

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

RÔLE DES FACTEURS ABIOTIQUES ET D'HABITAT SUR LES STRATÉGIES
D'ALIMENTATION DU GARROT D'ISLANDE (*BUCEPHALA ISLANDICA*)
HIVERNANT DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
comme exigence partielle du programme de maîtrise en
Gestion de la faune et de ses habitats

PAR

HÉLÈNE LAFORGE

Avril 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Magella Guillemette, de m'avoir proposé ce projet de recherche par un bel après-midi d'automne. Ce projet a été la source d'une grande variété de nouvelles expériences, tant sur le terrain que dans le domaine de la recherche scientifique. Il m'a également permis de me découvrir un intérêt dans le domaine de l'ornithologie.

Un énorme merci à Jean-François Ouellet, collègue de terrain et ami, pour avoir partagé les joies et les souffrances du terrain. Sans lui, l'observation dévote de canards par les journées venteuses et frigorifiques d'hiver aurait pu sembler un tantinet absurde. Sa grande expérience de vie et toutes les péripéties associées ont également contribué à rendre captivants les longs trajets vers les sites d'étude. Enfin, nos discussions sur le comportement et l'écologie des canards m'ont été d'une aide très précieuse, tout au long de mon travail.

J'aimerais également remercier Alain Caron, de même qu'Arnaud Mosnier, Géraldine Mabille et Sébastien Descamps, pour les discussions à caractère statistique, qui m'ont été d'une très grande aide pour la rédaction de mon mémoire. Le don de leur précieux temps fut très apprécié !

Merci à Yves Lemay, Sonia Maurice, et Bertrand et Robert Desbiens pour leur aide technique et le support logistique sur le terrain.

Ce projet de recherche n'aurait pu être possible sans la participation financière du Plan conjoint des canards de mer, du Conseil national de la recherche en sciences naturelles et génie (CRSNG), du Service canadien de la faune, de Parc Canada et de la Fondation de la faune du Québec.

RÉSUMÉ

La saison hivernale, en plus d'accroître les coûts de thermorégulation, impose des contraintes spatiales et temporelles d'alimentation aux oiseaux, qui doivent compenser par l'adoption de stratégies comportementales. Mon étude aborde les stratégies d'alimentation d'une espèce de canard plongeur (tribu des Mergini), le Garrot d'Islande (*Bucephala islandica*), afin de survivre aux rudes conditions rencontrées sur son aire d'hivernage, dans l'estuaire du Saint-Laurent. Ces oiseaux sont soumis à des contraintes temporelles et spatiales dues à la courte durée du jour pour s'alimenter ainsi qu'à une aire d'alimentation restreinte par le couvert de glace. J'ai ainsi quantifié l'effet de facteurs environnementaux tels que la durée du jour, la température, l'état de la marée, la profondeur de l'eau et le type d'habitat (substrat rocheux ou meuble) sur l'effort d'alimentation des garrots, mesuré par la proportion de temps passé en alimentation. J'ai également comparé l'utilisation de l'habitat selon la période de l'hiver et évalué la densité en proies selon le type d'habitat. J'ai enfin mesuré les paramètres de plongée, soit le temps passé en plongée, en pause entre deux plongées, au fond à ingérer des proies, ainsi que l'efficacité de plongée (rapport du temps passé en plongée sur celui passé en pause) afin de caractériser les stratégies alimentaires. Les comportements d'alimentation des garrots ont été quantifiés par observations focales, au cours des hivers 2004-2005 et 2005-2006 sur deux sites le long de l'estuaire du Saint-Laurent, Baie-des-Rochers et Saint-Irénée, dans la région de Charlevoix, Québec. La durée du jour et le type d'habitat se sont révélés être les facteurs ayant la plus grande influence sur la proportion de temps passé en alimentation par les garrots. La contrainte temporelle oblige ces oiseaux diurnes à accroître leur intensité d'alimentation afin de boucler leur budget énergétique journalier à l'intérieur de la plage de photopériode. Le nombre absolu de minutes passées à s'alimenter est par contre demeuré constant au cours de l'hiver. Mon étude a également démontré que les habitats associés aux substrats rocheux étaient ceux fréquentés par le plus grand nombre de garrots et où les proportions de temps en alimentation étaient les plus élevées. Enfin, j'ai détecté certaines différences au niveau de la réponse comportementale des garrots entre les sites étudiés et je soulève la question de la qualité de l'habitat pour cette espèce, en termes de type et d'abondance de proies, information pertinente à la protection de cette population. Je conclus également qu'il est nécessaire de poursuivre la recherche afin de mieux comprendre les processus de sélection des habitats et des proies en tant que stratégies comportementales permettant à ces oiseaux de survivre dans un environnement hostile.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
RÉSUMÉ	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES	ix
APPENDICE	x
CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Stratégies comportementales d'alimentation	1
Le Garrot d'Islande	4
Stratégies d'alimentation chez les Mergini	6
Analyse des stratégies comportementales	10
Références.....	12
CHAPITRE II : EFFECT OF ABIOTIC FACTORS AND FORAGING HABITAT ON THE FEEDING BEHAVIOR OF BARROW'S GOLDENEYES IN WINTER	16
Abstract	16
Introduction	17
Methods	20
Study area	20
Time budgets.....	20
Feeding activity measurement	22
Habitat and prey density	23
Analysis.....	23

Results.....	26
Factors influencing the proportion of time spent feeding.....	26
Effects of day length and habitat type	27
Absolute time spent feeding	30
Habitat use and prey density	30
Diving behavior.....	31
Discussion	36
Day length	37
Habitat and prey density	38
Time of day, sex, tide, and water depth.....	39
Diving strategies	39
Conclusion	40
References.....	41
CONCLUSION GÉNÉRALE	46
APPENDICE	48
Paramètres de plongée chez le Garrot d'Islande	48

LISTE DES TABLEAUX

<p><i>Table 1.</i> Logistic regression models of abiotic and foraging habitat factors influencing the proportion of time spent feeding in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).</p> <p><i>Table 2.</i> Proportion of time spent feeding (%) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes during three winter periods divided in relation to day length in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).</p> <p><i>Table 3.</i> Parameter estimates from the best logistic regression model, evaluating the effects of day length and habitat type factors (HB=hard-bottom; SB=soft-bottom) on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes in Saint-Irénée (StIr).....</p> <p><i>Table 4.</i> Parameter estimates from the best logistic regression model, evaluating the effects of day length, habitat type and air temperature factors (HB=hard-bottom; SB=soft-bottom) on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes in Baie-des-Rochers (BdR).</p> <p><i>Table 5.</i> Proportion of time spent feeding (%) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in two habitat types: soft-bottom habitat and hard-bottom habitat, in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).</p> <p><i>Table 6.</i> Number and mass of <i>Littorina</i> spp. and <i>Gamarus oceanicus</i> per square meter, in soft and hard bottom habitats in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).....</p>	<p style="margin-top: 10px;">27</p> <p style="margin-top: 10px;">28</p> <p style="margin-top: 10px;">29</p> <p style="margin-top: 10px;">29</p> <p style="margin-top: 10px;">30</p> <p style="margin-top: 10px;">31</p>
---	---

Table 7. Mean dive duration, pause duration, bottom time and dive efficiency (proportion of time spent diving inside a diving cycle) (\pm SD) in relation to site, day length and habitat type.....	32
--	----

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Proportion of time spent feeding (\pm SD) at three winter periods divided in relation to day length : Early winter, Mid-winter, Spring, in two habitat types: soft-bottom habitat and hard-bottom habitat in Saint-Irénée. 33
- Figure 2. Proportion of time spent feeding (\pm SD) at three winter periods divided in relation to day length : Early winter, Midwinter, Spring, in two habitat types: soft-bottom habitat and hard-bottom habitat, in Baie-des-Rochers..... 33
- Figure 3. Proportion of time spent feeding and absolute time spent feeding (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in relation to day length : Early winter, Midwinter, Spring in Saint-Irénée. 34
- Figure 4. Proportion of time spent feeding and absolute time spent feeding (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in relation to day length : Early winter, Midwinter, Spring in Baie-des-Rochers..... 34
- Figure 5. Proportion of Barrow's Goldeneyes (%) located in hard-bottom habitat in relation to day length: Early winter, Midwinter, Spring, in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR). 36

APPENDICE

<i>Table 1.</i> Données moyennes (\pm SD) de paramètres de plongée variés chez des Garrots d'Islande de la population de l'Est: durée d'une plongée, durée d'une pause, durée d'un cycle de plongée (plongée+pause), durée d'une séance de repos, durée d'une séance d'alimentation, temps au fond (en considérant une descente et une remontée de 1 m*s^{-1}), efficacité de plongée (durée plongée/durée cycle de plongée), et nombre moyen de plongées par jour (durée du jour/ durée cycle plongée * % temps alimentation).	48
---	----

<i>Table 2.</i> Profondeurs de plongée minimum, maximum et moyennes (\pm SD) observées chez des Garrots d'Islande en alimentation, ainsi que l'étendue des profondeurs de plongée (intervalle de confiance) chez 90% et 75% des garrots observés, en fonction du type d'habitat.	50
---	----

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Stratégies comportementales d'alimentation

Au cours d'un cycle annuel, les oiseaux doivent s'adapter à des besoins énergétiques et des conditions environnementales changeants, propres aux saisons de reproduction, de mue, de migration et d'hivernage. Ceux-ci doivent également composer avec des contraintes liées à l'acquisition des ressources alimentaires, pouvant se manifester sous forme de préation, de compétition, de temps disponible à s'alimenter, d'abondance et d'accessibilité des ressources alimentaires. Afin de réussir à survivre et à se reproduire, les oiseaux doivent développer des stratégies comportementales leur permettant de contourner ou diminuer les effets des facteurs pouvant contraindre le budget énergétique journalier.

La période de la journée à laquelle s'effectuent les activités d'alimentation constitue une stratégie qui peut notamment avoir une incidence sur le risque de préation, celui-ci fortement lié aux capacités de détection alors diminuées par la recherche de nourriture. Les espèces d'oiseaux diurnes de petite taille sont particulièrement vulnérables à l'inanition en raison de leur faible capacité au jeûne liée à leur taux métabolique spécifique élevé, les obligeant à s'alimenter dès le lever du jour. Ceux-ci doivent donc effectuer un compromis entre les risques de mort par inanition et ceux encourus par préation (Lima 1986). Une stratégie régulièrement rapportée chez les passereaux forestiers consiste à s'alimenter

intensément en début de journée afin de récupérer suite au jeûne nocturne, de même qu'en fin de journée, de sorte à accumuler les réserves nécessaires afin de survivre tout en retardant au maximum la prise de poids excédentaire pouvant nuire à la fuite de prédateurs (Lima 1986, Bednekoff et Houston 1994, Olsson *et al.* 2000). Plusieurs espèces ne suivent pas ce patron d'activité, s'alimentant quant à elles davantage au clair de lune alors que le risque de prédation est plus faible ou encore en étalant la prise de poids tout au long de la journée (Paulus 1988).

Les stratégies d'alimentation peuvent également être influencées par des contraintes spatiales et temporelles d'accès aux ressources alimentaires telles que celle imposée par la marée (Campbell 1978, Systad et Bustnes 2001, Cope 2003). Les contraintes temporelles peuvent être particulièrement importantes au cours des périodes de migration alors que les oiseaux n'ont qu'un temps limité aux étapes migratoires afin de renouveler ou compléter leurs réserves, ou encore en saison hivernale, alors que la période disponible pour l'acquisition des ressources est faible en raison de la durée du jour réduite. Les oiseaux diurnes soumis à des contraintes temporelles importantes pourraient ainsi devoir compenser en augmentant leur intensité d'alimentation (Guillemette 1998, Systad *et al.* 2000), en étendant leur période d'alimentation aux moments de pénombre, avant le lever du soleil ou suivant le crépuscule (Raveling *et al.* 1972, Systad *et al.* 2000), ou en s'alimentant la nuit (Bergan *et al.* 1989, Guillemette 1998, Systad et Bustnes 2001). Enfin, ils pourraient également effectuer une sélection alimentaire vers des proies plus riches (Gauthier *et al.* 1988, Guillemette *et al.* 1992). Une combinaison de ces stratégies ont été observées chez de nombreuses espèces de canards plongeurs (Nilsson 1970, Sayler et Afton 1981, Systad *et al.* 2000, Systad et Bustnes 2001).

Les coûts de thermorégulation, particulièrement en période hivernale, peuvent influencer les stratégies d'alimentation employées par les oiseaux en augmentant la dépense énergétique. Ces coûts s'exprimeront par ailleurs davantage chez les espèces de petite taille, aux taux de perte de chaleur plus élevés dus à un ratio surface/volume plus grand, de même que chez les individus de plus petite taille au sein d'une espèce soumise à un dimorphisme sexuel important (Calder 1974, Goudie et Piatt 1990, Raveling 1990, Fischer et Griffin 2000, Rizzolo *et al.* 2005). L'une des stratégies souvent répertoriées en réponse au froid consiste à jeûner lors de jours particulièrement froids, alors qu'il serait plus économique de puiser dans ses réserves et de préserver sa chaleur que de chercher de la nourriture dans des conditions défavorables (Raveling *et al.* 1972, Raveling 1990). Cette stratégie a été observée chez des oiseaux de grande taille dont la Bernache du Canada (*Branta canadensis*). Plusieurs études récentes ont toutefois démontré que la chaleur générée par la locomotion, par la recherche active de proies, et par la digestion, contribue à réduire les coûts de thermorégulation (McNeil *et al.* 1992, Kaseloo et Lovvorn 2005). Ainsi, chez les espèces de petite taille, une augmentation du temps passé à s'alimenter peut être observée (Broggi *et al.* 2003).

Les stratégies d'alimentation chez un groupe aussi vaste que celui des oiseaux sont nombreuses et variées. Celles associées à l'hiver sous les latitudes froides de l'Amérique du Nord présentent un intérêt particulier puisque les oiseaux doivent non seulement survivre à cette période critique du cycle annuel, mais doivent également présenter une bonne condition physique à l'approche de la saison de reproduction.

En raison des défis qu'elle comporte, l'étude des comportements d'alimentation hivernaux n'a pu être réalisée que chez un nombre restreint d'espèces aviaires. La présente étude s'intéresse ainsi aux comportements d'alimentation observés chez une espèce hivernant en milieu froid et soumise à des contraintes thermiques, spatiales et temporelles, alors qu'elle doit équilibrer son budget énergétique.

Le Garrot d'Islande

Le Garrot d'Islande (*Bucephala islandica*) est un canard plongeur marin (famille des Anatidae, tribu des Mergini), de taille moyenne (mâle 1278 g, femelle 818 g) (Eadie *et al.* 2000), associé aux milieux côtiers salins en période hivernale. Cette espèce se divise en trois populations distinctes, la première, d'environ 2000 individus, est résidente des côtes de l'Islande. La population de l'ouest de l'Amérique du Nord, est la plus importante avec un estimé de population d'environ 200 000-250 000 individus (Eadie *et al.* 2000), dont plus de 90% nichant et hivernant au Canada, en majorité (95%) à l'ouest des Rocheuses (Robert *et al.* 2000). La population de l'Est est quant à elle beaucoup moins nombreuse, avec environ 4500 - 6000 oiseaux, dont plus de 85% hivernant le long de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (Robert *et al.* 2000, Robert et Savard 2006). Cette population comportant un faible nombre d'individus est relativement mal connue et est particulièrement vulnérable à de nombreuses menaces, ce qui lui a valu l'attribution en 2000 d'un statut préoccupant par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC) (Savard et Dupuis 1999, Robert *et al.* 2000).

L'une des principales menaces au bien-être de cette population provient des risques de déversements pétroliers dans la voie fluviale du Saint-Laurent, particulièrement en hiver, alors que la majorité de la population est regroupée sur seulement quelques sites. On estime qu'entre 1000 et 4000 oiseaux de différentes espèces sont décédés suite au déversement de 49 tonnes de pétrole du minéralier Gordon C. Leitch à Havre-Saint-Pierre en 1999 (Lehoux et Bordage 1999, Roberge et Chapdelaine 2000). Un déversement minime tel que ce dernier pourrait avoir des impacts majeurs sur la population de l'Est de Garrots d'Islande s'il venait à survenir sur l'un de ses principaux sites d'hivernage, soit dans les secteurs de Baie-des-Rochers, de la Batture aux Alouettes ou encore de la Baie-des-Anglais (Baie-Comeau) (Robert *et al.* 2000). Ce dernier site est d'ailleurs reconnu historiquement comme un important secteur d'accidents et de pollution maritime (Robert *et al.* 2000).

L'exploitation forestière constitue également une menace pour cette population puisqu'elle contribue à la destruction de son habitat de reproduction, le Garrot d'Islande nichant dans des cavités d'arbres d'une taille recherchée par l'industrie forestière. Par ailleurs, l'ensemencement des lacs avec l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), un compétiteur du garrot au niveau de l'alimentation en période de reproduction, est responsable de la dégradation des sites de nidification et d'élevage des canetons. Enfin, le prélèvement d'individus par la chasse (100 à 400 garrots par année), bien que faible, est non négligeable pour cette population (Robert *et al.* 2000).

Les informations récoltées jusqu'à présent sur cette population semblent indiquer des différences quant aux habitats fréquentés de même qu'au niveau du régime alimentaire entre les deux populations de l'Amérique du Nord (Eadie *et al.* 2000). Étant donné un manque de connaissance marqué de la population de l'Est, particulièrement en hiver, et de son comportement grégaire la rendant susceptible aux catastrophes environnementales, l'acquisition d'information s'impose afin d'être en mesure de protéger ou restituer les habitats de cette espèce si une catastrophe environnementale devait survenir. Le but de cette étude consiste donc à mieux comprendre l'écologie alimentaire de cette espèce et d'identifier les contraintes et les stratégies comportementales qu'elle emploie afin d'assurer sa survie.

Stratégies d'alimentation chez les Mergini

Les études portant sur les stratégies comportementales hivernales des canards marins, les Mergini, sont encore restreintes, mais un certain nombre de facteurs d'influence du comportement ont pu être démontrés.

L'alimentation chez les oiseaux plongeurs est constituée de cycles de plongée en série, chaque cycle étant composé d'une période de submersion (plongée), qui correspond à une période d'alimentation, et d'une période relativement courte à la surface (pause), qui permet à un individu de récupérer de la plongée précédente et de se préparer à la suivante (Ydenberg 1988, Beauchamp *et al.* 1992, Guillemette 1992). Les cycles de plongée exécutés en série constituent

une séance d'alimentation, et sont ensuite suivis par une période de temps au cours de laquelle aucune activité d'alimentation n'est observée, la séance de repos. Cette dernière permet la digestion et l'absorption d'énergie avant de pouvoir s'alimenter à nouveau (Guillemette 1992). Enfin, un cycle alimentaire se définit comme une séance d'alimentation suivie d'une séance de repos.

La durée du jour est le facteur environnemental le plus souvent évoqué pour expliquer les comportements d'alimentation observés chez des Mergini en saison hivernale (Guillemette 1998, Fisher et Griffin 2000, Systad *et al.* 2000, Systad et Bustnes 2001). Ceux-ci étant généralement considérés diurnes (McNeil *et al.* 1992), ils sont soumis à des contraintes de temps pour l'acquisition de leurs ressources énergétiques. La stratégie alimentaire la plus fréquemment rapportée consiste en un accroissement des activités d'alimentation en hiver. Deux principales stratégies peuvent être employées afin de maximiser la longueur de la période d'alimentation chez les oiseaux plongeurs. La première consiste en l'augmentation du rythme d'alimentation (accroissement relatif de la durée des plongées, par rapport à celle des pauses à la surface), qui se traduit par un accroissement de l'efficacité de plongée. Par ailleurs, la longueur même des séances d'alimentation par rapport à celles de repos à l'intérieur d'un cycle d'alimentation peut être augmentée, de sorte à accroître la proportion de temps passé en alimentation au cours d'une journée (Guillemette 1998). Ainsi, Fischer et Griffin (2000) ont calculé que les femelles Arlequins plongeurs (*Histrionicus histrionicus*) passent 82% de leur temps en alimentation de la fin décembre au début février et 74% entre février et mars, tandis que les Eiders à duvet (*Somateria mollissima*) allouent 56% de leur temps à l'alimentation au milieu de l'hiver (décembre-janvier), pour seulement 33% au

printemps (mars-avril) (Guillemette 1998). Il existe également des différences notables de temps passé en alimentation liées à la taille des individus, entre les espèces et même à l'intérieur de celles-ci. Ainsi, il a été observé que les Petits garrots (*Bucephala albeola*) et l'Harelde kakawi (*Clangula hyemalis*) passent davantage de temps à s'alimenter que d'autres espèces de plus grande taille tels que l'Eider à duvet et la Macreuse à bec jaune (*Melanitta nigra*) (Nilsson 1970, Goudie et Ankney 1986, Owen 1990), alors que les femelles (de plus faible taille) Garrots à œil d'or (*Bucephala clangula*) et Arlequin plongeur passent une plus forte proportion de leur temps à s'alimenter que leurs congénères mâles durant les mois les plus froids (Nilsson 1970, Bergan *et al.* 1989, Fischer et Griffin 2000).

Des comportements d'alimentation nocturnes ont également été observés à l'intérieur de certaines populations de Mergini, alors qu'ils sont absents dans d'autres régions de l'aire de répartition. Ainsi, les Eiders de Steller (*Polysticta stelleri*), les Eiders à duvet, les Garrots à œil d'or et les Petits garrots sont connus pour présenter des comportements d'alimentation nocturne, du moins chez certaines populations (Bergan *et al.* 1989, Systad et Bustnes 2001, Benoît Bruneau données non publiées), alors que de tels comportements sont jusqu'à présent considérés rares ou absents chez d'autres espèces ou populations (Nilsson 1970, Sayler et Afton 1981, Guillemette 1998, Rizzolo *et al.* 2005). Il est encore inconnu si les comportements d'alimentation nocturne jusqu'à présent observés sont des événements exceptionnels causés par des conditions particulièrement difficiles ou encore si, plus fréquentes que plusieurs semblent croire, les activités nocturnes de ces oiseaux ont simplement été négligées en raison de difficultés techniques et logistiques (Paulus 1988, Jorde et Owen 1988).

Enfin, le Garrot d'Islande, se situant au niveau de la moyenne de l'intervalle de masse affiché chez les Mergini, devrait présenter un ensemble de stratégies d'alimentation en saison hivernale afin d'être en mesure de compléter son budget énergétique. Mes objectifs sont de déterminer quels sont les facteurs qui influenceront le temps passé à s'alimenter au courant d'une journée et de définir les stratégies comportementales adoptées par le Garrot d'Islande afin d'augmenter la proportion de temps passé en alimentation. J'émetts l'hypothèse que les garrots seront contraints par le temps disponible pour s'alimenter et augmenteront leur intensité d'alimentation lors des plus faibles durées du jour de l'hiver. Lors de ces périodes, ils pourraient également étendre leur recherche alimentaire à l'aube et au crépuscule, et pourraient peut-être aussi présenter des indices de présence d'alimentation nocturne tel qu'observés chez d'autres espèces. Il serait également concevable que le dimorphisme sexuel présent chez cette espèce puisse se répercuter sur les besoins métaboliques en raison du taux métabolique spécifique plus élevé chez les individus de plus petite taille ; les femelles passeraient ainsi plus de temps en alimentation que leurs congénères mâles. Enfin, afin d'accroître leur intensité d'alimentation, les garrots modifieraient leur comportement de plongée, soit en augmentant le temps de plongée, en diminuant celui de pause à la surface, en augmentant le temps passé au fond à s'alimenter et en accroissant l'efficacité de plongée (relation entre le temps en plongée et celui en pause).

Analyse des stratégies comportementales

La présente étude devrait fournir des éléments essentiels à la compréhension des stratégies comportementales d'alimentation des Garrots d'Islande hivernant dans l'estuaire du Saint-Laurent, par l'analyse de leur budget de temps et des principaux facteurs influençant le comportement de plongée.

Deux méthodes sont régulièrement employées pour l'évaluation des budgets de temps, soit l'échantillonnage par focales et l'échantillonnage par balayages instantanés. L'échantillonnage par focale consiste en le suivi et l'enregistrement de tous les comportements et actions d'un individu sur une période de temps prédéterminée ou tant que l'animal est visible. L'échantillonnage par focale présente l'avantage de pouvoir quantifier la proportion de temps alloué à chacune des activités d'un animal, de même qu'observer des comportements peu fréquents qui ne pourraient être notés sans un suivi prolongé d'un individu. L'échantillonnage par balayages instantanés permet quant à lui d'enregistrer à des intervalles prédéterminés le comportement immédiat de chacun des individus se trouvant à l'intérieur d'un groupe (Altmann 1974). Cette dernière méthode, rapide et aisée, a été préférée dans certaines études des comportements d'alimentation chez des oiseaux plongeurs (Systad *et al.* 2000, Systad et Bustnes 2001) en raison de la difficulté de suivre des individus lors des plongées. L'échantillonnage par balayages instantanés permet d'évaluer l'intensité de quête alimentaire des individus d'une bande en fonction des individus à la surface, ceux manquants à l'appel étant en plongée au moment du balayage. Malgré sa facilité d'exécution dans certaines régions, cette méthode s'est montrée ici inefficace pour l'étude des comportements d'alimentations des Garrots d'Islande dans l'estuaire ; en effet,

cette région est soumise à d'importants épisodes de glace en saison hivernale qui obstruent souvent la vue de tous les oiseaux d'une bande à la surface. Par ailleurs, les déplacements constants des garrots, font en sorte de modifier perpétuellement la taille des bandes, empêchant le calcul du nombre d'oiseaux en plongée. Pour ces raisons, et malgré la difficulté du suivi de garrots actifs plongeant constamment, l'échantillonnage par focales fut privilégié pour cette étude.

La présente étude représente l'une des premières tentatives de suivi et d'étude du comportement du Garrot d'Islande en saison hivernale sur la côte est de l'Amérique du Nord. Elle s'inscrit dans un projet de recherche sur l'écologie hivernale de cette population.

Références

- Altmann. J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Beauchamp, G., Guillemette, G., et Ydenberg, R. 1992. Prey selection while diving by Common Eiders, *Somateria mollissima*. *Animal Behaviour* **44**: 417-426.
- Bednekoff, P. A., et Houston, A. I. 1994. Avian daily foraging patterns: effects of digestive constraints and variability. *Evolutionary Ecology* **8**: 36-52.
- Bergan, J. F., Smith, L. M., et Mayer, J. J. 1989. Time-activity budgets of diving ducks wintering in South Carolina. *Journal of Wildlife Management* **53**: 769-776.
- Broggi, J., Koivula, K., Lahti, K., et Orell, M. 2003. Seasonality in daily mass variation in a hoarding boreal passerine. *Oecologia* **137**: 627-633.
- Calder, W. A. 1974. The consequences of body size for avian energetics. Pages 86-151 in Paynter, R. A. (ed) *Avian energetics*. Nuttall Ornithological Club 15. Cambridge, MA. USA.
- Campbell, L. H. 1978. Diurnal and tidal behaviour patterns of eiders wintering at Leith. *Wildfowl* **29**: 147-152.
- Cope, D. R. 2003. Variation in daily and seasonal foraging routines of non-breeding Barnacle Geese (*Branta leucopsis*) : working harder does not overcome environmental constraints. *Journal of Zoology London* **260**: 65-71.
- Eadie, J. M., Savard, J.-P. L., et Mallory, M. L. 2000. Barrow's Goldeneye. *The Birds of North America* **548**: 1-32.
- Fisher, J. B., et Griffin, C. R. 2000. Feeding behavior and food habits of wintering Harlequin ducks at Shemya Island, Alaska. *Wilson Bulletin* **112**: 318-325.

- Gauthier, G., Bédard, Y., et Bédard, J. 1988. Habitat use and activity budgets of greater snow geese in spring. *Journal of Wildlife Management* **52**: 191-201.
- Goudie, R. I., et Ankney, C. D. 1986. Body size, activity budgets, and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology* **67**: 1475-1482.
- Goudie, R. I., et Piatt, J. F. 1990. Body size and foraging behaviour in birds. Pages 811-816 in *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*.
- Guillemette, M. 1998. The effect of time and digestion constraints in Common Eiders while feeding and diving over Blue Mussel beds. *Functional Ecology* **12**: 123-131.
- Guillemette, M., Ydenberg, R. C., et Himmelman, J. H. 1992. The role of energy intake in prey and habitat selection of Common Eiders *Somateria mollissima* in winter: a risk-sensitive interpretation. *Journal of Animal Ecology* **61**: 599-610.
- Jorde, D. G., et Owen, R. B. Jr. 1988. The need for nocturnal activity and energy budgets of waterfowl. in M. Weller, editor. *Waterfowl in winter*. University of Minnesota Press. Minneapolis.
- Kaseloo, P. A. et Lovvorn, J. R. 2005. Effects of surface activity patterns and dive depth on thermal substitution in fasted and fed Lesser Scaup (*Aythya affinis*) ducks. *Canadian Journal of Zoology* **83**: 301-311.
- Lehoux, D. et Bordage, D. 1999. Bilan du déversement survenu à Havre-Saint-Pierre. (Préliminaire). Service canadien de la faune. Région du Québec.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* **67**: 377-385.
- McNeil, R., Drapeau, P., et Goss-Custard, D. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Review* **67**: 381-419.

- Nilsson, L. 1970. Food-seeking activity of south Swedish diving ducks in the non-breeding season. *Oikos* **21**: 145-154.
- Olsson, O., Wiktander, U., et Nilsson, S. G. 2000. Daily foraging routines and feeding effort of a small bird feeding on a predictable resource. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 1457-1461.
- Owen, M. 1990. Nocturnal feeding in waterfowl. Pages 1105-1112 in *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*.
- Paulus, S. L. 1988. Time-activity budgets of nonbreeding anatidae: A review. in M. W. Weller. editor. *Waterfowl in winter*. University of Minnesota Press. Minneapolis.
- Raveling, D. G. 1990. Coping with winter: behavioral strategies of waterfowl. in F. G. Whoriskey. Titman. R. D.. and Brown. D. T.. editor. *Behavioral strategies for coping with winter*. SQEBC Special Publication 1. Société québécoise pour l'étude biologique du comportement. Montréal. QC.
- Raveling, D. G., Crews, W. E., et Klimstra, W. D. 1972. Activity patterns of Canada geese during winter. *Wilson Bulletin* **84**: 278-295.
- Rizzolo, D. J., Esler, D., Roby, D. D., et Jarvis, R. L. 2005. Do wintering harlequin ducks forage nocturnally at high latitudes? *The Condor* **107**: 173-177.
- Roberge, B. et Chapdelaine, G. 2000. Suivi des impacts du déversement de pétrole du Gordon C. Leitch sur les populations d'oiseaux nicheurs de la Réserve de parc national de l'Archipel-de-Mingan (QC), Canada. Série de rapports techniques no 359, Service canadien de la faune, région du Québec, Environnement Canada, Sainte-Foy, xi + 21 pp.

- Robert, M., Benoit, R., et Savard, J.-P. 2000. COSEWIC status report on the eastern population of the Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. ON.
- Robert, M., et Savard, J.-P. L. 2006. The St. Lawrence Estuary and Gulf: A stronghold for Barrow's Goldeneyes wintering in eastern North America. *Waterbirds* **29**: 437-450.
- Savard, J.-P. L., et Dupuis, P. 1999. A case for concern : the eastern population of Barrow's Goldeneye. *Dans Goudie, R. I., Petersen, M. R., et Robertson, G. J. (eds) Behaviour and ecology of seaducks. Occasional paper no 100. Canadian Wildlife Service. Ottawa.*
- Sayler, R. D., et Afton, A. D. 1981. Ecological aspects of Common Goldeneyes *Bucephala clangula* wintering on the upper Mississippi River. *Ornis Scandinavica* **12**: 99-108.
- Systad, G. H., et Bustnes, J. O. 2001. Coping with darkness and low temperatures: foraging strategies in Steller's eiders. *Polysticta stelleri*. wintering at high latitudes. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 402-406.
- Systad, G. H., Bustnes, O. J., et Erikstad, K. E. 2000. Behavioral responses to decreasing day length in wintering sea ducks. *The Auk* **117**: 33.
- Ydenberg, R. C. 1988. Foraging by diving birds. Pages 1832-1842 *dans Ouellet, H. (ed). Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici Vol 2. University of Ottawa Press. Ottawa.*
- Webster, M. D. 1989. Overnight mass loss by wintering verdins. *The Condor* **91**: 983-985.

CHAPITRE II

EFFECT OF ABIOTIC FACTORS AND FORAGING HABITAT ON THE FEEDING BEHAVIOR OF BARROW'S GOLDENEYES IN WINTER

Abstract

Many unknowns remain regarding the feeding behavior of diving birds in winter and how it is influenced by environmental factors. I studied the effect of day length, air temperature (mean temperature), time of day (morning, midday, afternoon), tide, sex, and habitat type (hard-bottom or soft-bottom habitat) on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) wintering in the St. Lawrence Estuary in Québec. Relative and absolute time spent feeding were recorded through focal sampling of individual birds. Hard-bottom and soft-bottom habitats were described in terms of prey occurrence and density, and their utilization quantified over the course of winter using laser binoculars. Time of day, tide, depth and sex had no influence on Goldeneyes proportion of time spent feeding. Day length proved to be the main factor influencing the proportion of time spent feeding in both study sites with 75.7 % in December-January when it is shortest and 58.7 % in mid-March-April. It appears that birds increased their proportion of time spent feeding through shorter resting bouts, as dive efficiency (the relative importance of dive duration in a dive cycle) did not increase significantly during short day lengths. The proportion of birds located in hard-bottom habitat was high (77.9%), which was associated with a high percentage of time spent feeding (71.5%) compared to soft-bottom habitat (22.1% and 59.1% respectively). This study suggests that the high proportion of time spent feeding

during short days and the use of high prey density habitat constitute the species' main behavioral strategies for coping with winter conditions.

Introduction

Birds wintering in northern latitudes are subjected to harsh conditions: cold air temperatures generate high thermoregulatory costs, short days limit time available for foraging, and ice and snow obstruct access to foraging grounds. Water temperature is also known to have an important effect on thermoregulatory costs for diving birds, more so than air temperature, due to the higher thermal conductivity of water (Jenssen *et al.* 1989). The decrease in day length is usually considered one of the main constraints for diurnal species which have to accumulate the necessary reserves for the night fast (Hafton 1989, Webster 1989, Guillemette 1998, Systad *et al.* 2000, Gosler 2002). Predation risk and food availability also influence bird feeding activity (Lima 1986, Olsson *et al.* 2000). Under such constraints and costs, birds must find a way to balance their energy intakes and expenditures, through behavioral strategies.

Studies have shown that sea ducks compensate for the effect of shortening day lengths and cold temperatures by increasing the proportion of time they spend feeding during the day; Common Eiders (*Somateria mollissima*) have shown higher proportions of time spent feeding during the short days and cold weather of early winter (56%) compared to the more favorable conditions of late winter and spring (33%) (Guillemette 1998). The same pattern was described by Fisher and Griffin (2000) for female Harlequins (*Histrionicus histrionicus*), with 82% of their time spent feeding in early winter, compared to 74% in mid-winter. Higher proportions

of time spent feeding have also been reported for the smaller Mergini species (sea ducks), as they present higher specific metabolic costs and heat loss due to higher surface/volume ratios and limited fast tolerance (Bergan *et al.* 1989, Goudie and Piatt 1990, Raveling 1990, Fischer and Griffin 2000). Water depth has also been shown to influence diving behavior in Common Eiders (Guillemette *et al.* 2004) while other anseriforme species are affected by tide height and phase (Campbell 1978, Fisher and Griffin 2000). Finally, habitat influences prey species and abundance which in turns affect feeding behavior (Gauthier *et al.* 1988, Guillemette *et al.* 1993).

Foraging behavior in diving birds, as described by Guillemette (1992), consists in series of dives, where a dive cycle corresponds to a period of submerged feeding followed by a short pause on the surface, before the following dive. Series of dive cycles make up feeding bouts, regularly interrupted by resting bouts during which birds attend to other activities such as social and maintenance activities. A feeding bout followed by a resting bout constitute a foraging cycle. An increase in the proportion of time spent feeding by diving birds can be accomplished in one of two ways. First, they can reduce the proportion of resting bouts inside foraging cycles, through fewer or shorter maintenance and social activities and/or by increasing the duration of feeding bouts. Second, they can increase the relative importance of time being submerged within a dive cycle (Guillemette 1998).

Other behavioral strategies for coping with shorter day lengths include extending feeding activity to twilight periods, by early arrival or late departure from foraging grounds (Raveling *et al.* 1972, Systad *et al.* 2000) or by feeding at

night. Some Mergini, which are usually considered diurnal species, have shown night feeding behavior (Bergan *et al.* 1989, Systad and Bustnes 2001, Bruneau unpublished data) while such behavior is rare or absent in other populations (Sayler and Afton 1981, Systad *et al.* 2000, Lewis *et al.* 2005, Rizzolo *et al.* 2005).

The eastern population of Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*), a sea duck species from Mergini tribe, winters on the east coast of North America, mainly in the St. Lawrence Estuary and Gulf, Québec, Canada (Robert *et al.* 2000). The area can go through daily minima of -20°C from December to February, winds causing additional chill factor, short day lengths (8 hours a day), and an important regime of pack and drift ice. No evidence of nocturnal foraging has yet been recorded for this species; day length could therefore limit time available for feeding during winter.

The objective of this study is to analyze the effects of environmental factors such as day length, temperature, time of day, and tide (mainly through water depth) on the foraging time of a diving bird species, the Barrow's Goldeneye, and to determine which behavioral strategies are used to cope with winter conditions. I hypothesize that short day lengths and cold air temperatures will induce higher proportions of time spent feeding for Goldeneyes. Also, due to their smaller size and possibly higher specific metabolic rate, female Goldeneyes might present higher feeding rates than males, as observed in Harlequins. I will also analyze Goldeneyes habitat use patterns over the course of winter. Finally, I will examine diving behavior and I predict increased diving efficiency through shorter pauses or longer dives as the means to increase the proportion of time spent feeding.

Methods

Study area

Activities of Barrow's Goldeneyes were investigated at two major wintering sites along the St. Lawrence Estuary: Saint-Irénée (StIr; 47°34' N; 70°12' W) and Baie-des-Rochers (BdR; 47°50' N; 69°51' W) in Charlevoix region, Québec, distant of about 50 km from each other. They represent typical wintering habitat of Barrow's Goldeneyes in the St. Lawrence Estuary: shallow foreshore flats with areas of bare soft substrate (sand-clay mix) with limestone ridges or boulders covered by fucaceae communities. Both sites are partially covered by land-fast ice in midwinter and subjected to periodical drift ice phenomenon. Baie-des-Rochers is a large bay (2.4 km^2) used by great numbers of Goldeneyes, between a few hundred and a thousand (mean = 340 birds), while St-Irénée is much more exposed and home to a few dozens to about 300 birds (mean = 40 birds) (Robert *et al.* 2006, person. observ.). Most birds arrive on wintering grounds in late November and leave in late April and can be seen all winter long except for some periods in midwinter when ice covers the whole area.

Time budgets

Behavioral observations of wintering Barrow's Goldeneyes took place over two winters (2004-2005, 2005-2006) from December to April, every second week, through focal sampling of individual birds. Individuals were randomly chosen by selection of the specimen closest to the center of the objective after a movement of the spotting scope (Altmann 1974; Bergan *et al.* 1989). Date, time, sex and age

(adult, immature) were noted. Goldeneyes were also located using Leica laser binoculars, which provide distance and azimuth readings (Kolbeinsson 2003), and positioned on a georeferenced map (digital orthophoto scale 1:40 000; ArcMap 9.0). Time budgets were performed from dawn to dusk as Barrow's Goldeneyes are usually considered a diurnal species (Eadie et al. 2000) and have not shown any sign of nocturnal foraging behavior in the study sites. They were often few in numbers or absent before dawn, spent little time feeding late at day and were seen leaving the study site swimming or flying before dusk. Such behavior corresponds to that described by Saylor and Afton (1981) in the Mississippi river where Common Goldeneyes roosted in rafts.

I recorded fourteen behaviors combined into five categories: *feeding* (diving, pausing), *locomotion* (swimming, flying), *maintenance* (preening, scratching, stretching, bathing), *social* (courtship, mating position (female), mating, and aggression), and *resting* (loafing, sleeping) (Bergan et al. 1989; Adams et al. 2000). It should be noted that all behaviors could include some swimming, whether to follow a moving flock or stay stationary in the current. Focals were performed until the bird was lost or the time limit was reached: 60 minutes time-limit the first year, 10 minutes time-limit the second year, as it was determined that 10 minutes focals were enough to capture feeding behavior, resting bouts being usually shorter than 10 minutes.

Feeding activity measurement

As focal birds were often lost before the time limit was reached, I quantified feeding activity using a binary index (presence=1, absence=0). In order to attribute the correct score, it was necessary to discriminate between pause and resting, as pauses are part of a feeding bout. Frequency distributions of pause durations showed that 99% of pauses, for both sites, lasted less than 60 seconds, so longer periods of inactivity would most likely indicate resting bouts. Feeding activity scores were therefore based on the first minute of observation. To verify the validity of this method, I also calculated the proportion of time spent diving and the proportion of time spent feeding (which includes the pause between dives) on 3 minute intervals. The presence-absence index provided highly similar results to that of the traditional method for calculating the proportion of time spent feeding (paired t-test, $t=0.907$, $df=326$, $p=0.365$; proportion of time spent feeding with the binary index = $54.4\% \pm 49.9$ (SD), with the traditional method = $53.3\% \pm 45.4$), and will therefore be regarded as such in this paper, for a sample size of 566 focal-birds in Saint-Irénée and 460 birds in Baie-des-Rochers. The absolute time spent feeding, which corresponds to the actual numbers of minutes spent feeding in a day, was also calculated by multiplying the relative proportion of time spent feeding by the day's number of minutes available for foraging.

Habitat and prey density

Both sites were divided into two habitat types which were defined through photointerpretation and field validation. The soft-bottom habitat was characterized by a low percentage cover (<30%) of macrophytes (*Fucus* spp. and *Ascophyllum nodosum*) and the presence of polychaetes (*Nereis virens*) and clams (*Macoma balthica*, *Mya arenaria*). The hard-bottom habitat was composed of a high percentage of macrophytes cover (over 30%) and the occurrence of gastropods (*Littorina* spp.) and small crustaceans (mostly *Gammarus oceanicus*). As much as 74% out of 566 Goldeneyes were positioned and associated with one or another habitat in Saint-Irénée and 71% out of 460 birds in Baie-des-Rochers. Habitats were sampled using random 25 cm x 25 cm quadrats at both sites in summer 2005. Algae fronds were cut and removed of invertebrate species, which were numbered and weighted. However, only prey density of the two most consumed invertebrate species, *G. oceanicus* and *Littorina* spp. (Bourget *et al.* 2007), from hard-bottom habitat, was analyzed.

Analysis

Factors influencing time spent feeding

Preliminary analyses showed strong differences in the proportion of time spent feeding between Saint-Irénée and Baie-des-Rochers sites. They were therefore analyzed independently throughout this study. Various factors were considered for analysis: day length, time of day, air temperature (mean temperature), tide, habitat type, water depth, and sex. Only data from adult birds

was used. Water temperature varied little throughout winter (around -1 °C) and was not considered (St. Lawrence Observatory, Fisheries and Oceans Canada). Day length over the course of winter was calculated using Sun Times 5.0 software and divided into three winter periods: early winter (December-January) with the shortest day length, mid-winter (February-mid-March) and spring (mid-March-April), with longer day lengths. Days were divided into three segments: morning (dawn-1000 hr), midday (1000-1400 hr) and afternoon (1400hr-dusk). Air temperatures were obtained from the Environment Canada weather database and predicted tide level, at the moment of each focal observation, from the Canadian Hydrographic Service. Habitat type was determined based on the bird's location (using Leica laser binoculars) while water depth was calculated using tide level and mean bathymetry data at that location (Canadian Hydrographic Service, Fisheries and Oceans Canada).

I created candidate models containing one or multiple explanatory variables among those described. I performed logistic regressions to examine the influence of these factors on the proportion of time spent feeding by Goldeneyes and general linear mixed model (GLMM) regressions with Poisson distributions to test the factors' influence on the absolute time spent feeding, using the GLIMMIX procedure of SAS 9.1. Akaike's Information Criteria (AIC) were used to determine the best suited models to explain the occurrence of feeding activity, for both sites independently. Models were ranked according to their ΔAIC, which measures the distance between a candidate model and the best ranking model (Burnham and Anderson 2002); models with $\Delta AIC \leq 2$ were deemed having the most empirical

support. Akaike weights (w_i) were calculated to determine the relative likelihood of the models (Burnham and Anderson 2002).

Habitat use and prey density

Barrow's Goldeneyes' habitat use was assessed from total counts in each habitat type. The influence of site and season on habitat use was determined through *khi* square tests. Sites were tested independently. In Saint-Irénée, habitat use in early winter, midwinter, and spring were compared, while only early winter and spring data were used in Baie-des-Rochers, as it was impossible for Goldeneyes to use soft-bottom habitats in midwinter, due to complete coverage by land-fast ice.

Diving behavior

Diving parameters factors provide explanation on the method used by Goldeneyes to modify or adapt feeding behavior. Logistic regressions and AIC pinpointed to two explanatory models for Goldeneyes feeding behavior, with day length and habitat type as primary factors. Their influence on diving parameters (dive duration, pause duration, dive efficiency and bottom time) was tested using 3-way crossed analyses of variance, with factors of site (Saint-Irénée, Baie-des-Rochers), day length (early winter, spring), and habitat type (hard-bottom habitat, soft-bottom habitat). Midwinter data was excluded from analyses due to the ice cover of the soft-bottom habitats in Baie-des-Rochers. Dive efficiency corresponds to the relative duration of a dive within a diving cycle. Bottom time was calculated

using dive duration and water depth for each located bird. It was obtained by subtracting descent and ascent durations from dive duration, using the 1 m.s^{-1} travelling speed measured for Common Eiders (Guillemette unpublished data).

Results

Factors influencing the proportion of time spent feeding

The proportion of time spent feeding was high in both sites with a mean of $69,2\% \pm 46,2$ (SD), being significantly higher in Saint-Irénée ($74,6\% \pm 43,6$) than in Baie-des-Rochers ($62,6\% \pm 48,4$) (GLIMMIX logistic regression, $p < 0,001$). The logistic regressions, followed by AIC indices showed that day length and habitat type were the environmental factors best explaining the proportion of time spent feeding in both sites (Table 1). For Saint-Irénée, the best model proved to be the one with day length and habitat type in interaction ($w_i = 0,75$). Similar results in terms of factors of influence were found for Baie-des-Rochers, as the day length - habitat interaction plus air temperature proved to be the most parsimonious model explaining the proportion of time spent feeding ($w_i = 0,91$). Models incorporating factors of water depth, tide, sex or time of day showed low AIC weights ($w_i \leq 0,01$) and their influence on time spent feeding can be considered negligible.

Table 1. Logistic regression models of abiotic and foraging habitat factors influencing the proportion of time spent feeding in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR). Number of parameters (k) (+1k for the intercept), differences in AIC estimates (ΔAIC) and Akaike weight (w_i) of each model are included. Only models with AIC weight $\geq 0,01$ and null model are presented.

Site	Model	k	ΔAIC	w_i
StIr	day length*habitat	7	0	0,75
	day length*habitat + T°	8	0,94	0,25
	null	1	207,60	0,00
BdR	day length*habitat + T°	8	0	0,91
	day length + habitat + T°	8	2,55	0,05
	day length*habitat	7	3,55	0,02
	day length + habitat + depth + day period + T°	12	3,83	0,01
	day length + habitat + T° + depth	9	3,96	0,01
	null	1	181,53	0,00

Effects of day length and habitat type

The proportion of time spent feeding was highest, in both sites, in early winter ($75,7\% \pm 43,0$ (SD)), and decreased in mid-winter ($72,0\% \pm 45,0$) and mostly in spring ($58,7\% \pm 49,3$) (Table 2). Inspection of the logistic regressions parameter estimates showed that the early winter and spring proportions of time spent feeding were significantly different in both Saint-Irénée ($p=0,001$) and Baie-des-Rochers ($p<0,001$) (Tables 3 and 4).

A relation between the proportion of time spent feeding and habitat type was also observed in Saint-Irénée, being lower in soft-bottom ($53,2\% \pm 50,3$ (SD)) than in hard-bottom habitat ($79,1\% \pm 40,7$) ($p<0,001$) (Tables 3 and 5). This difference was however not observed in Baie-des-Rochers ($p=0,6586$). Air temperature had a negative effect on the proportion of time spent feeding of

Barrow's Goldeneyes in Baie-des-Rochers, Goldeneyes feeding more on cold days ($p=0,020$) (Table 4).

There was also a strong interaction between day length and habitat as seen by the changes in the proportion of time spent feeding within the two habitat types over the course of winter (Fig. 1 and 2). Parameter estimates indicated that Goldeneyes displayed higher proportions of time spent feeding in hard-bottom habitats in early winter than in spring, in both sites (BdR $p=0,006$; StIr $p<0,001$) (Tables 3 and 4). No such difference in the proportion of time spent feeding in soft-bottom habitats could however be found between winter periods at either site (BdR $p=0,687$; StIr $p=0,971$). As for the effect of season, parameter estimates showed similar proportions of time spent feeding in hard-bottom and soft-bottom habitat types in early winter, in both sites (BdR $p=0,604$; StIr $p=0,144$), while Goldeneyes exhibited higher proportions of time spent feeding in soft-bottom habitats than in hard-bottom ones in Baie-des-Rochers in spring ($p=0,024$). This difference between habitats was not observed in Saint-Irénée ($p=0,970$).

Table 2. Proportion of time spent feeding (%) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes during three winter periods divided in relation to day length in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).

		Early winter	Midwinter	Spring
StIr	Mean	$83,1 \pm 37,6$	$74,1 \pm 43,9$	$67,3 \pm 47,1$
	N	154	247	165
BdR	Mean	$71,3 \pm 45,3$	$56,3 \pm 50,4$	$50,3 \pm 50,2$
	N	261	32	167
Mean	Mean	$75,7 \pm 43,0$	$72,0 \pm 45,0$	$58,7 \pm 49,3$
	N	415	279	332

Table 3. Parameter estimates from the best logistic regression model, evaluating the effects of day length and habitat type factors (HB=hard-bottom; SB=soft-bottom) on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes in Saint-Irénée (StIr). Differences between parameters of a same effect are compared to the last one (estimate=0). Significant differences are shown in bold.

Effect	Day length	Habitat	Estimate	Standard error	DF	Pr > t
Intercept			1,6390	0,2444	410	<0,001
Day length	Midwinter		-0,1810	0,3050	410	0,553
	Spring		-1,5818	0,4172	410	<0,001
	Early winter		0	-	-	-
Habitat		SB	-1,1282	0,7701	410	0,144
		HB	0	-	-	-
Day length * habitat	Midwinter	SB	-1,8061	0,3790	410	<0,001
		HB	-0,1810	0,3050	410	0,553
	Spring	SB	11,9271	360,38	410	0,974
		HB	-1,5818	0,4172	410	<0,001
	Early winter	SB	-1,1282	0,7701	410	0,144
		HB	0	-	-	-

Table 4. Parameter estimates from the best logistic regression model, evaluating the effects of day length, habitat type and air temperature factors (HB=hard-bottom; SB=soft-bottom) on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes in Baie-des-Rochers (BdR). Differences between parameters of a same effect are compared to the last one (estimate=0). Significant differences are shown in bold.

Effect	Day length	Habitat	Estimate	Standard error	DF	Pr > t
Intercept			0,3520	0,2748	290	0,201
Day length	Spring		-0,9578	0,3475	290	0,006
	Early winter		0	-	-	-
		SB	-0,1706	0,3286	290	0,604
Day length * habitat		HB	0	-	-	-
	Spring	SB	0,009113	0,4195	290	0,983
		HB	-0,9578	0,3475	290	0,006
	Early winter	SB	-0,1706	0,3286	290	0,604
		HB	0	-	-	-
	Temperature		-0,04475	0,01904	290	0,020

Table 5. Proportion of time spent feeding (%) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in two habitat types: soft-bottom habitat and hard-bottom habitat, in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR).

		Soft-bottom	Hard-bottom
StIr	Mean	53,2 \pm 50,3	79,1 \pm 40,7
	N	62	354
BdR	Mean	62,7 \pm 48,6	59,6 \pm 49,2
	N	102	225
Mean	Mean	59,1 \pm 49,3	71,5 \pm 45,2
	N	164	579

Absolute time spent feeding

The absolute time spent feeding corresponds to the estimated number of minutes spent feeding by an individual bird on a 24 hours basis. None of the regression models tested could significantly describe an effect of abiotic factors on the absolute time spent feeding. There however seemed to be a tendency, although not significant, towards higher absolute time spent feeding in spring in both sites (Fig. 3 and 4).

Habitat use and prey density

Barrow's Goldeneyes used hard-bottom habitat intensively all over winter, in both study sites (77,9%) (Fig. 5), being however higher in Saint-Irénée (85% of Goldeneyes located in hard-bottom habitat) than in Baie-des-Rochers (69% of birds in hard-bottom habitat) (χ^2 square, $p < 0,01$). Significant differences were detected between early and midwinter in Saint-Irénée ($p < 0,01$) and between midwinter and the other two day length periods in Baie-des-Rochers ($p < 0,01$).

Strong significant differences in prey density were observed between hard-bottom habitats of Saint-Irénée and Baie-des-Rochers, the latter harboring greater numbers (One-way ANOVA, F-ratio=27,939, p<0,001) and mass (F-ratio=86,744, p<0,001) of both *Littorina spp.* and *G. oceanicus* (Table 6).

Table 6. Number and mass of *Littorina spp.* and *Gamarus oceanicus* per square meter, in hard bottom habitats in Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR), sampled in summer 2005.

Site		N	Mass	N	Mass
		<i>Littorina spp.*m⁻²</i>	<i>spp.(g).*m⁻²</i>	<i>G.oceanicus *m⁻²</i>	<i>G. oceanicus (g).*m⁻²</i>
StIr	Mean	503,0 ± 275,0	17,14 ± 10,2	278,7 ± 268,8	18,57 ± 23,5
	N	14	14	10	10
BdR	Mean	3032,7 ± 1570,5	151,71 ± 47,9	595,4 ± 740,8	84,08 ± 112,5
	N	8	8	15	15

Diving behavior

Site, day length and habitat type proved to influence dive duration and bottom time of Barrow's Goldeneyes. Dive durations and bottom times were significantly higher in Saint-Irénée than in Baie-des-Rochers (ANOVA, dive duration F-ratio=6,795, p=0,005; bottom time F-ratio=6,877, p=0,009). Bottom time was also higher in spring than in early winter (F=10,141, p=0,002), and dive and bottom times were significantly higher in soft-bottom than in hard-bottom habitats (dive duration F-ratio=14,026, p<0,001; bottom time F-ratio=10,508, p=0,001) (Table 7). Dive efficiency was only significantly different between sites, being higher in Saint-

Irénée (F -ratio=8,021, $p=0,005$). Finally, pause duration did not vary significantly in relation to site, day length or habitat type (site F -ratio=1,345, $p=0,247$; day length F -ratio=0,713, $p=0,399$; habitat F -ratio=0,642, $p=0,424$).

Table 7. Mean dive duration, pause duration, bottom time and dive efficiency (proportion of time spent diving inside a diving cycle) (\pm SD) in relation to site: Saint-Irénée (StIr) and Baie-des-Rochers (BdR), day length: Early winter (Dec.-Jan.) and Spring (Mid-March-Apr.), and habitat type: Soft-bottom habitat and Hard-bottom habitat.

Site	Day length	Habitat type		Dive duration (s) ^A	Pause duration (s) ^B	Bottom time (s) ^C	Dive efficiency (%) ^D
StIr	Early winter	Hard-bottom	Mean	23,2 \pm 4,7	12,3 \pm 4,5	17,1 \pm 4,2	66,3 \pm 6,7
			N	79	76	79	76
	Spring	Soft-bottom	Mean	25,0 \pm 3,5	13,3 \pm 2,1	18,8 \pm 3,5	65,1 \pm 5,4
			N	4	4	4	4
	Spring	Hard-bottom	Mean	22,0 \pm 4,4	14,0 \pm 4,7	18,5 \pm 4,7	62,0 \pm 5,7
			N	13	11	13	11
		Soft-bottom	Mean	28,1 \pm 2,4	13,3 \pm 1,5	23,8 \pm 1,6	67,8 \pm 2,0
			N	4	4	4	4
BdR	Early winter	Hard-bottom	Mean	17,7 \pm 5,6	12,6 \pm 4,4	14,2 \pm 4,1	58,3 \pm 9,3
			N	72	64	71	64
	Spring	Soft-bottom	Mean	22,4 \pm 5,0	15,4 \pm 5,4	17,7 \pm 4,2	59,6 \pm 8,1
			N	30	28	30	28
	Spring	Hard-bottom	Mean	21,3 \pm 6,6	14,6 \pm 4,2	17,9 \pm 5,2	59,1 \pm 10,4
			N	23	22	23	22
		Soft-bottom	Mean	25,3 \pm 4,5	14,5 \pm 5,0	20,3 \pm 3,8	64,3 \pm 6,0
			N	21	20	21	20

A Significant differences were observed between sites ($p=0,009$) and habitats ($p<0,001$) but not between day lengths ($p=0,060$)

B No significant differences were observed in relation to site, day length, and habitat ($p>0,05$ in all cases)

C Significant differences between sites ($p= 0,010$), day lengths ($p=0,002$) and habitats ($p=0,001$) were observed

D Significant differences were observed between sites $p=0,005$

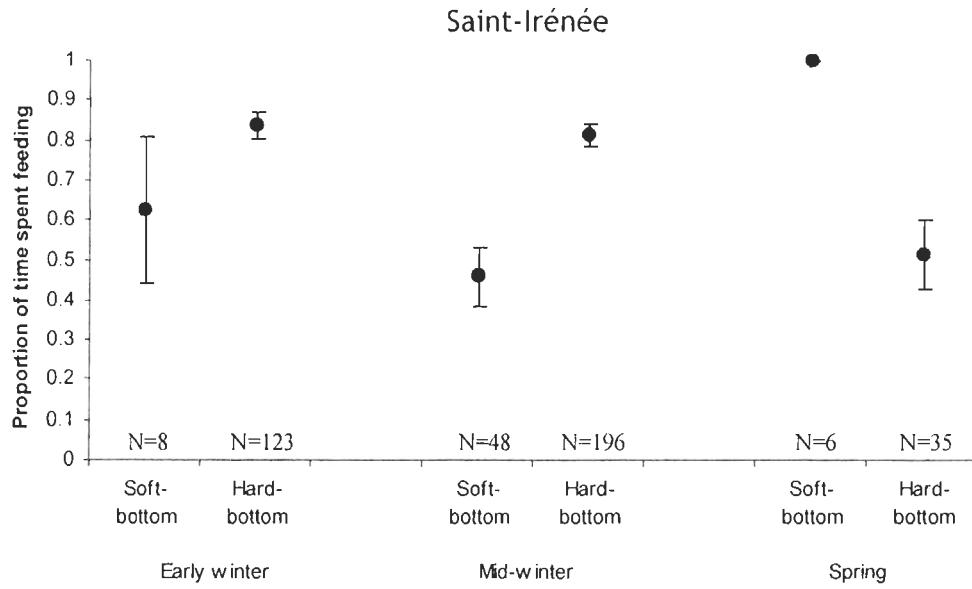


Figure 1. Proportion of time spent feeding (\pm SD) at three winter periods divided in relation to day length : Early winter (Dec-Jan), Mid-winter (Feb-mid-March), Spring (Mid-March-Apr), in two habitat types: soft-bottom habitat (sand-clay substrate, no macrophytes) and hard-bottom habitat (limestone bedrock with macrophytes), in Saint-Irénée.

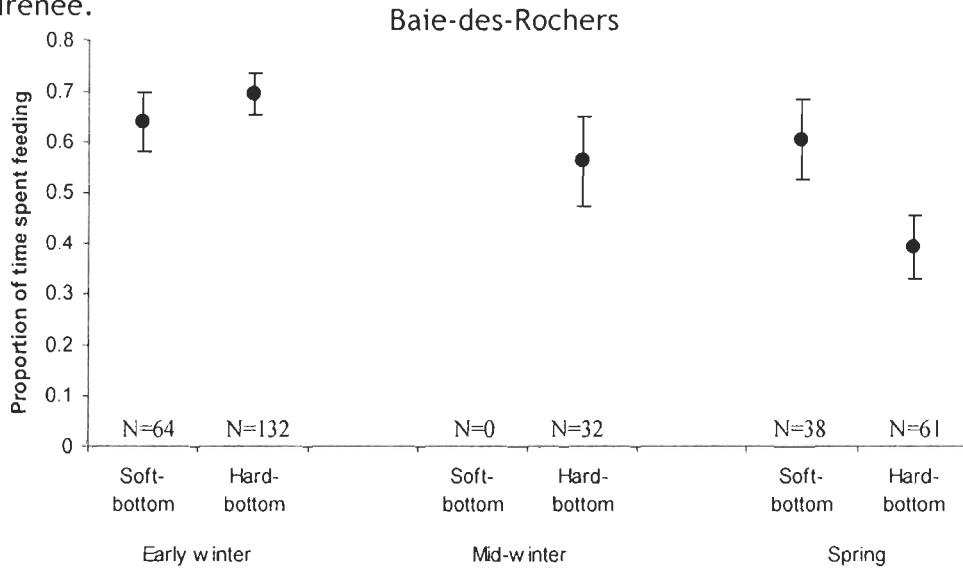


Figure 2. Proportion of time spent feeding (\pm SD) at three winter periods divided in relation to day length : Early winter (Dec-Jan), Midwinter (Feb-mid-March), Spring (Mid-March-Apr), in two habitat types: soft-bottom habitat (sand-clay substrate, no macrophytes) and hard-bottom habitat (limestone bedrock with macrophytes), in Baie-des-Rochers.

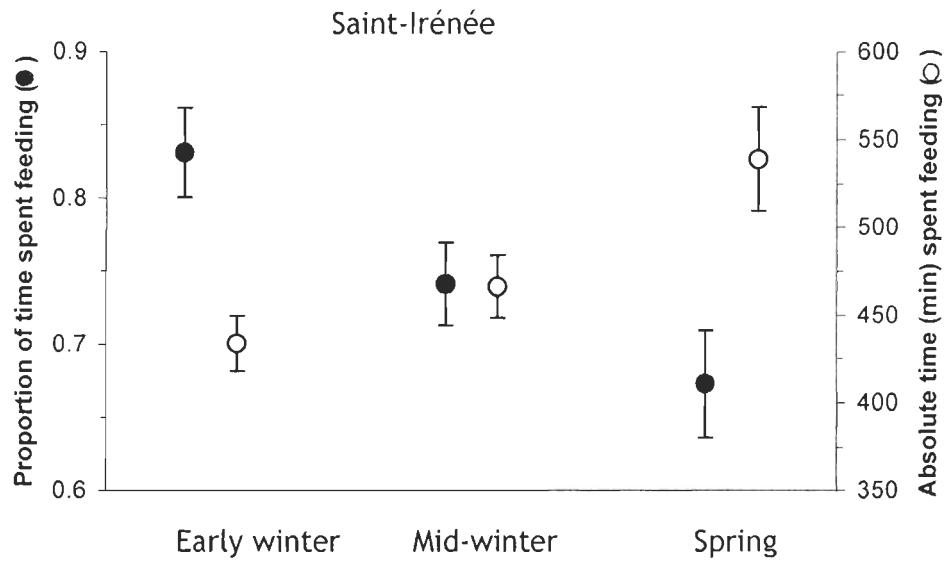


Figure 3. Proportion of time spent feeding (dark circles) and absolute time spent feeding (white circles) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in relation to day length : Early winter (Dec-Jan), Midwinter (Feb-mid-March), Spring (Mid-March-Apr) in Saint-Irénée.

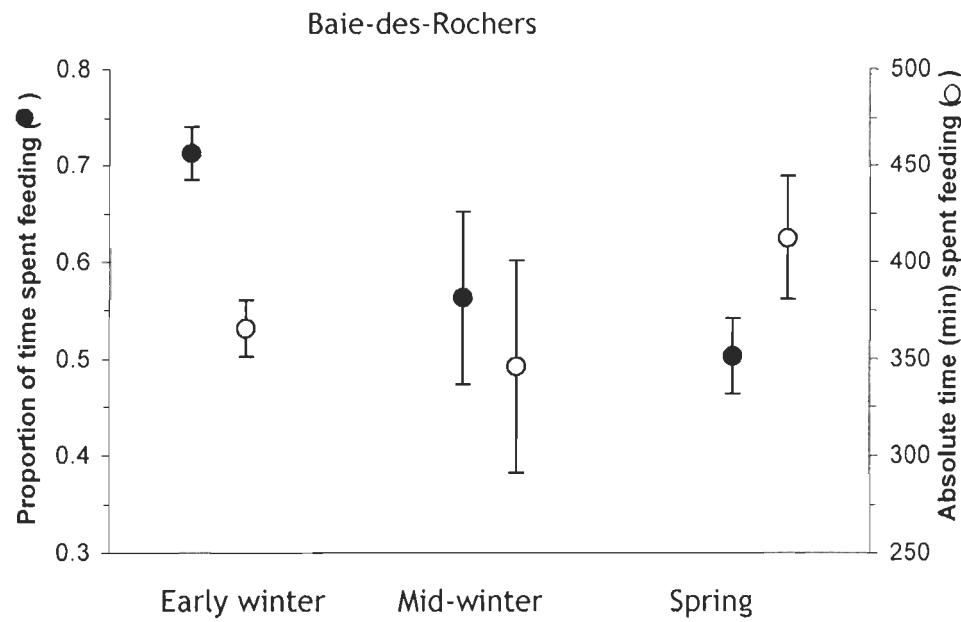


Figure 4. Proportion of time spent feeding (dark circles) and absolute time spent feeding (white circles) (\pm SD) by Barrow's Goldeneyes in relation to day length : Early winter (Dec-Jan), Midwinter (Feb-mid-March), Spring (Mid-March-Apr) in Baie-des-Rochers.

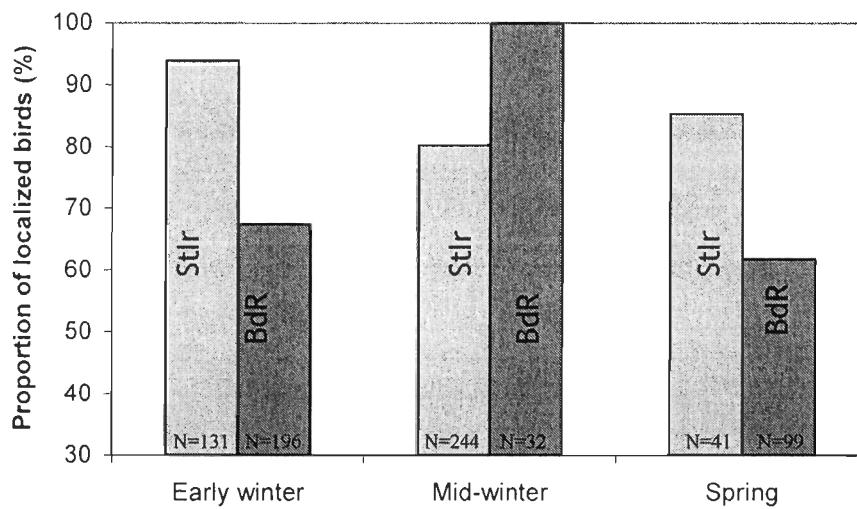


Figure 5. Proportion of Barrow's Goldeneyes (%) localized in hard-bottom habitat in relation to day length: Early winter (Dec-Jan), Midwinter (Feb-mid-March), Spring (Mid-March-Apr), in Saint-Irénée (StIr) (pale grey bars) and Baie-des-Rochers (BdR) (dark grey bars).

Discussion

I tested various abiotic factors and feeding habitat parameters for their influence on the proportion of time spent feeding by Barrow's Goldeneyes in winter. Results showed that not only is diving behavior influenced by day length and habitat type, but also that the effects of these two factors on time spent feeding varied between study sites. This will be further discussed later on. Results from Baie-des-Rochers and Saint-Irénée sites were analyzed and interpreted separately.

Day length

The major role of day length in my analyses confirmed a general trend: sea ducks adjust their feeding behavior in relation to this important time constraint (Guillemette 1998, Fisher and Griffin 2000, Systad *et al.* 2000, Systad and Bustnes 2001, Lewis *et al.* 2005). As a result, they can use various strategies to cope with reduced day light in winter, such as extending their feeding activity to twilight or night periods. This was not the case with Goldeneyes as they were observed arriving late and departing early from study sites.

Increasing the proportion of time spent feeding may also be used to cope with reduced day length. Barrow's Goldeneyes showed very high proportions of time spent feeding when day length was short, in early winter, which decreased as season progressed. Observed time spent feeding by Goldeneyes, especially in Saint-Irénée area, showed similarity to those of Harlequin ducks presented by Fisher and Griffin (2000), with a mean for both sexes of 75% in November-December and 70% in late February-April, compared to 83% and 67% for Goldeneyes.

However, despite the higher proportions of time spent feeding found in early winter in both sites, the absence of a significant effect of abiotic factors on absolute time spent feeding suggests that Goldeneyes might maintain their energy intake throughout the winter season, although there is no data on prey consumption per dive. Similarly, Common Eiders wintering in the St. Lawrence Gulf also maintained constant the absolute time spent feeding over the winter season (Guillemette 1998).

Habitat and prey density

The study showed that habitat was also an important factor explaining time spent feeding by Barrow's Goldeneyes mainly through its interaction with day length. The hard-bottom habitats were intensively used during the course of winter, which provides an indication of the importance of these habitats for Barrow's Goldeneyes. Hard-bottom habitats also harbor greater density of the main prey of Goldeneyes (*Littorina spp* and *G. oceanicus*) (Bourget *et al.* 2007) due to greater macrophytes cover. For these reasons, they could be considered better quality habitats for Goldeneyes. Higher observed proportions of time spent feeding in hard-bottom habitats, especially in early winter, when day length is at its shortest, might therefore constitute a feeding strategy to cope with winter. However, as season progresses, habitat and prey availability changed due to the increase in land-fast ice, to the point of completely covering certain habitat patches (the whole soft-bottom habitat in Baie-des-Rochers), and might have induced localized prey depletion, mainly in hard-bottom habitats. Guillemette *et al.* (1996) and Larsen and Guillemette (2000) observed for Common Eiders a prey depletion level, in the range of 40 to 69% over the course of winter. However in my study, there was no clear shift to soft-bottom habitat in spring, and Baie-des-Rochers was not abandoned in the course of winter, which suggests that the hard-bottom habitat was not depleted substantially. Finally, sites varied greatly in prey abundance and the greater prey density observed in Baie-des-Rochers point to that site being of better quality than Saint-Irénée. This might explain the overall higher proportions of time spent feeding in Saint-Irénée, in order, for the Goldeneyes, to complete their energy budget. The higher dive durations, bottom times and diving efficiency observed in Saint-Irénée are possible consequences of the poor quality of

this particular site in terms of prey abundance. This forces Goldeneyes to perform longer dives in order to gather the same amount of food during a dive.

Time of day, sex, tide, and water depth

Time of day, sex, tide and depth played no role in the time spent feeding of Barrow's Goldeneyes in this study. Goldeneyes fed with the same intensity over the whole day. As diving depths also remained constant, I can hypothesize that they follow the tide and do not temporarily segregate their feeding activities during the day. Results also contrast with those of Fisher and Griffin (2000), who reported different proportions of time spent feeding between the sexes of dimorphic Harlequin ducks.

Diving strategies

Changes in the proportion of time spent feeding over the course of winter must be accomplished from modifications of diving behavior. Two strategies have been described by Guillemette (1998): changes can be made at the scale of a dive cycle, by reducing pause durations in relation to dive durations, which increases dive efficiency. I did not observe a higher diving efficiency in early winter compared to spring and I can discard that potential strategy. A second strategy involves changes at the scale of a foraging cycle, through a decrease in resting bout durations in relation to feeding bouts. Unfortunately, it was impossible to quantify feeding bout durations in this study due to the difficulty in following diving birds. Nevertheless, in the absence of any diving behavior adjustment, I suggest that the

birds increase the proportion of time spent feeding by increasing the relative importance of a feeding bout within a foraging cycle.

Conclusion

My study revealed the importance of temporal constraints on the behavior of a sea duck species wintering in northern latitudes. Day length influenced the rate at which the energy acquisition is performed, but not the actual number of minutes dedicated to feeding activity each day. Behaviors observed in Goldeneyes were concordant with those described in other time-constrained Mergini in winter. I also showed in this study that the most intensively used habitats were associated with higher prey density, suggesting that habitat use and selection may play a role in the wintering strategy of that species. Further research will be necessary to better understand Barrow's Goldeneyes habitat and prey selection mechanisms over the course of winter. A better understanding of what might constitute an "ideal" habitat for Barrow's Goldeneyes in the Estuary will be important for a better protection of this population and a restoration of prime habitats in case of an environmental crisis.

References

- Adams, P. A., Robertson, G. J., and Jones, I. L. 2000. Time-activity budgets of Harlequin Ducks molting in the Gannet Islands, Labrador. *The Condor* **102**: 703-708.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Bergan, J. F., Smith, L. M., and Mayer, J. J. 1989. Time-activity budgets of diving ducks wintering in South Carolina. *Journal of Wildlife Management* **53**: 769-776.
- Bourget, D., Savard, J.-P. L., and Guillemette, M. 2007. Distribution, diet and dive behavior of Barrow's and Common Goldeneyes during spring and autumn in the St. Lawrence Estuary. *Waterbirds* **30**: 230-240.
- Broggi, J., Koivula, K., Lahti, K., and Orell, M. 2003. Seasonality in daily mass variation in a hoarding boreal passerine. *Oecologia* **137**: 627-633.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag. NY. USA.
- Campbell, L. H. 1978. Diurnal and tidal behaviour patterns of eiders wintering at Leith. *Wildfowl* **29**: 147-152.
- Damerose, E., and Hopkins, W. D. 2002. Scan and focal sampling: reliability in the laterality for maternal cradling and infant nipple preferences in olive baboons. *Papio anubis*. *Animal Behaviour* **63**: 511-518.
- Eadie, J. M., Savard, J.-P. L., and Mallory, M. L. 2000. Barrow's Goldeneye. *The Birds of North America* **548**: 1-32.

- Fisher, J. B., and Griffin, C. R. 2000. Feeding behavior and food habits of wintering Harlequin ducks at Shemya Island, Alaska. *Wilson Bulletin* **112**: 318-325.
- Gauthier, G., Bédard, Y., and Bédard, J. 1988. Habitat use and activity budgets of Greater Snow Geese in spring. *Journal of Wildlife Management* **52**: 191-201.
- Gosler, A. G. 2002. Strategy and constraint in the winter fattening response to temperature in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* **71**: 771-779.
- Goudie, R. I., and Piatt, J. F. 1990. Body size and foraging behaviour in birds. Pages 811-816 in *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*.
- Guillemette, M. 1998. The effect of time and digestion constraints in Common Eiders while feeding and diving over Blue Mussel beds. *Functional Ecology* **12**: 123-131.
- Guillemette, M., Himmelman, J. H., and Barette, C. 1993. Habitat selection by Common Eiders in winter and its interaction with flock size. *Canadian Journal of Zoology* **71**: 1259-1266.
- Guillemette, M., Reed, A., and Himmelman, J. H. 1996. Availability and consumption of food by Common Eiders wintering in the Gulf of St. Lawrence: evidence of prey depletion. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 32-38.
- Guillemette, M., Woakes, A. J., Henaux, V., Grandbois, J.-M., and Butler, P. J. 2004. The effect of depth on the diving behaviour of Common Eiders. *Canadian Journal of Zoology* **82**: 1818-1826.

- Guillemette, M., Ydenberg, R. C., and Himmelman, J. H. 1992. The role of energy intake in prey and habitat selection of Common Eiders *Somateria mollissima* in winter: a risk-sensitive interpretation. *Journal of Animal Ecology* **61**: 599-610.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variations in titmice. based on analyses of individual birds. *Wilson Bulletin* **101**: 217-235.
- Hickey, T. E., and Titman, R. D. 1983. Diurnal activity budgets of black ducks during their annual cycle in Prince Edward Island. *Canadian Journal of Zoology* **61**: 743-749.
- Jenssen, B. M., Ekker, M., and Bech, C. 1989. Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders (*Somateria mollissima*) in air and water. *Canadian Journal of Zoology* **67**: 669-673.
- Kolbeinsson, Y. 2003. The performance of laser binoculars; is it an useful instrument when positioning birds? Graduate diploma thesis. Université du Québec à Rimouski.
- Larsen, J. K., and Guilemette, M. 2000. Influence of annual variation in food supply in abundance of wintering Common Eiders *Somateria mollissima*. *Marine Ecology Progress Series* **201** : 301-309.
- Lewis, T. L., Esler, D., Boyd, W. S., and Žydelis, R. 2005. Nocturnal foraging behaviour of wintering Surf Scoters and White-winged Scoters. *The Condor* **107**: 637-647.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* **67**: 377-385.
- Nilsson, L. 1970. Food-seeking activity of south Swedish diving ducks in the non-breeding season. *Oikos* **21**: 145-154.

- Nolet, B. A., Bevan, R. M., Klaassen, M., Langevoord, O., and van der Heijden, Y. G. J. T. 2002. Habitat switching by Bewick's swans: maximization of average long-term energy gain? *Journal of Animal Ecology* **71**: 979-993.
- Olsson, O., Wiktander, U., and Nilsson, S. G. 2000. Daily foraging routines and feeding effort of a small bird feeding on a predictable resource. *Proceedings of the Royal Society of London B* **267**: 1457-1461.
- Raveling, D. G. 1990. Coping with winter: behavioral strategies of waterfowl. In Whoriskey, F. G., Titman, R. D., and Brown, D. T. (editors). *Behavioral strategies for coping with winter*. SQEBC Special Publication 1. Société québécoise pour l'étude biologique du comportement. Montréal. QC.
- Raveling, D. G., Crews, W. E., and Klimstra, W. D. 1972. Activity patterns of Canada geese during winter. *Wilson Bulletin* **84**: 278-295.
- Rizzolo, D. J., Esler, D., Roby, D. D., and Jarvis, R. L. 2005. Do wintering harlequin ducks forage nocturnally at high latitudes? *The Condor* **107**: 173-177.
- Robert, M., Benoit, R., and Savard, J.-P. 2000. COSEWIC status report on the eastern population of the Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. ON.
- Robert, M., and Savard, J.-P. L. 2006. The St. Lawrence Estuary and Gulf: A stronghold for Barrow's Goldeneyes wintering in eastern North America. *Waterbirds* **29**: 437-450.
- Sayler, R. D., and Afton, A. D. 1981. Ecological aspects of Common Goldeneyes *Bucephala clangula* wintering on the upper Mississippi River. *Ornis Scandinavica* **12**: 99-108.

- Systad, G. H., and Bustnes, J. O. 2001. Coping with darkness and low temperatures: foraging strategies in Steller's eiders. *Polysticta stelleri*. wintering at high latitudes. Canadian Journal of Zoology 79: 402-406.
- Systad, G. H., Bustnes, O. J., and Erikstad, K. E. 2000. Behavioral responses to decreasing day length in wintering sea ducks. The Auk 117: 33-40.
- Webster, M. D. 1989. Overnight mass loss by wintering verdins. The Condor 91: 983-985.

CONCLUSION GÉNÉRALE

C'est tout d'abord dans un désir d'identifier et de comprendre les mécanismes et les adaptations comportementales par lesquelles une espèce d'oiseau survit et prospère dans un environnement hostile, que fut réalisée la présente étude. Au cours de celle-ci, j'ai abordé plusieurs des stratégies employées par différentes espèces d'oiseaux, notamment l'augmentation de l'intensité d'alimentation, l'accroissement du temps absolu à s'alimenter, la recherche de nourriture à l'extérieur des périodes habituelles chez une espèce diurne, telles qu'à la pénombre ou la nuit. J'ai ainsi constaté l'accroissement des activités d'alimentation (temps relatif passé à s'alimenter) du Garrot d'Islande lors des périodes imposant les plus fortes contraintes temporelles. Mon étude m'a également permis de souligner l'effet de l'habitat sur les stratégies comportementales du Garrot d'Islande. J'ai documenté une importante utilisation des habitats riches en proies et émis l'hypothèse de sélection de ces habitats lors des plus fortes contraintes temporelles comme stratégie pour faire face aux conditions hivernales. Je suppose également que les sites de la Batture aux Alouettes et de la Baie des Anglais, fortement fréquentés par les Garrots d'Islande en hiver, sont dotés d'habitats particulièrement riches. Il serait par ailleurs intéressant de quantifier la qualité des habitats du Garrot d'Islande sur la majorité de son aire d'hivernage, ce qui pourrait avoir une incidence importante sur la protection et la gestion de ses habitats et pourra également contribuer à la restauration de ses habitats clés suite à une catastrophe environnementale.

Enfin, le suivi des Garrots d'Islande, des canards plongeurs particulièrement actifs, se déplaçant rapidement dans un environnement parsemé de plaques de glace dérivante a grandement contribué à compliquer l'échantillonnage. Il était en effet souvent impossible de suivre avec efficacité les individus ou encore de mesurer avec exactitude la taille des bandes, qui par ailleurs se divisaient et se reformaient au gré des mouvements des garrots rendant impossible l'utilisation de la méthode par balayage instantané. Les difficultés d'échantillonnage ont ainsi conduit dans cette étude, à l'établissement d'une nouvelle méthode de calcul de proportion de temps en alimentation chez les oiseaux plongeurs. Celle-ci est basée sur l'activité initiale de chaque oiseau, lors de la première minute de son échantillonnage de comportement par focale (intervalle qui correspond à la durée maximale d'une pause). Par la présence ou l'absence d'alimentation au cours de cette période, il est possible de déterminer si l'oiseau se situe en séance d'alimentation ou en séance de repos. Cette méthode a produit des résultats similaires à la méthode traditionnelle de calcul de la proportion de temps en alimentation, soit par calcul de la proportion de temps de plongée et de pause à l'intérieur d'un intervalle de temps défini. La nouvelle méthode présente par ailleurs l'avantage de pouvoir être effectuée sur un plus grand nombre d'oiseaux, puisque aucune durée minimale de focale n'est nécessaire; les oiseaux perdus par plongée avant l'atteinte de la période d'une minute se voyant automatiquement attribués la cote d'alimentation. Elle représente une excellente alternative à la méthode d'échantillonnage par balayages instantanés, parfois employée dans les études des comportements d'alimentation des oiseaux plongeurs, dont les Mergini, tout particulièrement lorsque les conditions climatiques ou les épisodes de glaces altèrent la vision des bandes entières.

APPENDICE

Paramètres de plongée chez le Garrot d'Islande

Étant donné l'absence de données publiées de budget de temps chez des Garrots d'Islande, particulièrement au niveau des paramètres de plongée, j'ai cru bon d'inclure à l'intérieur de ce mémoire un complément d'informations sur des événements tels que la durée moyenne d'une plongée, la profondeur moyenne de plongée et le nombre moyen de plongées effectuées chaque jour par les Garrots d'Islande. Ces données ont été récoltées par observations par focales lors des saisons hivernales 2004-2005 et 2005-2006 sur les sites d'études de Saint-Irénée et de Baie-des-Rochers dans l'estuaire du Saint-Laurent, sites et habitats confondus.

Table 1. Données moyennes (\pm SD) de paramètres de plongée variés chez des Garrots d'Islande de la population de l'Est: durée d'une plongée, durée d'une pause, durée d'un cycle de plongée (plongée+pause), durée d'une séance de repos, durée d'une séance d'alimentation, temps au fond (en considérant une descente et une remontée de $1 \text{ m}^{\ast}\text{s}^{-1}$), efficacité de plongée (durée plongée/durée cycle de plongée), et nombre moyen de plongées par jour (durée du jour/ durée cycle plongée * % temps alimentation).

	Durée plongée (s)	Durée pause (s)	Durée cycle de plongée (s)	Durée séance de repos (s)*	Durée séance alim (s)**	Temps au fond (s)	Efficacité de plongée (%)	Nombre de plongées jour ⁻¹ ***
Moy	$21,8 \pm 6,0$	$13,2 \pm 4,8$	$35,2 \pm 8,8$	$226,8 \pm 169,0$	$267,6 \pm 436,7$	$17,2 \pm 5,0$	$62,8 \pm 8,5$	740 ± 524
N	419	387	387	60	17	311	387	1026

* La moyenne d'une séance de repos est de $216,1 \pm 180,3$ en début d'hiver (N=28) et de $238,8 \pm 162,7$ au printemps (N=31). Il n'y a pas de différence significative entre les séances de repos de ces deux périodes (Analyse de variance, F-ratio=0,259 p=0,613).

** Prendre note que la durée d'une séance d'alimentation est fortement biaisée puisque seules les séances les plus courtes ont pu être observées. Des séances d'alimentation incomplètes allant jusqu'à 2420 secondes (40 minutes) ont été enregistrées.

*** L'estimation la plus adéquate du nombre de plongées effectuées chaque jour par un Garrot d'Islande nécessite la connaissance de la durée d'un cycle d'alimentation. Le suivi des garrots par focale étant complexe, la durée d'un cycle d'alimentation n'a pu être déterminé chez un nombre suffisant d'individus. Le nombre de plongée par jour a donc été estimé par une seconde méthode, moins précise et responsable du grand écart-type, qui consiste à calculer le nombre de cycles de plongée pouvant être effectués en fonction de la durée du jour (moyenne = 642 min) et de la proportion de temps en alimentation.

Table 2. Profondeurs de plongée minimum, maximum et moyennes (\pm SD) observées chez des Garrots d'Islande en alimentation, ainsi que l'étendue des profondeurs de plongée (intervalle de confiance) chez 90% et 75% des garrots observés, en fonction du type d'habitat.

Type d'habitat	N	Profondeur minimum (m)	Profondeur maximum (m)	Profondeur moyenne (m)
Substrat meuble (soft-bottom)	97	0,3	3,8	$2,4 \pm 0,9$
Substrat rocheux (hard-bottom)	414	0,3	6,5	$2,2 \pm 1,3$
Total	511	0,3	6,5	$2,2 \pm 1,2$
Type d'habitat		Profondeur observée chez 90% des garrots (m)	Profondeur observée chez 75% des garrots (m)	
Substrat meuble (soft-bottom)		1,9 - 3,1	1,2 - 3,4	
Substrat rocheux (hard-bottom)		1,1 - 3,2	0,4 - 3,7	
Total		1,2 - 3,1	0,4 - 3,6	

