese would have been considered significant in that sample.

Matching geese	Relative frequency	Cumulative probability P	Lancaster's χ_m^2 ^a
0	0.062	1	0.063
2	0.155	0.938	0.303
3	0.013	0.783	0.506
4	0.306	0.770	0.987
5	0.036	0.464	1.615
6	0.207	0.428	2.286
7	0.040	0.221	3.212
8	0.112	0.181	4.230
9	0.020	0.069	5.670
10	0.033	0.049	6.947
11	0.002	0.016	8.401
12	0.010	0.014	9.535
13	0.001	0.004	11.317
14	0.003	0.003	13.618

^a Lancaster's $\chi_m^2 = 2 - 2 (P [\ln(P)] - P^* [\ln(P^*)]) / (P - P^*)$, where P^* is the cumulative probability associated with the previous number of matching geese than the one associated with P .

Occurrence of stable associations

To increase the power of our analysis to detect an effect of the region/season or time elapsed since marking on the occurrence of stable associations, we examined the statistical results annually and pooled across years within each stratum.

Overall, we found little evidence that geese originally captured and marked on the same brood-rearing areas on Bylot Island formed stable association throughout their annual cycle and over time (detailed analyses presented in appendix, tables A-1 to A-18). Only two strata showed evidence of the occurrence of non-random associations on the breeding ground (Table 4): geese originally marked together on the brood-rearing areas the year

before were found nesting in association at the scale of 215-m ($P = 0.039$), and geese marked 2 or 3 years before were recaptured together on the brood-rearing sites ($P < 0.001$). For the latter, we found evidence that marked geese were re-encountered together significantly more often than expected by chance alone in 4 of the 14 years (Table 5).

Although the effect was not significant for females recaptured one year after marking on the brood-rearing site (*i.e.* the cumulative frequency of observed associations was not different from a random distribution (Table 6), nor the pooling of the 14 years of data (1993 to 2008) ($P \geq 0.162$; Table 4)), this may be partly related to the smaller sample size in that case (compare the total number of outcomes in Table 5 vs. Table 6).

There was no evidence of any non-random associations persisting during the spring or migration or on the wintering ground as all P values were far from being significant despite large sample sizes, especially during migration (Table 4).

Table 4. Number of pooled samples, \sum observed χ_m^2 , number of distinct outcomes, and χ^2 and Monte Carlo probabilities for adult female geese originally marked on the brood-rearing sites of Bylot Island and subsequently recaptured/resighted together according to the region and time elapsed since marking. Significant probabilities are in bold.

Region	Time since marking (years)	Pooled samples ^a	\sum observed χ_m^2	Number of outcomes ^b	Probability	
					χ^2	Monte Carlo
Wintering grounds	≤ 1	11	15.60	999	0.835	0.852
	2-3	10	11.38	996	0.936	0.949
	> 3	8	9.50	893	0.891	0.924
	Combined	29	36.50	1000	0.988	0.982
Spring staging area	≤ 1	17	34.10	1000	0.463	0.439
	2-3	16	22.97	1000	0.879	0.881
	> 3	15	30.85	1000	0.423	0.436
	Combined	48	87.90	1000	0.710	0.725
Nesting sites (215-m scale)	≤ 1	9	29.89	661	0.039	0.025
	2-3	12	22.65	947	0.540	0.446
	> 3	6	14.80	82	0.253	0.236
	Combined	26	69.30	999	0.054	0.042
Nesting sites (1010-m scale)	≤ 1	12	17.20	1000	0.840	0.853
	2-3	12	5.82	998	1.000	1.000
	> 3	11	9.09	997	0.993	0.993
	Combined	35	32.10	1000	1.000	1.000
Brood-rearing sites	≤ 1	14	34.09	998	0.198	0.162
	2-3	14	67.46	999	< 0.001	< 0.001
	> 3	13	28.77	1000	0.322	0.296
	Combined	41	130.00	998	0.001	0.001
Fall staging areas	≤ 1	18	38.25	999	0.368	0.348
	2-3	16	37.45	1000	0.233	0.207
	> 3	14	21.61	1000	0.799	0.805
	Combined	48	97.30	1000	0.446	0.421

^a Samples were pooled across years within each stratum.

^b Number of distinct values of Lancaster's χ_m^2 obtained by summing a randomly selected χ^2 value among each pooled sample repeated 1000 times.

Table 5. Number of distinct outcomes, cumulative probability associated with the observed number of matching geese and corresponding value of Lancaster's χ_m^2 , for the sample of adult females captured annually on the brood-rearing sites of Bylot Island and originally marked 2-3 years before.

Year	Number of outcomes ^a	Cumulative probability	Lancaster's χ_m^2
2008	14	0.950	0.280
2007	29	0.194	3.640
2006	25	0.019	8.582
2005	24	0.014	9.151
2004	14	0.014	9.535
2003	23	0.098	5.096
2001	14	0.388	2.456
2000	14	0.017	8.718
1998	25	0.065	6.045
1997	23	0.056	6.082
1996	20	0.930	0.216
1995	15	0.790	0.560
1994	18	0.148	4.404
1993	10	0.286	2.693

^a Total number of matching geese generated by the simulations.

Table 6. Number of distinct outcomes, cumulative probability associated with the observed number of matching geese and corresponding value of Lancaster's χ_m^2 for the sample of adult females captured annually on the brood-rearing sites of Bylot Island and originally marked the year before.

Year	Number of outcomes ^a	Cumulative probability	Lancaster's χ_m^2
2008	5	0.320	3.286
2007	11	0.860	0.716
2006	19	0.085	5.350
2005	18	0.200	3.606
2004	15	0.669	1.146
2003	11	0.209	3.697
2002	2	0.255	4.733
2001	11	0.681	1.170
1998	12	0.497	1.488
1997	10	0.594	1.563
1996	12	0.693	1.064
1995	16	0.441	2.091
1994	15	0.669	1.188
1993	2	0.607	2.998

^a Total number of matching geese generated by the simulations.

When ignoring the time elapsed since marking (*i.e.* pooling these strata within each region/season), there was weak evidence that geese originally marked together on the brood-rearing areas associated with each other at the scale of 215-m when nesting (χ_m^2 , $P = 0.054$; Monte Carlo, $P = 0.042$; Table 4). However, there was strong evidence that geese formed stable associations on the brood-rearing sites when ignoring the time elapsed since marking (χ_m^2 , $P < 0.001$; Monte Carlo $P = 0.001$; Table 4).

As for Bylot Island, we found strong evidence of non-random associations between geese originally captured and marked on Ellesmere Island and recaptured on the same brood-rearing areas (χ_m^2 , $P < 0.001$; Monte Carlo $P < 0.001$; Table 7) despite relatively small sample sizes (only two samples with adequate data to perform the analyses). Finally, we found no evidence of non-random associations between geese originally captured and

marked on brood-rearing areas on Bylot Island (χ_m^2 , $P = 0.424$; Monte Carlo, $P = 0.537$, Table 7) or at the staging site (Île-aux-Oies, χ_m^2 , $P = 0.515$; Monte Carlo, $P = 0.147$, Table 7) and recaptured at the staging site in subsequent years. These results agree with the absence of stable associations found during migration using the observations of collared-geese.

Table 7. Number of pooled samples, \sum observed χ_m^2 , number of distinct outcomes, and χ^2 and Monte Carlo probabilities for adult female geese recaptured together on the brood-rearing sites of Ellesmere Island or the staging grounds of Îles-aux-Oies according to the original capture site. Significant probabilities are in bold.

Capture site ^a	Recapture site ^a	Pooled samples ^b	\sum observed χ_m^2	Number of outcomes ^c	Probability	
					χ^2	Monte Carlo
ELL	ELL	2	25.35	132	< 0.001	< 0.001
IAO	IAO	3	5.99	16	0.424	0.537
BYL	IAO	3	5.27	5	0.510	0.147

^a IAO: Île-aux-Oies; ELL: Ellesmere Island; BYL: Bylot Island

^b Samples were pooled across years and time elapsed since marking within each capture and recapture sites.

^c Number of distinct values of Lancaster's χ_m^2 obtained by summing a randomly selected χ^2 value among each pooled sample repeated 1000 times.

Discussion

We have shown that female greater snow geese captured together during brood-rearing do not form stable associations during their migration, but we found evidence that they associate together during subsequent breeding seasons. Indeed, females captured together on the brood-rearing sites were subsequently found nesting together more frequently than expected by chance alone at a fine spatial scale (215-m) at the Bylot Island breeding colony. These females are also recaptured more frequently together on their brood-rearing sites at two distinct breeding colonies, on Bylot and Ellesmere Islands.

There are two possible explanations for the presence of stable associations on the reproductive area. First, it is possible that individuals who recognized each other from a previous encounter decided to group preferentially together. Alternatively, individuals could simply be faithful to their reproductive site and the observed associations would be the byproduct of this fidelity rather than an active choice of the individuals to associate with known conspecifics. The random associations during the migration (regardless of the site of the marking, *i.e.* in the Arctic or in Quebec) suggests that the second explanation may be more appropriate to explain the associations observed on the reproductive area, especially on brood-rearing site where the original marking occurred. This agrees with the findings of other studies which showed that adult female geese were faithful to their brood-rearing sites (Cooke and Abraham 1980, Lindberg and Sedinger 1998, Mainguy 2003). However, why individuals also tended to associate with each other during nesting is less clear because those sites are physically different from the brood-rearing sites. Such associations could still be a consequence of fidelity if there is a tendency for individuals nesting in a given area to use the same brood-rearing site, considering that geese also show some fidelity to their nesting site (Lecomte *et al.* 2008 and references therein). However, we cannot entirely exclude the possibility that these associations partly result from active choice of individuals based on individual recognition as suggested by van der Jeugd *et al.* (2002) in barnacle geese.

Our results are similar to those found in other species of flocking birds. Conklin and Colwell (2008) used radio-telemetry to evaluate the rates of co-occurrence of pairs of unrelated individuals from a given roost site on other roosts sites compared to random expectation in the dunlin (*Calidris alpina pacifica*). They also showed that there were no stable social groups in this species and that the ephemeral associations seen were due more to a common site choice rather than to a persistent flock composition. Another study using a similar approach also concluded that there were no stable associations in sanderling (*Calidris alba*) flocks as birds that seemed to move together between sites had probably independently taken similar movement decisions (Roberts and Evans 1993). These studies support the hypothesis that site fidelity may be a more general explanation than individual recognition for individual associations frequently encountered in birds forming large flocks.

Advantages associated with coming back to the same site each year are numerous and include familiarity with the site itself but also the presence of kin or relatives nearby (*e.g.* Beletsky and Gordon 1991, Fowler 2005, Kim *et al.* 2007, Lecomte *et al.* 2008). The potential benefits of familiarity include, among others, knowledge of the local distribution of food resources, conspecifics and predator abundance, movements and refuges. In some goose species, nesting near familiar or related individuals also seems to be advantageous because of a decrease in aggressions and competition (interference) as suggested by many authors (Greenwood *et al.* 1979, Waldman 1988, Eason and Hannon 1994, Fowler 2005). However, Anderson *et al.* (1992) suggested that, in waterfowl, returning back to known breeding sites may be advantageous primarily because of site familiarity and that proximity to kin may just be a by-product of the latter.

In greater snow geese, Lecomte *et al.* (2009) showed the existence of a fine-scale genetic structure among geese using different brood-rearing sites but found no evidence of such a structure among birds using different nesting sites. The occurrence of stable groups observed on the brood-rearing sites, which are probably the consequence of fidelity to these sites, could be an important mechanism promoting the persistence of this structure. However, on the nesting sites, the same phenomenon apparently did not lead to a discernable genetic structure (Lecomte *et al.* 2009). A possible explanation for this discrepancy is that fidelity of individuals to their nesting site may be weaker than to their brood-rearing sites and not strong enough to lead to a recognizable genetic structure. The fact that (1) we found evidence of stable associations during nesting at one spatial scale (215-m) but not at the other (1010-m), and (2) the effect was more likely to occur by chance compared to brood-rearing sites is consistent with this suggestion. Lecomte *et al.* (2008) also suggested that fidelity to the nesting site may be weaker in greater snow geese than in other goose species, probably partly because of the variable patterns of spring snow melt and of the limited consequences of changing sites.

In order for a fine-scale genetic structure to persist based on the brood-rearing area, breeding individuals must not only be faithful to this area but those reared there must also preferentially mate with each other and show philopatry. Because pairing in geese occur on

the wintering or migratory stopover areas (Demers *et al.* 2003, Ganter *et al.* 2005, Rodway 2009), stable aggregations of birds from the same brood-rearing group persisting throughout the annual cycle could facilitate pairing among individuals born in the same area (Lecomte *et al.* 2009). However, we found no evidence that such associations persisted during migratory stopovers or in winter. Our analysis thus tends to reject the hypothesis that stable groups persisting outside the breeding season could be a mechanism promoting assortative pairing in greater snow geese.

Despite our results, there is still a possibility that assortative pairing could occur at an early stage of life among geese born on the same brood-rearing site. Our analyses were conducted only on adult breeding females, which were thus already paired. We did not look at the period between the time young are separated from their parents (usually near the end of their first year of life (Prevett and MacInnes 1980, Black and Owen 1989) and the time that they breed for the first time. Pairing in geese occurs in the winter or spring of their second or third year of life (Warren *et al.* 1992). During those immature years, if geese from a same brood-rearing site, *i.e.* which have been reared together, find each other, they could form temporary associations and eventually pair together. Choudhury and Black (1994) found that pairing could be based on familiarity among individuals in the barnacle geese as captive individuals preferentially paired with conspecifics with whom they have been associated earlier during their life. For that to be possible, geese must be able to recognize each other, which has been shown by van der Jeugd *et al.* (2002). Individuals pairing preferentially with those coming from the same brood-rearing site would have the added advantage that both partners would be familiar with their future breeding site (Shields 1982, Greenwood 1987, Choudhury and Black 1994). Such a mechanism could explain the genetic structure found by Lecomte *et al.* (2009) on the brood-rearing sites. In captive barnacle geese, two studies showed that individuals sample several potential mates and temporarily associated with different individuals for a certain amount of time, probably to acquire information on the quality of potential partners, before forming a final, stable bond (Choudhury and Black 1993, van der Jeugd and Blaakmeer 2001). It is possible that such trial also occurs in nature and that when a female recognize a male that she previously met, this increases the chances that she will pair with him.

In geese, families (*i.e.* parents and young of the year) are known to remain together for at least one year (Prevett and MacInnes 1980, Ely 1993, Reed 1993, Warren *et al.* 1993, Black *et al.* 1996, Menu *et al.* 2005). However, Raveling (1969, 1979) proposed, based on limited observations, that stable groups other than family units could also persist throughout the annual cycle in Canada geese. Our results, based on a large number of years and large samples, confirm that it is not the case in the greater snow goose and that the stable associations detected on breeding sites are probably merely the consequence of site fidelity. Our results thus support the idea that adults in goose flocks behave independently from one another during the majority of the annual cycle, an important assumption of capture-mark-recapture (CMR) analyses of vital rates such as survival. Even though virtually all CMR studies in geese have implicitly assumed this independence, this had never been formally tested to our knowledge.

Our study successfully used a probabilistic approach to quantitatively assess the presence of a structure in goose flocks based on long-term associations among individuals. The principal strength of our approach is to account for random associations among individuals, which could strongly bias the conclusions if not considered. Moreover, because it is based on a resampling procedure, it avoids any problem of non-independence due to the same individuals appearing into more than one sample. Another advantage is that even with small sample of only few individuals, a probability can still be computed and used to compare what we observed to what was expected by chance alone. Alternatively, the method can also accommodate large datasets, which increases the power of the analysis and allow stratification according to relevant biological variables as in our case. However, preparing large dataset for such analyses may be somewhat tedious and prone to errors. For instance, we had to consider possible mistakes due to neck band misreading or cases when a marked goose had changed identity during its lifetime due to the replacement of a worn-out neck band by a new one. Finally, the definition of rules to decide if individuals were encountered together or not may be sometimes difficult or subjective, especially when there are no physical captures or physical barriers among resighted individuals such as in a breeding colony. In this case, previous knowledge of the biology of the species is required to define objective rules, as we did for the greater snow goose.

Acknowledgments

We thank Émilie Chalifour, Audrey Jobin-Piché and the countless number of field workers that have helped with the marking and resightings of Greater Snow Geese over all these years. Special thank to Gaétan Daigle for his precious and helpful statistical advices. We also thank Marie-Christine Cadieux, Gérald Picard and all the members of the lab for fruitful discussions and comments on this project. Financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Canadian Wildlife Service, the Centre d'Études Nordiques, the Department of Indian and Northern Affairs, the Polar Continental Shelf Program and the Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies.

Conclusion générale

Ce mémoire rapporte que, de façon générale, il y a absence d'associations stables entre les individus en dehors des groupes familiaux dans les volées de la Grande Oie des neiges. En effet, j'ai pu montrer que cette espèce ne forme pas d'agrégations stables durant sa migration, mais qu'il existe tout de même une tendance pour les individus à se retrouver avec les congénères avec qui ils ont été initialement marqués sur les sites de reproduction. Il semble cependant plus probable que cela soit la conséquence d'une fidélité au site plutôt qu'à une préférence pour certains congénères en tant que telle. Nos résultats, combinés à ceux sur la structure génétique trouvée par Lecomte *et al.* (2009), laissent également croire que cette fidélité serait plus forte aux sites d'élevage qu'aux sites de nidification, ce qui semble concorder avec ce qui est connu de la biologie de cette espèce.

Comme les autres espèces d'oies, la Grande Oie des neiges est une espèce nidifuge, et les familles quittent le nid quelques heures seulement après l'éclosion des jeunes pour se rendre sur les sites d'élevage, situés parfois à une distance allant jusqu'à 30 km ou plus du nid (Mainguy *et al.* 2006). Lors de la nidification, les couples installent leur nid préférentiellement en zone humide, au sein de polygones humides, lesquels sont les sites qui offrent les meilleures conditions d'alimentation (Gauthier 1993, Massé *et al.* 2001, Mainguy *et al.* 2006, Lecomte *et al.* 2008) et de protection contre les prédateurs terrestres, grâce à la présence d'eau (Reed *et al.* 1995, Mainguy *et al.* 2006, Lecomte *et al.* 2008, Lecomte *et al.* 2009). Une étude de Lepage *et al.* (1996) se basant sur la distribution des nids d'individus non marqués avait suggéré que la fidélité au site de nidification pouvait être relativement faible. Toutefois, Lecomte *et al.* (2008) ont montré que, bien que la fidélité au site de nidification soit plus faible que chez d'autres espèces d'oies, il existe une tendance à nicher sur les mêmes sites deux années consécutives. Le fait que cette fidélité soit relativement faible pourrait dépendre des conditions environnementales très variables d'une année à l'autre (Lecomte *et al.* 2008). Entre autres, la fonte de la neige pourrait avoir un fort impact sur le choix du site par les couples d'oies à leur arrivée (Lepage *et al.* 1996), en obligeant les individus à faire un compromis entre nicher à une date optimale sans égard au site (*i.e.* choisir n'importe quel site dégagé à une date donnée) ou revenir s'installer sur

un site connu mais au prix d'une date de ponte retardée si le site choisi est encore couvert de neige (Lecomte *et al.* 2008).

Chez les oies, les femelles constituent le sexe montrant une philopatrie au site de reproduction (Greenwood 1980, Greenwood et Harvey 1982); il semble donc avantageux pour une femelle de revenir sur un site connu pour s'y reproduire à son tour. Effectivement, de cette façon elle connaît les sites offrant de meilleurs accès à la nourriture ou aux refuges contre les prédateurs, ainsi que les habitudes de ces derniers. On peut croire que la période d'élevage est plus critique que celle de la nidification puisque c'est à la fin de l'incubation que la masse corporelle des femelles adultes est à son minimum annuel (Raveling 1979). Le choix du site où élever les jeunes est donc très important puisqu'il doit permettre aux femelles d'augmenter leur poids avant la migration, en plus de protéger les jeunes de la prédation. Il a été proposé qu'il serait d'autant plus avantageux pour une femelle de choisir un mâle partageant la connaissance du même site de reproduction, étant donné que cela augmenterait les chances de survie des jeunes lors de la période d'élevage (Shields 1982, Greenwood 1987, Choudhury et Black 1994). Cette préférence pour un mâle déjà rencontré sur le site d'élevage pourrait expliquer la structure génétique trouvée par Lecomte *et al.* (2009). Cependant, l'absence de groupe stable durant la migration laisse croire qu'il existerait d'autres mécanismes permettant aux individus de se retrouver afin de s'apparier préférentiellement, et donc que cela n'est pas facilité par l'existence de groupes stables entre femelles du même site d'élevage. Ceci concorde avec ce qui est observé chez la Bernache nonette. En effet, il existe peu d'évidence de regroupement d'individus d'une même colonie sur les sites d'hivernage, ce qui suggère plutôt une recherche active des individus en quête d'un partenaire pour des congénères provenant d'un même site de reproduction (Choudhury et Black 1994).

Notre étude ne s'est basée que sur des femelles adultes déjà appariées, alors que le choix d'un partenaire s'effectue quelque part entre le moment où les jeunes s'émancipent de leurs parents quand ils atteignent 1 an et celui où ils tentent de se reproduire pour la première fois, *i.e.* à 2 ou 3 ans (Warren *et al.* 1992). Il est possible que les individus immatures qui se regroupent entre eux, par exemple sur des sites de mue distincts des sites de reproduction,

puissent se reconnaître et s'apparier préférentiellement entre congénères d'un même lieu d'élevage. Dans le but d'éclairer cette hypothèse, il serait très intéressant d'avoir plus de détails sur le comportement des individus immatures, après la séparation de leurs parents. Nos connaissances à ce niveau sont encore plutôt faibles. Prevet et MacInnes (1980) proposent que les familles de Petite Oie des neiges restent intactes jusqu'au site de reproduction et que les jeunes quittent les adultes rapidement lorsque ces derniers commencent à nicher. Chez la Bernache nonette, Black et Owen (1989) montrent que la séparation des jeunes et des parents commence vers la fin de la période d'hivernage et se termine lors de la halte migratoire au printemps. Chez la Grande Oie des neiges, une étude de Gauthier et Tardif (1991) suggère que certains jeunes semblent vouloir rester près de leurs parents au début de la nouvelle période de nidification, mais que ces derniers les chassent très rapidement. Mis à part ces quelques individus, les autres immatures semblent avoir quittés leurs parents avant l'arrivée sur le site de reproduction, soit durant la portion finale de la migration printanière (Gauthier et Tardif 1991). Les sites utilisés par les immatures après la séparation d'avec leurs parents sont encore peu connus. Cependant, il est fort probable qu'ils se rassemblent en groupes distincts pour passer l'été et muer sur des sites où le risque de prédation est minime. Il a été montré chez des Bernaches nonettes en captivité que des essais d'appariement se produisent entre les mâles et les femelles dès leur deuxième hiver, avant qu'un choix de partenaire définitif ne soit fait (Choudhury et Black 1993, van der Jeugd et Blaakmeer 2001). Le fait que certains immatures d'un même lieu de reproduction commencent leur vie indépendante de leurs parents avec des individus connus pourrait faciliter l'appariement préférentiel entre individus d'un même lieu d'élevage en améliorant les chances qu'ont ces individus de se retrouver. De plus, puisque nous n'avons pas fait d'analyse de la présence de groupes stables chez les immatures, nous ne pouvons pas exclure la possibilité de l'existence d'associations non aléatoires chez ces individus, qui persisteraient jusqu'à la première reproduction, ou du moins jusqu'au choix de partenaire définitif.

Implications pratiques

Notre étude est, à notre connaissance, la première à vérifier la prémisse d'indépendance des individus qui a toujours été assumée chez la Grande Oie des neiges. Effectivement, étant

donné l'absence de groupes stables durant la migration, nous pouvons conclure que les modèles de capture-recapture utilisés pour évaluer différents aspects de la dynamique de population de Grande Oie des neiges n'ont pas été biaisés. Nos résultats montrent que la prémisse d'indépendance des données est toujours valable, du moins durant la migration. Pendant l'élevage, une fidélité aux sites semble exister, ce qui amène les individus à être avec les mêmes congénères à chaque année. Nous croyons qu'il pourrait être important de considérer cela lors des futures études de dynamique des populations se servant des données de capture-recapture de la Grande Oie des neiges à cause des biais possibles.

Futures avenues de recherche

La présente étude soulève plusieurs points qui pourraient être approfondis dans le futur. Effectivement, nos connaissances sur le comportement des oies immatures sont plutôt faibles, surtout entre le moment où ils quittent leurs parents et le moment où ils sont revus sur les sites de halte migratoire, en automne, au Québec. Une possibilité pour en apprendre davantage serait d'installer des émetteurs GPS sur des immatures lors de leur passage au printemps, au Québec, afin de voir quels sites sont utilisés durant l'été. Cela serait cependant coûteux, tant pour les captures que pour l'achat d'émetteurs. Également, simplement en marquant des individus immatures au printemps avec des colliers (alors qu'ils ont atteint une taille convenable) et en réobservant ces derniers lors de leur retour les saisons subséquentes, nous pourrions avoir une meilleure idée quant à la période où se produit le choix de partenaire et à la possibilité que durant un certain temps, les couples se font et se défont. Cela amènerait des indices sur l'existence potentielle d'un comportement « d'échantillonnage » des individus avant le choix de partenaire définitif, tel que trouvé par van der Jeugd et Blaakmeer (2001) chez la Bernache nonette. De plus, marquer des individus immatures permettrait de faire les mêmes analyses réalisées dans cette étude, mais appliquées à des jeunes non-appariés, afin de voir s'il existe une stabilité de groupes au sein des immatures pouvant intervenir dans le choix de partenaire définitif.

En conclusion, ce mémoire est, à notre connaissance, la première étude qui a réussi à décrire les liens existant entre les individus dans les volées de Grande Oie des neiges en utilisant une méthode robuste considérant le hasard. Nous avons conclu que cette espèce ne

formait pas d'agrégations stables, ce qui concorde avec une étude de Maisonneuve (1988). Ce dernier n'a pas non plus trouvé d'associations stables dans les groupes de cette espèce, mais il utilisait une méthode peu puissante ne considérant pas la probabilité que les associations ne soient dues qu'au hasard. Nous pensons que notre méthode, inspirée de McKinnel *et al.* (1997), pourrait s'appliquer pour l'étude future d'associations chez d'autres espèces d'oies ou encore chez d'autres espèces animales pouvant être marquées et réobservées.

Bibliographie

- Anderson, M. G., J. M. Rhymer, and F. C. Rohwer. 1992. Philopatry, dispersal, and the genetic structure of waterfowl populations. Pages 365-395 *in* B. D. J. Batt, A. D. Afton, C. D. Ankney, D. H. Jonhson, J. A. Kadlec, and G. L. Krapu *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Avise, J. C., R. T. Alisauskas, W. S. Nelson, and C. D. Ankney. 1992. Matriarchal population genetic structure in an avian species with female natal philopatry. *Evolution* **46**:1084-1096.
- Béchet, A., A. Reed, N. Plante, J.-F. Giroux, and G. Gauthier. 2004. Estimating bird populations: the case of the greater snow goose. *Journal of Wildlife Management* **68**:639-649.
- Bejder, L., D. Fletcher, and S. Bräger. 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* **56**:719-725.
- Bekoff, M. 2004. Social organization. Page 1424 *in* M. Bekoff, editor. *Encyclopedia of animal behavior*. Greenwood Press, United States.
- Beletsky, L. D. and H. O. Gordon. 1991. Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. *Ecology* **72**:787-796.
- Black, J. M. 2001. Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: monogamy in the extreme. *Behavioral Ecology* **12**:640-645.
- Black, J. M., S. Choudhury, and M. Owen. 1996. Do barnacle geese benefit from lifelong monogamy? Pages 91-117 *in* J. M. Black *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, Oxford.
- Black, J. M. and M. Owen. 1989. Parent-offspring relationships in wintering barnacle geese. *Animal Behaviour* **37**:187-198.
- Bluhm, C. K. 1988. Temporal patterns of pair formation and reproduction in annual cycles and associated endocrinology in waterfowl. *Current Ornithology* **5**:123-185.
- Blumstein, D. T. 2002. Group living. Pages 448-450 *in* M. Pagel, editor. *Encyclopedia of evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Bowler, D. E. and T. G. Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**:205-225.

- Burgner, R. L., J. T. Light, L. Margolis, T. Okazaki, A. Tautz, and S. Ito. 1992. Distribution and origins of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. *International North Pacific Fisheries Commission Bulletin* **51**:1-92.
- Calvert, A. M. and G. Gauthier. 2005. Impacts of exceptional conservation measures on survival and seasonal hunting mortality in greater snow geese. *Journal of Applied Ecology* **42**:442-452.
- Chapman, C. A. and L. J. Chapman. 2000. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. Pages 24-42 *in* B. S. On the move. University of Chicago Press, Chicago.
- Chesser, R. K. 1991. Gene diversity and female philopatry. *Genetics* **127**:437-447.
- Choudhury, S. and J. M. Black. 1993. Mate-selection behaviour and sampling strategies in geese. *Animal Behaviour* **46**:747-757.
- Choudhury, S. and J. M. Black. 1994. Barnacle geese preferentially pair with familiar associates from early life. *Animal Behaviour* **48**:81-88.
- Clobert, J., E. Danchin, A. Dhondt, and J. Nichols, editors. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Cloutier, S. and J. Bédard. 1992. Social organization in snow geese: family size and individual behavior. *Wilson Bulletin* **104**:352-356.
- Coltman, D. W., J. G. Pilkington, and J. M. Pemberton. 2003. Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *Molecular Ecology* **12**:733-742.
- Conklin, J. R. and M. A. Colwell. 2008. Individual associations in a wintering shorebird population: do Dunlin have friends? *Journal of Field Ornithology* **79**:32-40.
- Cooke, F. and K. F. Abraham. 1980. Habitat and locality selection in lesser snow geese: the role of previous experience. *Proceedings of the 17th International Ornithological Congress* **17**:998-1004.
- Cooke, F., C. D. MacInnes, and J. P. Prevett. 1975. Gene flow between breeding populations of lesser snow geese. *Auk* **92**:493-510.
- Cooke, F., R. F. Rockwell, and D. B. Lank. 1995. *The snow geese of La Perouse Bay: natural selection in the wild*. Oxford University Press, Oxford.
- Demers, F., J.-F. Giroux, G. Gauthier, and J. Bêty. 2003. Effects of collar-attached transmitters on behaviour, pair bond and breeding success of snow geese *Anser caerulescens atlanticus*. *Wildlife Biology* **9**:77-86.

- Eason, P. and S. J. Hannon. 1994. New birds on the block: new neighbors increase defensive costs for territorial male willow ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **34**:419-426.
- Ely, C. R. 1993. Family stability in greater white-fronted geese. *Auk* **110**:425-435.
- Fisher, R. A. 1948. *Statistical methods for research workers*. 10th ed. Revised. Hafner Publishing Co. New York.
- Fowler, A. C. 2005. Fine-scale spatial structuring in cackling Canada geese related to reproductive performance and breeding philopatry. *Animal Behaviour* **69**:973-981.
- Fox, A. D., H. Boyd, and R. G. Bromley. 1995. Mutual benefits of associations between breeding and non-breeding white-fronted geese *Anser albifrons*. *Ibis* **137**:151-156.
- Ganter, B., W. S. Boyd, V. V. Baranyuk, and F. Cooke. 2005. First pairing in snow geese *Anser caerulescens*: at what age and at what time of year does it occur? *Ibis* **147**:57-66.
- Garant, D., L. E. B. Kruuk, T. A. Wilkin, R. H. McCleery, and B. C. Sheldon. 2005. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* **433**:60-65.
- Gardner, M. G., C. M. Bull, S. J. B. Cooper, and G. A. Duffield. 2001. Genetic evidence for a family structure in stable social aggregations of the Australian lizard (*Egernia stokesii*). *Molecular Ecology* **10**:175-183.
- Gauthier, G. 1993. Feeding ecology of nesting greater snow geese. *Journal of Wildlife Management* **57**:216-223.
- Gauthier, G., J.-F. Giroux, A. Reed, A. Béchet, and L. Bélanger. 2005. Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology* **11**:856-868.
- Gauthier, G., R. Pradel, S. Menu, and J.-D. Lebreton. 2001. Seasonal survival of greater snow geese and effect of hunting under dependence in sighting probability. *Ecology* **82**:3105-3119.
- Gauthier, G. and J. Tardif. 1991. Female feeding and male vigilance during nesting in greater snow geese. *Condor* **93**:701-711.
- Godin, J.-G. J., M. S. Alfieri, D. J. Hoare, and J. A. Sadowski. 2003. Conspecific familiarity and shoaling preferences in a wild guppy population. *Canadian Journal of Zoology* **81**:1899-1904.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**:1140-1162.

- Greenwood, P. J. 1987. Inbreeding, philopatry and optimal outbreeding in birds. Pages 207-222 in F. Cooke and P. A. Buckley Avian Genetics: A Population and Ecological Approach. Academic Press, New York.
- Greenwood, P. J. and P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. Annual Review of Ecology and Systematics **13**:1-21.
- Greenwood, P. J., P. H. Harvey, and C. M. Perrins. 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. Journal of Animal Ecology **48**:123-142.
- Gregoire, P. E. and C. D. Ankney. 1990. Agonistic behavior and dominance relationships among lesser snow geese during winter and spring migration. Auk **107**:550-560.
- Hay, D. E. and S. M. McKinnell. 2002. Tagging along: association among individual Pacific herring (*Clupea pallasii*) revealed by tagging. Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences **59**:1960-1968.
- Hepp, G. R. and J. D. Hair. 1983. Reproductive behavior and pairing chronology in wintering dabbling ducks. Wilson Bulletin **95**:675-682.
- Herrera, E. A. and D. W. Macdonald. 1993. Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). Behavioral Ecology **4**:114-119.
- Hestbeck, J. B., J. D. Nichols, and R. A. Malecki. 1991. Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. Ecology **72**:523-533.
- Hoogland, J. L. and P. W. Sherman. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. Ecological Monographs **46**:33-58.
- Janetos, A. C. 1980. Strategies of female mate choice: A theoretical analysis. Behavioral Ecology and Sociobiology **7**:107-112.
- Johnsgard, P. A. 1978. Ducks, geese, and swans of the world. University of Nebraska Press, Lincoln and London.
- Kim, S.-Y., R. Torres, C. Rodriguez, and H. Drummond. 2007. Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. Journal of Animal Ecology **76**:471-479.
- King, A. J. and G. Cowlshaw. 2007. When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. Biology Letters **3**:137-139.
- Lammertink, M. 2004. Grouping and cooperative breeding in the great slaty woodpecker. Condor **106**:309-319.

- Lancaster, H. O. 1949. The combination of probabilities arising from data in discrete distributions. *Biometrika* **36**:370-382.
- Larsson, K., H. Tegelström, and P. Forslund. 1995. Intraspecific nest parasitism and adoption of young in the barnacle goose: effects on survival and reproductive performance. *Animal Behaviour* **50**:1349-1360.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62**:67-118.
- Lecomte, N., G. Gauthier, and J.-F. Giroux. 2008. Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: the influence of habitat and nesting success in greater snow geese. *Oecologia* **155**:33-41.
- Lecomte, N., G. Gauthier, J.-F. Giroux, E. Milot, and L. Bernatchez. 2009. Tug of war between continental gene flow and rearing site philopatry in a migratory bird: the sex-biased dispersal paradigm reconsidered. *Molecular Ecology* **18**:593-602.
- Lepage, D., G. Gauthier, and A. Reed. 1996. Breeding-site infidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology* **74**:1866-1875.
- Lindberg, M. and E. Rexstad. 2002. Capture-recapture sampling designs. Pages 251-262 *in* A. H. El-Shaarawi and W. W. Piegorsch *Encyclopedia of Environmetrics*, 1st edition John Wiley and Sons Ltd, Chichester.
- Lindberg, M. S. and J. S. Sedinger. 1995. Estimating nest site fidelity of adult female black brant with multi-state modeling and geographic information systems. *Journal of Applied Statistics* **22**:725-735.
- Lindberg, M. S. and J. S. Sedinger. 1998. Ecological significance of brood-site fidelity in black brant: spatial, annual, and age-related variation. *Auk* **115**:436-446.
- Mainguy, J. 2003. Déplacements des familles de la grande oie des neiges durant la période d'élevage, Île Bylot, Nunavut. MSc Thesis, Université Laval, Québec.
- Mainguy, J., G. Gauthier, J. F. Giroux, and I. Duclos. 2006. Habitat use and behaviour of Greater Snow Geese during movements from nesting to brood-rearing areas. *Canadian Journal of Zoology* **84**:1096-1103.
- Maisonneuve, C. 1988. Migration automnale chez la Grande Oie des neiges. MSc Thesis, Université Laval, Québec.
- Massé, H., L. Rochefort, and G. Gauthier. 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *Journal of Wildlife Management* **65**:271-281.

- McKinnell, S., J. J. Pella, and M. I. Dahlberg. 1997. Population-specific aggregations of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**:2368.
- Menu, S., G. Gauthier, and A. Reed. 2001. Survival of juvenile greater snow geese immediately after banding. *Journal of Field Ornithology* **72**:282-290.
- Menu, S., G. Gauthier, and A. Reed. 2002. Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations. *Journal of Applied Ecology* **39**:91-102.
- Menu, S., G. Gauthier, A. Reed, and R. L. Holberton. 2005. Survival of young greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) during fall migration. *Auk* **122**:479-496.
- Mooring, M. S. and B. L. Hart. 1992. Animal grouping for protection from parasites: selfish herd and encounter-dilution effects. *Behaviour* **123**:173-193.
- Morbey, Y. E. and R. C. Ydenberg. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters* **4**:663-673.
- Morez, V., G. Gauthier, and A. Reed. 2000. Effect of body condition on vulnerability of greater snow geese to hunting and capture. *Journal of Wildlife Management* **64**:875-886.
- Negro, J. J., F. Hiraldo, and J. A. Donazar. 1997. Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology* **66**:640-648.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models: using marked animals to study population dynamics. *BioScience* **42**:94-102.
- O'Donnell, C. F. J. 2000. Cryptic local populations in a temperate rainforest bat (*Chalinolobus tuberculatus*) in New Zealand. *Animal Conservation* **3**:287-297.
- Oring, L. W. 1982. Avian mating systems. Pages 1-92 in D. S. Farner, J. S. King, and K. C. Parkes *Avian biology*. Academic Press, New York.
- Oring, L. W. and R. D. Saylor. 1992. Mating systems of waterfowl. Pages 190-213 in B. D. J. Batt, A. D. Afton, C. D. Ankney, D. H. Johnson, J. A. Kadlec, and G. L. Krapu *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Owen, M. 1980. *The wild geese of the world. Their life history and ecology*. London: Batsford.

- Paulus, S. L. 1983. Dominance relations, resource use, and pairing chronology of gadwalls in winter. *Auk* **100**:947-952.
- Postma, E. and A. J. van Noordwijk. 2005. Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature* **433**:63-65.
- Poulin, R. 1991. Group-living and infestation by ectoparasites in passerines. *Condor* **93**:418-423.
- Prevett, J. P. and C. D. MacInnes. 1980. Family and other social groups in snow geese. *Wildlife Monographs* **71**:1-46.
- Ramp, C., W. Hagen, P. Palsbøll, M. Bérubé, and R. Sears. 2010. Age-related multi-year associations in female humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**:1563-1576.
- Raveling, D. G. 1969. Roost sites and flight patterns of Canada geese in winter. *Journal of Wildlife Management* **33**:319-330.
- Raveling, D. G. 1979. Traditional use of migration and winter roost sites by Canada geese. *The Journal of Wildlife Management* **43**:229-235.
- Real, L. 1990. Search theory and mate choice. I. models of single-sex discrimination. *American Naturalist* **136**:376-405.
- Reed, A. 1993. Duration of family bonds of brent geese *Branta bernicla* on the Pacific coast of North America. *Wildfowl* **44**:33-38.
- Reed, A., G. Gauthier, R. Pradel, and J.-D. Lebreton. 2003a. Age and environmental conditions affect recruitment in greater snow geese. *Ecology* **84**:219-230.
- Reed, A., R. Hughes, and H. Boyd. 2002. Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl* **53**:53-65.
- Reed, A., R. J. Hughes, and G. Gauthier. 1995. Incubation behavior and body mass of female greater snow geese. *Condor* **97**:993-1001.
- Reed, E. T., J. Bety, J. Mainguy, G. Gauthier, and J.-F. Giroux. 2003b. Molt migration in relation to breeding success in greater snow geese. *Arctic* **56**:76-81.
- Roberts, G. and P. R. Evans. 1993. A method for the detection of non-random associations among flocking birds and its application to sanderlings (*Calidris alba*); wintering in N.E. England. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**:349-354.
- Robertson, G. J. and F. Cooke. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl. *Auk* **116**:20-34.

- Robertson, G. J., F. Cooke, R. I. Goudie, and W. S. Boyd. 1998. The timing of pair formation in harlequin ducks. *Condor* **100**:551-555.
- Rockwell, R. F. and F. Cooke. 1977. Gene flow and local adaptation in a colonially nesting dimorphic bird: the lesser snow goose (*Anser caerulescens caerulescens*). *American Naturalist* **111**:91-97.
- Rodway, M. S. 2009. Timing of pairing in waterfowl I: reviewing the data and extending the theory. *Waterbirds* **30**:488-505.
- Rohwer, F. C. and M. G. Anderson. 1988. Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. *Current Ornithology* **5**:187-221.
- Shields, W. M. 1982. *Philopatry, inbreeding and the evolution of sex*. Albany: State University of New York Press.
- Sterck, E. H. M., D. P. Watts, and C. P. v. Schnaik. 1997. The evolution of social relationships in non-human primates. *Behavioral Ecology Sociobiology* **41**:291-306.
- Sugg, D. W., R. K. Chesser, F. Stephen Dobson, and J. L. Hoogland. 1996. Population genetics meets behavioral ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**:338-342.
- Thiollay, J.-M. 1991. Foraging, home range use and social behaviour of a group-living rainforest raptor, the red-throated caracara (*Daptrius americanus*). *Ibis* **133**:382-393.
- Turcotte, Y. and J. Bédard. 1989. Prolonged parental care and foraging of greater snow goose juveniles. *Wilson Bulletin* **101**:500-503.
- van der Jeugd, H. P. and K. B. Blaakmeer. 2001. Teenage love: the importance of trial liaisons, subadult plumage and early pairing in barnacle geese. *Animal Behaviour* **62**:1075-1083.
- van der Jeugd, H. P., I. T. van der Veen, and K. Larsson. 2002. Kin clustering in barnacle geese: familiarity or phenotype matching? *Behavioral Ecology* **13**:786-790.
- Waldman, B. 1988. The ecology of kin recognition. *Annual Review of Ecology & Systematics* **19**:543-571.
- Warren, S. M., A. D. Fox, A. Walsh, and P. O'Sullivan. 1992. Age of first pairing and breeding among Greenland white-fronted geese. *Condor* **94**:791-793.
- Warren, S. M., A. D. Fox, A. Walsh, and P. O'Sullivan. 1993. Extended parent-offspring relationships in Greenland white-fronted geese (*Anser albifrons flavirostris*). *Auk* **110**:145-148.

- Weinrich, M. T. 1991. Stable social associations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology* **69**:3012-3019.
- Wickler, W. and U. Seibt. 1983. Monogamy: an ambiguous concept. Pages 33-50 in P. Bateson *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wishart, R. A. 1983. Pairing chronology and mate selection in the American wigeon (*Anas americana*). *Canadian Journal of Zoology* **61**:1733-1743.
- Wrona, F. J. and R. W. J. Dixon. 1991. Group size and predation risk: a field analysis of encounter and dilution effects. *American Naturalist* **137**:186-201.

ANNEXES

Tableau A-1. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
06-07	16	81	8	48	27	0.557	1.352
05-06	11	57	8	35	22	0.264	3.032
04-05	7	39	7	25	12	0.987	0.075
03-04	4	34	7	21	14	0.955	0.149
01-02	4	10	4	5	9	0.287	2.951
00-01	2	10	7	4	2	0.469	3.514
99-00	11	29	8	0	16	1.000	0.005
98-99	26	159	10	97	34	0.775	0.587
97-98	6	15	8	2	10	0.810	1.104
93-94	4	8	4	3	6	0.288	2.730
92-93	5	9	3	2	5	1.000	0.106

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-2. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originalement marquées 2-3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
06-07	14	95	15	47	30	0.498	1.551
05-06	10	35	13	0	8	1.000	0.263
04-05	8	35	13	16	17	0.433	2.042
03-04	5	30	11	14	17	0.526	1.567
01-02	7	16	10	2	8	0.728	1.426
00-01	5	17	9	8	8	0.590	1.542
99-00	14	53	12	8	22	0.999	0.007
98-99	29	260	17	153	43	0.576	1.198
97-98	6	18	9	4	12	0.790	0.964
90-91	5	8	3	2	5	0.935	0.815

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-3. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites d'hivernage aux États-Unis et originalement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
06-07	19	65	28	8	21	0.998	0,005
05-06	10	30	21	0	11	1.000	0.292
04-05	5	23	16	6	11	0.379	2.774
03-04	4	36	20	17	17	0.191	3.827
01-02	4	11	9	0	3	1.000	0.877
00-01	6	10	9	0	11	1.000	0.110
99-00	14	50	6	25	18	0.966	0.104
98-99	24	104	21	34	29	0.512	1.511
97-98	4	6	6	0	1	1.000	2.000

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-4. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	49	159	6	93	30	0.104	4.872
2007	57	226	10	129	39	0.205	3.362
2006	126	423	12	190	52	0.998	0.005
2005	181	487	9	207	58	0.640	0.970
2004	129	560	11	293	64	0.553	1.263
2003	73	210	11	87	39	0.226	3.148
2002	96	229	7	79	44	0.346	2.262
2001	48	194	12	71	40	0.947	0.130
2000	178	360	19	75	43	0.307	2.502
1999	220	512	9	160	60	0.398	1.917
1998	174	427	11	132	54	0.806	0.475
1997	183	505	8	199	59	0.314	2.426
1996	99	403	9	235	50	0.637	0.976
1995	68	182	5	95	33	0.638	1.028
1994	72	158	7	61	34	0.089	5.164
1993	26	75	5	32	28	0.815	0.487
1992	12	15	6	2	4	1.833	3.114

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-5. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	44	160	19	60	36	0.688	0.874
2007	53	216	18	88	43	0.546	1.295
2006	130	432	15	139	55	0.402	1.910
2005	194	561	18	129	67	0.721	0.694
2004	122	368	16	84	52	0.88	0.277
2003	106	488	21	208	59	0.359	2.168
2002	133	436	27	124	55	0.648	0.924
2001	44	117	23	20	29	0.751	0.665
2000	239	773	21	254	67	0.172	3.629
1999	280	877	19	207	74	0.987	0.028
1998	220	678	17	214	70	0.681	0.825
1997	160	478	14	172	59	0.067	5.580
1996	94	328	11	131	47	0.987	0.033
1995	64	159	12	36	13	0.989	0.031
1994	52	86	12	17	22	0.271	2.945
1993	21	37	10	6	16	0.674	1.087

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-6. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire au printemps au Québec et originellement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	34	85	33	14	24	0.249	3.245
2007	50	151	43	19	32	0.935	0.170
2006	110	299	55	33	38	0.488	1.568
2005	189	512	52	52	49	0.782	0.545
2004	140	548	62	74	58	0.996	0.010
2003	96	446	56	85	59	0.982	0.043
2002	124	414	43	80	51	0.165	3.777
2001	47	160	31	46	38	0.124	4.459
2000	220	609	35	120	65	0.579	1.137
1999	226	444	25	40	49	0.997	0.011
1998	107	183	22	22	30	0.581	1.253
1997	104	175	20	30	30	0.010	9.989
1996	49	90	15	20	23	0.637	1.080
1995	25	33	10	2	8	0.853	0.763
1994	5	6	2	2	2	0.671	2.798

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-7. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	35	37	7	0	3	1.000	0.942
2007	37	40	11	4	4	0.059	7.423
2006	21	25	7	4	4	0.106	6.144
2005	25	26	6	0	2	1.000	1.146
2003	29	42	9	6	13	0.248	3.719
2001	19	24	11	2	6	0.445	2.923
2000	15	17	9	0	3	1.000	0.970
1999	5	6	3	2	2	0.395	3.858
1998	6	7	2	2	2	0.682	2.765

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-8. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2009	20	22	11	0	3	1.000	1.255
2008	44	71	16	8	13	0.249	3.592
2007	34	45	9	4	7	0.558	1.855
2006	28	32	12	2	3	0.276	4.058
2005	44	56	16	0	5	1.000	0.466
2003	50	72	19	2	11	0.809	0.852
2002	33	39	16	0	4	1.000	0.894
2001	38	40	18	0	3	1.000	1.351
2000	44	51	14	2	4	0.481	2.584
1999	9	10	7	0	2	1.000	1.628
1998	9	11	6	2	3	0.293	4.119

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-9. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 215-m et originellement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2007	40	46	28	0	3	1.000	1.285
2005	35	41	24	0	4	1.000	1.180
2003	40	48	28	0	3	1.000	1.237
2002	27	32	20	2	4	0.206	4.808
2001	27	29	18	0	3	1.000	1.502
2000	35	40	19	2	3	0.204	4.785

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-10. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2009	8	16	6	0	11	1.000	0.131
2008	31	107	7	58	30	0.057	6.252
2007	23	84	10	34	26	0.613	1.172
2006	16	45	7	17	22	0.334	2.416
2005	17	48	6	14	22	0.914	0.246
2004	4	6	5	0	2	1.000	1.396
2003	43	217	9	103	48	0.607	1.081
2002	5	10	4	2	7	0.976	0.425
2001	15	40	11	7	17	0.530	1.335
2000	13	46	9	2	23	1.000	0.004
1999	3	6	3	3	3	0.410	2.447
1998	3	13	2	10	3	1.000	0.297

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-11. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2009	14	44	11	6	21	0.985	0.063
2008	48	289	16	104	50	1.000	0.001
2007	25	101	9	52	29	0.357	2.277
2006	20	60	12	6	23	0.977	0.101
2005	39	176	16	44	42	0.998	0.005
2004	4	9	6	0	4	1.000	0.658
2003	62	338	19	98	57	0.989	0.025
2002	37	202	16	55	47	0.999	0.004
2001	34	105	18	16	32	0.945	0.147
2000	40	136	14	18	35	1.000	0.001
1999	6	14	7	4	9	0.434	2.538
1998	8	45	6	15	20	1.000	0.003

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-12. Nombre de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de nidification à l'Île Bylot, Nunavut, pour un rayon de 1010-m et originellement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2009	7	13	8	0	5	1.000	0.930
2008	19	49	18	6	16	0.609	1.438
2007	40	138	28	16	32	0.655	1.047
2006	17	31	17	0	9	1.000	0.411
2005	27	96	24	6	26	0.993	0.041
2004	13	20	16	0	4	1.000	1.279
2003	37	150	28	20	34	0.761	0.657
2002	29	106	20	14	30	0.909	0.266
2001	28	81	20	10	21	0.598	1.303
2000	26	85	19	14	26	0.536	1.490
1998	3	8	4	0	7	1.000	0.227

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-13. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originalement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de recaptures	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	8	15	7	4	5	0.320	3.286
2007	9	24	10	2	11	0.860	0.716
2006	9	35	10	17	19	0.085	5.350
2005	11	32	9	11	18	0.200	3.606
2004	9	28	11	8	15	0.669	1.146
2003	5	15	4	9	11	0.209	3.697
2002	6	9	7	2	2	0.255	4.733
2001	6	18	8	6	11	0.681	1.170
1998	10	25	10	5	12	0.497	1.488
1997	7	16	6	6	10	0.594	1.563
1996	7	18	7	6	12	0.693	1.064
1995	8	23	6	10	16	0.441	2.091
1994	7	19	6	6	15	0.669	1.188
1993	3	5	3	2	2	0.607	2.998

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-14. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.

Années	Nombre de recaptures	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	9	34	15	2	14	0.950	0.280
2007	9	59	17	25	29	0.194	3.640
2006	12	73	21	32	25	0.019	8.582
2005	12	57	18	24	24	0.014	9.151
2004	10	31	13	12	14	0.014	9.535
2003	11	61	19	25	23	0.098	5.096
2001	9	30	15	8	14	0.388	2.456
2000	11	30	12	12	14	0.017	8.718
1998	10	65	16	34	25	0.065	6.045
1997	11	54	16	25	23	0.056	6.082
1996	6	38	11	13	20	0.930	0.216
1995	7	24	9	5	15	0.790	0.560
1994	7	31	9	16	18	0.148	4.404
1993	6	17	9	5	10	0.286	2.694

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-15. Nombre de recaptures, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes recapturées annuellement sur les sites d'élevage des jeunes à l'Île Bylot, Nunavut et originellement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de recaptures	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2008	8	39	25	6	14	0.614	1.444
2007	9	55	26	16	22	0.081	5.631
2006	12	64	43	2	16	0.971	0.207
2005	12	103	48	20	29	0.566	1.299
2004	11	63	34	6	22	0.961	0.155
2003	12	67	36	6	13	0.329	2.942
2002	9	35	22	2	12	0.897	0.561
2001	10	54	29	14	19	0.154	4.240
2000	12	99	32	33	29	0.442	1.808
1998	10	64	24	20	22	0.544	1.470
1997	9	30	12	11	16	0.138	4.417
1996	7	20	11	4	10	0.418	2.571
1995	7	13	8	2	7	0.606	2.028

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-16. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées ≤ 1 an auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2007	149	711	8	449	59	0.777	0.558
2006	136	725	12	475	61	0.499	1.460
2005	132	810	11	584	56	0.265	2.778
2004	135	644	9	407	59	0.160	3.749
2003	124	646	10	416	63	0.006	10.610
2002	154	827	9	490	68	0.621	0.987
2001	132	720	10	501	56	0.245	2.945
2000	172	772	12	336	64	0.762	0.585
1999	143	595	19	255	65	0.420	1.818
1998	217	1073	13	630	79	0.464	1.586
1997	147	596	11	290	61	0.797	0.487
1996	139	999	9	724	64	0.699	0.752
1995	146	945	10	660	67	0.456	1.666
1994	102	417	6	283	44	0.496	1.507
1993	58	164	7	74	37	0.456	1.730
1992	55	199	5	127	35	0.348	2.288
1991	23	55	7	23	20	0.376	2.256
1990	37	58	7	9	20	0.832	0.484

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-17. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'oies observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'oies femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées 2 à 3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'oies observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2007	161	754	22	263	75	0.997	0.007
2006	121	483	21	211	59	0.233	3.016
2005	126	749	18	413	65	0.138	4.028
2004	134	740	18	310	73	0.967	0.076
2003	110	502	15	216	64	0.247	2.915
2002	168	1276	21	707	85	0.330	2.267
2001	145	886	27	413	64	0.415	1.831
2000	154	642	28	236	56	0.152	3.942
1999	155	1004	21	504	81	0.507	1.394
1998	215	1429	18	799	96	0.016	8.334
1997	149	817	17	429	67	0.517	1.391
1996	128	745	12	432	68	0.409	1.876
1995	143	733	12	390	70	0.394	1.930
1994	102	463	12	206	56	0.773	0.554
1993	40	102	11	33	28	0.462	1.733
1992	37	76	10	25	22	0.385	2.154

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.

Tableau A-18. Nombre de jours et de sites d'observations, nombre d'individus observés, nombre de groupes de capture distincts, nombre d'ois observées en association, nombre total d'associations, probabilité cumulée et χ^2 de Lancaster correspondant aux échantillons d'ois femelles adultes observées annuellement sur les sites de halte migratoire en automne au Québec et originellement marquées > 3 ans auparavant.

Années	Nombre de jours/sites d'observations	Nombre d'individus observés	Nombre de groupes de capture distincts	Nombre d'ois observées en association	Nombre total d'associations ^a	Probabilité cumulée	χ^2 de Lancaster
2007	122	340	56	33	41	0.856	0.350
2006	100	351	57	55	47	0.554	1.259
2005	111	458	56	90	56	0.588	1.148
2004	126	509	53	85	59	0.558	1.242
2003	122	683	58	178	70	0.981	0.042
2002	161	973	59	271	84	0.679	0.801
2001	149	786	43	236	71	0.961	0.093
2000	166	676	36	165	56	0.858	0.320
1999	151	596	32	202	64	0.212	3.235
1998	171	677	30	225	66	0.945	0.120
1997	99	293	19	107	46	0.253	2.915
1996	83	282	20	82	45	0.982	0.040
1995	89	214	15	75	39	0.015	8.778
1994	60	94	12	13	21	0.578	1.269

^a Nombre total d'associations générés par les simulations.