



Université du Québec
à Rimouski

Effets des vents sur les routes migratoires transatlantiques d'un limicole néarctique

Mémoire présenté dans le cadre du
programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats (profil recherche)
en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.)

PAR
© ELOI GAGNON

Juillet 2024

Composition du jury :

Dominique Berteaux, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Joël Bêty, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Paul Allen Smith, examinateur externe, Environnement Canada – National Wildlife
Research Center**

Dépôt initial le 1^{er} mai 2024

Dépôt final le 25 juillet 2024

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 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.

Pour toi J.S.

REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord remercier Joël Bêty, mon superviseur de recherche. Merci pour les précieux enseignements que tu m'as transmis. Merci de m'avoir donné la chance de découvrir l'Île Bylot à tes côtés. Merci pour ta patience et ton support inconditionnel dans les moments de déséquilibre. Je me sens extrêmement privilégié.e d'avoir pu apprendre et évoluer à tes côtés au cours des dernières années. Merci de m'avoir pris.e sous ton aile et de m'avoir fait confiance.

Merci à Don-Jean Léandri-Breton, avec qui j'ai l'honneur de collaborer et sans qui ce projet n'aurait pas été possible. À travers mes suivis de reproduction du Pluvier grand-gravelot à l'Île Bylot, j'ai compris la grande valeur qu'avait le jeu de données qui m'a été confié. Merci d'avoir réalisé cette périlleuse collecte de données, d'avoir traversé les torrents de l'Île Bylot, passé des heures à chercher des nids de Pluvier grand-gravelot, presque invisibles à l'œil humain, d'avoir capturé, retraversé les torrents, retrouvé les individus un an plus tard et recapturé ces petits limicoles attachants. J'admire l'ampleur de ta fougue, de ton dévouement pour la recherche et pour ce projet et je te remercie de me faire confiance pour porter le fruit de ces précieuses données, un peu plus loin. Merci aux personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à réaliser ton projet. Notamment à Jean-François Lamarre, Alain Caron, Nicolas Casajus, Dominique Gravel, Pierre Legagneux, Sandra Lai et Martin-Hugues Saint-Laurent.

Merci à Dominique Berteaux et à Paul Allen Smith pour leurs précieux conseils pour le devis de recherche de cette étude ainsi que pour l'évaluation de ce mémoire. Vos réflexions et nos discussions contribuent significativement à améliorer ce projet.

Merci aux membres des laboratoires Bêty et Berteaux pour l'ambiance d'équipe inouïe et pour vos précieux conseils. Merci à Madeleine-Zoé à Louis et à Laurel pour votre réponse

en situation de crise, pour votre écoute attentive, pour la magie et le brin de folie que vous amenez au bureau. Merci aux équipes de terrain de Bylot : Les « limicoles », les « oies », les « renards » et les « lemmings » qui ont rendu mes étés formidables : Thierry, Andréanne, Éléonore, Sandrine, Frédéric D.-B., Louis-Pierre, Marylou, Laurianne, Ludovic, Mathieu, Gabriel, Camille, Matthieu et Ilona.

Merci Éliane, d'avoir été un ancrage, un modèle et un mentor exceptionnel. Merci d'avoir semé le rêve de Bylot dans mon cœur et dans ma tête, ça m'a porté jusqu'ici et je suis profondément reconnaissant.e de ce que cette étincelle a changé à ma vie. Merci pour ta patience, pour tes idées géniales, pour tes conseils, tes bouts de scriptes et tes nombreux enseignements R, Git et autres passions de grand *nerd*.

Merci aux personnes qui rendent possibles les opérations de recherche sur l'Île Bylot année après année : Marie-Christine Cadieux, Marie-Jeanne Rioux, Pierre Legagneux et Gilles Gauthier. À toutes les personnes qui ont contribué au suivi écologique à long terme à l'Île Bylot et au Centre d'études Nordiques qui coordonne la station de recherche.

Merci à la communauté de Mittimatalik pour leur accueil et leur partage. Un merci tout particulier à Joassie et à James pour les magnifiques moments passés à Bylot et à Pond Inlet en votre compagnie.

Merci à ma famille, maman, Marianne, Simon et Marie pour vos encouragements à continuer, malgré les embuches. Merci à ma famille choisie et à mes ami.es pour votre support inconditionnel. Fjord, Miko, Sola, Bleue, Boud, MC, Thom, Chléo, Ramy, Laurence et Cassandre, merci de me laisser vous parler d'oiseaux.

Le soutien logistique et financier des instances suivantes a rendu possible ce projet : le réseau ArcticNet de centres d'excellence du Canada, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG, Programme de suppléments aux subventions à la découverte en recherche nordique), d'Environnement Canada, de la Fondation W. Garfield Weston (Subvention pour Recherche Nordique), de la Fondation de l'UQAR, de l'Initiative des écosystèmes du Nord, de Parcs Canada, du Programme du plateau continental polaire,

du Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN, Commission canadienne des affaires polaires), du Programme du gouvernement du Canada pour l'Année polaire internationale, du Programme EnviroNord, de l'Université du Québec à Rimouski, de l'Université Laval et de Savoir Polaire Canada.

Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et au Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) pour l'octroi de bourses de recherche de second cycle versées pour mes études de maîtrise (2021-2023).

RÉSUMÉ

Les barrières écologiques peuvent avoir un effet prépondérant sur la sélection des routes migratoires par les oiseaux et les conditions de vent peuvent jouer un rôle clé dans la stratégie utilisée pour franchir ces obstacles. L'Océan Atlantique constitue une imposante barrière écologique entre l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Afrique. Au printemps, plusieurs migrants néarctiques se déplacent vers le nord-ouest pour atteindre leur aire de reproduction et contournent l'océan par le nord, en s'arrêtant en Islande. Toutefois à l'automne, lors de leur migration postreproduction en direction sud-est, certains peuvent effectuer de plus longs vols sans arrêt au-dessus de l'océan. Il est attendu que ce patron migratoire circulaire soit lié aux systèmes de vents dans l'Atlantique Nord, mais le manque d'évidences empiriques qui soutiennent cette hypothèse est notoire. L'objectif de cette étude était de quantifier l'assistance éolienne sur des routes migratoires transatlantiques afin d'évaluer l'effet des vents sur la migration d'un limicole néarctique hivernant en Afrique, le Pluvier grand-gravelot *Charadrius hiaticula*. En combinant des données de géolocalisation, des simulations de trajectoires et des données de vent, nous avons testé l'hypothèse que les régimes de vents dominants d'ouest expliquent en partie le contraste saisonnier observé dans les routes migratoires du Pluvier grand-gravelot. Nos résultats constituent, à notre connaissance, la première quantification de l'assistance éolienne le long de traversées observées de l'Océan Atlantique Nord par un limicole néarctique. Les conditions de vent étaient en moyenne plus favorables à la traversée directe de l'océan à l'automne qu'au printemps, et le risque de rencontrer des conditions de vent défavorables sur les routes de traversée directe de l'océan était 74% plus élevé au printemps. Toutefois, nos résultats suggèrent que les régimes de vents dominants n'empêchent pas la traversée directe de l'Océan Atlantique au printemps, mais augmentent les risques d'être confronté à des vents de face. Le détour par l'Islande au printemps pourrait permettre de réduire les conséquences potentielles de tels risques sur l'aptitude des individus. L'approche développée dans cette étude pour comparer les vents sur des trajectoires observées et simulées offre l'opportunité d'améliorer notre compréhension des risques associés à différentes décisions comportementales.

Mots-clés : Migration transatlantique, Migration circulaire, Migration optimale, Assistance éolienne, Conditions météorologiques, Vents, Limicoles, Barrières écologiques, Arctique, *Charadrius hiaticula*

ABSTRACT

Ecological barriers can have a major effect on the selection of migratory routes by birds, and wind conditions can play a key role in the strategy used to overcome these obstacles. The Atlantic Ocean acts as an imposing ecological barrier between America, Europe and Africa. In spring, several nearctic migrants head northwest to reach their breeding grounds and circumvent this barrier by the north, using Iceland as a stepping-stone. However, during their post-breeding migration to the southeast in fall, some can undertake longer non-stop flights over the ocean. This loop migration pattern is expected to be linked to wind regimes in the North Atlantic, but the lack of empirical evidence to support this association is notable. The aim of this study was to quantify wind assistance along transatlantic migratory routes to assess the effect of winds on the migration of a nearctic shorebird wintering in Africa, the Ringed plover *Charadrius hiaticula*. By combining geolocation data, trajectory simulations, and wind data, we tested the hypothesis that prevailing westerly wind regimes can partly explain the seasonal contrast observed in the migratory routes of the Ringed plover. Our results constitute, to our knowledge, the first quantification of wind assistance along observed North Atlantic Ocean crossings by a nearctic shorebird. Wind conditions were on average more favorable for direct ocean crossings in autumn than in spring, and the risk of encountering unfavorable wind conditions on direct ocean crossing routes was 74% higher in spring than in autumn. However, our results suggest that prevailing wind regimes do not prevent direct crossing of the Atlantic Ocean in spring but do increase the risk of encountering headwinds. The Icelandic spring detour could help reduce potential consequences of these risks on individual fitness. The approach developed in this study to compare winds along observed and simulated trajectories offers the opportunity to improve our understanding of the risks associated to different behavioral decisions.

Keywords: Transatlantic migration, Loop migration, Optimal migration, Wind assistance, Flow assistance, Meteorological conditions, Winds, Shorebirds, Ecological Barriers, Arctic, *Charadrius hiaticula*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX	xx
LISTE DES FIGURES	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
MIGRATION ET SAISONNALITÉ.....	1
BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES ET MIGRATION.....	3
VENTS ET BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES	5
OCÉAN ATLANTIQUE NORD	8
PLUVIER GRAND-GRAVELOT	11
OBJECTIF, HYPOTHÈSE ET PRÉDICTION	13
QUANTIFICATION DE L'ASSISTANCE ÉOLIENNE	14
RÉSUMÉ MÉTHODOLOGIQUE	16
PRINCIPAUX RÉSULTATS.....	17
CHAPITRE 1 Assistance éolienne saisonnière contrastée le long des routes migratoires transocéaniques d'un migrateur néarctique	18
1.1 RESUME	18
1.2 CONTRASTING SEASONAL WIND ASSISTANCE ALONG NON-STOP TRANSOCEANIC MIGRATION ROUTES OF A NEARCTIC MIGRANT	20
1.3 ABSTRACT	20

1.4	INTRODUCTION	21
1.5	MATERIAL AND METHODS	24
1.6	RESULTS.....	30
1.7	DISCUSSION.....	34
1.8	ACKNOWLEDGEMENTS	39
1.9	REFERENCES	41
1.10	SUPPLEMENTARY MATERIAL	48
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	53
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	60

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Number of spring and fall migratory tracks associated to each category (i.e. direct or indirect transatlantic flights) depending on the size of the buffer zone around Iceland. Tracks were considered indirect when at least one location fell within an Iceland coastline polygon surrounded by the buffer zone.....	48
Table 2. Pairwise Pearson correlation coefficients of wind assistance at three pressure levels sampled.....	52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Pluviers grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammmodromus* munis de géolocalisateurs, à l'Île Bylot (Nunavut, Canada). Photos de D.-J. Léandri-Breton. 11
- Figure 2. Routes migratoires de Pluviers grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammmodromus* nichant à l'Île Bylot et hivernant en Afrique (Léandri-Breton, 2018). 12
- Figure 3. Schéma du calcul de l'assistance éolienne (w_a) selon l'équation de vent arrière (*Tailwind equation*; Kemp et al., 2012a) où l'assistance éolienne est fonction de la vitesse du vent (y) et de la différence angulaire (θ) entre la direction du vent et la direction de mouvement endogène de l'oiseau (pdm). L'assistance éolienne peut être positive (a) ou négative (b), et donc favorable ou défavorable, respectivement, au déplacement de l'oiseau. 16
- Figure 4. Geolocation data processing and wind assistance calculation along an observed fall (southeastward) direct ocean crossing segment and a simulated spring (northwestward) direct ocean crossing segment. We categorized crossing tracks as direct or indirect from the number of locations in Iceland (with a buffer of 200 km) (a). We extracted ocean crossing segments from fall direct tracks and calculated mean crossing duration and mean number of locations (b). For birds that made a direct crossing in fall and an indirect crossing in spring, we simulated a direct crossing in spring based on the observed fall direct crossing segment (c, d, e) and calculated wind assistance (f, g, h). Maps created with R package "ggplot2" (v. 3.3.6). Continent contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326). 29
- Figure 5. Maps of fall and spring migration routes used to cross the Atlantic Ocean by Ringed plovers *Charadrius hiaticula psammmodromus* breeding in the Canadian Arctic and wintering in Western Africa. In this study, individual geolocation tracks were categorized as indirect (ocean circumvention via Iceland: dotted lines) or direct ocean crossing (solid lines) transatlantic flights based on the number of locations within an Iceland coastline polygon surrounded by a buffer of 200 km (see methods for details). Individual N (red line) was the only individual that made a direct crossing in both fall and spring. Arrows indicate the global direction of migration: south-east heading in fall and north-west heading in spring. Map created with R package "ggplot2" (v.

3.3.6) with continent contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326)..... 31

Figure 6. Maps of wind assistance (m s^{-1}) estimated at each location along the direct ocean crossing segments of tracks in the fall for three years (panels a, b, c) and at locations generated along the simulated direct ocean crossing segments in the following spring (panels d, e, f) at 1500 m.a.s.l. (850 mb). Letters identify the different individuals that performed a direct ocean crossing in the fall and for which a simulated spring direct ocean crossing was generated to assess the seasonal variation in wind assistance along the same direct crossing segment. Individual N (red line) was the only individual that made a direct crossing in both fall and spring (see text). Arrows indicate the global direction of migration: south-east heading in fall and north-west heading in spring. Map created with R package “ggplot2” (v. 3.3.6) with continents contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326)..... 32

Figure 7. Mean wind assistance (m s^{-1}) (95% confidence interval) along the recorded fall southeastward direct ocean crossing segment (orange) and along the simulated spring northwestward direct ocean crossing segment (green) for each individual ($n=13$) that performed a direct ocean crossing in the fall, and an indirect crossing in spring (panel a). The mean wind assistance was calculated on the observed fall migration crossing segment and on the simulated spring crossing segment (i.e., same segment but different flight direction and dates) for each individual, by combining wind assistance from all locations recorded (or simulated) along a given direct ocean crossing segment. The average wind assistance on the observed and simulated direct ocean crossing segments for the only individual (bird ID: N) that undertook a direct crossing in both fall and spring is shown in panel b. The overall mean wind assistance for a given season (panel c) was calculated by combining the mean wind assistance estimated for individuals that performed a direct crossing in the fall only ($n=13$). In this figure, wind assistance at 1500 m.a.s.l. (850 mb) is displayed (similar results were obtained at altitudes of 1000, 1500 and 3000 m.a.s.l.; approx. 925, 850, 700 mb respectively)..... 34

Figure 8. Mean of minimum (red), maximum (blue) and mean (black) wind assistance (m s^{-1}) along spring departure dates simulations of direct ocean crossing segments (periods) for each individual. We first extracted the minimum and maximum wind assistance from each period, corresponding to wind assistance at one single location per period, from which we calculated the means of minimum (red) and maximum (blue) wind assistance for all periods of each individual. The number of periods per individual ranged from 18 to 44. Brackets around red and blue points indicate 95% confidence interval on the means of minimum and maximum wind assistance. We also calculated mean wind assistance for each period and then the mean wind assistance for

all periods of each individual (black). Brackets around black points indicate minimum and maximum mean wind assistance (mean wind assistance of one single period) among all periods of each individual with varied spring departure date used for simulation.50

Figure 9. Mean wind assistance (\pm 95% conf. int.) by season (left) and by individual and season (right) for all spring departure dates simulations of direct ocean crossing segments (N = 353 simulated spring migration periods; N = 18 to 44 simulated spring migration periods per individual; N = 13 observed fall migration; see Appendix B and methods for details).....51

INTRODUCTION GÉNÉRALE

MIGRATION ET SAISONNALITÉ

Les migrations saisonnières sont des étapes cruciales dans le cycle annuel des oiseaux migrateurs. Définie comme le déplacement périodique des oiseaux entre leurs aires de reproduction et d'hivernage, la migration permet généralement aux individus de suivre la variation saisonnière dans l'abondance des ressources et peut réduire les risques de prédation pendant la reproduction (McKinnon et al., 2010; Bauer et Hoyer, 2014; Newton, 2024). D'un point de vue écologique, la migration influence la dynamique des populations, les interactions prédateurs-proies et les cycles biogéochimiques à l'échelle mondiale (Bauer et Hoyer, 2014). Ainsi, la migration saisonnière des oiseaux joue un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes. L'étude des routes migratoires permet de mieux évaluer les risques rencontrés par les oiseaux migrateurs sur l'ensemble de leur cycle annuel et de mieux anticiper l'effet de perturbations environnementales ou anthropiques sur les populations migratrices et sur les multiples écosystèmes qu'ils connectent par leurs déplacements (Bauer et Hoyer, 2014; Runge et al., 2015; Moisan et al., 2023).

Les routes migratoires empruntées par les oiseaux sont influencées par plusieurs facteurs abiotiques, comme la topographie, la qualité et la disposition géographique des haltes migratoires et les conditions météorologiques (Alerstam, 1996; Shamoun-Baranes et al., 2010; Hahn et al., 2014). Un ensemble de facteurs biotiques tels que l'âge, le sexe ou la condition corporelle des individus peuvent également influencer les routes migratoires suivies par les oiseaux (Deppe et al., 2015; Newton, 2024). Par ailleurs, des facteurs endogènes, comme la mue ou la reproduction, peuvent engendrer des contraintes temporelles différentes entre les saisons de migration et moduler les routes suivies par les oiseaux en

induisant l'adoption de stratégies contrastées entre les saisons (Alerstam, 2011; Newton, 2024).

Lors de la migration préreproduction printanière, les oiseaux sont généralement plus limités par le temps que durant la migration postreproduction à l'automne (Duijns et al., 2019; Newton, 2024). Ainsi, ils tendent à adopter des stratégies qui leur permettent de minimiser le temps passé en migration au printemps afin de maximiser le temps consacré à la reproduction (Newton, 2024). Cela inclut le vol direct et rapide vers les aires de reproduction (Nilsson et al., 2013; Duijns et al., 2019). Cette pression est d'autant plus importante chez les migrateurs nichant en Arctique, contraints par la courte saison de reproduction dans les régions arctiques (Smith et al., 2010).

À l'automne, en revanche, les oiseaux sont généralement moins pressés d'atteindre leurs aires d'hivernage, car ils n'ont pas la même contrainte de reproduction (Newton, 2024). Par conséquent, plusieurs espèces adoptent des stratégies visant plutôt à minimiser les dépenses énergétiques (Hedenstrom et Alerstam, 1997; Newton, 2024). Pour ce faire, certains vont opter pour des vols plus courts et des haltes fréquentes, ce qui permet de réduire les coûts énergétiques associés au transport de réserves endogènes requises pour les vols de longue durée (Hedenstrom et Alerstam, 1997; Newton, 2024). D'autres peuvent également attendre des conditions météorologiques plus favorables pour le vol, comme la pression temporelle est moins importante, et miser sur l'assistance éolienne pour augmenter leur efficacité de déplacement (Nilsson et al., 2013).

Les oiseaux peuvent donc ajuster leur stratégie migratoire en fonction des priorités saisonnières, privilégiant généralement l'efficacité temporelle au printemps et l'efficacité énergétique à l'automne. Ces différences saisonnières dans les stratégies de migration peuvent entraîner l'utilisation de routes distinctes. Par exemple, une migration automnale principalement guidée par l'économie d'énergie pourrait reposer davantage sur l'assistance

éolienne, ce qui pourrait façonner des routes migratoires de large front (broad front), plus dispersées, tandis qu'une migration printanière influencée par la contrainte de temps pourrait se traduire par un front plus étroit le long de routes spécifiques (Akesson et al., 2016). Toutefois, en présence d'obstacles géographiques majeurs, la meilleure stratégie migratoire à adopter pourrait varier. Les routes migratoires qui en résultent peuvent donc s'avérer plus complexes à prédire selon la théorie de la migration optimale (Alerstam, 1991; 2011), puisque les obstacles majeurs entraînent des contraintes supplémentaires aux déplacements migratoires.

Les récentes avancées technologiques en télédétection rendent désormais possible l'étude comportementale de migrateurs de longue distance et de petite taille, comme les passereaux et les limicoles, et ce, tout au long de leur cycle annuel. Ces suivis permettent d'investiguer les stratégies et les routes migratoires utilisées par les oiseaux pour franchir de grands obstacles géographiques, en plus de mieux comprendre les mécanismes qui influencent le comportement des migrateurs.

BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES ET MIGRATION

Plusieurs migrateurs de longue distance sont confrontés à des obstacles géographiques majeurs en route, comme des déserts, des chaînes de montagnes ou des océans. Pour certaines espèces, ces obstacles peuvent agir comme des barrières écologiques lorsqu'il n'y a aucune halte possible durant la traversée. Ces barrières peuvent également avoir un effet prépondérant sur la sélection des routes migratoires et induire l'émergence d'adaptations ou de stratégies comportementales permettant aux individus d'éviter ou de traverser de tels obstacles (Newton, 2024).

En présence d'une barrière écologique, les oiseaux migrateurs peuvent rallonger substantiellement leur migration en temps et en distance pour contourner la barrière ou prendre le risque de faire un long vol soutenu au-dessus de cet environnement inhospitalier

pour le traverser (Henningsson et Alerstam, 2005). Ces longs vols soutenus imposent des coûts métaboliques considérables, notamment puisqu'ils requièrent le transport de réserves endogènes supplémentaires (Pennycuick, 1969; Alerstam, 1979), ce qui peut compromettre l'aérodynamisme, l'agilité et ultimement, la vulnérabilité aux prédateurs (Newton, 2024). Les adaptations favorisant l'endurance au vol, comme la modulation de la taille des organes internes entraînent également des coûts physiologiques (Piersma and Gill, 1998; Battley et al., 2000). Dans la mesure où aucune halte ne se trouve à distance potentielle de vol, traverser une barrière écologique peut également s'avérer critique lorsque les migrateurs sont confrontés à des tempêtes imprévisibles (Butler, 2000; Liechti et al., 2006; Loonstra et al., 2019) ou à la déshydratation engendrée par la demande énergétique élevée associée au vol soutenu (Klassen, 2004; Alves et al., 2016).

Lorsque les conditions de vent sont favorables et prévisibles, la traversée plus directe d'une barrière écologique peut être avantageuse, notamment en limitant les coûts énergétiques et l'investissement temporel grâce à l'assistance éolienne (Gill et al., 2009; 2014; Becciu et al., 2020). Par ailleurs, en s'arrêtant moins souvent en route et en passant moins de temps à s'alimenter, traverser une barrière écologique peut, dans certains cas, réduire l'exposition aux prédateurs et aux pathogènes (Alerstam, 2001; Ydenberg et al., 2007; Gill et al., 2009; Deppe et al., 2015). En revanche, les détours peuvent également offrir des bénéfices, malgré la plus longue distance à parcourir (Alerstam, 2001). Ils peuvent notamment permettre de réduire les risques associés aux conditions météorologiques défavorables rencontrées au-dessus d'une barrière écologique et fournir des haltes potentielles, permettant d'épargner sur les coûts supplémentaires liés au transport de réserves endogènes requis pour les longs vols soutenus (Newton, 2024). Lorsque les conditions de vent sont plus favorables sur la route de détour que sur les routes de traversée directe, cette stratégie peut devenir plus avantageuse en réduisant l'investissement énergétique global, grâce à l'assistance éolienne (Alerstam, 1979). Les conditions météorologiques et les caractéristiques géographiques du paysage peuvent ainsi jouer un rôle clé dans le choix de route empruntée par les oiseaux pour franchir des barrières écologiques (Alerstam, 2001; Nourani et al., 2016; Eisaguirre et al., 2018; Becciu et al., 2020).

VENTS ET BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES

Plusieurs observations suggèrent que les régimes de vents dominants contribuent à façonner les routes migratoires utilisées par les oiseaux pour franchir de grandes barrières écologiques à travers le monde comme le désert du Sahara (Akesson et al., 2016; VanSteelant et al., 2017), l'Océan Pacifique (Gill et al., 2009; 2014), l'Océan l'Atlantique Ouest (Liechti, 2006) et Nord (Bulte et al., 2014) et le golfe du Mexique (Bradley et al., 2014; Abdulle et Fraser, 2018). Cependant, les routes migratoires étant influencées simultanément par un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques, il demeure complexe d'évaluer et de quantifier l'effet isolé des vents sur les routes migratoires empruntées par les oiseaux pour franchir des barrières écologiques.

Par ailleurs, comme la direction de migration s'inverse entre les saisons, la disponibilité des vents favorables pour la migration peut également varier entre les saisons. Ces différences saisonnières, ainsi que la variation saisonnière de la disponibilité en nourriture, peuvent générer des contrastes saisonniers dans les routes migratoires suivies par les oiseaux pour franchir des barrières écologiques (Geisler et al., 2022; Newton, 2024). En présence d'une barrière écologique, certains patrons de migration circulaires semblent avoir évolué en fonction des vents dominants (Alerstam, 2011; Kranstauber et al., 2015; Newton, 2024). Ces associations sont toutefois essentiellement basées sur des observations locales aux haltes migratoires (Abdulle et Fraser, 2018; Bradaric et al., 2020) ou déduites à partir de modèles théoriques (Erni et al., 2005; Nourani et al., 2016; La Sorte et Fink., 2017b). Peu d'analyses portent sur l'assistance éolienne calculée sur l'ensemble de trajectoires réellement utilisées par des individus et sur des trajectoires potentielles, mais évitées par les oiseaux pour franchir des barrières écologiques (Vansteelant et al., 2017; Patchett et Cresswell., 2020).

La majorité des études examinent la sélectivité des vents et la direction des oiseaux au départ des haltes migratoires comme indicateur de l'effet des régimes de vents sur les routes migratoires employées pour franchir de grandes barrières écologiques (Gill et al., 2009; Abdulle et Fraser., 2018; Bradaric et al., 2020; Becciu et al., 2020). Certaines espèces de passereaux et de limicoles synchronisent leur date de départ avec des vents favorables à la traversée d'une barrière écologique (Gill et al., 2009; 2014; Deppe et al., 2015; Akesson et al., 2016; Bradaric et al., 2020). Les modèles basés sur les individus ainsi que les études de suivi individuel révèlent que le départ les jours où les conditions de vent sont favorables peut être essentiel pour la survie de certains passereaux et limicoles qui traversent des barrières écologiques telles que les océans (Pennycuick et Battley, 2003; Bulte et al., 2014; Gill et al., 2014). Attendre les bonnes conditions de départ peut transformer une barrière écologique en un corridor de vol rapide et efficace (Felicísimo et al., 2008; González-Solís et al., 2009; Bulte et al., 2014; Gill et al., 2014), en particulier lorsque les conditions de vent au départ sont indicatrices des conditions plus loin sur la route (Shamoun-Baranes et al., 2017).

Cela dit, la sélectivité des oiseaux pour des vents favorables et la direction de vol au départ d'une halte précédant une barrière écologique ne permettent pas toujours de prédire les routes migratoires employées pour franchir cet obstacle. Par exemple, chez les Courlis islandais *Numenius phaeopus*, Alves et al., (2016) ont observé une tendance à quitter les sites d'hivernage dans des conditions de vents défavorables, et ce, autant pour les individus qui entament un long vol direct pour traverser l'Océan Atlantique Nord-Ouest de l'Afrique vers l'Islande, que pour ceux qui font un détour par la côte pour le contourner. La sélectivité des oiseaux face aux conditions de vents peut dépendre des contraintes temporelles au sein du cycle annuel (définissant combien de temps un oiseau peut se permettre d'attendre des conditions adéquates), de la condition corporelle de l'oiseau et de la répartition temporelle des conditions favorables et donc, du compromis entre le temps passé à attendre et le temps ou l'énergie gagnés en volant dans des conditions favorables (Shamoun-Baranes et al., 2017).

Les oiseaux ont tendance à être plus sélectifs des vents au départ si leur priorité est de minimiser les coûts énergétiques de la migration (Newton, 2024). Inversement, dans un contexte où la contrainte de temps est importante, par exemple lorsqu'il y a un avantage à arriver tôt au site de reproduction ou d'hivernage, les oiseaux auraient tendance à moins perdre de temps à attendre des conditions favorables à la migration, donc à démontrer moins de sélectivité face aux conditions de vent (Shamoun-Baranes et al., 2017). La manière dont les oiseaux réagissent aux vents favorables pendant leur fenêtre de départ peut ainsi dépendre de leur stratégie migratoire globale, qui peut varier entre les saisons (Abdulle et Fraser, 2018). Par ailleurs, les oiseaux peuvent quitter une halte migratoire en direction de la traversée directe d'une barrière écologique en se synchronisant avec des vents favorables, puis changer de direction en cours de route pour faire une halte, selon les conditions de vents rencontrées et la quantité de réserves endogènes (Bulte et al., 2014; Kok et al., 2020). Les oiseaux peuvent également être moins sélectifs des vents au départ d'une halte si les conditions d'alimentation au site où ils se trouvent sont médiocres (Thorup et al., 2006). Il est donc essentiel d'étudier les conditions de vent sur l'ensemble des trajets pour mieux comprendre comment elles peuvent influencer le choix de route employée pour franchir une barrière écologique.

L'étude des conditions de vent le long des routes migratoires a révélé que le vent peut fournir une assistance éolienne importante lors de la traversée de barrières écologiques (Biebach, 1992; Erni et al., 2005; Liechti et al., 2006). Chez certaines espèces de passereaux et de limicoles, la direction de vol alignée avec la direction moyenne des vents pendant la traversée d'une barrière écologique suggère également une association entre les routes migratoires et les patrons de vents dominants (Gill et al., 2009; Bradley et al., 2014). Certaines études ont estimé le rendement énergétique relatif de différentes routes migratoires employées par des individus différents pour franchir des barrières écologiques en calculant l'assistance éolienne à partir du jumelage entre des données de suivis individuels et des données de vents (Akesson et al., 2016; Vansteelant et al., 2017; Becciu et al., 2020).

En comparant l'assistance éolienne sur les routes suivies par les Martinets noirs *Apus apus* qui traversent ou contournent le désert du Sahara au printemps, Akesson et al. (2016)

suggèrent que la route de contournement, hautement favorisée, offre une meilleure assistance éolienne et de meilleures conditions d'alimentation que les routes de traversée plus centrales. Ces observations suggèrent que le vent joue un rôle important dans le choix de la route employée pour franchir une barrière écologique. Or, elles demeurent restreintes à des comparaisons entre des routes suivies par des individus différents. Par conséquent, ces approches ne permettent pas de bien comprendre l'effet des vents sur le choix d'une route au détriment d'une autre route potentielle puisqu'elles ne considèrent pas les conditions disponibles simultanément sur ces routes alternatives pour un même individu.

L'approche par simulations pourrait permettre de remédier à ce problème. Elle permettrait de comparer la profitabilité des vents sur différentes routes migratoires potentielles (Erni et al., 2005; Kranstauber et al., 2015; Akesson et Bianco, 2017). Le jumelage de simulations et de données de suivi individuel permettrait de faire des simulations sur des routes plus réalistes, ayant été utilisées par certains individus d'une espèce, d'un groupe d'espèces ou d'une population cible. Une telle approche pourrait servir à mieux comprendre les variations saisonnières et intrapopulationnelles dans le choix des routes migratoires utilisées pour franchir une barrière écologique, avec ou sans détour. Par exemple, en observant un contraste saisonnier dans les routes migratoires employées par les Traquets cyphre *Oenanthe cyprica* qui franchissent le désert du Sahara, Patchett et Creswell (2020) ont comparé, à l'aide de simulations, l'assistance éolienne disponible à l'automne et au printemps le long de chaque trajectoire individuelle observée. Ils ont constaté que chaque saison, les individus sélectionnent la route migratoire qui procure la meilleure assistance éolienne. Cet exemple met en lumière la pertinence d'une approche comparative centrée sur des suivis individuels pour améliorer notre compréhension de l'effet des vents sur les routes migratoires utilisées pour franchir de vastes barrières écologiques.

OCÉAN ATLANTIQUE NORD

L'Océan Atlantique constitue une des plus grandes barrières écologiques du monde, s'étendant sur près de 5000 km entre l'Amérique et les continents européen et africain. Il

représente un obstacle géographique pour les oiseaux migrateurs terrestres qui doivent effectuer des vols transatlantiques le long de la voie migratoire euro-Néarctique (Delingat et al., 2008). Lors de la migration automnale postreproduction, les migrateurs néarctiques effectuent typiquement un mouvement vers le sud-est pour rejoindre leurs aires d'hivernages. Inversement, au printemps, le retour vers les aires de reproduction néarctiques est caractérisé par un mouvement nord-ouest. Selon des données de baguage, d'observations en mer et de suivi par géolocalisation, au printemps plusieurs migrateurs utilisant la voie migratoire euro-Néarctique semblent contourner l'Océan Atlantique par le nord en s'arrêtant en Islande, alors qu'à l'automne, certains peuvent effectuer de plus longs vols sans arrêt au-dessus de l'océan (Wilson, 1981; Alerstam, 1996; Thorup et al., 2006; Summers et al., 2014; Léandri-Breton et al., 2019).

Ces différentes routes migratoires pourraient avoir évolué en fonction des systèmes stables de vents dominants dans l'Atlantique Nord, qui faciliteraient la traversée de l'océan à l'automne et forceraient son contournement au printemps (Alerstam, 1996; Summers et al., 2014; Léandri-Breton et al., 2019). Les vents dominants au-dessus de l'Atlantique Nord à l'automne proviennent de l'ouest (Snow, 1953; Serreze et al., 1997; La Sorte et al., 2017b), et seraient donc favorables aux mouvements longitudinaux d'ouest en est. Plus spécifiquement, un système dépressionnaire générant des vents antihoraires se déplace régulièrement vers l'est au sud de l'Islande, et en automne, les oiseaux pourraient bénéficier de vents en provenance du nord-ouest en longeant le flanc sud de la dépression (Alerstam, 1996; Summers et al., 2014). Au printemps, en revanche, les vents d'est qui pourraient aider les oiseaux dans leur passage de l'Europe à l'Amérique du Nord sont plus susceptibles de se produire le long des flancs nord et est de la dépression, soit à des latitudes plus septentrionales, plus près de l'Islande (Alerstam, 1996; Summers et al., 2014).

Les Traquets motteux *Oenanthe oenanthe leucorhoa* effectuent une migration transatlantique entre leurs sites de reproduction au Canada ou au Groenland et leurs sites d'hivernage situés en Afrique du Sud (Thorup et al., 2006; Delingat et al., 2008; Bairlein et al., 2012; Bulte et al., 2014). Des approches par modèles et simulations supportent

l'hypothèse qu'à l'automne, un vol direct de 4000 km entre le Canada et l'Afrique serait possible pour les traquets grâce aux conditions de vents dans l'Océan Atlantique Nord (Thorup et al., 2006; Bulte et al., 2014). Par ailleurs, les observations de Summers et al., (2014) suggèrent que les Bécasseaux violets *Calidris maritima* qui effectuent une migration transatlantique similaire entre le Canada (ou le Groenland) et l'Europe ont rencontré des vents favorables en longeant le sud du système dépressionnaire à l'automne et le nord de cette dépression au printemps. Cependant, ces observations basées sur une seule année de suivi pour 19 individus n'incluent pas le calcul de l'assistance éolienne, mais plutôt une description qualitative de la force et de la direction des vents le long des trajets observés (Summers et al., 2014). La quantification de l'assistance éolienne sur les routes migratoires transatlantiques observées, ou potentielles, demeure très fragmentaire. Cela limite notre compréhension de l'effet des vents sur les patrons de migration transatlantiques.

Au moins neuf espèces néarctiques empruntent la voie migratoire euro-Néarctique, dont deux anatidés (Bernache cravant *Branta bernicla hrota* et Oie rieuse *Anser albifrons flavirostris*, Gudmundsson et al. 1995; Fox et al. 2013), un passereau (Traquet motteux *Oenanthe oenanthe*, Bairlein et al., 2012) et six espèces de limicoles (Bécasseau maubèche *Calidris canutus islandica*, Bécasseau sanderling *Calidris alba*, Bécasseau variable *Calidris alpine schinzii*, Bécasseau violet *Calidris maritima*, Tournepierre à collier *Arenaria interpres interpres* et Pluvier grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammmodromus* (Léandri-Breton et al., 2019 de Cramp et Simmons, 1983 et Delany et al., 2009). Mis à part quelques observations et simulations théoriques, il est crucial de souligner le manque de données de migration sur ces espèces et sur cette voie migratoire en général (Bairlein et al., 2012; Summers et al., 2014; Bulte et al., 2014; Léandri-Breton et al., 2019). Dans le contexte actuel de changements climatiques, des recherches supplémentaires sur les patrons de migration sont souhaitables pour mieux anticiper les conséquences potentielles de ces changements sur les routes migratoires et cibler les efforts de conservation pour ces espèces migratrices.

PLUVIER GRAND-GRAVELOT

Notre modèle d'étude, le Pluvier grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammodromus*, est un oiseau de rivage qui niche dans le Haut-Arctique canadien et passe l'hiver sur la côte ouest de l'Afrique (Figure 1) (Léandri-Breton et al., 2019). Il utilise la voie migratoire euro-Néarctique pour franchir l'Océan Atlantique Nord vers le nord-ouest au printemps et vers le sud-est à l'automne.



Figure 1. Pluviers grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammodromus* munis de géolocalisateurs, à l'Île Bylot (Nunavut, Canada). Photos de D.-J. Léandri-Breton.

Des observations récentes ont révélé l'existence d'une variation saisonnière et interindividuelle dans les routes employées par les individus de la population pour franchir l'Océan Atlantique. À l'automne, lors de la migration postreproduction vers le sud-est, certains individus font d'importants détours alors que la plupart effectuent un long vol soutenu au-dessus de l'Océan Atlantique Nord, entre la pointe sud du Groenland et l'Europe ou l'Afrique (Figure 2). En revanche, lors de la migration printanière vers le nord-ouest, la grande majorité des individus contourne l'Océan Atlantique par le nord en s'arrêtant en Islande et les trajets sont concentrés le long d'un corridor qui longe la côte ouest de l'Europe (Figure 2). Comparativement à la traversée directe de l'océan, le contournement par l'Islande entraîne un détour significativement plus long d'environ 25% en termes de distance totale parcourue (Léandri-Breton et al., 2019). De plus, la migration est significativement plus lente au printemps comparativement à l'automne, selon le taux de migration (km/jour) (Léandri-

Breton et al., 2019). Cette variabilité saisonnière et intrapopulationnelle offre une belle opportunité d'étudier l'importance du vent dans le choix des routes migratoires utilisées pour franchir des barrières écologiques.

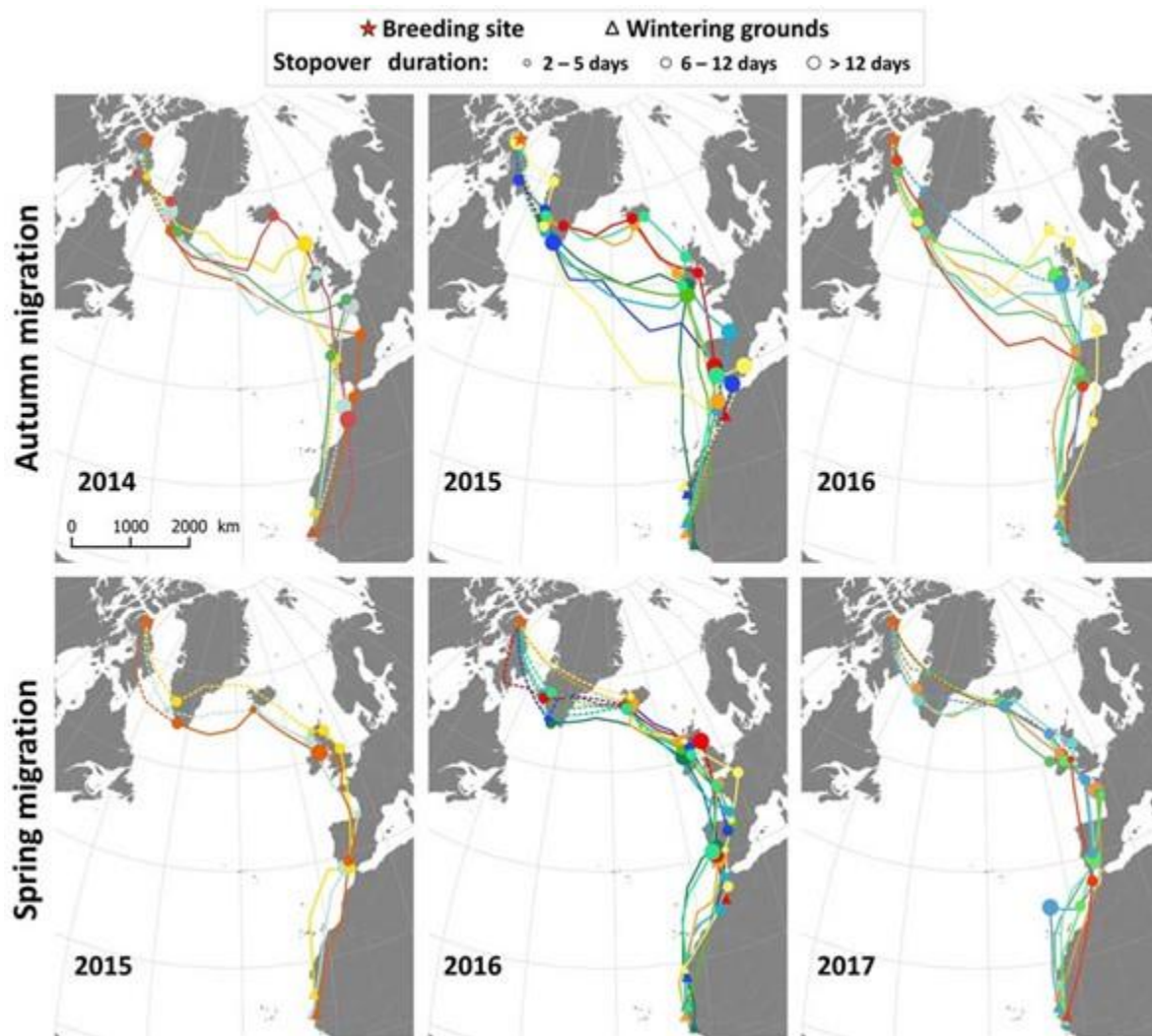


Figure 2. Routes migratoires de Pluviers grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammodromus* nichant à l'Île Bylot et hivernant en Afrique (Léandri-Breton, 2018)

OBJECTIF, HYPOTHÈSE ET PRÉDICTION

La voie migratoire euro-Néarctique et les espèces qui effectuent des migrations transatlantiques le long de cette voie migratoire sont très peu documentées. Bien qu'il semble hautement probable que les patrons de vents dominants au-dessus de l'Océan Atlantique Nord expliquent le contraste saisonnier dans les routes migratoires utilisées par ces migrateurs, le manque d'évidences empiriques basées sur des données quantitatives et comparatives de l'assistance éolienne le long de routes migratoires transatlantiques est notoire.

La présente étude consiste, dans un premier temps, à proposer une approche méthodologique basée sur une combinaison de données de suivi individuel, de simulations de trajectoires de migration et de données météorologiques pour étudier l'influence des vents sur les stratégies utilisées par les oiseaux pour franchir des barrières écologiques.

Notre objectif principal est de quantifier l'assistance éolienne sur des routes migratoires alternatives afin d'évaluer l'effet des vents sur la migration transatlantique d'un limicole néarctique hivernant en Afrique, le Pluvier grand-gravelot. Considérant que l'occurrence de vents défavorables lors de longs vols soutenus au-dessus d'une barrière écologique augmente les risques de mortalité durant la migration (Pennycuick, 2003; Loonstra, 2019) et peut aussi générer des effets négatifs reportés sur l'aptitude phénotypique des individus (Drake et al., 2014; Duijns et al., 2017), nous avons formulé l'hypothèse que les régimes de vents dominants d'ouest au-dessus de l'Océan Atlantique Nord peuvent expliquer en partie le patron de migration circulaire observé chez le Pluvier grand-gravelot. Ainsi, les vents dominants d'ouest favoriseraient la traversée directe de l'océan à l'automne, soit lors du mouvement migratoire postreproduction vers le sud-est, et forceraient un détour par l'Islande au printemps, lors de la migration préreproduction vers le nord-ouest. Pour vérifier cela, nous avons simulé une traversée directe de l'océan au printemps le long des routes de traversée directe observées à l'automne et nous avons comparé l'assistance éolienne estimée pour chaque saison le long d'une même route. Nous avons prédit une assistance éolienne positive

(favorable à la traversée directe vers le sud-est) en automne et une assistance éolienne négative (défavorable à la traversée directe vers le nord-ouest) au printemps le long des routes de traversée directe de l'océan.

QUANTIFICATION DE L'ASSISTANCE ÉOLIENNE

Le calcul de l'assistance éolienne permet de comparer quantitativement l'effet de différentes conditions de vent sur les oiseaux ainsi que les implications énergétiques spécifiques de différentes stratégies comportementales (Kemp et al., 2012a). La méthode utilisée pour quantifier l'assistance éolienne devrait être sélectionnée en fonction de l'échelle spatiotemporelle étudiée (Kemp et al., 2012a; Safi et al., 2013; Shamoun-Baranes et al., 2017).

La résolution des données météorologiques et particulièrement celle des données de suivi individuel sont les principaux facteurs limitant la qualité des estimations d'assistance éolienne et la portée des conclusions selon l'échelle spatiotemporelle à l'étude (Shamoun-Baranes et al., 2010; Safi et al., 2013). Par exemple, des données à haute résolution, telles que des données de suivi par GPS, par télémétrie radio ou par radar (Bridge et al., 2011) permettent de quantifier l'effet de l'assistance éolienne sur la vitesse de vol (Tarrow et al., 2016; Duijns et al., 2019), sur l'altitude de vol (Gronroos et al., 2012; Senner et al., 2018) ou encore la réponse des oiseaux aux changements dans la vitesse ou la direction des vents à plus fine échelle et ses implications énergétiques (Shamoun-Baranes et al., 2010; Gronroos et al., 2013). L'assistance éolienne dérivée à partir de données de suivi ayant une résolution spatiale et temporelle plus faible, tels que les géolocalisateurs (GLS) (Bridge et al., 2011) peut toutefois permettre d'investiguer l'effet des vents sur le comportement migratoire à plus large échelle (Kemp et al., 2010; Shamoun-Baranes et al., 2017), comme sur le nombre et la durée des haltes (Schmaljohann et al., 2017), sur les routes migratoires (Abdulle et Fraser, 2018) ou la réponse des oiseaux aux patrons de vents saisonniers (Patchett et Cresswell, 2020; Bradaric et al., 2020).

Le comportement attendu de l’oiseau en vol devrait également être considéré lors de la sélection d’une approche de quantification de l’assistance éolienne. Par exemple, la majorité des équations d’assistance éolienne reposent sur le postulat que l’individu suit une direction de mouvement endogène (Kemp et al., 2012a). Dans le domaine de l’ornithologie, l’équation la plus utilisée pour estimer l’assistance éolienne est celle de vent arrière (*Tailwind*), qui quantifie la vitesse de la composante de vent qui est parallèle à la direction de mouvement de l’oiseau (Kemp et al., 2012a). Simple et applicable à des données ayant des résolutions variées, cette équation permet d’obtenir une estimation de la magnitude du vent de face ou du vent arrière. Elle repose sur le postulat que l’individu dérive entièrement aux dépens du vent (*full drift*), c’est-à-dire qu’il ne compense pas pour les déplacements latéraux par rapport à sa direction de mouvement endogène occasionnés par les vents latéraux (Chapman et al., 2011; Kemp et al., 2012a). Ce comportement peut notamment être observé lors de vols au-dessus des grandes masses d’eau, où les oiseaux n’ont pas accès à des points de repère géographiques pour s’orienter et pour compenser (Alerstam et Petersson, 1976; Chapman et al., 2011; Gronroos et al., 2013).

D’autres équations, plus complexes, telles que le calcul de la vitesse de l’oiseau par rapport au sol (*Groundspeed*) ou dans l’air (*Airspeed*) permettent d’intégrer l’effet des vents latéraux dans le calcul d’assistance éolienne, lorsque le comportement assumé inclut une compensation partielle ou complète pour les déplacements latéraux de la direction endogène (Kemp et al., 2012a). Ces équations peuvent fournir des estimations plus exactes des coûts énergétiques de vol en fonction des conditions de vents. Toutefois, la qualité des estimations de ces paramètres est particulièrement sensible la résolution des données de suivi individuel et de vent et requiert des données de suivi individuel ayant une résolution spatiale et temporelle assez élevée, tels que des suivis GPS, pour que les estimés dérivés soient fiables (Safi et al., 2013).

RÉSUMÉ MÉTHODOLOGIQUE

Afin de répondre à notre objectif, les trajets migratoires de 20 Pluviers grand-gravelot suivis au moyen de géolocalisateurs ont été analysés. La portion transatlantique des trajets a été catégorisée en fonction de la stratégie migratoire observée, soit la traversée directe ou indirecte de l’Océan Atlantique Nord, selon la présence ou l’absence d’une halte migratoire en Islande. Ensuite, pour chaque individu ayant réalisé la traversée directe à l’automne et indirecte au printemps, une simulation de vol transatlantique direct le long du trajet suivi à l’automne a été réalisée. La vitesse et la direction du vent ont ensuite été jumelées à chaque position constituant les trajectoires directes observées (automne) et simulées (printemps) à partir de la base de données *Reanalysis I* du *National Center for Environmental Predictions / National Center for Atmospheric Research* (Kalnay et al., 1996). L’assistance éolienne a été calculée à chaque position avec l’équation de vent arrière (*Tailwind*) (Kemp et al., 2012a) (Figure 3). L’assistance éolienne moyenne et la probabilité de rencontrer une assistance éolienne négative sur les routes de traversée directes ont été comparées statistiquement en fonction de la saison de migration.

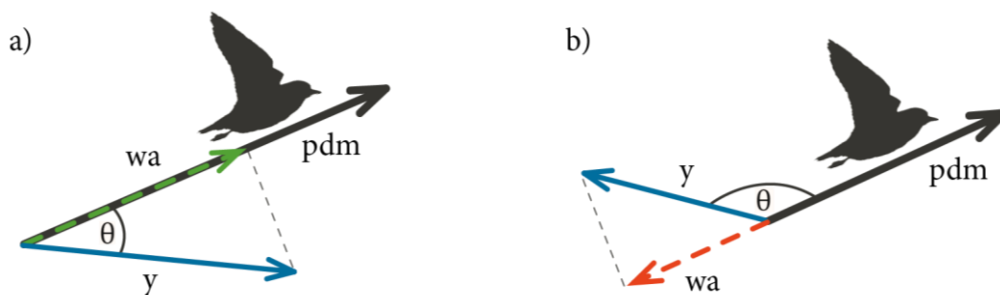


Figure 3. Schéma du calcul de l’assistance éolienne (w_a) selon l’équation de vent arrière (*Tailwind equation*; Kemp et al., 2012a) où l’assistance éolienne est fonction de la vitesse du vent (y) et de la différence angulaire (θ) entre la direction du vent et la direction de mouvement endogène de l’oiseau (pdm). L’assistance éolienne peut être positive (a) ou négative (b), et donc favorable ou défavorable, respectivement, au déplacement de l’oiseau.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Notre étude sur les routes migratoires transatlantiques du Pluvier grand-gravelot offre une perspective inédite sur l'effet des vents sur les stratégies migratoires utilisées par des migrateurs néarctiques pour franchir une barrière écologique. En utilisant une approche novatrice combinant données de suivis individuels, simulations et conditions de vents, nous avons quantifié pour la première fois l'assistance éolienne rencontrée par des limicoles sur leurs trajets migratoires transatlantiques le long de la voie migratoire euro-Néarctique. Nos résultats révèlent que les vents au-dessus de l'Océan Atlantique Nord sont en moyenne plus favorables à la traversée directe de l'océan à l'automne, lors des déplacements vers le sud-est, qu'au printemps, lors des déplacements vers le nord-ouest. L'assistance éolienne moyenne peut toutefois être similaire entre les saisons sur certaines routes directes au-dessus de l'océan. Bien que plus risquée, la traversée directe a été observée pour un individu au printemps, et ce, malgré une assistance éolienne moyenne négative. Le détour printanier par l'Islande permet probablement aux individus d'éviter les conséquences négatives possibles sur leur aptitude, d'une migration réalisée dans des conditions de vent défavorables au-dessus de l'océan. Notre méthodologie comparative entre trajets observés et simulés contribue à améliorer notre compréhension de l'effet des vents sur les décisions comportementales des individus et sur l'évolution des routes migratoires en présence de barrières écologiques.

CHAPITRE 1

ASSISTANCE ÉOLIENNE SAISONNIÈRE CONTRASTÉE LE LONG DES ROUTES MIGRATOIRES TRANSOCÉANIQUES D'UN MIGRATEUR NEARCTIQUE

1.1 RÉSUMÉ

Les barrières écologiques telles que les océans peuvent façonner les routes migratoires des oiseaux et le vent peut jouer un rôle fondamental dans la stratégie utilisée pour franchir les barrières. Cette étude s'est concentrée sur l'Océan Atlantique Nord, une barrière écologique majeure le long de la voie migratoire euro-Néarctique, où les Pluviers grand-gravelot *Charadrius hiaticula psammodromus* suivent un patron de migration circulaire. À l'automne, lors de la migration postreproduction vers le sud-est, les traversées directes de l'océan entre le Groenland et l'Europe sont fréquentes chez les Pluviers grand-gravelot, tandis qu'au printemps, lors de la migration préreproduction vers le nord-ouest, un détour par l'Islande est prédominant. En combinant des données de géolocalisation, des simulations de trajectoires de traversées directes au printemps et des données de vent du *National Center for Environmental Prediction*, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les régimes de vent dominants en provenance de l'ouest au-dessus de l'Océan Atlantique Nord peuvent expliquer en partie le contraste saisonnier observé dans les routes migratoires du Pluvier grand-gravelot. Nos résultats constituent, à notre connaissance, la première quantification de l'assistance éolienne le long de traversées observées de l'Océan Atlantique Nord par un limicole néarctique. Nous avons constaté que la probabilité de rencontrer une assistance éolienne négative à un endroit donné au-dessus de l'océan était 74% plus élevée au printemps qu'à l'automne le long des mêmes routes de traversée directe de l'océan. À l'automne, l'assistance éolienne moyenne estimée était positive pour la plupart des individus (10 sur 13) qui ont effectué une traversée directe de l'océan. En revanche, l'assistance éolienne calculée

le long des mêmes routes (simulées) de traversée directe au printemps était négative pour la plupart des individus. Une assistance éolienne similaire à l'automne et au printemps a néanmoins été obtenue le long de quelques routes de traversée directe, et un individu a réalisé une traversée directe de l'océan au printemps malgré une assistance éolienne moyenne négative. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que les régimes de vents dominants n'empêchent pas la traversée directe de l'océan au printemps, mais augmentent le risque d'être confronté à des vents de face au-dessus de la barrière. En faisant un détour au printemps, les individus peuvent potentiellement minimiser les conséquences sur l'aptitude phénotypique que peut engendrer le vol au-dessus de la barrière écologique en présence de conditions de vent défavorables. Notre étude souligne l'effet du vent sur les routes migratoires saisonnières des migrateurs néarctiques, ce qui est particulièrement pertinent dans le contexte des changements actuels des régimes de vent causés par le réchauffement climatique.

La soumission de l'article à la revue *Journal of Avian Biology* est prévue pour l'automne 2024. En tant que premier auteur, j'ai réalisé l'essentiel de la revue de littérature, de l'analyse des données ainsi que la rédaction de l'article. Le professeur Joël Bêty a grandement contribué à l'élaboration de la méthodologie, aux analyses ainsi qu'à la rédaction et à la révision de cet article. Don-Jean Léandri-Breton a réalisé la collecte de données de suivis migratoires individuels et la reconstitution des trajectoires migratoires à partir des données de géolocalisation. Il a également contribué à l'élaboration du projet ainsi qu'à la révision du manuscrit.

1.2 CONTRASTING SEASONAL WIND ASSISTANCE ALONG NON-STOP TRANSOCEANIC MIGRATION ROUTES OF A NEARCTIC MIGRANT

Eloi Gagnon^{1,2,3*}, Don-Jean Léandri-Breton⁴, Joël Bêty^{1,2,3*}

¹Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada;

²Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Rimouski, Québec, Canada;

³Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada;

⁴Department of Biology, University of Milan, Milan, Italy

* Corresponding author emails: eloi.gagn@gmail.com; joel_bety@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

Ecological barriers such as oceans can shape migratory routes of birds and wind can play a pivotal role in the strategy used to overcome barriers. This study focused on the North Atlantic Ocean, a major ecological barrier along the Nearctic-European Flyway, where Ringed plovers *Charadrius hiaticula psammodromus* display a loop migration pattern. During the post-breeding southeastward migration in fall, direct ocean crossings between Greenland and Europe are common in Ringed plovers, while during the northwestward pre-breeding migration in spring, a detour via Iceland is prevalent. By combining geolocation data, trajectory simulations of direct ocean crossings in spring, and wind data from the National Centre for Environmental Prediction, we tested the hypothesis that prevailing westerly wind regimes over the North Atlantic Ocean can partly explain the observed seasonal contrast in migratory routes of Ringed plovers. Our results constitute, to our knowledge, the first quantification of wind assistance along observed North Atlantic crossings of a nearctic shorebird. We found that the likelihood of facing negative wind assistance at a given location was 74% higher in spring than in the fall along the same direct crossing migration segments above the ocean. In the fall, the estimated average wind assistance was positive for most individuals (10 out of 13) that performed a direct ocean crossing. In contrast, wind assistance calculated along the same (simulated) spring direct crossing segment was negative for most individuals. Similar wind assistance was nonetheless obtained in fall and spring along a few direct crossing segments, and one bird successfully

achieved a direct ocean crossing in spring despite facing negative average wind assistance. Overall, our results suggest that prevailing wind regimes do not preclude direct ocean crossing in spring but increase the risk of facing headwinds over the barrier. By making a detour in spring, individuals can likely reduce the potential fitness costs of flying above the ecological barrier while facing headwinds. Our study emphasizes the role of wind in shaping seasonal migratory routes of nearctic migrants, which is especially relevant in the context of current changes in wind regimes caused by global warming.

1.4 INTRODUCTION

Migratory birds are capable of extreme endurance, sometimes covering thousands of kilometers in a single flight. Still, they can be confronted with obstacles difficult to cross along their migration routes. Mountain ranges, glaciers, deserts and oceans can act as ecological barriers, given the scarcity or absence of resting and refueling opportunities en route. These barriers can thus shape the evolution of migratory routes (Alerstam et al., 2003; Newton, 2024). In the presence of an ecological barrier, migratory birds may decide to substantially lengthen the duration and distance of their migration to circumvent the barrier or may risk making long sustained flights over inhospitable environments (Alerstam, 2001). If the fitness costs associated with ecological barrier crossing is high, natural selection should favor migratory routes that limit sustained flight over such landmarks or adaptations that allow crossing barriers (Alerstam, 2001).

Some migration routes involve navigating above substantial obstacles. For example, migrants can leverage wind assistance to traverse the Sahara and the Pacific Ocean regularly (Schmaljohann et al, 2009; Gill et al., 2014). When favourable wind conditions support a direct crossing, these vast, inhospitable landmarks may no longer represent barriers to migration. In such conditions, they can rather act as migratory corridors by reducing time, energetic costs, predation risks and pathogen exposure en route (Gill et al., 2009). Conversely, the high energetic costs associated to barrier crossings in headwinds could lead to higher mortality risks during migration (Pennycuick, 2003; Loonstra, 2019) and negative

carryover effects on fitness (Drake et al., 2014; Duijns et al., 2017). Wind regimes are thus expected to influence the strategy used by birds to negotiate several ecological barriers around the globe. However, wind selectivity mechanisms and wind effects on migratory routes remain poorly known in most species. Understanding the effect of wind regimes on migratory routes used to cross ecological barriers is especially relevant in the context of current and expected changes in wind regimes caused by global warming (La Sorte et al., 2017; Lindstrom and Agrell, 1999).

The Atlantic Ocean is one of the world's largest ecological barriers, spanning 4000-5000 km between the Americas and the European or African continents (Delingat et al., 2008). Still, the Atlantic is crossed by one of the least studied flyways, linking breeding grounds in the eastern Nearctic (High Arctic Canada, Greenland) to wintering grounds in Europe and Africa. At least, nine species use the Nearctic-European Flyway, including two goose species (Gudmundsson et al. 1995, Fox et al. 2013), one passerine (Bairlein et al., 2012) and six shorebird species (Léandri-Breton et al., 2019 from Cramp and Simmons 1983 and Delany et al., 2009). These species exhibit northwestward pre-breeding migration in spring and southeastward post-breeding migration in fall. In the spring, many nearctic migrants circumvent the Atlantic Ocean by the north, using Iceland as a stepping-stone (Wilson 1981; Alerstam 1996), while in fall, some can undertake longer flights over the ocean (Summers et al., 2014; Alerstam, 1996). This loop migration pattern likely evolved in response to wind regimes over the North Atlantic, characterized by dominant westerlies, which would ease direct ocean crossings in fall but force a detour in spring (Summers et al., 2014; Alerstam, 1996). Making a stopover in Iceland could also be needed in spring to improve body condition and fuel stores upon arrival at the breeding sites. Although transatlantic loop migration has been documented and is expected to be influenced by wind regimes, very few birds have been tracked on their full migratory journey across the Atlantic Ocean (Thorup et al, 2006; Summers et al., 2014; Léandri-Breton et al., 2019; Amélineau et al., 2023). Hence, the quantification of the wind assistance along migration routes used by marked individuals to cross the Atlantic Ocean remains scarce and is lacking for land birds

(Amélineau et al., 2023). Comparing the wind assistance along real and simulated trajectories can strongly improve our understanding of the importance of wind on the evolution of migration routes taken by birds to cross barriers (Patchett and Creswell, 2020).

We investigated the effect of wind conditions on the migration routes used by Ringed plovers *Charadrius hiaticula psammodytes* to negotiate the Atlantic Ocean. Ringed plovers breeding in the Canadian High Arctic use the Nearctic-European Flyway to reach their wintering grounds on the west coast of Africa (Léandri-Breton et al., 2019). Recent observations revealed seasonal variation in the routes used by plovers to cross the Atlantic Ocean. In the fall, the majority of individuals make long, sustained flights over the Atlantic Ocean. Conversely, during the spring migration, the vast majority of individuals make a northward detour to circumvent the ocean. This seasonal variation provides a good opportunity to study the influence of wind on the choice of migration routes used to cross ecological barriers.

By combining biologging data, trajectory simulations and wind data, we implemented an innovative approach to quantify the seasonal variation in wind assistance along migratory routes used by plovers to cross the Atlantic Ocean. As direct ocean crossing in headwinds could increase the energetic costs of migration and negatively affect fitness, we hypothesized that prevailing westerly wind regimes over the North Atlantic Ocean can partly explain the observed loop migration pattern in Ringed plovers (i.e., a direct ocean crossing during the southeastward post-breeding fall migration, and a detour during the northwestward pre-breeding spring migration). To quantify the seasonal variation in wind assistance according to flight direction, we simulated a direct ocean crossing in spring along the observed fall direct crossing routes used by individuals. We expected a positive (favorable) wind assistance in the fall and a negative (unfavourable) assistance in spring along direct ocean crossing routes.

1.5 MATERIAL AND METHODS

Tag deployment and geolocation data analysis

From 2014 to 2016, 72 adult Ringed plovers (38 males and 34 females) were captured on their breeding ground on Bylot Island, in the Sirmilik National Park (73°08' N 80°00' W). They were captured at their nest with bownet traps and fitted with Intigeo-W65A9 light level geolocators (Migrate technology, Ltd.) (See Léandri-Breton et al. (2019) for detailed catching and tagging procedures). Bylot Island, home to a migratory bird sanctuary, is located in the Canadian High Arctic, near the northwest limit of the breeding distribution of the Ringed plover (Thies et al., 2018). From 2015 to 2017, we recovered the geolocators of 20 individuals, providing 17 complete annual tracks (fall and spring migrations) and 3 partial tracks (fall migration only, due to device failure). Only individuals tracked across their full annual cycle were kept in analyses.

Reconstitution of tracks

Locations were extracted and analyzed from raw geocator data using the R Package Geolight 2.0.0 (Lisovski and Hahn. 2012). Sunsets and sunrises were first determined with IntiProc software (Migrate Technology Ltd, v1.03) and then filtered using the “loessFilter” function with a threshold of two interquartile ranges. A threshold of 3 lux was used to identify twilight events. Geolocators were calibrated at a known location before deployment and provided two estimated locations per day, at local noon and midnight. Location precision was calculated from calibration data and yielded a mean error of 163 ± 75 km ($n = 20$), comparable to prior studies (Lisovski et al., 2012 and references therein).

Categorization of tracks

Fall and spring migration tracks were first categorized between indirect (detour via Iceland) or direct (ocean crossing) transatlantic flights (Figure. 4a). Indirect transatlantic flights included at least two locations within a 200 km buffer around Iceland, which

encompassed the geolocator's mean error on positions (163 km, Figure 4a). We assumed that birds associated with an indirect transatlantic flight made a stopover in Iceland. We performed sensitivity analyses to evaluate the effect of buffer size (from 200 to 400 km) and found the same results (Appendix A: Table 1).

Extraction of transatlantic crossing segment of fall direct tracks

Fall direct ocean crossing segments were isolated based on Greenland departure and Europe arrival dates identified by Léandri-Breton et al., (2019) and confirmed by map visualization and graphs of longitude and latitude against time. The remaining portions of tracks (between Bylot Island and Greenland and between Europe arrival locations and wintering site) were not used for analysis. To evaluate the effect of departure and arrival dates on average wind assistance, we performed a sensitivity analysis by adding or removing one location at departure and arrival to each crossing segment isolated and detected no effect on our main conclusions. We calculated the mean number of locations and duration (hours) of fall direct crossing segments (Figure 4b). Additionally, as uncertainty on latitude using light-level geolocators is higher around the equinoxes, we verified that fall crossing segments did not happen within equinoxes (± 10 days).

Simulation of direct ocean crossing segments in spring

We simulated a direct transatlantic crossing in spring along the fall direct transatlantic segment used by a given individual to compare wind assistance on direct ocean crossing segments between seasons, according to flight direction. Simulation of a direct crossing in spring was realized for every individual that undertook a direct crossing in fall and an indirect crossing in spring. For each bird, its fall direct crossing segment was used as a reference for the spring simulation (Figure 4c). Then, for the spring simulated departure date, we used the timestamp associated with the nearest spring location relative to the fall arrival location in Europe, recorded from the fall direct crossing segments of tracks (Figure 4d). Mean fall direct

crossing duration (number of hours) was added to the simulated spring departure date to obtain simulated Greenland arrival date (Figure 4d). We then sampled equidistant locations along the analog fall crossing segment and associated equitemporal timestamps to each new location within spring simulated departure and arrival time range, assuming a constant flight speed (i.e. The simulated spring locations were both equitemporal and equidistant; Figure 4e). The number of locations sampled along the segment was equal to the mean number of locations recorded during the fall crossing segments for birds that completed a direct crossing of the ocean.

We performed sensitivity analyses to evaluate the effect of the number of locations sampled along simulated segments (from 5 to 9), duration of a direct crossing (from 44 to 93 hours) and individual spring departure date (± 1 and 3 days from departure date) on the estimated wind assistance. Additionally, we created new simulations for each individual by using all potential departure dates between the departure date used for the first simulation and the latest arrival date in Greenland recorded among all marked individuals, thus covering the time range of spring migration. We ran 1000 iterations of a mixed analysis of variance by sampling one of these new spring simulations for each individual, each time comparing mean wind assistance between fall (observed) and spring (simulated) (Appendix B, Figure 9). Similar patterns were obtained, indicating that our main conclusions were robust and not affected by the selected spring departure date.

Wind data

We extracted wind data from the National Centre for Environmental Prediction (NCEP)/National Centre for Atmospheric Research (NCAR) *Reanalysis I* dataset through the R software v. 4.2.1 and R package RNCEP v. 1.0.10 (Kemp et al., 2012a). NCEP/NCAR Global *Reanalysis-I* dataset provides environmental data predictions at a temporal resolution of 6 hours and a spatial resolution of $2.5 \times 2.5^\circ$, corresponding to ground area cells of

approximately 210 km x 210 km (Lindsay et al., 2014; Kalnay, 1996). Thus, wind data resolution and light-level geolocation data precision were in the same order of magnitude.

Calculation of wind assistance

Zonal (U) and meridional (V) wind components (i.e. E-W and S-N winds; m s^{-1}) were interpolated linearly in space and time to each location along observed and simulated crossing segments at isobaric pressure levels of 925, 850 and 700 mb (approx. 800, 1500 and 3000 meters above sea level, respectively). These three isobaric levels cover the altitudinal flight range of shorebirds migrating long flight steps over the North Atlantic Ocean or across pack ice (Loring et al., 2021; Alerstam and Gudmundsson, 1999; Richardson, 1979) (Figure 4f). As wind assistance was highly correlated among the three isobaric levels (Pearson correlation coefficients: all $r > 0.90$, all $p < 0.001$; Appendix C: Table 2), results at 700 mb and 925 mb are not presented.

We used the tailwind equation to calculate wind assistance (m s^{-1}), assuming full drift (Kemp et al., 2012b). It represents the speed of the wind component which is parallel to the direction of movement of the bird. We used the loxodromic angle between departure and arrival locations of each ocean crossing segment of a given track to calculate this metric, assuming full drift (Figure 4g). Wind assistance was obtained for each location on fall direct crossing segments and spring simulated direct crossing segments (Figure 4h).

$$\text{Wind assistance (m s}^{-1}\text{)} = y \cos \theta$$

y = wind speed (m s^{-1})

θ = The difference between wind direction and the direction of movement of the bird

We performed temporal and spatial sensitivity analyses for all observed and simulated direct crossing segments to take account of uncertainty on geolocation data. We sampled 3 new locations and 3 new timestamps within a buffer of 163 km and 12h around each original

location and calculated wind assistance for each new dataset. We detected no effect of these latter parameters on our main conclusions.

Statistical analyses

To test whether mean wind assistance along direct ocean crossing segments differed between seasons according to flight direction (southeastward fall vs northwestward spring), we used a linear mixed-effects model and performed an analysis of variance. Dataset consisted in a single mean wind assistance value per individual for each season (i.e. one observed mean wind assistance for the fall segment and one simulated mean wind assistance for the spring segment). Mean wind assistance was the response variable and season (fall or spring) was the predictor variable. The year in which the tracking began for an individual was included as a random factor. Furthermore, we modeled the likelihood of facing positive wind assistance on direct ocean crossing segments between seasons by fitting a generalized linear mixed model (GLMM) to binary wind assistance at each location on segments (positive value = 1, negative value = 0). We included the individuals nested in the year tracked as random factors and used a logit link function. For both models, the visual inspection of residuals yielded no significant pattern, indicating the normality and homoscedasticity assumptions were met. Discriminatory power of the logistic model was assessed by visualization of the ROC curve and calculation of the area under the curve. Model fitting was carried out in R (v. 4.2.1) with the package “lme4” (v. 1.1.30) (Bates et al., 2015).

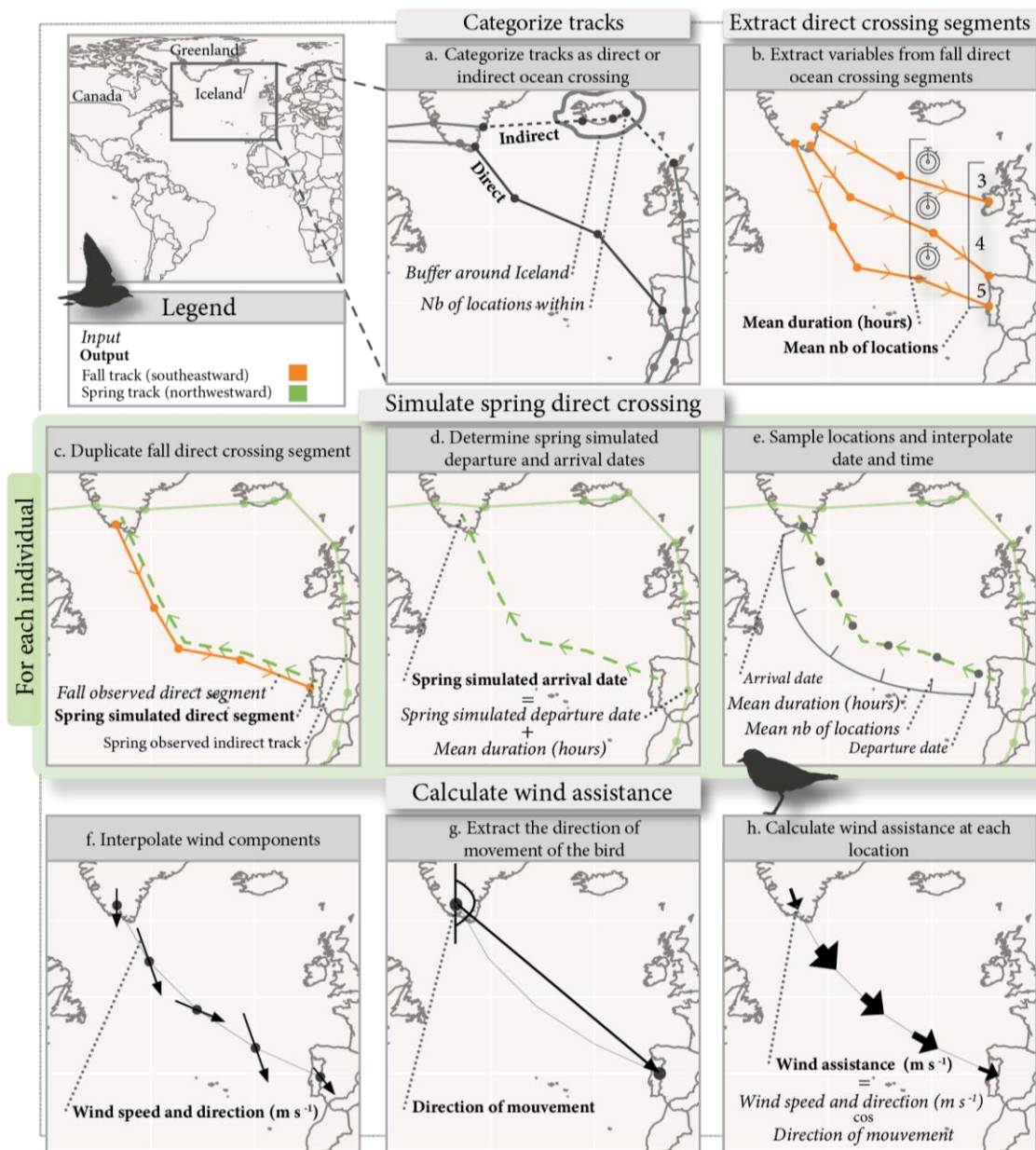


Figure 4. Geolocation data processing and wind assistance calculation along an observed fall (southeastward) direct ocean crossing segment and a simulated spring (northwestward) direct ocean crossing segment. We categorized crossing tracks as direct or indirect from the number of locations in Iceland (with a buffer of 200 km) (a). We extracted ocean crossing segments from fall direct tracks and calculated mean crossing duration and mean number of locations (b). For birds that made a direct crossing in fall and an indirect crossing in spring, we simulated a direct crossing in spring based on the observed fall direct crossing segment (c, d, e) and calculated wind assistance (f, g, h). Maps created with R package “ggplot2” (v. 3.3.6). Continent contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326).

1.6 RESULTS

Among the Ringed plovers successfully tracked over their entire annual cycle, the majority of individuals undertook a direct crossing of the ocean during the fall southeastward migration (13 out of 17 individuals), while a few circumvented by Iceland (4 out of 17 individuals). All plovers, except one, performed an indirect ocean crossing during the spring northwestward migration (16 out of 17 birds had at least two locations recorded near Iceland; number of locations within Iceland buffer: mean = 8, SD = 2, range = 2-16 locations, n = 16 individuals). One female (individual N) performed a direct ocean crossing in both fall and spring migrations (Figure 5). Still, this bird flew much closer to Iceland in spring than in the fall (Figure 5).

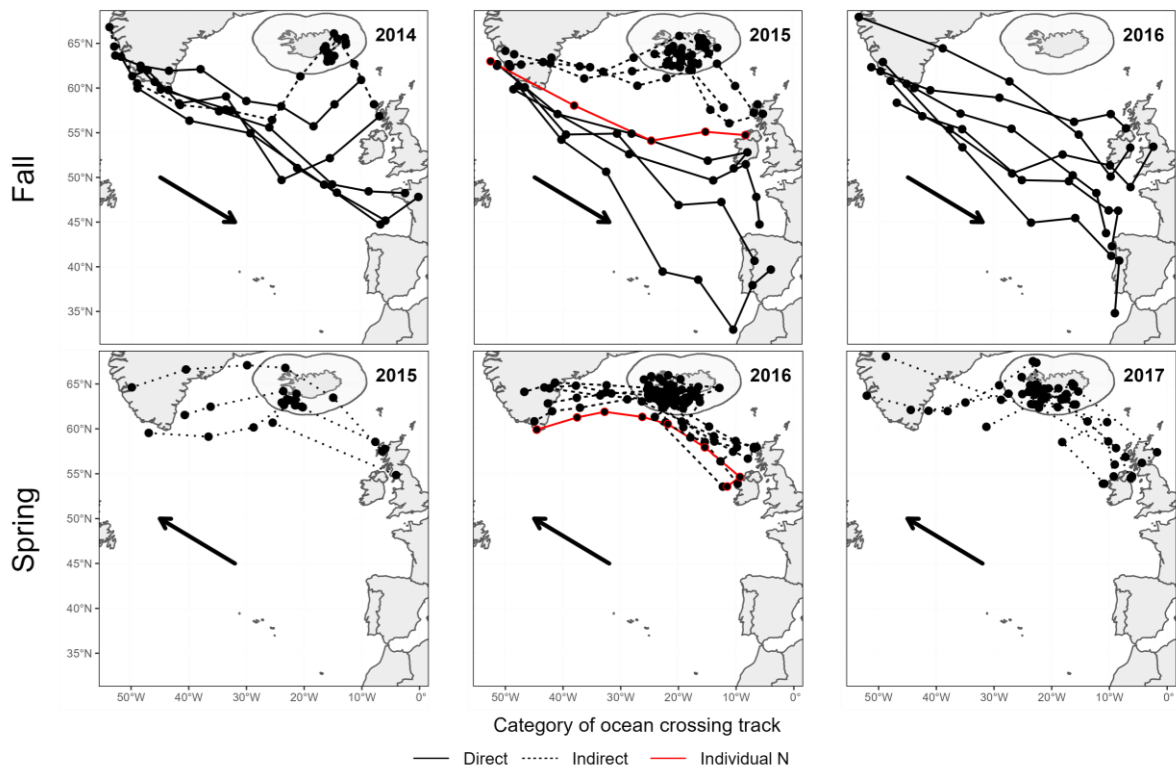


Figure 5. Maps of fall and spring migration routes used to cross the Atlantic Ocean by Ringed plovers *Charadrius hiaticula psamodromus* breeding in the Canadian Arctic and wintering in Western Africa. In this study, individual geolocation tracks were categorized as indirect (ocean circumvention via Iceland: dotted lines) or direct ocean crossing (solid lines) transatlantic flights based on the number of locations within an Iceland coastline polygon surrounded by a buffer of 200 km (see methods for details). Individual N (red line) was the only individual that made a direct crossing in both fall and spring. Arrows indicate the global direction of migration: south-east heading in fall and north-west heading in spring. Map created with R package “ggplot2” (v. 3.3.6) with continent contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326).

For birds that completed a direct crossing of the ocean in the fall ($n = 13$), wind assistance estimated at each location recorded during the fall migration varied from -9.9 m s^{-1} to 27.8 m s^{-1} (Figure 6, panels a to c). A positive wind assistance was obtained at most locations (63 positive wind assistance out of 91 locations) recorded along the fall ocean crossing segments (Figure 6, panels a to c). On the other hand, wind assistance calculated at locations spread along the simulated spring direct crossing segments was generally negative (36 positive wind assistance out of 91 simulated locations) and was as low as -24.4 m s^{-1}

(range = -24.4 – 14.5) (Figure 6, panels d to f). Overall, the likelihood of facing negative wind assistance at a given location was 74% higher in spring (northwestward migration) than in the fall (southeastward migration) along the same direct crossing migration segment (GLMM, year and individual as random effect: $\beta = -1.22$, SE = 0.3, CI = -2.0 – -0.70, $p < 0.0001$).

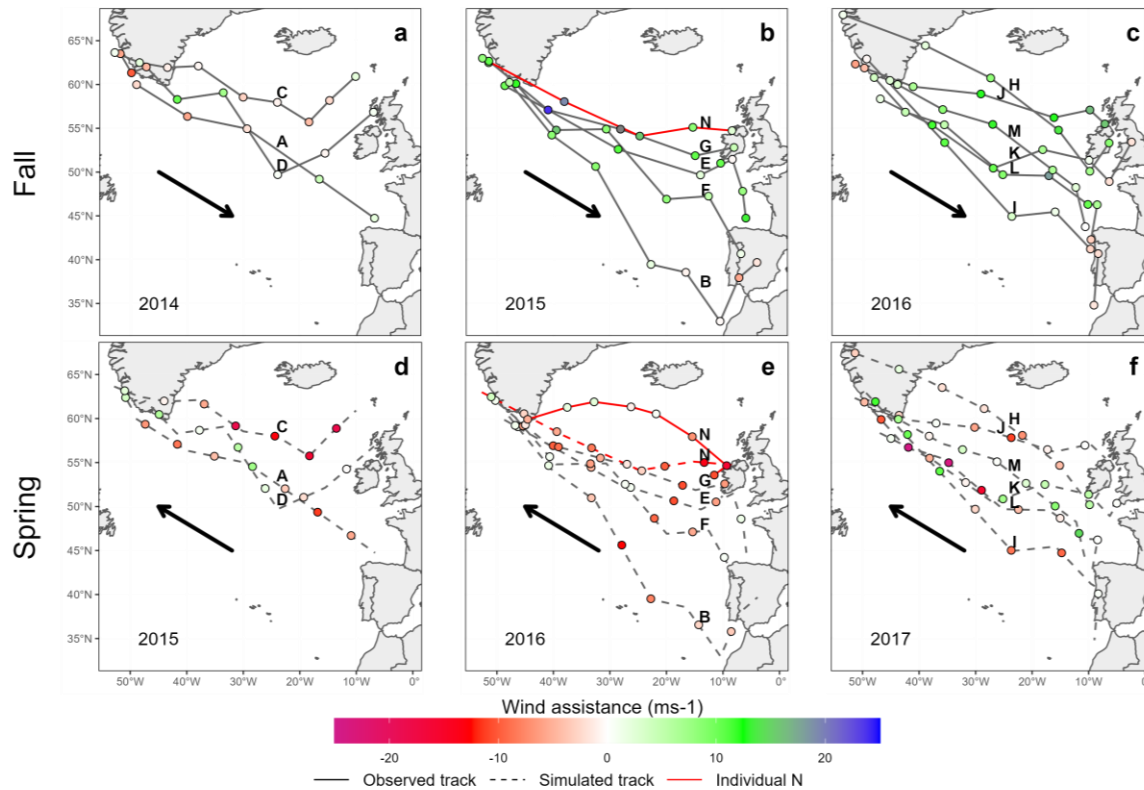


Figure 6. Maps of wind assistance (m s^{-1}) estimated at each location along the direct ocean crossing segments of tracks in the fall for three years (panels a, b, c) and at locations generated along the simulated direct ocean crossing segments in the following spring (panels d, e, f) at 1500 m.a.s.l. (850 mb). Letters identify the different individuals that performed a direct ocean crossing in the fall and for which a simulated spring direct ocean crossing was generated to assess the seasonal variation in wind assistance along the same direct crossing segment. Individual N (red line) was the only individual that made a direct crossing in both fall and spring (see text). Arrows indicate the global direction of migration: south-east heading in fall and north-west heading in spring. Map created with R package “ggplot2” (v. 3.3.6) with continents contours from Natural Earth, naturalearthdata.com (CRS: 4326).

In the fall (southeastward migration), the average estimated wind assistance experienced during the entire direct flight above the ocean was positive for most individuals (10 out of 13) but slightly negative for a few birds (mean values ranging from -0.7 m s^{-1} (CI = $-0.5 - -0.9$) to 13.6 m s^{-1} (CI = $8.8 - 18.4$) (Figure 7a). In contrast, the average wind assistance calculated along the simulated spring direct ocean crossing segments (northwestward migration) was negative for most individuals (9 out of 13) and was as low as -11.3 m s^{-1} (CI = $-7.3 - -15.2$) (Figure 7a). However, average estimated wind assistance along the same direct ocean crossing segments was similar between seasons for a few individuals (Figure 7a). Moreover, the female (individual N) that achieved a direct ocean crossing in spring encountered negative average wind assistance, like the average wind assistance estimated on simulated spring direct crossing segments for some individuals that performed indirect ocean crossing (Figure 7a, b). Nevertheless, the female encountered light headwinds at most locations along the observed spring direct crossing segment (Figure 6e).

Overall, when pooling mean wind assistance of all individuals, the average wind assistance along the direct ocean crossing segments was favorable (positive) in the fall but unfavorable (negative) in spring (Figure 7c), when considering flight direction. The average wind assistance was significantly higher in fall than in spring on direct ocean crossing segments (ANOVA, year as random effect: $F_{1, 12}=19.90$; $p < 0.001$) (Figure 7c).

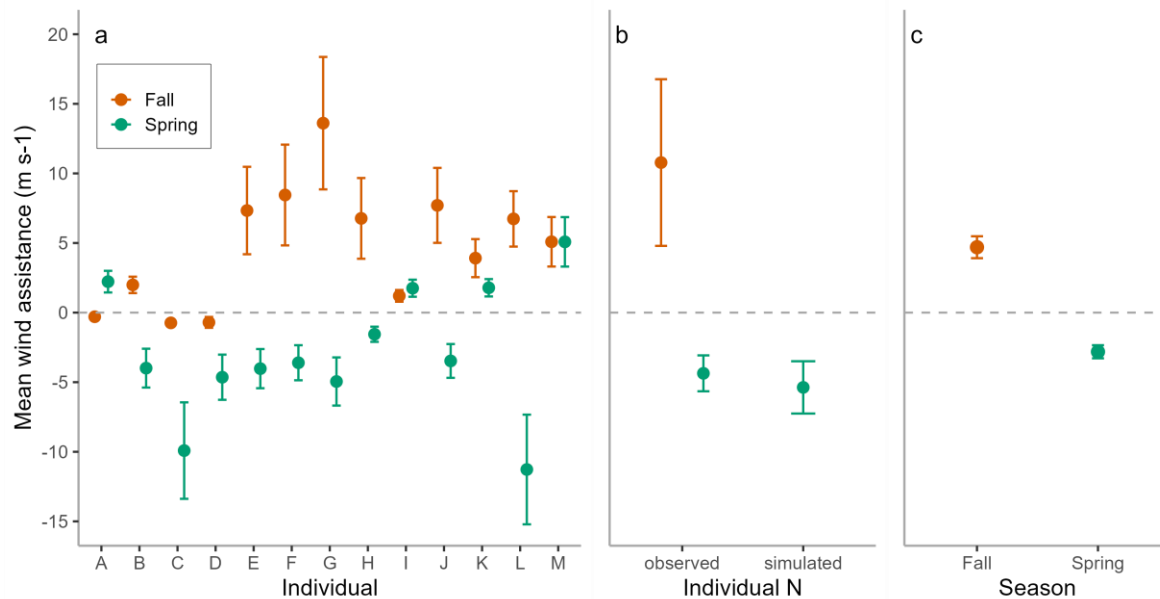


Figure 7. Mean wind assistance (m s^{-1}) (95% confidence interval) along the recorded fall southeastward direct ocean crossing segment (orange) and along the simulated spring northwestward direct ocean crossing segment (green) for each individual ($n=13$) that performed a direct ocean crossing in the fall, and an indirect crossing in spring (panel a). The mean wind assistance was calculated on the observed fall migration crossing segment and on the simulated spring crossing segment (i.e., same segment but different flight direction and dates) for each individual, by combining wind assistance from all locations recorded (or simulated) along a given direct ocean crossing segment. The average wind assistance on the observed and simulated direct ocean crossing segments for the only individual (bird ID: N) that undertook a direct crossing in both fall and spring is shown in panel b. The overall mean wind assistance for a given season (panel c) was calculated by combining the mean wind assistance estimated for individuals that performed a direct crossing in the fall only ($n=13$). In this figure, wind assistance at 1500 m.a.s.l. (850 mb) is displayed (similar results were obtained at altitudes of 1000, 1500 and 3000 m.a.s.l.; approx. 925, 850, 700 mb respectively).

1.7 DISCUSSION

Most Ringed plovers breeding in the Canadian High Arctic make direct transatlantic crossings over open water during their fall (post-breeding) southeastward migration but make detours by Iceland during their spring (pre-breeding) northwestward migration. Our results indicate that the seasonal contrast in migration heading and the westerly prevailing winds over the North Atlantic Ocean likely shape this loop migration pattern. As anticipated, the

probability of encountering negative wind assistance was significantly higher in spring than in the fall, along the same direct transatlantic crossing segments. The average wind assistance along the same transatlantic crossing segments was also higher and more favourable in the fall than in the spring, when considering flight direction. However, fall and (simulated) spring wind assistance was comparable for some individuals, and a direct ocean crossing was performed by a bird in spring despite negative average wind assistance. These results imply that undertaking a direct transatlantic crossing is possible for plovers but riskier in spring than in the fall. To our knowledge, our study provides the first quantification of the seasonal variation in wind assistance along North Atlantic direct crossing segments recorded in nearctic shorebirds. Our results support the hypothesis that risk mitigation related to barrier crossing could explain why most individuals circumvent the ocean by Iceland in the spring.

Wind conditions as a driver of Icelandic spring detour

Icelandic spring detour during the pre-breeding migration can allow nearctic migrants to reduce risk of encountering adverse wind conditions over the North Atlantic Ocean. Flying in headwinds can lead to higher energy consumption, higher risk of exhausting fuel stores before reaching a suitable stopover and, in extreme cases, death (Pennycuick, 2003; Loonstra et al., 2019; Newton, 2024). Flying in headwinds also extends the total air distance to travel (Alerstam, 2011), and thus, the size of a barrier (Geisler et al., 2022). This reinforces the key role of Iceland as a staging site in spring. Moreover, Ringed plovers seem to navigate along the eastern and northern flanks of low-pressure systems generating anticlockwise wind-flow (Amélineau et al., 2023; Summers et al., 2014). Spring wind conditions are generally stable and supportive of flights from Scotland heading towards Iceland (Delingat et al., 2007). However, Alves et al. (2016) reported Icelandic whimbrels *Numenius phaeopus* facing persistent headwinds on this specific circumvention route in spring, particularly between Spain and Iceland.

Most Ringed plovers performed an indirect flight in spring to cross the ocean and stopped in Iceland for 1 to 13 days (Léandri-Breton et al., 2019). Such a detour may have allowed these birds to refuel en route and save the cost of carrying extra fuel loads required for long sustained flights over the ocean. The only individual that undertook a direct ocean crossing in spring nonetheless made a slight detour in spring compared to fall (308 Km, 3%, longer: Léandri-Breton et al., 2019) and flew closer to Iceland during its spring crossing compared to its fall crossing. The female made a non-stop transatlantic flight of 2347 km, mainly in light headwinds, and subsequently initiated breeding in the Canadian Arctic. This indicates that i) ocean crossing in spring can be performed by Ringed plovers without refueling en route, even without tailwinds, ii) some plovers can pay the cost of carrying the extra fuel needed for a direct crossing, in both fall and spring, and iii) can initiate breeding without stopping in Iceland. A similar direct crossing in spring from Ireland or Scotland to Greenland or Baffin was reported in Purple sandpipers *Calidris maritima* (Summers et al., 2014).

Alternative hypothesis to wind

Winds can partly explain the observed seasonal contrast in the migratory behavior of Ringed plover. However, other factors can contribute to such variation. During spring pre-breeding migration, detours by Iceland may offer good foraging conditions and lead to higher reproductive success than direct transatlantic crossings. As opposed to a direct crossing of the ocean, flying through suitable habitat for stopover can reduce the costs of carrying extra fuel loads required for long sustained flights over barriers by allowing the opportunity to rest and refuel (Alerstam, 2011). Iceland might also provide a higher energy intake rate to plovers compared to Greenland (i.e. last stopover sites located closer to the breeding grounds). Making a detour in spring and foraging during migration could improve body condition and fuel stores upon arrival at breeding sites, enabling migrants to engage more rapidly in energy-demanding breeding behaviors. Individuals with greater fuel stores upon arrival at breeding sites could produce higher quality eggs (Williams, 1994) and display higher tolerance to

harsh early-season weather conditions, especially in the Arctic (Morrison et al., 2007). Small migration steps in spring might as well help better assess conditions at breeding sites and synchronize arrival with timing of snowmelt and food resource availability (Newton, 2024; Alves et al., 2012; Carneiro et al., 2020). These alternative hypotheses cannot be rejected and the observed pattern in transatlantic migratory behavior of birds likely results from a combination of factors, including wind, quality of stopover and specific time constraints to high-Arctic breeders.

Reduced risk of crossing in the presence of favorable winds

It is not surprising that impressive transatlantic migration is wind assisted in Ringed plovers. Qualitative assessment of wind speed and direction along similar transatlantic crossings of Purple sandpipers equipped with geolocators suggests individuals mainly encountered favorable winds between Greenland, Britain and Ireland in the fall (Summers et al., 2014). Individual based models and simulations also revealed that light tailwind (3 - 5 m s⁻¹) could significantly improve the probability of a successful direct transatlantic crossing between Greenland and Africa in the fall for the Northern wheatear *Oenanthe oenanthe leucorhoa*, a small passerine (Thorup et al., 2006; Bulte et al., 2014). Moreover, average tailwind support of 3.1 m s⁻¹ (at 850 mb) reported by Bulte et al. (2014) for all direct transatlantic crossing simulations, including unsuccessful crossings, is similar to the mean wind assistance we observed on direct ocean crossing segments for Ringed plovers in the fall. Our average wind assistance estimates are also in the same order of magnitude of mean wind support measured along observed direct crossings of the Barents Sea by Pink footed geese *Anser brachyrhynchus*, ranging from 0.2 m s⁻¹ to 6.1 m s⁻¹ for spring and fall sea crossings, respectively (Geisler et al., 2022). Our study is the first to quantify the difference in wind assistance during the fall (southeastward) and the spring (northwestward) migration along North Atlantic crossing routes obtained by tracking shorebirds over their entire annual cycle.

Limitations and outlook

Our wind assistance estimates are based on relatively low spatial and temporal resolution geolocator (Rakhimberdiev et al., 2016; Lisovski et al., 2020) and wind data (Kalnay, 1996) and might not reflect the local wind conditions experienced by birds. To overcome uncertainty, we carried out sensitivity analyses on several parameters used to estimate wind assistance along the observed and the simulated tracks. As we found similar results, we are confident that our conclusions are robust. Nonetheless, higher spatial and temporal resolution in migration data (including altitude) could improve our understanding of individual migration strategy, departure decision and route selection mechanisms. For instance, coupling GPS data with accelerometer data would allow collecting data on foraging behavior at stopover sites and better assess ecological benefits of detours. High resolution tracking could also allow the investigation of fine-scale flight behavior during migration in relation to winds and the response of individuals to stochastic meteorological events encountered en route, which is crucial in the context of climate change (Gill et al., 2014; Shamoun-Baranes et al., 2017).

Additionally, our analyses and conclusions are restricted to direct crossing tracks used by Ringed plovers in the fall. Estimating wind assistance along the spring detour and comparing wind assistance along a wider range of simulated tracks could deepen our understanding of the seasonal contrast in migration behavior. We also considered the wind assistance as the tailwind component, since geolocators do not provide reliable estimates of airspeed (Safi et al., 2013). Although simple and widely used, the tailwind equation ignores the side wind component and assumes the bird has a preferred direction of movement (Kemp et al., 2012b). Moreover, incorporating biometric measurements, and using the power curve and the flight speed limits of birds, could allow the quantification of the impact of the observed wind assistance on the energetic costs of migration (Thorup et al., 2006; Deppe et al., 2015). This would be needed to enhance our comprehension of individual decision-making and mechanisms governing migration strategies of nearctic species.

Full circle: Seasonal contrast in migratory routes

Loop migrations related to prevailing winds are common (La Sorte et al., 2014; Briedis et al., 2018) and barrier crossings and regional wind patterns likely shape many of the reported loop migrations in long-distance migratory birds among all taxonomic groups of birds (Newton, 2024; Alerstam, 2011): soaring migrants (Vansteelant et al., 2017; Becciu et al., 2020), seabirds (Felicísimo et al., 2008; Geisler et al., 2022; Amélineau et al., 2023), passerines (Bradley et al., 2014; Akesson et al., 2016; Patchett and Cresswell, 2020) and shorebirds (Bradaric et al., 2020; Gill et al., 2014; Alves et al., 2016). The relationships between departure decisions, fuel load and weather conditions have been widely investigated and helped forge this association. Notably, Gill et al. (2014) provided evidence that godwits could be able to sense and predict the variability of winds over the Pacific Ocean. However, most studies focus exclusively on observed tracking data or theoretical models and lack a comparative component in their analyses. Comparative analyses are essential for discerning the primary selective pressures and evolutionary constraints influencing individual behavior with respect to wind patterns, as well as for understanding the shared migration strategies observed within and across species (Shamoun-Baranes et al., 2017). The approach developed in this study to compare observed and simulated tracks offers the opportunity to enhance our comprehension of individual and population response to atmospheric conditions throughout the year.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the community of Mittimatalik, the Mittimatalik Hunters & Trappers Organization and the staff from Sirmilik National Park for their support of the Bylot Island long-term monitoring program. We thank the Bylot Island field teams that participated to this project and to the long-term monitoring program. We are grateful to Paul Allen Smith from the National Wildlife Research Centre (Environment and Climate Change Canada) and Dominique Berteaux from the department of biology at Université du Québec à Rimouski (UQAR) for their valuable insights and advice on the manuscript.

This research was financially supported by the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Fonds Québécois de recherche – Nature and technologies (FQRNT), the Northern Scientific Training Program (NSTP), ArcticNet, the Fondation de l'UQAR, Polar Knowledge Canada and Environment Canada. Polar Continental Shelf Project (PCSP) and Parks Canada provided logistical support.

Field techniques were approved by Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

1.9 REFERENCES

- Åkesson, S., Bianco, G. et Hedenstrom, A. (2016). Negotiating an ecological barrier: Crossing the Sahara in relation to winds by common swifts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1704). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0393>.
- Alerstam, T. (1996). The geographical scale factor in orientation of migrating birds. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 9–19. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.9>.
- Alerstam, T. (2001). Detours in bird migration. *J. of Theoretical Biology*, 209(3), 319–331. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2266>.
- Alerstam, T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology*, 152. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0694-1>.
- Alerstam, T., and Gudmundsson, G. A. (1999). Migration patterns of tundra birds: Tracking radar observations along the Northeast Passage. *Arctic*, 52(4), 346–371. <https://doi.org/10.14430/arctic941>.
- Alerstam, T., Hedenström, A., and Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, 103(2), 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>.
- Alves, J. A., Gunnarsson, T. G., Potts, P. M., Gélinaud, G., Sutherland, W. J. and Gill, J. A. (2012). Overtaking on migration: Does longer distance migration always incur a penalty? *Oikos*, 121(3), 464–470. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19678.x>.
- Alves, J. A., Dias, M. P., Méndez, V., Katrínardóttir, B. and Gunnarsson, T. G. (2016). Very rapid long-distance sea crossing by a migratory bird. *Scientific Reports*, 6(November), 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep38154>.
- Amélineau, F., Tarroux, A., Lacombe, S., Bråthen, V. S., Descamps, S., Ekker, M., Fauchald, P., Johansen, M. K., Moe, B., Anker-Nilssen, S., Bogdanova, M. I., Bringsvor, I. S., Chastel, O., Christensen-Dalsgaard, S., Daunt, F., Dehnhard, N., Erikstad, K. E., Ezhov, A., Gavrilov, M., Hansen, E. S., Harris, M. P., Helgasson, H. H., Langset, M., Landri-Breton, D. J., Lorentsen, S. H., Merkel, B., Newell, M., Olsen, B., Reiertsen, T. K., Systad, G. H. R., Thorarinsson, T. L., Astrom, J. and Strøm, H. (2023). Multi-colony tracking of two pelagic seabirds with contrasting flight capability illustrates how windscapes shape migratory movements at an ocean-basin scale. *Ecography*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/ecog.06496>

- Bairlein, F., Norris, D. R., Nagel, R., Bulte, M., Voigt, C. C., Fox, J. W., Hussell, D. J. T. and Schmaljohann, H. (2012). Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biol. Lett.* 8: 505–507. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13539>.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. and Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Becciu, P., Rotics, S., Horvitz, N., Kaatz, M., Fiedler, W., Zurell, D., Flack, A., Jeltsch, F., Wikelski, M., Nathan, R. and Sapir, N. (2020). Causes and consequences of facultative sea crossing in a soaring migrant. *Functional Ecology*, 34(4), 840–852. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13539>.
- Bradarić, M., Bouten, W., Fijn, R. C., Krijgsveld, K. L. and Shamoun-Baranes, J. (2020). Winds at departure shape seasonal patterns of nocturnal bird migration over the North Sea. *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.1111/jav.02562>.
- Bradley, D. W., Clark, R. G., Dunn, P. O., Laughlin, A. J., Taylor, C. M., Vleck, C., Whittingham, L. A., Winkler, D. W. and Norris, D. R. (2014). Trans-Gulf of Mexico loop migration of tree swallows revealed by solar geolocation. *Current Zoology*, 60(5), 653–659. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.5.653>.
- Briedis, M., Kurlavičius, P., Mackevičienė, R., Vaišvilienė, R. and Hahn, S. (2018). Loop migration, induced by seasonally different flyway use, in northern European barn swallows. *Journal of Ornithology*, 159(4), 885–891. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1560-1>.
- Bulte, M., McLaren, J. D., Bairlein, F., Bouten, W., Schmaljohann, H. and Shamoun-Baranes, J. (2014). Can wheatears weather the Atlantic? Modeling nonstop trans-Atlantic flights of a small migratory songbird. *Auk*, 131(3), 363–370. <https://www.jstor.org/stable/90008551>.
- Carneiro, C., Gunnarsson, T. G., and Alves, J. A. (2020). Linking Weather and Phenology to Stopover Dynamics of a Long-Distance Migrant. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(June), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00145>.
- Delingat, J., Bairlein, F. et Hedenström, A. (2008). Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: The case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(7), 1069–1078. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0534-8>.

- Deppe, J. L., Ward, M. P., Bolus, R. T., Diehl, R. H., Celis-Murillo, A., Zenzal, J., Moore, F., Benson, T. J., Smolinsky, J. A., Schofield, L. N., Enstrom, D. A., Paxton, E. H., Bohrer, G., Beveroth, T. A., Raim, A., Obringer, R. L., Delaney, D. and Cochran, W. W. (2015). Fat, weather, and date affect migratory songbirds' departure decisions, routes, and time it takes to cross the Gulf of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(46), 6331-6338. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503381112>.
- Drake, A., Rock, C. A., Quinlan, S. P., Martin, M. and Green, D. J. (2014). Wind speed during migration influences the survival, timing of breeding, and productivity of a neotropical migrant, *Setophaga petechia*. *PLoS ONE*, 9(5), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097152>.
- Felicísimo, Á. M., Muñoz, J. and González-Solis, J. (2008). Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PLoS ONE*, 3(8), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002928>.
- Fox, A. D., C. M. Glahder, A. J. Walsh and Fox D. (2013). Spring migration routes and timing of Greenland from geese - results satellite telemetry. *Oikos* 2:415–425. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12114.x>
- Geisler, J., Madsen, J., Nolet, B. A., and H. T. Schreven, K. (2022). Sea crossings of migratory pink-footed geese: seasonal effects of winds on flying and stopping behaviour. *Journal of Avian Biology*, 49(9), 1–16. <https://doi.org/10.1111/jav.01778>.
- Gill, R. E., Douglas, D. C., Handel, C. M., Tibbitts, T. L., Hufford, G. and Piersma, T. (2014). Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwit circum-migration of the Pacific. *Animal Behaviour*, 90, 117–130. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.020>
- Gill, R. E., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Handel, C. M., Mulcahy, D. M., Gottschalck, J. C., Warnock, N., McCaffery, B. J., Battley, P. F. and Piersma, T. (2009). Extreme endurance flights by land birds crossing the Pacific Ocean: Ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656), 447–457. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1142>
- Gudmundsson, G. A., S. Benvenuti, T. Alerstam, F. Papi, K. Lilliendahl and Akesson S. (1995). Examining the Limits of Flight and Orientation Performance: Satellite Tracking of Brent Geese Migrating across the Greenland Ice-Cap. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 261:73–79. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0119>

- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., Janowiak, J., Mo, K. C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., Reynolds, R., Jenne, R. and Joseph, D. (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*. [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1996\)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2).
- Kemp, M. U., Emiel van Loon, E., Shamoun-Baranes, J., and Bouten, W. (2012a). RNCEP: Global weather and climate data at your fingertips. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 65–70. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00138.x>
- Kemp, M. U., Shamoun-Baranes, J., van Loon, E. E., McLaren, J. D., Dokter, A. M., and Bouten, W. (2012b). Quantifying flow-assistance and implications for movement research. *Journal of Theoretical Biology*, 308, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.05.026>
- La Sorte, F. A., and Fink, D. (2017b). Projected changes in prevailing winds for transatlantic migratory birds under global warming. *J. of Animal Ecology*, 86, 273–284. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12624>
- La Sorte, F. A., Fink, D., Hochachka, W. M., Farnsworth, A., Rodewald, A. D., Rosenberg, K. V., Sullivan, B. L., Winkler, D. W., Wood, C. and Kelling, S. (2014). The role of atmospheric conditions in the seasonal dynamics of North American migration flyways. *Journal of Biogeography*, 41(9), 1685–1696. <https://doi.org/10.1111/jbi.12328>
- Léandri-Breton, D. J., Lamarre, J. F. and Bêty, J. (2019). Seasonal variation in migration strategies used to cross ecological barriers in a nearctic migrant wintering in Africa. *Journal of Avian Biology*, 50(6), 1–8. <https://doi.org/10.1111/jav.02101>
- Lindsay, R., Wensnahan, M., Schweiger, A. and Zhang, J. (2014). Evaluation of seven different atmospheric reanalysis products in the Arctic. *Journal of Climate*, 27(7), 2588–2606. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-13-00014.1>
- Lindström, A. and Agrell, J. (1999). Global Change and Possible Effects on the Migration and Reproduction of Arctic-Breeding Waders, (47), 145–159. <https://www.jstor.org/stable/20113237>
- Lisovski, S., and Hahn, S. (2012). GeoLight - processing and analysing light-based geolocator data in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 1055–1059. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00248.x>

- Lisovski, S., Bauer, S., Briedis, M., Davidson, S. C., Dhanjal-Adams, K. L., Hallworth, M. T., Karagicheva, J., Meier, C. M., Merkel, B., Ouwehand, J., Pedersen, L., Rakhimberdiev, E., Roberto-Charron, A., Seavy, N., Sumner, M. D., Taylor, C. M., Wotherspoon, S. J. and Bridge, E. S. (2020). Light-level geolocator analyses: A user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 221–236. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13036>
- Lisovski, S., C. M. Hewson, R. H. G. Klaassen, F. Korner-Nievergelt, M. W. Kristensen, and S. Hahn. (2012). Geolocation by light: Accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution* 3:603–612. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00185.x>
- Loonstra, A. H. J., Verhoeven, M. A., Senner, N. R., Both, C. and Piersma, T. (2019). Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecology Letters*, 22(12), 2060–2066. <https://doi.org/10.1111/ele.13387>
- Loring, P. H., McLaren, J. D., Aikens, M., Anderson, A. M., Aubry, Y., Dalton, E., Dey, A., Friis, C., Hamilton, D., Holberton, R., Kriensky, D., Mizrahi, D., Niles, L., Parkins, K. L., Paquet, J., Sanders, F., Smith, A., Turcotte, Y., Vitz, A. and Smith, P. A. (2021). Tracking Movements of Migratory Shorebirds in the US Atlantic Outer Continental Shelf Region. Sterling (VA): US Department of the Interior, Bureau of Ocean Energy Management. OCS Study BOEM 2021-008. 104 p.
- Morrison, G., R. I., Davidson, N. C. and Wilson, J. R. (2007). Survival of the fattest: Body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*. *Journal of Avian Biology*, 38(4), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2007.03934.x>
- Newton, I. (2011). Migration within the annual cycle: Species, sex and age differences. *Journal of Ornithology*, 152(1 SUPPL), 169–185. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0689-y>
- Newton, I. (2024). *The migration ecology of birds* (Second edition). Elsevier.
- Patchett, R., and Cresswell, W. (2020). Regional wind patterns likely shape a seasonal migration detour. *Journal of Avian Biology*, 51(11), 1–6. <https://doi.org/10.1111/jav.02466>
- Pennycuik, C. J. and Battley, P. F. (2003). Burning the engine: A time-marching computation of fat and protein consumption in a 5420 km non-stop flight by great knots, *Calidris tenuirostris*. *Oikos*, 103(2), 323–332. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12124.x>

- Rakhimberdiev, E., Senner, N. R., Verhoeven, M. A., Winkler, D. W., Bouten, W. and Piersma, T. (2016). Comparing inferences of solar geolocation data against high-precision GPS data: annual movements of a double-tagged black-tailed godwit. *Journal of Avian Biology*, 47(4), 589–596. <https://doi.org/10.1111/jav.00891>
- Richardson, W. J. (1979). Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn: a radar study. *Canadian Journal of Zoology*, 57(1), 107–124. <https://doi.org/10.1139/z79-009>
- Safi, K., Kranstauber, B., Weinzierl, R., Griffin, L., Rees, E. C., Cabot, D., Cruz, S., Proano, C., Takekawa, J. Y., Newman, S., Waldenstrom, J., Bengtsson, D., Kays, R., Wikelski, M. and Bohrer, G. (2013). Flying with the wind: Scale dependency of speed and direction measurements in modelling wind support in avian flight. *Movement Ecology*, 1(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-1-4>
- Schmaljohann, H., Liechti, F. and Bruderer, B. (2009). Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(11), 1609–1619. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0758-x>
- Shamoun-Baranes, J., Liechti, F. and Vansteelant, W. M. G. (2017). Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203(6–7), 509–529. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1181-9>
- Summers, R. W., de Raad, A. L., Bates, B., Etheridge, B. and Elkins, N. (2019). Non-breeding areas and timing of migration in relation to weather of Scottish-breeding common sandpipers *Actitis hypoleucos*. *Journal of Avian Biology*, 50(1). <https://doi.org/10.1111/jav.01877>
- Thies, L., Tomkovich, P., Remedios, N. d., Lislevand, T., Pinchuk, P., Wallander, J., Dänhardt, J., Þórisson, B., Blomqvist, D. and Küpper, C. (2018). Population and Subspecies Differentiation in a High Latitude Breeding Wader, the Common Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Ardea*, 106(2), 163. <https://doi.org/10.5253/arde.v106i2.a8>
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M. and Kjellén, N. (2006). Traveling or stopping of migrating birds in relation to wind: An illustration for the osprey. *Behavioral Ecology*, 17(3), 497–502. <https://doi.org/10.1093/beheco/arj054>
- Vansteelant, W. M. G., Shamoun-Baranes, J., van Manen, W., van Diermen, J. and Bouten, W. (2017). Seasonal detours by soaring migrants shaped by wind regimes along the East Atlantic Flyway. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 179–191. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12593>

- Williams, T. D. (1994). Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: Effects on offspring fitness. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69(1), 35–59. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1994.tb01485.x>
- Wilson, J. R. (1981). The migration of High Arctic shorebirds through Iceland. *Bird Study*, 28(1), 21–32. <https://doi.org/10.1080/00063658109476695>

1.10 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix A. Results of sensitivity analysis on tracks categorization.

Table 1. Number of spring and fall migratory tracks associated to each category (i.e. direct or indirect transatlantic flights) depending on the size of the buffer zone around Iceland. Tracks were considered indirect when at least one location fell within an Iceland coastline polygon surrounded by the buffer zone.

Track category		Buffer size (Km)		
		200	250	400
Fall	Direct	17	17	17
	Indirect	4	4	4
Spring	Direct	1	1	1
	Indirect	16	16	16

Appendix B. Sensitivity analysis on simulated spring departure date

This section contains results of the sensitivity analysis on the effect of spring departure date on the estimated wind assistance along direct ocean crossing migration segments. We created new simulations for each individual by using all potential departure dates between the original departure date used for the initial simulation (associated to the nearest spring location to the fall Europe arrival location – see methods) and the last observed Greenland arrival date in the spring, thus covering the entire time range of spring migration. We obtained a new dataset, composed of multiple spring direct crossing simulations per individual, for which the localisations remained constant and only the departure date varied. Each simulation thus corresponds to a different period of crossing in spring. Some individuals started their spring northwestward migration earlier, and therefore had a wider range of potential dates for the ocean crossing. The number of simulations thus varied among individuals (from 18 to 44 per individual, total of 353). The number of simulations per individual corresponded to the number of days between the departure date (specific to each individual) used for the initial simulation and the latest Greenland arrival date in spring observed in the population (same date for all individuals).

From this dataset, we performed 1000 iterations of a mixed analysis of variance based on a linear mixed effects model. Each iteration compared mean wind assistance recorded on observed direct ocean crossing tracks in fall ($n=13$) to mean wind assistance estimated along one spring direct crossing segment simulation (period) per individual ($n = 13$) drawn randomly through the dataset of simulated periods of spring direct ocean crossings. Mean wind assistance was the response variable and season (fall or spring) was the predictor variable. The year in which the tracking began for an individual was included as a random factor. The visual inspection of residuals yielded no significant pattern, indicating the normality and homoscedasticity assumptions were met.

Model fitting was carried out in R (v. 4.2.1) with the package “lme4” (v. 1.1.30) (Bates et al., 2015). Based on the mean p value of the 1000 iterations of the analysis of variance (mean p.val. = 0.0016, 95% CI = 0.0012 - 0.0020), we can conclude that the departure date

used to simulate the direct ocean crossings in spring has little influence on our main conclusions.

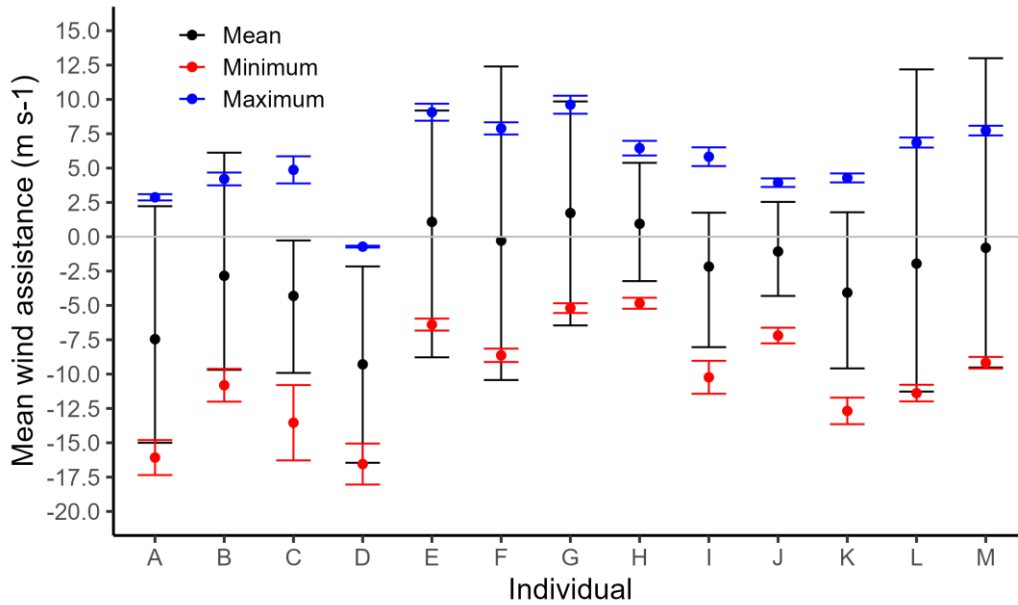


Figure 8. Mean of minimum (red), maximum (blue) and mean (black) wind assistance (m s^{-1}) along spring departure dates simulations of direct ocean crossing segments (periods) for each individual. We first extracted the minimum and maximum wind assistance from each period, corresponding to wind assistance at one single location per period, from which we calculated the means of minimum (red) and maximum (blue) wind assistance for all periods of each individual. The number of periods per individual ranged from 18 to 44. Brackets around red and blue points indicate 95% confidence interval on the means of minimum and maximum wind assistance. We also calculated mean wind assistance for each period and then the mean wind assistance for all periods of each individual (black). Brackets around black points indicate minimum and maximum mean wind assistance (mean wind assistance of one single period) among all periods of each individual with varied spring departure date used for simulation.

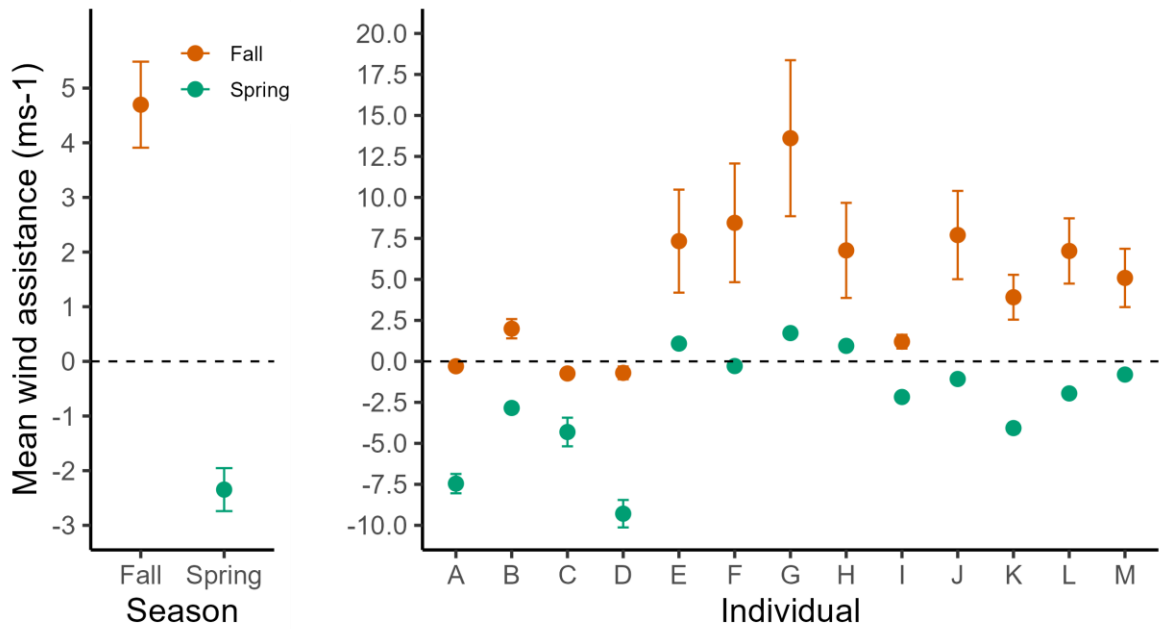


Figure 9. Mean wind assistance (\pm 95% conf. int.) by season (left) and by individual and season (right) for all spring departure dates simulations of direct ocean crossing segments (N = 353 simulated spring migration periods; N = 18 to 44 simulated spring migration periods per individual; N = 13 observed fall migration; see Appendix B and methods for details).

Appendix C. Comparison of wind assistance between three isobaric pressure levels sampled

Table 2. Pairwise Pearson correlation coefficients of wind assistance at three pressure levels sampled

Pressure levels compared (mb)	Pearson correlation coefficient (p.val.)
700 - 850	0.963 (p<0.001)
700 - 925	0.921 (p<0.001)
850 - 925	0.984 (p<0.001)

CONCLUSION GÉNÉRALE

Contributions

Les barrières écologiques peuvent avoir un effet prépondérant sur la sélection des routes migratoires en induisant des adaptations ou l'adoption de stratégies comportementales permettant aux individus d'éviter ou de traverser de tels obstacles (Newton, 2024). En examinant l'effet des vents sur les routes migratoires transatlantiques du Pluvier grand-gravelot, notre étude contribue à approfondir les connaissances fragmentaires sur les stratégies migratoires employées par les migrateurs néarctiques qui franchissent l'Océan Atlantique Nord, une barrière écologique majeure le long de la voie migratoire euro-Néarctique. Dans le contexte actuel de changements globaux affectant la circulation atmosphérique, notre étude de la réponse comportementale des migrateurs néarctiques aux conditions météorologiques contribue à mieux comprendre et à anticiper les impacts potentiels de ces changements sur les routes migratoires et sur les écosystèmes qu'elles relient (La Sorte et Fink, 2017b).

Nos résultats, basés sur une combinaison de données de suivis migratoires individuels, de simulations et de prédictions de vents, constituent à notre connaissance, la première quantification de l'assistance éolienne le long de routes migratoires transatlantiques réelles d'un oiseau terrestre. La quantification de l'assistance éolienne, particulièrement lorsque celle-ci est intégrée à des modèles de simulations et de comparaisons, permet d'étudier plus spécifiquement les implications relatives de différentes stratégies comportementales, en termes de coûts et de bénéfices (Kemp et al., 2012a; Liechti et Bruderer, 1998).

Par ailleurs, l'approche méthodologique que nous avons développée pour comparer l'assistance éolienne sur des trajets observés et simulés offre l'opportunité d'approfondir

notre compréhension de la réponse des individus et des populations aux conditions atmosphériques tout au long de l'année. Notre démarche pourrait être appliquée à d'autres systèmes d'études, voire à d'autres classes taxonomiques, telles que des insectes ou des mammifères.

Nos principaux résultats révèlent, tel qu'attendu, que i) les vents sont, en moyenne, plus favorables à la traversée directe de l'océan lors de la migration automnale en direction sud-est que durant la migration printanière en direction nord-ouest, et ii) le détour printanier par l'Islande peut permettre aux migrateurs néarctiques de réduire le risque de rencontrer des conditions de vent défavorables au-dessus de l'Océan Atlantique Nord. Toutefois, la traversée directe de l'océan en présence de vents défavorables a été observée et est donc possible.

Au printemps, tous les pluviers suivis font un détour plus long qu'à l'automne, en effectuant une halte migratoire en Islande, ou en traversant l'océan en s'approchant plus près de sa côte, où la distance à parcourir au-dessus de l'eau est réduite. Le risque de rencontrer des conditions de vents défavorables au-dessus d'une barrière écologique, telle qu'un océan, pour un oiseau terrestre est considérable (Pennycuick et Battley, 2003; Newton et al., 2006; Loonstra et al., 2019). Cela pourrait expliquer pourquoi les individus choisissent d'effectuer un détour plus long, mais potentiellement moins risqué au printemps, au détriment de la distance et du temps passé en vol. Un compromis intéressant considérant que la pression temporelle est généralement plus prononcée lors de la migration préreproduction, au printemps (Newton, 2024; Duijns et al., 2019).

Étonnamment, la traversée directe de l'océan est possible au printemps et à l'automne même en présence d'assistance éolienne moyenne négative pour l'ensemble du trajet. La femelle de notre échantillon qui a réalisé une traversée directe de l'océan au printemps a toutefois suivi une route plus septentrionale, passant beaucoup plus près de l'Islande, sans toutefois y faire halte. Ce détour pourrait permettre de réduire les risques associés à un manque d'énergie au-dessus de l'océan (Newton et al., 2006). Par exemple, si des conditions

météorologiques imprévisibles survenaient en route, l'Islande pourrait se trouver à distance potentielle de vol et permettre un ravitaillement. Ces observations appuient l'importance de l'Islande comme halte migratoire, particulièrement au printemps, mais potentiellement à l'automne également. En effet, à l'automne, bien que la grande majorité des pluviers suivent une route de traversée directe de l'océan, certains individus font un détour par l'Islande, et ce, à chacune des trois années de notre suivi. Cette halte pourrait être essentielle, notamment pour les individus qui n'ont pas accumulé suffisamment de réserves endogènes pour faire une traversée directe de l'océan à l'automne (Bulte et al., 2014).

À l'automne, une vaste majorité des pluviers suivis ont bénéficié de vents favorables le long de leur traversée directe de l'Océan Atlantique Nord entre le Groenland et l'Europe ou les Îles Britanniques. Summers et al., (2014) a suggéré, selon une évaluation qualitative de la vitesse et la direction des vents le long de trajets similaires effectués par des Bécasseaux violets équipés de géolocalisateurs, que les trajets suivis par ces limicoles permettaient de bénéficier de vents favorables entre le Groenland, la Grande-Bretagne et l'Irlande à l'automne. D'autre part, des modèles individuels d'évaluation de la distance potentielle de vol et des simulations de vols transatlantiques directs entre le Groenland et l'Afrique ont révélé qu'une légère assistance éolienne ($3 - 5 \text{ ms}^{-1}$) pouvait augmenter significativement la probabilité de succès d'une traversée directe pour le Traquet motteux, un petit passereau (Thorup et al., 2006; Bulte et al., 2014). Nos estimations de l'assistance éolienne pour les Pluviers grand-gravelots correspondent grossièrement à celles simulées par Bulte et al., (2014) (moyenne à 850 mb: $3,1 \text{ m s}^{-1}$) pour la migration transatlantique du Traquet motteux et à celles mesurées le long des traversées directes de la mer de Barrents observées à l'automne ($6,1 \text{ m s}^{-1}$) et au printemps ($0,2 \text{ m s}^{-1}$) pour des Oies à bec court *Anser brachyrhynchus* suivies avec des colliers GPS (Geisler et al., 2022). Ainsi, en quantifiant l'assistance éolienne le long de trajets transatlantiques observés, nos résultats corroborent l'hypothèse que les vents fournissent une assistance éolienne favorable à la traversée directe de l'Océan Atlantique Nord à l'automne pour un migrateur néarctique terrestre.

Bien que le vent puisse être un facteur déterminant dans le choix de la route migratoire employée par les migrateurs néarctiques pour franchir l’Océan Atlantique Nord, d’autres facteurs pourraient contribuer à façonner le patron de migration circulaire observé. Tout d’abord, un détour par l’Islande au printemps pourrait permettre aux individus de mieux anticiper les conditions environnementales au site de reproduction dans l’Arctique. Cela permettrait de mieux synchroniser leur arrivée aux hautes latitudes avec des températures plus clémentes et avec une période de disponibilité en nourriture suffisante pour combler leurs besoins (Alves et al., 2012; Carneiro et al., 2020; Newton, 2024). Toutefois, le seul individu n’ayant pas fait halte en Islande au printemps est arrivé au Groenland le 23 mai, soit près de la date médiane d’arrivée au Groenland observée chez les individus ayant fait halte en Islande au printemps (date médiane = 25 mai, première arrivée = 7 mai, dernière arrivée = 2 juin). Cela suggère que d’autres facteurs que la synchronisation pourraient expliquer le détour par l’Islande au printemps.

Par exemple, cette halte pourrait également permettre de s'alimenter et de se reposer en route, et ainsi d'économiser sur les coûts énergétiques supplémentaires requis pour effectuer de longs vols soutenus au-dessus d'une barrière écologique (Alerstam, 2011; Newton, 2024). Par ailleurs, faire un détour au printemps et s'alimenter pendant la migration pourrait permettre aux individus d'accumuler des réserves de carburant avant l'arrivée sur les sites de reproduction, ce qui peut fournir des avantages pour la reproduction (Williams, 1994) et pour la tolérance aux conditions météorologiques parfois difficiles en début de saison, en particulier dans l'Arctique (Morrison et al., 2007). Ces facteurs devraient être considérés comme des déterminants potentiels, combinés aux conditions de vent, du patron saisonnier observé dans les routes migratoires des Pluviers grand-gravelot.

Limites et perspectives

Il convient de considérer certaines contraintes méthodologiques lors de l'interprétation de nos résultats et de l'évaluation de la portée de nos conclusions. Tout d'abord, nos estimations de l'assistance éolienne, basées sur des données de géolocalisation (Rakhimberdiev et al., 2016; Lisovski et al., 2020) et de vent (Kalnay, 1996) ayant une résolution spatiale et temporelle relativement faible, pourraient mal refléter les conditions de vent locales subies par les oiseaux. Pour surmonter cette incertitude, nous avons effectué des analyses de sensibilité sur plusieurs paramètres, notamment sur les paramètres utilisés pour les simulations, comme les dates de départ, ainsi que sur l'altitude d'échantillonnage des vents. Comme chacune de nos analyses de sensibilité a mené à des résultats similaires, nous avons confiance que nos conclusions sont robustes.

Ensuite, nos analyses et nos conclusions se limitent aux routes de traversée transatlantique directe utilisées par les Pluviers grand-gravelot en automne. La comparaison de l'assistance éolienne de long des mêmes routes directes, à différentes dates et dans différentes directions, est l'approche la plus pertinente pour identifier les causes potentielles de l'évitement des routes directes au printemps. Il serait néanmoins intéressant de calculer l'assistance éolienne rencontrée par les pluviers le long des routes indirectes utilisées au printemps. La comparaison des conditions de vent le long d'une plus grande variété de routes simulées pourrait également permettre d'approfondir notre compréhension des avantages et inconvénients du détour printanier. Finalement, il serait intéressant d'investiguer l'effet des vents sur les différences interindividuelles dans les routes migratoires utilisées à l'automne pour franchir l'océan.

Dans un même ordre d'idée, il est important de tenir compte du fait qu'en utilisant des géolocalisateurs, les individus ont dû être recapturés pour récupérer les données de migration. Nos observations sont donc constituées d'oiseaux ayant survécu à la migration transatlantique. L'utilisation d'appareils suivis permettant la télédétection (ex.: GPS avec émetteur satellite) pourrait fournir des informations sur des individus n'ayant pas survécu la traversée et potentiellement de mieux comprendre les liens entre les stratégies migratoires

utilisées pour franchir une barrière écologique, les conditions météorologiques et la survie des individus.

Par ailleurs, nous avons considéré l'assistance éolienne comme la composante de vent arrière (*tailwind*). Bien que simple et largement utilisée, l'équation du vent arrière ignore la composante de vent latéral (*crosswind*) et suppose que l'oiseau suit une direction de mouvement endogène (Kemp et al., 2012b). Nous avons également supposé que les pluviers ont maintenu la même altitude tout au long de leur trajectoire, alors que les limicoles sont connus pour ajuster leur altitude de vol en route, afin de sélectionner l'altitude qui fournit la meilleure assistance éolienne (Green et al., 2004). La simplicité de notre approche peut, certes, imposer des limites à la portée de nos conclusions, mais elle constitue également une force due au fait qu'elle peut être appliquée à large échelle spatiale tout en permettant de déceler des patrons significatifs.

L'utilisation d'appareils de suivis individuels ayant une plus grande résolution spatiale et temporelle pourrait cependant améliorer notre compréhension de la stratégie migratoire individuelle, de la décision de départ et des mécanismes de sélection des itinéraires en fonction des conditions météorologiques et des caractéristiques physiques du paysage. Par exemple, le couplage des données GPS avec des données d'accéléromètre permettrait de collecter des données sur le comportement de quête alimentaire des pluviers aux haltes migratoires et de mieux évaluer les avantages écologiques des détours au printemps et à l'automne. Le baguage d'individus durant les passages migratoires des pluviers au sud du Groenland et en Islande, et la collecte de données sur la condition corporelle des individus (masse) et sur leur taux d'acquisition d'énergie journalière pourrait également nous renseigner sur la qualité relative de ces haltes selon la saison.

Par ailleurs, l'intégration de paramètres morphométriques à nos analyses, tels que la longueur d'aile et la condition corporelle individuelle, pourrait permettre d'estimer la distance potentielle de vol des individus ou encore un seuil d'assistance éolienne ou de réserves endogènes requis pour accomplir la traversée directe de l'océan (Thorup et al., 2006;

Bulte et al., 2014). Enfin, en utilisant la courbe de puissance ainsi que les limites de vitesse de vol des oiseaux, il serait intéressant de quantifier l'impact de l'assistance éolienne sur les coûts énergétiques de la migration (Thorup et al., 2006; Deppe et al., 2015). Cette démarche serait essentielle pour améliorer notre compréhension des processus de prise de décision individuelle et des mécanismes régissant les stratégies migratoires des espèces néarctiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdulle, S. A. et Fraser, K. C. (2018). Does wind speed and direction influence timing and route of a trans-hemispheric migratory songbird (purple martin) at a migration barrier? *Animal Migration*, 5(1), 49–58. <https://doi.org/10.1515/ami-2018-0005>
- Åkesson, S. et Bianco, G. (2017). Route simulations, compass mechanisms and long-distance migration flights in birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203(6–7), 475–490. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1171-y>
- Åkesson, S., Bianco, G. et Hedenstrom, A. (2016). Negotiating an ecological barrier: Crossing the Sahara in relation to winds by common swifts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1704). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0393>
- Alerstam, T. (1979). Wind as Selective Agent in Bird Migration. *Ornis Scandinavica*, 10(1), 76. <https://doi.org/10.2307/3676347>
- Alerstam, T. (1991). Bird flight and optimal migration. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(7), 210–215. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90024-R](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90024-R)
- Alerstam, T. (1996). The geographical scale factor in orientation of migrating birds. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 9–19. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.9>
- Alerstam, T. (2001). Detours in bird migration. *Journal of Theoretical Biology*, 209(3), 319–331. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2266>
- Alerstam, T. (2011). Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology*, 152(1). <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0694-1>
- Alerstam, T. et Pettersson, S. G. (1976). Do birds use waves for orientation when migrating across the sea? *Nature*, 259(5540), 205–207. <https://doi.org/10.1038/259205a0>
- Alves, J. A., Dias, M. P., Méndez, V., Katrínardóttir, B. et Gunnarsson, T. G. (2016). Very rapid long-distance sea crossing by a migratory bird. *Scientific Reports*, 6(November), 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep38154>

- Alves, J. A., Gunnarsson, T. G., Potts, P. M., Gélinaud, G., Sutherland, W. J. et Gill, J. A. (2012). Overtaking on migration: Does longer distance migration always incur a penalty? *Oikos*, 121(3), 464–470. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19678.x>
- Amélineau, F., Tarroux, A., Lacombe, S., Bråthen, V. S., Descamps, S., Ekker, M., Fauchald, P., Johansen, M. K., Moe, B., Anker-Nilssen, S., Bogdanova, M. I., Bringsvor, I. S., Chastel, O., Christensen-Dalsgaard, S., Daunt, F., Dehnhard, N., Erikstad, K. E., Ezhov, A., Gavriilo, M., Hansen, E. S., Harris, M. P., Helgasson, H. H., Langset, M., Landri-Breton, D. J., Lorentsen, S. H., Merkel, B., Newell, M., Olsen, B., Reiertsen, T. K., Systad, G. H. R., Thorarinsson, T. L., Astrom, J. et Strøm, H. (2023). Multi-colony tracking of two pelagic seabirds with contrasting flight capability illustrates how windscapes shape migratory movements at an ocean-basin scale. *Ecography*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/ecog.06496>
- Bairlein, F., Norris, D. R., Nagel, R., Bulte, M., Voigt, C. C., Fox, J. W., ... Schmaljohann, H. (2012). Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology Letters*, 8(4), 505–507. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1223>
- Bairlein, F., Norris, D. R., Nagel, R., Bulte, M., Voigt, C. C., Fox, J. W., Hussell, D. J. T. et Schmaljohann, H. (2012). Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biol. Lett.* 8: 505–507. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13539>.
- Battley, P. F., Piersma, T., Dietz, M. W., Tang, S., Dekinga, A. et Hulsman, K. (2000). Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1439), 191–195. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0986>
- Bauer, S. et Hoye, B. J. (2014). Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science*, 344(6179). <https://doi.org/10.1126/science.1242552>
- Becciu, P., Rotics, S., Horvitz, N., Kaatz, M., Fiedler, W., Zurell, D., Flack, A., Jeltsch, F., Wikelski, M., Nathan, R. et Sapir, N. (2020). Causes and consequences of facultative sea crossing in a soaring migrant. *Functional Ecology*, 34(4), 840–852. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13539>
- Biebach, H. (1992). Flight-range estimates for small trans-Saharan migrants. *Ibis*, 134, 47–54. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb04733.x>
- Bradarić, M., Bouten, W., Fijn, R. C., Krijgsveld, K. L. et Shamoun-Baranes, J. (2020). Winds at departure shape seasonal patterns of nocturnal bird migration over the North Sea. *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.1111/jav.02562>

- Bradley, D. W., Clark, R. G., Dunn, P. O., Laughlin, A. J., Taylor, C. M., Vleck, C., Whittingham, L. A., Winkler, D. W. et Norris, D. R. (2014). Trans-Gulf of Mexico loop migration of tree swallows revealed by solar geolocation. *Current Zoology*, 60(5), 653–659. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.5.653>
- Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., Hartl, P., Kays, J. F., Robinson, W. D. et Wikelski, M. (2011). Technology on the move: Recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, 61(9), 689–698. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.9.7>
- Bulte, M., McLaren, J. D., Bairlein, F., Bouten, W., Schmaljohann, H. et Shamoun-Baranes, J. (2014). Can wheatears weather the Atlantic? Modeling nonstop trans-Atlantic flights of a small migratory songbird. *Auk*, 131(3), 363–370. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-233.1>
- Butler, R. W. (2000). Stormy seas for some North American songbirds: Are declines related to severe storms during migration? *Auk*, 117(2), 518–522. <https://doi.org/10.2307/4089737>
- Carneiro, C., Gunnarsson, T. G. et Alves, J. A. (2020). Linking Weather and Phenology to Stopover Dynamics of a Long-Distance Migrant. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(June), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00145>
- Chapman, J. W., Klaassen, R. H. G., Drake, V. A., Fossette, S., Hays, G. C., Metcalfe, J. D., Reynolds, A. M., Reynolds, D. R. et Alerstam, T. (2011). Animal orientation strategies for movement in flows. *Current Biology*, 21(20), R861–R870. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.014>
- Delingat, J., Bairlein, F. et Hedenström, A. (2008). Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: The case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(7), 1069–1078. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0534-8>
- Deppe, J. L., Ward, M. P., Bolus, R. T., Diehl, R. H., Celis-Murillo, A., Zenzal, J., Moore, F., Benson, T. J., Smolinsky, J. A., Schofield, L. N., Enstrom, D. A., Paxton, E. H., Bohrer, G., Beveroth, T. A., Raim, A., Obringer, R. L., Delaney, D. et Cochran, W. W. (2015). Fat, weather, and date affect migratory songbirds' departure decisions, routes, and time it takes to cross the Gulf of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(46), 6331–6338. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503381112>
- Drake, A., Rock, C. A., Quinlan, S. P., Martin, M. et Green, D. J. (2014). Wind speed during migration influences the survival, timing of breeding, and productivity of a neotropical migrant, *Setophaga petechia*. *PLoS ONE*, 9(5), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097152>

- Duijns, S., Anderson, A. M., Aubry, Y., Dey, A., Flemming, S. A., Francis, C. M., Friis, C., Gratto-Trevor, C., Hamilton, D. J., Holberton, R., Koch, S., McKellar, A. E., Mizrahi, D., Morrissey, C., Neima, S. G., Newstead, D., Niles, L., Nol, E., Paquet, J., Rausch, J., Tudor, L., Turcotte, Y. et Smith, P. A. (2019). Long-distance migratory shorebirds travel faster towards their breeding grounds, but fly faster post-breeding. *Scientific Reports*, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45862-0>
- Eisaguirre, J. M., Booms, T. L., Barger, C. P., McIntyre, C. L., Lewis, S. B. et Breed, G. A. (2018). Local meteorological conditions reroute a migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1890). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1779>
- Erni, B., Liechti, F. et Bruderer, B. (2005). The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behavioral Ecology*, 16(4), 732–740. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari046>
- Felicísimo, Á. M., Muñoz, J. et González-Solis, J. (2008). Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PLoS ONE*, 3(8), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002928>
- Fox, A. D., C. M. Glahder, A. J. Walsh et Fox D. (2013). Spring migration routes and timing of Greenland from geese - results satellite telemetry. *Oikos* 2:415–425. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12114.x>
- Geisler, J., Madsen, J., Nolet, B. A. et H. T. Schreven, K. (2022). Sea crossings of migratory pink-footed geese: seasonal effects of winds on flying and stopping behaviour. *Journal of Avian Biology*, 49(9), 1–16. <https://doi.org/10.1111/jav.01778>
- Gill, R. E., Douglas, D. C., Handel, C. M., Tibbitts, T. L., Hufford, G. et Piersma, T. (2014). Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwit circum-migration of the Pacific. *Animal Behaviour*, 90, 117–130. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.020>
- Gill, R. E., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Handel, C. M., Mulcahy, D. M., Gottschalck, J. C., Warnock, N., McCaffery, B. J., Battley, P. F. et Piersma, T. (2009). Extreme endurance flights by land birds crossing the Pacific Ocean: Ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656), 447–457. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1142>
- González-Solis, J., Felicísimo, A., Fox, J. W., Afanasyev, V., Kolbeinsson, Y. et Muñoz, J. (2009). Influence of sea surface winds on shearwater migration detours. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 221–230. <https://doi.org/10.3354/meps08128>

- Green, M., Alerstam, T., Gudmundsson, G. A., Hedenström, A. et Piersma, T. (2004). Do Arctic waders use adaptive wind drift? *Journal of Avian Biology*, 35(4), 305–315. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03181.x>
- Grönroos, J., Green, M. et Alerstam, T. (2013). Orientation of shorebirds in relation to wind: Both drift and compensation in the same region. *Journal of Ornithology*, 154(2), 385–392. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0902-7>
- Gudmundsson, G. A., S. Benvenuti, T. Alerstam, F. Papi, K. Lilliendahl et Akesson S. (1995). Examining the Limits of Flight and Orientation Performance: Satellite Tracking of Brent Geese Migrating across the Greenland Ice-Cap. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 261:73–79. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0119>
- Hahn, S., Emmenegger, T., Lisovski, S., Amrhein, V., Zehndjiev, P. et Liechti, F. (2014). Variable detours in long-distance migration across ecological barriers and their relation to habitat availability at ground. *Ecology and Evolution*, 4(21), 4150–4160. <https://doi.org/10.1002/ece3.1279>
- Hedenström, A. et Alerstam, T. (1997). Optimum fuel loads in migratory birds: Distinguishing between time and energy minimization. *Journal of Theoretical Biology*, 189(3), 227–234. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0505>
- Henningson, S. S. et Alerstam, T. (2005). Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: The Arctic shorebird system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1578), 2251–2258. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3221>
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., Janowiak, J., Mo, K. C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., Reynolds, R., Jenne, R. et Joseph, D. (1996). The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*. [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1996\)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2)
- Kemp, M. U., Shamoun-Baranes, J., van Loon, E. E., McLaren, J. D., Dokter, A. M. et Bouten, W. (2012a). Quantifying flow-assistance and implications for movement research. *Journal of Theoretical Biology*, 308, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.05.026>
- Kemp, M. U., Emiel van Loon, E., Shamoun-Baranes, J. et Bouten, W. (2012b). RNCEP: Global weather and climate data at your fingertips. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 65–70. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00138.x>

- Klassen, M. (2004). May Dehydration Risk Govern Long-Distance Migratory Behaviour ? Nordic Society Oikos Stable, 35(1), 4–6. <https://www.jstor.org/stable/3677674>
- Klaassen, M., Lindström, Å., Meltofte, H. et Piersma, T. (2001). Ornithology: Arctic waders are not capital breeders. Nature, 413(6858), 794. <https://doi.org/10.1038/35101654>
- Kok, E. M. A., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Howey, P. W., Dekinga, A., Gnep, B. et Piersma, T. (2020). A red knot as a black swan: how a single bird shows navigational abilities during repeat crossings of the Greenland Icecap. Journal of Avian Biology, 51(8), 1–11. <https://doi.org/10.1111/jav.02464>
- Kranstauber, B., Weinzierl, R., Wikelski, M. et Safi, K. (2015). Global aerial flyways allow efficient travelling. Ecology Letters, 18(12), 1338–1345. <https://doi.org/10.1111/ele.12528>
- La Sorte, F. A., & Fink, D. (2017a). Migration distance, ecological barriers and en-route variation in the migratory behaviour of terrestrial bird populations. Global Ecology and Biogeography, 26(2), 216–227. <https://doi.org/10.1111/geb.12534>
- La Sorte, F. A., & Fink, D. (2017b). Projected changes in prevailing winds for transatlantic migratory birds under global warming. Journal of Animal Ecology, 86(2), 273–284. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12624>
- La Sorte, F. A., Horton, K. G., Nilsson, C. et Dokter, A. M. (2019). Projected changes in wind assistance under climate change for nocturnally migrating bird populations. Global Change Biology, 25(2), 589–601. <https://doi.org/10.1111/gcb.14531>
- Léandri-Breton, D. J. (2018). *Stratégies migratoires en présence de barrières écologiques et différence de vulnérabilité à la prédation chez des pluviers nichant dans l'Arctique*. [Mémoire de maîtrise]. Université du Québec à Rimouski.
- Léandri-Breton, D. J., Lamarre, J. F. et Bêty, J. (2019). Seasonal variation in migration strategies used to cross ecological barriers in a nearctic migrant wintering in Africa. Journal of Avian Biology, 50(6), 1–8. <https://doi.org/10.1111/jav.02101>
- Liechti, F. (2006). Birds: Blowin' by the wind? Journal of Ornithology, 147(2), 202–211. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0061-9>
- Liechti, F. et Bruderer, B. (1998). The Relevance of Wind for Optimal Migration Theory. Journal of Avian Biology, 29(4), 561. <https://doi.org/10.2307/3677176>

- Lisovski, S., Bauer, S., Briedis, M., Davidson, S. C., Dhanjal-Adams, K. L., Hallworth, M. T., Karagicheva, J., Meier, C. M., Merkel, B., Ouwehand, J., Pedersen, L., Rakhimberdiev, E., Roberto-Charron, A., Seavy, N., Sumner, M. D., Taylor, C. M., Wotherspoon, S. J. et Bridge, E. S. (2020). Light-level geolocator analyses: A user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 221–236. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13036>
- Loonstra, A. H. J., Verhoeven, M. A., Senner, N. R., Both, C. et Piersma, T. (2019). Adverse wind conditions during northward Sahara crossings increase the in-flight mortality of Black-tailed Godwits. *Ecology Letters*, 22(12), 2060–2066. <https://doi.org/10.1111/ele.13387>
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison et Bêty J. (2010). Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* 327:326–327. <https://doi.org/10.1126/science.118301>
- Moisan, L., Gravel, D., Legagneux, P., Gauthier, G., Léandri-Breton, D. J., Somveille, M., Therrien, J. F., Lamarre, J. F. et Bêty, J. (2023). Scaling migrations to communities: An empirical case of migration network in the Arctic. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(January), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1077260>
- Morrison, G., R. I., Davidson, N. C. et Wilson, J. R. (2007). Survival of the fittest: Body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*. *Journal of Avian Biology*, 38(4), 479–487. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2007.03934.x>
- Newton, I. 2024. *The migration ecology of birds* (Second edition). Elsevier.
- Newton, I. (2006). Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, 147(2), 146–166. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0058-4>
- Nilsson, C., Klaassen, R. H. G. et Alerstam, T. (2013). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *American Naturalist*, 181(6), 837–845. <https://doi.org/10.1086/670335>
- Nourani, E., Yamaguchi, N. M., Manda, A. et Higuchi, H. (2016). Wind conditions facilitate the seasonal water-crossing behaviour of Oriental Honey-buzzards *Pernis ptilorhynchus* over the East China Sea. *Ibis*, 158(3), 506–518. <https://doi.org/10.1111/ibi.12383>
- Patchett, R. et Cresswell, W. (2020). Regional wind patterns likely shape a seasonal migration detour. *Journal of Avian Biology*, 51(11), 1–6. <https://doi.org/10.1111/jav.02466>

- Pennycuick, C. J. (1969). The Mechanics of Bird Migration. *Ibis*, 111(4), 525–556. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1969.tb02566.x>
- Pennycuick, C. J. et Battley, P. F. (2003). Burning the engine: A time-marching computation of fat and protein consumption in a 5420 km non-stop flight by great knots, *Calidris tenuirostris*. *Oikos*, 103(2), 323–332. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12124.x>
- Piersma, T. et Gill, R. E. (1998). Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed godwits. *The Auk*, 115(1), 196–203. <https://doi.org/10.2307/4089124>
- Rakhimberdiev, E., Senner, N. R., Verhoeven, M. A., Winkler, D. W., Bouten, W. et Piersma, T. (2016). Comparing inferences of solar geolocation data against high-precision GPS data: annual movements of a double-tagged black-tailed godwit. *Journal of Avian Biology*, 47(4), 589–596. <https://doi.org/10.1111/jav.00891>
- Runge, C. A., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Hanson, J. O., Possingham, H. P. et Fuller, R. A. (2015). Protected areas and global conservation of migratory birds, 350(6265), 1255–1258. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aac9180>
- Safi, K., Kranstauber, B., Weinzierl, R., Griffin, L., Rees, E. C., Cabot, D., Cruz, S., Proano, C., Takekawa, J. Y., Newman, S., Waldenstrom, J., Bengtsson, D., Kays, R., Wikelski, M. et Bohrer, G. (2013). Flying with the wind: Scale dependency of speed and direction measurements in modelling wind support in avian flight. *Movement Ecology*, 1(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-1-4>
- Schmaljohann, H., Lisovski, S. et Bairlein, F. (2017). Flexible reaction norms to environmental variables along the migration route and the significance of stopover duration for total speed of migration in a songbird migrant. *Frontiers in Zoology*, 14(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0203-3>
- Senner, N. R., Stager, M., Verhoeven, M. A., Cheviron, Z. A., Piersma, T. et Bouten, W. (2018). High-altitude shorebird migration in the absence of topographical barriers: avoiding high air temperatures and searching for profitable winds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1881). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0569>
- Serreze, M. C., Carse, F., Barry, R. G. et Rogers, J. C. (1997). Icelandic low cyclone activity: Climatological features, linkages with the NAO, and relationships with recent changes in the Northern Hemisphere circulation. *Journal of Climate*, 10(3), 453–464. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1997\)010<0453:ILCACF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1997)010<0453:ILCACF>2.0.CO;2)

- Shamoun-Baranes, J., Bouten, W. et Van Loon, E. E. (2010). Integrating meteorology into research on migration. *Integrative and Comparative Biology*, 50(3), 280–292. <https://doi.org/10.1093/icb/icq011>
- Shamoun-Baranes, J., Liechti, F. et Vansteelant, W. M. G. (2017). Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203(6–7), 509–529. <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1181-9>
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., Forbes, M. R., Martin, J. L. et Allard, K. (2010). Inter-annual variation in the breeding chronology of Arctic shorebirds: Effects of weather, snow melt and predators. *Journal of Avian Biology*, 41(3), 292–304. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04815.x>
- Snow, D. W. (1953). the Migration of the Greenland Wheatear. *Ibis*, 95(2), 376–378. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1953.tb00698.x>
- Summers, R. W., de Raad, A. L., Bates, B., Etheridge, B. et Elkins, N. (2019). Non-breeding areas and timing of migration in relation to weather of Scottish-breeding common sandpipers *Actitis hypoleucos*. *Journal of Avian Biology*, 50(1). <https://doi.org/10.1111/jav.01877>
- Tarroux, A., Weimerskirch, H., Wang, S. H., Bromwich, D. H., Cherel, Y., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Varpe, O., Yoccoz, N. G. et Descamps, S. (2016). Flexible flight response to challenging wind conditions in a commuting Antarctic seabird: Do you catch the drift? *Animal Behaviour*, 113, 99–112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.12.021>
- Thorup, K., Alerstam, T., Hake, M. et Kjellén, N. (2006). Traveling or stopping of migrating birds in relation to wind: An illustration for the osprey. *Behavioral Ecology*, 17(3), 497–502. <https://doi.org/10.1093/beheco/arj054>
- Vansteelant, W. M. G., Shamoun-Baranes, J., van Manen, W., van Diermen, J. et Bouten, W. (2017). Seasonal detours by soaring migrants shaped by wind regimes along the East Atlantic Flyway. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 179–191. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12593>
- Williams, T. D. (1994). Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: Effects on offspring fitness. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69(1), 35–59. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1994.tb01485.x>
- Wilson, J. R. (1981). The migration of High Arctic shorebirds through Iceland. *Bird Study*, 28(1), 21–32. <https://doi.org/10.1080/00063658109476695>

Ydenberg, R. C., Butler, R. W. et Lank, D. B. (2007). Effects of predator landscapes on the evolutionary ecology of routing, timing and molt by long-distance migrants. *Journal of Avian Biology*, 38(5), 523–529. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0908-8857.04202.x>