



ACTUALISATION DES CONNAISSANCES SUR LA MIGRATION ET L'ECOLOGIE SPATIALE DES OIES CENDREES EN EUROPE DE L'OUEST

*SYNTHESE ET ANALYSE (2010-2015) FAISANT SUITE AUX
PREMIERS RESULTATS PUBLIES DANS LE RAPPORT DU
PROGRAMME NATIONAL SUR L'AMELIORATION DES
CONNAISSANCES DE L'OIE CENDREE*

**RAPPORT TECHNIQUE ET SCIENTIFIQUE DU VOLET "OIE CENDREE"
DE LA CONVENTION DE RECHERCHE P.R.O.C.E.E.D - FNC.**

JANVIER 2016

Mathieu BOOS

Docteur d'Université en Ecologie et Physiologie Animales

**Responsable du Programme National "oies cendrées" pour le suivi par
les nouvelles technologies de géolocalisation embarquées.**



**CABINET DE RECHERCHE ET D'EXPERTISE EN ECOLOGIE APPLIQUEE -
C.R.E.E.A. / NATURACONST@-**

14 rue principale
67270 Wilshausen
Mel : contact@naturaconsta.com

Résumé

L'oie cendrée, dont la population du Nord-Ouest de l'Europe a connu un des accroissements les plus importants depuis les 4 dernières décennies fait l'objet aujourd'hui d'un débat majeur quant à la gestion de ses populations nicheuses et hivernantes. Parallèlement, la réglementation européenne liée à la conservation des oiseaux impose que ces objectifs de gestion respectent les contraintes et besoins biologiques propres à l'espèce. Outre la connaissance de l'état démographique des populations, la notion de migration, et tout particulièrement celle des trajets de retour vers les lieux de nidification, revêt une importance majeure quant à l'exploitation durable de cette espèce. La migration est un processus biologique complexe et encore mal connu parmi les anatidés (dont l'oie cendrée) évoluant dans des environnements dynamiques et occupant des habitats divers qui peuvent s'étendre entre le Nord et le Sud de l'Europe. La distinction entre la migration *stricto sensu* et des mouvements de redistribution ou d'erratisme est souvent confuse et doit donc être mieux comprise. Améliorer les connaissances sur cette thématique nécessite par conséquent une approche scientifique et technique appropriée et innovante.

Après une introduction générale sur les bases scientifiques définissant la migration selon les connaissances bibliographiques les plus récentes, ce rapport vise à compléter et à argumenter certains des résultats présentés antérieurement dans le rapport relatif à la finalisation du programme national pour l'amélioration des connaissances sur l'oie cendrée en France (2011-2014). Les développements techniques ayant fait l'objet d'un travail préliminaire montrent ici qu'il est enfin possible de suivre dans le détail les déplacements individuels d'oies cendrées grâce aux nouvelles technologies de géolocalisation embarquées, véritable moyen émergent reconnu par la communauté scientifique comme étant une alternative indispensable aux simples observations, dont l'acquisition et l'interprétation des données peuvent être entachées de sérieux biais. Les méthodes employées dans cette étude suivent également les recommandations du guide interprétatif de la directive « oiseaux ».

Les mouvements migratoires, les déplacements locaux sur les zones d'hivernage et le long des escales migratoires ainsi que la chronologie des trajets de retour des oies cendrées d'Europe de l'Ouest deviennent ainsi connus avec précision dans le temps et dans l'espace. Nous montrons ainsi que les mouvements migratoires diffèrent nettement des déplacements de redistribution Sud-Nord puis Nord-Sud - mouvements aller-retours qui peuvent avoir lieu jusque dans la seconde moitié de janvier - et qu'ils sont précédés en février par une augmentation de l'espace vital au sein de la zone d'hivernage. A partir de 18 oies cendrées "balisées", ayant hiverné en France ou en Espagne, l'initiation de la migration prénuptiale a lieu entre le 11 février et le 10 mars avec une moyenne autour du 20 février, la variabilité inter-individuelle étant faible. La France reste une zone de transit avec un temps d'escale moyen de 6 jours, malgré l'absence de chasse en février, alors que les Pays-Bas, réputés pour être une des dernières escales migratoires, accueillent les oies migratrices jusqu'à début avril. Pour une espèce comme l'oie cendrée, reproducteur sur capital, une telle stratégie en fin de parcours coïncide pleinement avec les adaptations conditionnant les ajustements énergétiques et nutritionnels en prévision de la reproduction. Contrairement aux hypothèses généralement avancées, nous démontrons que les oies hivernant en France ou en Espagne (long-migrantes) n'arrivent pas plus tardivement que celles hivernant aux Pays-Bas ou dans le Nord de l'Allemagne (court-migrantes). L'ensemble des données sur l'écologie spatiale et la chronologie de la migration confortent des résultats connus chez d'autres oiseaux, à savoir que le

départ de la migration est contrôlé ou programmé selon des mécanismes endogènes, tout particulièrement pour les individus long-migrants hivernant dans les zones situées les plus au Sud. A l'inverse, comme cela a été montré pour la majorité des anatidés herbivores telles que les oies, les dates de départ à partir des zones de stationnement aux Pays-Bas ou en Allemagne ainsi que les dates d'arrivée sur les aires de reproduction sont davantage dépendantes de facteurs proximaux conditionnant le développement végétatif : le choix de quitter les habitats du Nord de l'Europe en direction des sites de nidification situés plus au Nord dépend de la "vague verte" ("Green wave").

L'ensemble des résultats exposé dans ce rapport permet notamment d'amender et de parachever certaines interprétations percellaires basées uniquement sur des dénombrements visuels. De même ce rapport rappelle des informations très utiles portant sur la génétique des populations et les aspects démographiques des oies cendrées en Europe. De manière générale, les résultats originaux présentés dans ce rapport permettront d'améliorer très utilement la gestion et l'utilisation durable des oies cendrées en Europe.

Abstract : Revisiting knowledge on migration and spatial ecology of greylag Geese in North Western Europe.

The greylag goose, which population of North Western Europe experienced one of the most important increase over the past 4 decades, is currently the subject of a major debate about the management of its breeding and wintering populations. At the same time, these management objectives need to be compliant with the European legislation dealing with the conservation of birds according to the biological needs and constraints of the species. In addition to knowledge of the demographic status of populations, the concept of migration, and especially that of routes back to the breeding grounds, is of major importance for the sustainable use of greylags. Migration is a complex and still a poorly understood biological process among birds (including the greylag goose) which evolve in dynamic environments and occupies various habitats extending between the North and the South of Europe. Improving the knowledge on this theme needs a relevant and innovative scientific and technical approach.

After a general introduction on the scientific bases defining migration according to the most recent scientific literature, this report aims to complete and argue some of the results presented in a previous report on the ending of the national programme for the improvement of knowledge about the greylag goose in France in 2014. The technical developments having been the subject of a preliminary work show here, that it is finally possible to monitor in detail the individual movements of geese thanks to the new embedded geolocation technologies, a real and emerging way considered by scientists as an essential alternative to human observations for which the acquisition and interpretation of data can be seriously skewed. In that way, the methods used in this study are supported by the recommendations of the interpretative guide of the Bird Directive.

Migration but also local movements on wintering and stopover areas as well as the chronology of return trips in greylag geese of Western Europe can now be precisely recorded in time and space. Hence, we show that migratory movements differed markedly from redistribution movements (South-North- and North-South) that may occur up to the second half January and that

the start of migration is preceded by an increase in February of individual home ranges within the wintering areas. From 18 greylag geese, overwintering in France or Spain, the initiation of the spring migration takes place between February 11 and March 10 with an average around February 20, the inter-individual variability being low. France remains a short-time staging area, even in the absence of hunting, with an average staging duration of 6 days during spring migration. On the opposite in the Netherlands, reputed to be one of the last migration stopover, habitats are used by migratory greylag geese up to the beginning of April. For a species like the greylag goose, which is a capital breeder, such a strategy ultimately fits fully with the adjustments of nutrient body stores needed for reproduction. Unlike to usual assumptions, we demonstrate that the geese wintering in France or in Spain do not arrive on their breeding grounds later than those wintering in the Netherlands or in the North of Germany. All of the data on spatial ecology and the chronology of migration are consistent with results known in other birds, showing that the departure of spring migration may strongly rely on a controlled or programmed endogenous mechanism, particularly for individuals wintering in most southern areas. Conversely, as it has been shown for the majority of the herbivorous anatidae such as geese, dates of departure from the last stopover areas or dates of arrival at breeding sites are more dependent on proximate factors that greatly affect the development of vegetation : geese follow the "green wave" to leave habitats in Northern Europe in order to rejoin more northern sites to breed.

Overall, results described in this report allow to amend and complete some previous partial interpretations based only on visual counts. Similarly this report reminds some useful information on population genetics and demographic aspects of geese in Europe. All together, the original results presented here are very useful to improve the management and sustainable use of greylag geese in Europe.

Table des matières

INTRODUCTION.....	7
1. Les suivis spatio-temporels effectués sur les oies cendrées grâce aux balises GPS embarquées.....	10
<i>1.1 Les tests et validations technologiques préliminaires : matériel et méthodes.....</i>	<i>10</i>
<i>1.2. Suivi de la migration et des modalités d'hivernage des oies cendrées hivernant en Espagne.....</i>	<i>14</i>
<i>1.3. Suivis satellitaires des oies issues de Norvège.....</i>	<i>18</i>
<i>1.4. La migration pré-nuptiale prédéterminée par une modification de l'espace vital ?.....</i>	<i>25</i>
2. Génétique des populations.....	27
3. Démographie et répartition des effectifs.....	29
<i>3.1 Généralités.....</i>	<i>29</i>
<i>3.2 La situation de la population nicheuse en Norvège.....</i>	<i>30</i>
<i>3.3. L'hivernage est de plus en plus nordique au sein de la population du Nord-Ouest de l'Europe.....</i>	<i>31</i>
<i>3.4. Les données issues du baguage et des marquages par des colliers colorés numérotés.....</i>	<i>32</i>
<i>3.5. Le suivi démographique en France.....</i>	<i>33</i>
DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION.....	34
Remerciements.....	39
Bibliographie.....	41
ANNEXE 1: Extrait de communications et publications scientifiques réalisées dans le cadre de cette étude.....	47
Lack of genetic structure in greylag goose (<i>Anser anser</i>) populations along the European Atlantic flyway	54
<i>Article en accès libre sur le site de PeerJ</i>	<i>54</i>
<i>Abstract</i>	<i>54</i>
<i>Introduction.....</i>	<i>54</i>
<i>Methods</i>	<i>56</i>
<i>Sample collection and DNA extraction.....</i>	<i>56</i>
<i>Mitochondrial DNA sequencing</i>	<i>59</i>
<i>Microsatellite genotyping</i>	<i>61</i>
<i>Results</i>	<i>62</i>
<i>mtDNA</i>	<i>62</i>
<i>Microsatellites.....</i>	<i>63</i>
<i>Discussion</i>	<i>66</i>
<i>Additional Information and Declarations.....</i>	<i>70</i>
<i>Competing Interests</i>	<i>70</i>

Author Contributions	70
DNA Deposition	70
Funding	70
Acknowledgements	70
References.....	71
Latitudinal-Related Variation in Wintering Population Trends of Greylag Geese (Anser Anser) along the Atlantic Flyway: A Response to Climate Change?	78
Ramo, C., Amat, J. A., Nilsson, L., Schricke, V., Rodríguez-Alonso, M., Gómez-Crespo, E., ... & Green, A. J. (2015). Latitudinal-Related Variation in Wintering Population Trends of Greylag Geese (Anser Anser) along the Atlantic Flyway: A Response to Climate Change?. <i>PloS one</i> , 10(10), e0140181.	78
Article en accès libre sur le site de PlosOne.	78
Abstract	78
Introduction	79
Material and Methods.....	80
Geese data	80
Climate and land use data.....	80
Data analyses.....	81
Results.....	82
Discussion.....	84
Author Contributions	87
References	87

CITATION.

A l'exception des extraits d'articles insérés en annexe, ce rapport est encadré par les droits et la propriété intellectuelle de l'auteur. Toute reproduction même partielle ne peut être faite sans l'accord exprès de l'auteur. Pour toute citation de ce rapport il s'agira d'indiquer :

BOOS, M. 2016. Actualisation des connaissances sur la migration et l'écologie spatiale des oies cendrées en Europe de l'Ouest. Rapport scientifique et technique extrait de la Convention de Recherche PROCEED, 91pp.

Credit photos : M. A. De La Serre (ISNEA).

INTRODUCTION

La migration est un processus biologique complexe qui se définit par des mouvements saisonniers entre des habitats bien distincts en fonction des changements prédictibles de leurs environnements (Ramenofsky et Wingfield 2007). La migration se distingue de la dispersion ou de simples mouvements dits erratiques. Ces derniers mouvements, dont la direction est variable, visent à éviter des compétitions inter ou intra-spécifiques, un risque de prédation accru ou sont motivés par la recherche spontanée (et non programmée) de nouvelles zones de gagnages en raison d'une déplétion nutritionnelle sur un site traditionnellement exploité (voir Dingle et Drake 2007). Par définition, les mouvements migratoires ont une base génétique et sont considérés comme programmés, avec des vols continus ou "persistants" (Pulido 2007, Dingle 2014). Chez les oies, grâce à des enregistrements radar très précis, Ebbinge et Buurma (2000) ont dissocié les vols correspondant à des déplacements quotidiens (moins de 50 km), des vols intermédiaires, et des vols migratoires se traduisant par des déplacements continus de plus 200 km sans arrêt. Cette distinction importante est par ailleurs soulignée dans l'article 2.5.9 du guide interprétatif de la directive oiseaux : *"Le fait que des oiseaux quittent une zone d'hivernage ne signifie pas nécessairement qu'ils entament la migration du retour. Ils peuvent se déplacer vers d'autres aires d'hivernage en raison d'une modification des conditions écologiques locales, de l'épuisement des ressources alimentaires, de phénomènes perturbateurs ou d'une évolution des conditions climatiques"*.

La migration se caractérise non seulement par un changement du comportement mais également par des modifications importantes sur le plan physiologique affectant autant des processus métaboliques programmés que ceux liés au système endocrinien (Piersma 1998, Piersma et al. 1999, Falsone et al. 2009, Jenni-Eiermann et al. 2011, Dingle 2014). En effet, les contraintes liées au vol migratoire impliquent une augmentation immédiate de la dépense énergétique durant le vol et donc de la fréquence cardiaque, une augmentation de l'activité et des contraintes musculaires, des périodes de jeûne partiel accompagné d'une diminution de l'hydratation, qui peut partiellement être compensée par la production d'eau métabolique, ainsi qu'une baisse des possibilités de repos ou de sommeil. Ainsi, les mouvements migratoires sont précédés par un ensemble d'ajustements physiologiques et biomécaniques dits préparatoires selon des processus qui sont principalement contrôlés et programmés de manière endogène par des facteurs ultimes (Salewski et Bruderer 2007, Dingle 2014). Tout particulièrement, les mouvements migratoires de printemps (ou "trajets de retour") sont davantage synchronisés et rapides (concentrés dans le temps) que ceux de la migration d'automne qui elle est davantage dépendante de facteurs proximaux (Cornelius et al. 2013, Nilsson et al. 2013a).

En matière de période de chasse, c'est tout particulièrement la migration en fin d'hivernage, ou dite "prénuptiale", qui intéresse en premier lieu les décideurs. Chez les oiseaux, les mécanismes par lesquels l'information sur la photopériode est perçue et transmise pour activer la migration de printemps associent un système de photorécepteurs et de sécrétions neuro-endocriniennes au niveau de l'hypothalamus et de la glande pinéale (Cornelius et al. 2013). La variation de la concentration de l'hormone du stress, la corticostérone, semble être associée au processus de migration, mais son implication en tant que stimulant ou facteur consécutif de

cette stimulation reste en débat. Pour une même espèce, la régulation de la sécrétion de corticostérone peut être différente entre les oiseaux sédentaires et migrateurs (Eikenaar et al. 2015). Il apparaît que la corticostérone intervient par exemple dans la mobilisation des masses protéiques lors du vol migratoire chez certaines espèces (Jenni-Eiermann et al. 2011). Cependant, même si cette hormone contribue à préparer les conditions pour le départ en migration (par exemple en modulant la prise alimentaire) ou participe à la régulation du métabolisme énergétique pendant le vol migratoire, il ne semble pas que la corticostérone provoque directement le départ en migration (Cornélius et al. 2013). En effet, de manière plus directe, la stimulation de l'activité locomotrice associée à la migration (vols continus et soutenus) est liée à la suppression de l'inhibition de certains neurostéroïdes spécifiques. Cette action permissive est programmée de manière endogène et rythmée par des gènes "horloge" et par la variation de la photopériode via un processus endocrinien complexe (Kumar et al. 2010, Dingle 2014). Ceci expliquerait donc que le départ en migration pré-nuptiale soit davantage restreint dans le temps que ne l'est la migration post-nuptiale ou d'automne. Chez les oies, par exemple, cette synchronisation est d'autant plus importante que :

- les individus sont très grégaires,
- qu'ils volent en formation, ce qui leur permet d'économiser de l'énergie (5 à 10%) étant donné que la marge de puissance (rapport entre puissance requise et puissance disponible) est plus faible chez les oiseaux de grande taille (Norberg 1996, Speakman et Banks 1998, Weimerskirch et al. 2001, Maeng et al. 2013) et,
- que les femelles sont des reproductrices sur "capital", devant ainsi acquérir des réserves corporelles importantes lors de leur dernière escale migratoire pour assurer leur nidification (ponte et incubation) une fois arrivées sur leur aire de reproduction (Ankney 1978, Raveling 1979, Owen et Black 1990).

A l'inverse des individus court-migrants, les oiseaux long-migrants sont majoritairement dépendants des mécanismes programmés de manière endogène qui synchronisent le départ pour la migration de retour en fonction de l'influence de facteurs ultimes (Pulido 2007, Dingle 2014). On peut donc s'attendre à ce que les départs en migration pré-nuptiale des oies cendrées à partir des zones d'hivernage situées en France ou en Espagne soient davantage synchronisés et restreints dans le temps que ceux des oies hivernant aux Pays-Bas par exemple.

Néanmoins, contrairement aux dates de départ, la date d'arrivée sur les sites de nidification est davantage variable car elle dépend notamment des conditions environnementales perçues au cours de la migration, ce qui permet aux oiseaux migrateurs de faire coïncider au mieux les besoins biologiques associés à la reproduction avec les disponibilités alimentaires prédictibles sur les sites de nidification (Cornélius et al. 2013).

Des dénombrements visuels d'oiseaux en vol ou l'observation d'oiseaux identifiés par des marques colorées (colliers) ont souvent été utilisés en vue de caractériser la chronologie de la migration (Fouquet et al. 2009, Nilsson et al. 2013b). Outre la difficulté de pouvoir différencier le vol erratique ou de redistribution locale par rapport au vol migratoire (altitude, distance parcourue entre deux escales, continuité dans la direction des trajectoires) ces observations peuvent être fortement biaisées par le facteur humain en raison de l'irrégularité de la pression d'observation dans le temps et dans l'espace, de l'appréciation subjective de certains critères

définissant le vol et de l'impossibilité de suivre de manière continue les mêmes individus (Dingle 2014).

De manière alternative les nouvelles technologies apportent un avantage certain d'une part pour caractériser précisément le vol migratoire, d'autre part pour connaître de manière automatisée et rigoureuse les stratégies de migration grâce au suivi continu, voire individuel, notamment à l'aide de balises GPS embarquées et ce, quelles que soient les conditions météorologiques (Liechti et Bruderer 1995, Ebbinge et Buurma 2000, Petrie et Wilcox 2003, Van Wijk et al. 2012, Beatty et al. 2013). A l'instar de telles études et sur la base des préconisations du guide interprétatif de la Directive européenne "oiseaux"¹, cette approche méthodologique est largement privilégiée sur le plan scientifique car elle est la seule permettant de mettre en évidence les mécanismes et contraintes biomécaniques et bioénergétiques sous-tendant le processus de migration (Dingle 2014).

Le présent rapport a pour objectif de présenter l'ensemble des résultats obtenus entre 2010 et 2015 permettant de répondre aux questions relatives aux trajets migratoires et à la distribution spatiale des oies cendrées de la population d'Europe de l'Ouest. Une partie de ces travaux avaient été intégrée au programme national portant sur l'amélioration des connaissances de l'oie cendrée, engagé en 2011 à la demande du Ministère de l'Ecologie du Développement Durable et de la Mer, et dont une synthèse avait été publiée par l'ONCFS en décembre 2014 (Oncfs 2014). S'y ajoute ici l'apport dit de "la génétique des populations" qui n'avait pas fait l'objet du programme national coordonné par l'ONCFS, car cet axe d'étude n'avait pas été retenu à l'époque, bien que préconisé dans l'avis du Groupe des Experts sur les Oiseaux et leur Chasse (Geoc 2011). Ce point sera donc traité ici afin de renforcer les résultats obtenus sur la distribution et l'écologie spatiales des oies cendrées. Le présent rapport complète ainsi celui rendu initialement par l'ONCFS en décembre 2014 dont certains volets concernant les balises notamment seront repris et étendus ici. Il permet également de répondre à certains questionnements soulevés dans le récent rapport d'information parlementaire (Plisson 2015).

¹ "1.8.2 Cependant, il convient de reconnaître que, s'agissant des catégories de recherche concernant les espèces chassables, des informations de qualité sur une série de caractéristiques de la migration de nombreuses espèces chassables demeurent extrêmement peu nombreuses. Une gestion adéquate de la chasse des oiseaux migrateurs implique une connaissance approfondie du fonctionnement du système des aires de repos, de mue, d'engraissement et d'hivernage qui jalonnent une route de migration ou voie migratoire. Pour mieux faire appliquer la directive, il importe de mieux comprendre la distribution géographique des voies migratoires, les cycles saisonniers des mouvements et les besoins écologiques des oiseaux migrateurs dans l'Union européenne. Le mieux serait que des études soient menées sur des oiseaux marqués individuellement. En effet, la récupération d'oiseaux bagués donne la localisation précise des migrants dans le temps et dans l'espace et représente la meilleure source d'information pour des analyses d'une telle ampleur. Les études des migrations peuvent fournir les informations nécessaires au niveau de l'espèce et de la population géographique. Elles offrent également une occasion unique de décrire les schémas migratoires en fonction du sexe et de l'âge, ce qui constitue un paramètre important pour la gestion adéquate des populations sauvages". (extrait du Guide interprétatif de la Directive "Oiseaux").

1. Les suivis spatio-temporels effectués sur les oies cendrées grâce aux balises GPS embarquées.

1.1 Les tests et validations technologiques préliminaires : matériel et méthodes.

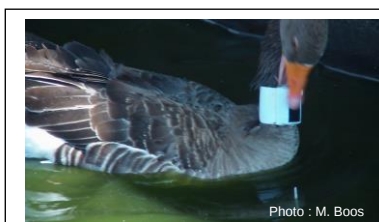
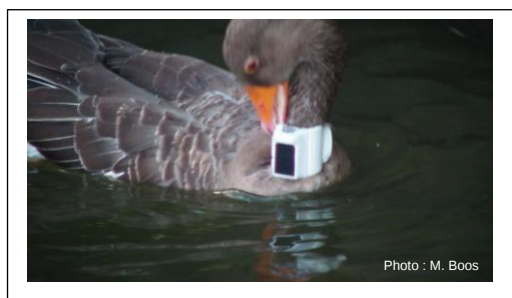
A l'inverse d'études devant porter sur la survie ou le comportement social, lorsqu'il s'agit d'étudier les stratégies et routes migratoires, l'utilisation de balises GPS fixées sur le dos grâce à un harnais ou sur un collier demeurent très communes (Van Gils et al. 2007 ; García-Ripollés et al. 2010 ; Vandenabeele 2013).

La pose d'un équipement sur des animaux et des oiseaux en particulier, peut présenter des inconvénients qu'il s'agit d'évaluer et de minimiser. Rien que la pose de bagues ou de colliers peut soit entraîner une baisse de la survie et/ou avoir des effets sur la reproduction (Gauthier-Clerc et al. 2004 ; Reed et al. 2005 ; Dugger et al. 2006 ; Clausen et Madsen 2014). Les implants sous cutanées ou intra-péritonéaux (non conseillés pour des récepteurs GPS) sont généralement moins impactants mais pas nécessairement plus durables et nécessitent des méthodes invasives d'installation pouvant entraîner des risques d'infections (Mulcahy et al. 1999 ; Nicolaus 2008 ; Lewis and Flint 2008). L'utilisation d'ancres sous-cutanées est controversée et leur fiabilité est d'autant moins certaine que les balises atteignent des masses importantes (Pietz et al. 1995 ; Zimmer 1997 ; Newman et al. 1999 ; Barron et al. 2010). Par ailleurs, l'utilisation de méthodes invasives pour la fixation de transmetteurs n'est pas aisément applicable sur le terrain car nécessitant des conditions sanitaires contraignantes et des qualifications particulières en chirurgie.

Les premiers travaux engagés ici dès 2009 consistaient à développer avec des ingénieurs en électronique des balises GPS/GSM suffisamment performantes sur le plan de la consommation en énergie et d'un poids ne dépassant pas 3% de la masse corporelle de l'oiseau. Cette limite théorique constitue le seuil idéal généralement admis par la communauté scientifique avec une marge supérieure ne pouvant dépasser 5% (Barron et al. 2010). En outre, comme l'antenne GPS doit idéalement être orientée vers le ciel, la balise doit être fixée sur le dos ou alternativement sur un collier et être équipée de panneaux solaires servant à recharger la batterie. Si la balise est positionnée sur le dos de l'oiseau, il est impératif de minimiser au maximum les inconvénients aérodynamiques. Ainsi, outre la forme des balises, nous avons également appliqué les préconisations de Pennycuick et al. (2012) pour un positionnement optimal du module. Les essais que nous avons conduits en semi-liberté ont permis de déterminer que la durée d'habituation est de 3 jours maximums après la pose, que ce soit via une pose par collier ou par harnais, indépendamment chez l'oie cendrée ou chez des canards de différentes tailles (colvert, sarcelle d'hiver). Une fois ces essais validés, nous avons entrepris deux sessions de poses et de suivis sur des oies cendrées sauvages capturées en Norvège.

Les améliorations et validations technologiques sur les oies cendrées, ont nécessité deux années de mise au point grâce notamment aux retours d'expériences diverses lors des

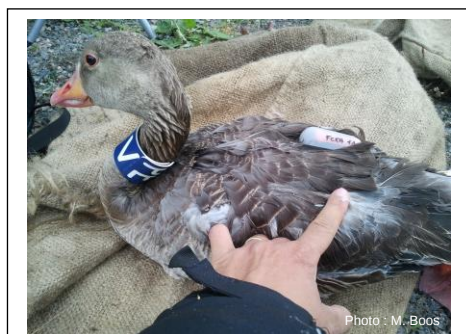
campagnes menées en Norvège en 2010 et 2011. Généralement, les harnais utilisés sont en téflon. Cependant chez les oies cendrées, nous avons constaté que la force du bec et la présence de ses dents cornées augmentent considérablement les dommages causés au harnais. Outre, les résultats obtenus en captivité, les vraies difficultés ont surtout été constatées lors des essais *in situ* menés sur les oies équipées en Norvège au cours de 2010 et 2011. Nous devons trouver des solutions à plusieurs problèmes : augmenter la robustesse des harnais sans compromettre leur flexibilité pour ne pas affecter l'imperméabilité du plumage, trouver un bon positionnement du harnais pour éviter qu'il puisse gêner le vol à court et long-terme, augmenter la solidité des boîtiers d'une part pour protéger l'électronique embarquée contre les effets des chocs mais aussi contre les risques d'infiltration d'eau, et enfin augmenter l'autonomie en énergie sachant que l'obstruction des panneaux solaires par le plumage peut empêcher la recharge des batteries.



Tests préliminaires réalisés à partir d'une balise solaire montée sur un collier. Une modification spécifique du collier a dû être apportée pour l'adapter à l'oie cendrée et éviter que la partie électronique soit endommagée.

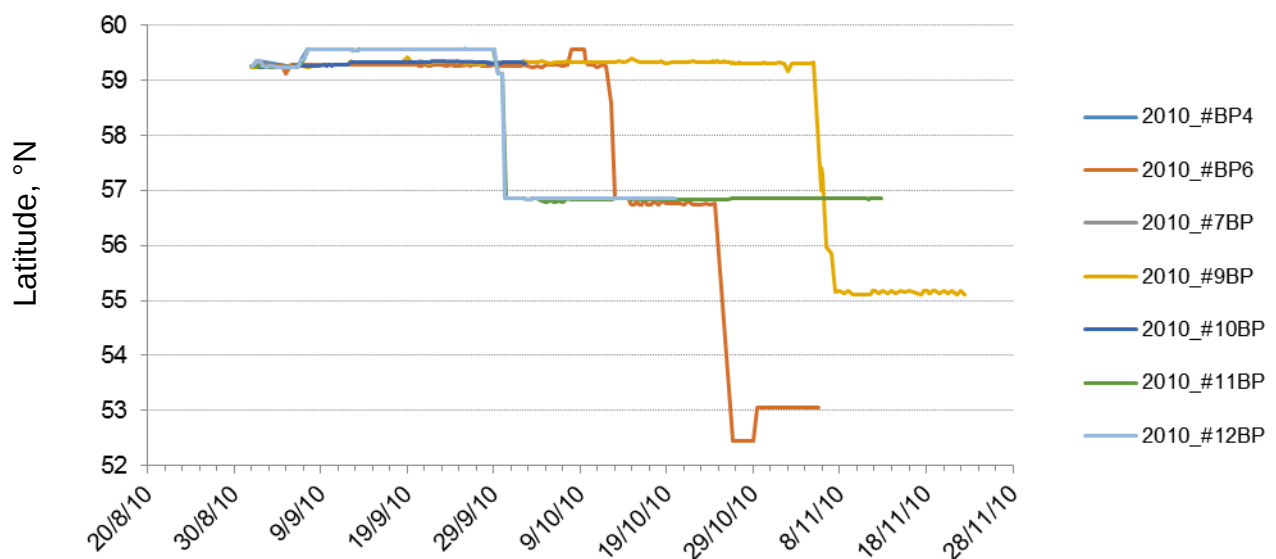


Retour d'une balise solaire, après que l'oiseau a été tué à la chasse. A noter l'état du harnais 3 mois après la pose. Cela nous a permis de corriger plusieurs points.



Balise dorsale fixée grâce à un harnais téflon spécifiquement adaptée à l'oie cendrée.

Les premières poses de 30 modules effectuées sur des oies capturées dans le fjord d'Oslo en 2010 et dans la région de Smøla dans l'Ouest de la Norvège en 2011, montrent, que malgré les précautions prises après nos essais en captivité, la durée maximale d'activité ou de rétention des balises était de de 2,5 mois (30% étant tombées en panne ou ayant été perdues dans les 5 jours après la pose en raison d'une détérioration des harnais téflon et des boîtiers). A titre d'exemple, les 7 cas présentés ci-dessous correspondent à ces premiers suivis réalisés *in situ* sur des oies sauvages capturées dans le fjord d'Oslo et pour lesquelles le temps de port a été supérieur à 1 mois.



Les différents problèmes de consolidation des boîtiers et des harnais ont été résolus et l'efficacité optimale a pu être obtenue à partir de 2012, avec un test comparatif concluant entre l'utilisation des harnais et des colliers (Boos et Follestad 2013). Il est à souligner que les expériences sur l'oie cendrée avec des harnais, conduites par d'autres chercheurs se sont soldées par des échecs récurrents, les auteurs préconisant l'abandon des harnais sur les oies (Voslamber et al. 2010). Le fait que nous ayons persévéré pour corriger les différents problèmes rencontrés nous a finalement permis d'obtenir des résultats probants sur cette espèce, y compris quant au positionnement de la balise (Malecki et al. 2011, Pennycuick et al. 2012 ; Vandenabeele 2013). Nous avons en effet démontré que notre système de pose dorsale est équivalent à une situation utilisant la pose de colliers GPS, en termes de date de départ en migration, distance parcourue et durée de vol (Boos et Follestad 2013, Annexe 1). Ainsi, nous pouvons considérer que la pose de balises dorsales avec des harnais adaptés n'affecte pas le comportement et la chronologie de vol (Hupp et al. 2015). Toutefois, des détériorations ou des pertes ne sont pas à exclure, l'oie cendrée demeurant manifestement l'une des espèces les plus difficiles à équiper avec des balises. En cas de rupture du harnais par exemple, la configuration est telle que la balise se détache au bout de quelques jours seulement, évitant ainsi de gêner durablement l'oiseau. Comme chaque balise est équipée d'un capteur de

température il est aisé de détecter immédiatement toute défaillance pouvant être liée au harnais ou à la condition de l'oiseau. Tous les résultats présentés dans ce rapport ne tiennent pas compte de données liées à de tels dysfonctionnements.

Globalement, en tenant compte de défections techniques et des mortalités induites par la chasse, nous pouvons conclure que 90% des modules restent fonctionnels sur les 3 premiers mois de pose, 50% sur les 5 mois et 25% après 7 mois de pose.

Au total sur les volets concernant le suivi des oies à partir des zones d'hivernage situées en Espagne ou des zones de nidification situées en Norvège, nous avons déployé 97 balises entre 2010 et 2014 : 58 balises provenant du financement FNC et 39 balises provenant d'un financement exceptionnel de la part de fédérations départementales (Oise, Nord et Charente-Maritime) et d'associations de chasseurs spécialisés (ANCGE, ADCOMO,...)². A cela s'ajoutent 10 balises financées par l'Université de Prague pour certaines des oies équipées en République Tchèque.

Sur l'ensemble de ces balises 33% sont tombées en panne ou ont été perdues dans un délai de 3 mois, ce résultat est similaire à celui constaté chez l'oie cygnoïde (*Anser cygnoïdes*, Batbayar et al. 2011), et 32% ont été détruites suite au tir des oies pendant les périodes de chasse en Norvège ou au Danemark (85% des cas de mortalité) et en France (15% des cas de mortalité).

² Le financement des émetteurs GPS/GSM a été assuré par la FNC, les Fédérations départementales des chasseurs de l'Oise, du Nord et de Charente-Maritime, l'ANCGE, le GASSAUGI (33), ASSELM (33), ALCGE (40), ASSDH (59), ACGECE (59), ASVS (59), GDCGEN (59), ACMCOC (50), UPACGE (80,60), ACTCM (17), ASCGE (17), GDCGE (17) et ACMCM (17).

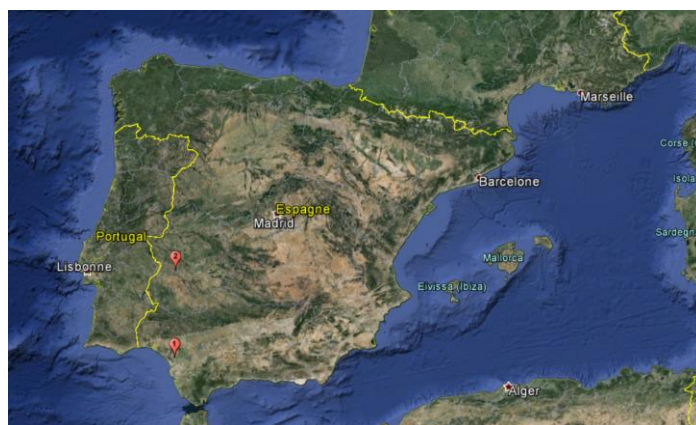
1.2. Suivi de la migration et des modalités d'hivernage des oies cendrées hivernant en Espagne

Ce volet a été réalisé en collaboration avec la Station biologique de Doñana et l'Université d'Extremadure pour les assistances techniques aux opérations de capture.

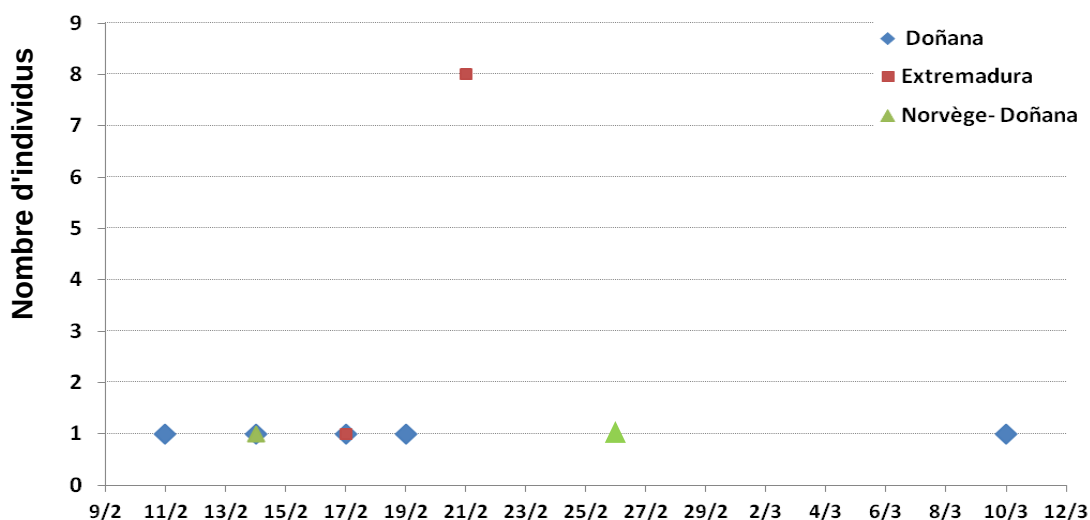
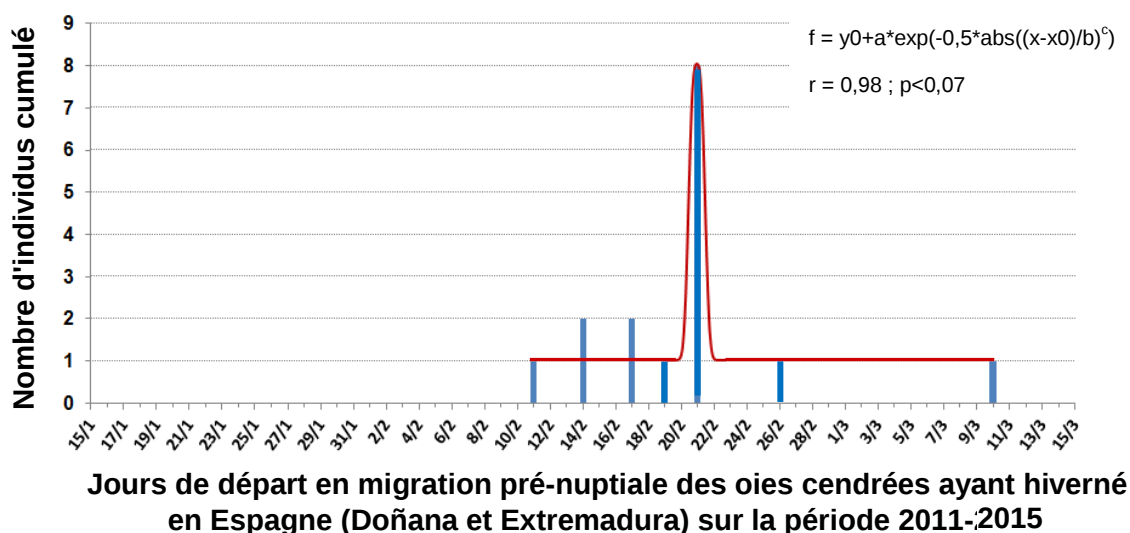
Les émetteurs, fournis par Naturaconst@ intègrent un GPS qui donne les positions géographiques (précision inférieure à 10m) des oiseaux au moins toutes les 12 heures (le plus souvent 6h avec la possibilité de changer les plages horaires en fonction de l'état de charge des batteries).

Résultats

Fin novembre 2011, neuf oies ont été capturées et marquées (colliers colorés) dans le Parc national de Doñana en Andalousie. Cinq de ces oiseaux ont également été équipés d'émetteurs GPS/GSM et leurs dates de départ en migration prénuptiale à partir des zones d'hivernage en Espagne ont pu être déterminées avec précision. En décembre 2013, 11 autres oies cendrées ont à nouveau été équipées d'émetteurs GPS/GSM dans la région d'Extremadure (réservoir de Canchales). Une de ces oies a été prédatée et la batterie de l'émetteur d'une autre s'est déchargée prématurément jusqu'à épuisement le 4 février 2014 (donc cette oie était encore présente avec ses congénères sur son site d'hivernage à cette date là). A cela s'ajoute les données d'une oie équipée en Norvège en 2012 et ayant hiverné à Doñana durant l'hiver 2012/2013 (départ en migration le 14/02/13), ainsi que celle d'une oie équipée en laponie norvégienne en juillet 2014 et qui a également hiverné à Doñana durant l'hiver 2014/2015 (départ en migration prénuptiale le 26/02/15). Cette dernière donnée confirme donc les résultats précédents relatés (mais non discutés) dans le rapport national de décembre 2014 (ONCFS 2014). A ce jour, à partir de sites d'hivernage situés en Espagne regroupant les années 2012 à 2015, nous connaissons donc avec certitude les dates de départ de 16 oies cendrées (17 moins celle dont la balise a été perdue le 4 février) ce qui correspond à l'effectif qui avait été annoncé dans le projet validé par le Groupe des Experts sur les Oiseaux et leur Chasse (2011). Pour l'ensemble de ces 16 oies, les dates de départ en migration prénuptiale (avec des vols continus de plus de 150 km de distance jusqu'à la première escale en direction du Nord), quelles que soient les années, se situent entre le 11 février et le 10 mars (moyenne = 20 février $\pm 2j$; médiane = 21 février). La courbe d'ajustement sur ces données actualisées suit une fonction Gaussienne à 5 paramètres (voir graphiques ci-dessous). Outre la défaillance technique de 4 balises une fois la migration prénuptiale entamée, nous pouvons assurer que les durées d'escales dans la moitié Nord de l'Espagne ou en France peuvent varier de 2-3j à 3 semaines (1 oie). L'arrivée des oies en Belgique ou aux Pays-Bas, pour des escales migratoires de près d'un mois se situe au 4 mars en moyenne ($\pm 3j$, médiane = 6 mars, tableau 1).

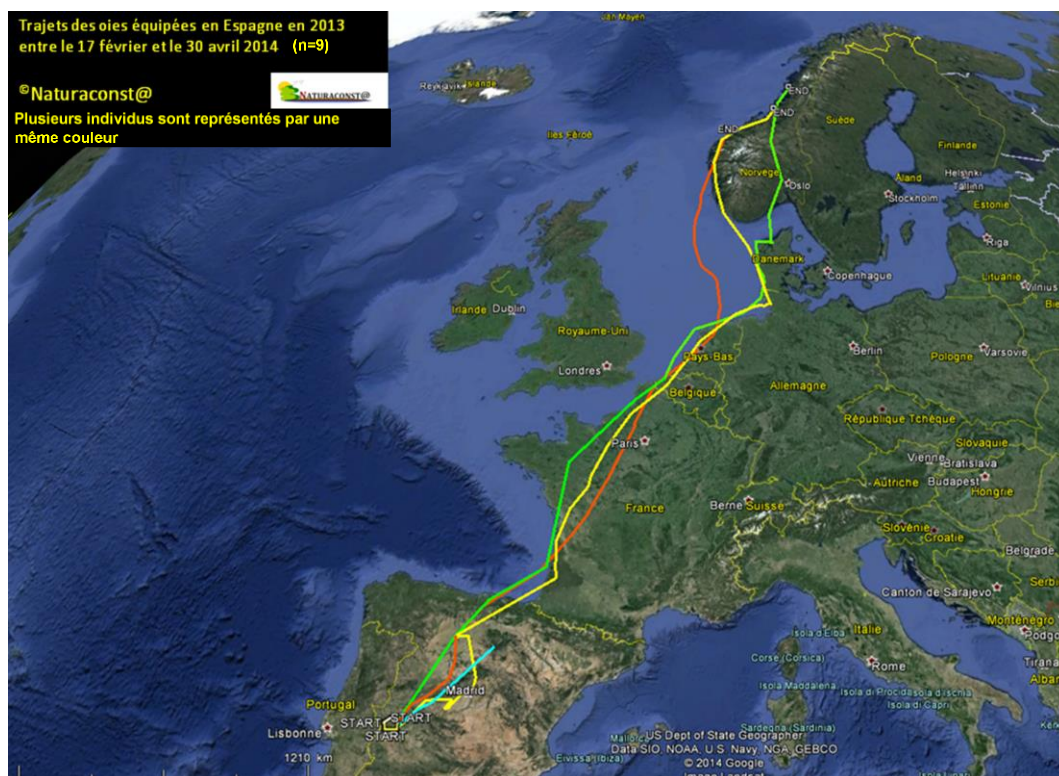
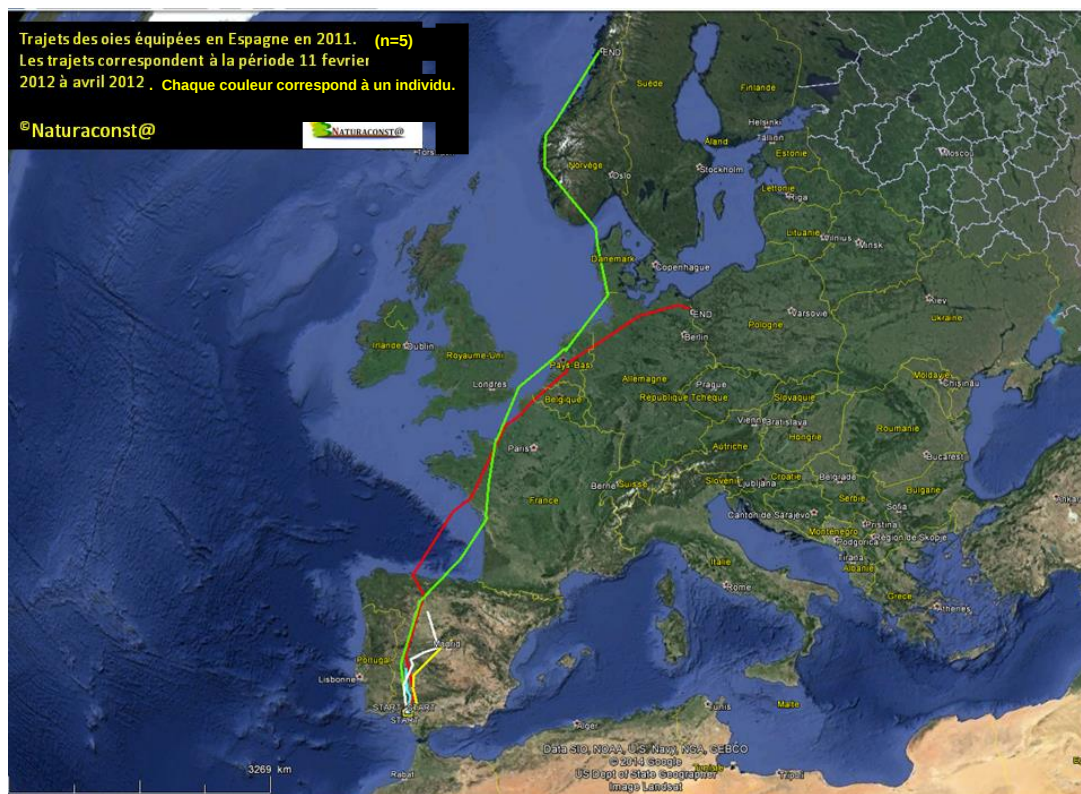


Zones de captures et de marquages en Espagne.



Sur l'ensemble des 12 oies équipées et qui ont pu être suivies au-delà des Pays-Bas, 11 ont rejoint différentes zones de nidification situées le long des côtes de la façade ouest de la Norvège et une oie a rejoint la frontière germano-polonaise au courant du mois d'avril.

Nos résultats montrent que, bien que les dates de départ en migration pré-nuptiale soient groupées après le 11 février (écart-type de 2 jours seulement par rapport à la moyenne = 20 février), les durées et les sites d'escale peuvent ensuite fortement varier notamment aux Pays-Bas (voir tableau 1 et cartes ci-dessous).



Trajets des oies cendrées équipées de balises GPS à partir de deux sites d'hivernage majeurs situés en Espagne en 2011 et 2013 respectivement.

Tabelau 1. Dates de départ en migration, durée d'escale et lieux de stationnement pour des oies cendrées équipées ou ayant hiverné sur des sites en Espagne.

lieu de marquage	lieu hivernage	année	id oie	date départ	date arrivé en France	date départ de France	Lieu d'escale	Durée, j	Date arrivée P-Bas	lieu	Date départ P-Bas	Durée aux P-Bas, j	Date d'arrivée sur les zones de reproduction	
Doñana	Doñana	2012	1	11/02/2012										
Doñana	Doñana	2012	2	14/02/2012	17/03/2012	27/03/2012	env. La rochelle	11	28/03/2012	env. Utrecht	31/03/2012	3	03/04/2012	front. Germano-polonaise
Doñana	Doñana	2012	3	17/02/2012	18/02/2012	08/03/2012	env. La rochelle puis baie de seine du 1 au 08 mars 2012	20	09/03/2012	mer de Wadden	10/04/2012	32	12/04/2012	env. Vega
Doñana	Doñana	2012	4	19/02/2012										
Doñana	Doñana	2012	5	10/03/2012										
Canchales	Canchales	2014	6	21/02/2014	04/03/2014	05/03/2014	de passage	2	06/03/2014	Friseland				Harøya
Canchales	Canchales	2014	7	21/02/2014										
Canchales	Canchales	2014	8	21/02/2014	03/03/2014	06/03/2014	de passage	4	06/03/2014	Friseland				Harøya (?)
Canchales	Canchales	2014	9	21/02/2014										
Canchales	Canchales	2014	10	21/02/2014	28/02/2014	06/03/2014	Arcachon (28/02-1/03), puis région de Saumur jusqu'au 6/03	7	06/03/2014	Brielle	09/03/2014	3	11/04/2014	Ytre Skjervøya
Canchales	Canchales	2014	11	21/02/2014	03/03/2014	06/03/2014	de passage	4	06/03/2014	Friseland	06/04/2014	31	08/04/2014	Harøya
Canchales	Canchales	2014	12	21/02/2014	03/03/2014	06/03/2014	de passage	4	06/03/2014	Friseland	06/04/2014	31	08/04/2014	Harøya
Canchales	Canchales	2014	13	21/02/2014	03/03/2014	06/03/2014	de passage	4	06/03/2014	Friseland	06/04/2014	31	08/04/2014	Harøya
Canchales	Canchales	2014	14	17/02/2014	20/02/2014	21/02/2014	de passage	2	22/02/2014	région de Bruges	25/03/2014	31	12/04/2014	Vega
Norvège (volet 5)	Doñana	2012	15	14/02/2013	15/02/2013	16/02/2013	de passage	2	17/02/2013	région de Zeeland	5/03/2013	16	02/04/2013	Fjortofta
Norvège (complément 2014/2015)	Finnmark	2014	16	26/02/2015			de passage		13/03/15	Mer de Wadden	19/04/15	37	07/05/2015	Nesseby
Moyenne				20-févr	28-févr	05-mars		6	06-mars		31-mars	24	11-avr	
Se (j)				2	3	3		2	3		5	4	3	
Médiane				21-févr	03-mars	06-mars		4	06-mars		06-avr	31	08-avr	

Les valeurs manquantes pour une zone donnée sont dues à l'épuisement des batteries ou à une défaillance technique des balises.

Sur l'ensemble des 10 oies équipées et qui ont pu être suivies ou vues au-delà des Pays-Bas, 8 ont rejoint différentes zones de nidification situées le long des côtes situées sur la façade ouest de la Norvège et une oie a rejoint la frontière germano-polonaise au courant du mois d'avril.

1.3. Suivis satellitaires des oies issues de Norvège

Ce volet a pour objectif de comprendre le comportement migratoire de cette entité populationnelle et notamment les liens existant entre les zones de reproduction en Norvège, les zones de stationnement aux Pays-Bas et d'hivernage en Espagne, en équipant des individus de balises GPS/GSM (travail réalisé par M. Boos et A. Follestad).

Les zones de captures et de marquages étaient majoritairement réparties sur la côte Ouest et en Laponie norvégienne



Zones de captures et de marquages en Norvège.

- **2012/2013**

En 2012, 15 individus ont été équipés d'émetteurs GPS/GSM positionnés sur le dos avec des harnais et 5 équipés de GPS/GSM collés sur un collier. Les premières données récoltées ont montré des départs en migration (en dehors des frontières norvégiennes) entre le 7 et le 28 août (moyenne = 16 août $\pm$ 2j, médiane = 15 août) avec des escales au Danemark et dans le nord de l'Allemagne (Boos et Follestad 2013). Sur 10 balises pour lesquelles les transmissions ont été perdues au courant de l'automne 2012, trois correspondent à des oies tuées à la chasse dans le Nord de l'Europe et les 7 autres à des balises GPS ayant eu des dommages électroniques ou à des tirs non déclarés. Parmi les 10 autres, une des oies marquées a atteint l'Espagne le 15 novembre 2012 et 4 autres ont rejoint la France entre le 15 novembre et le 8 décembre 2012, 5 étaient restées aux Pays-Bas pour hiverner. Ces données montrent donc clairement que les oies d'origine norvégienne ne migrent pas toutes au-delà des

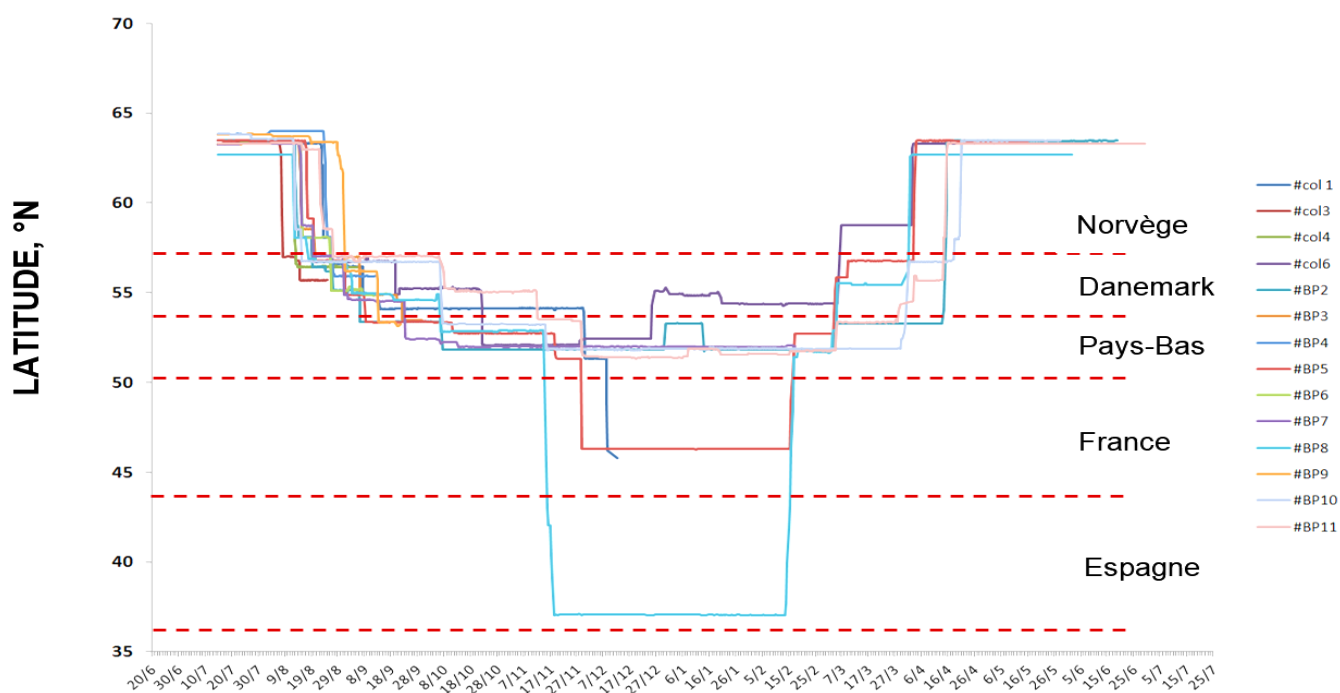
Pays-Bas pour hiverner et que la moitié environ reste dans ce pays ou en limite de la frontière allemande pour y stationner durant tout l'hiver avant de repartir fin mars / début avril pour regagner le Danemark puis la Norvège courant avril (Boos *et al.*, 2012 et 2013).

- **2013/2014**

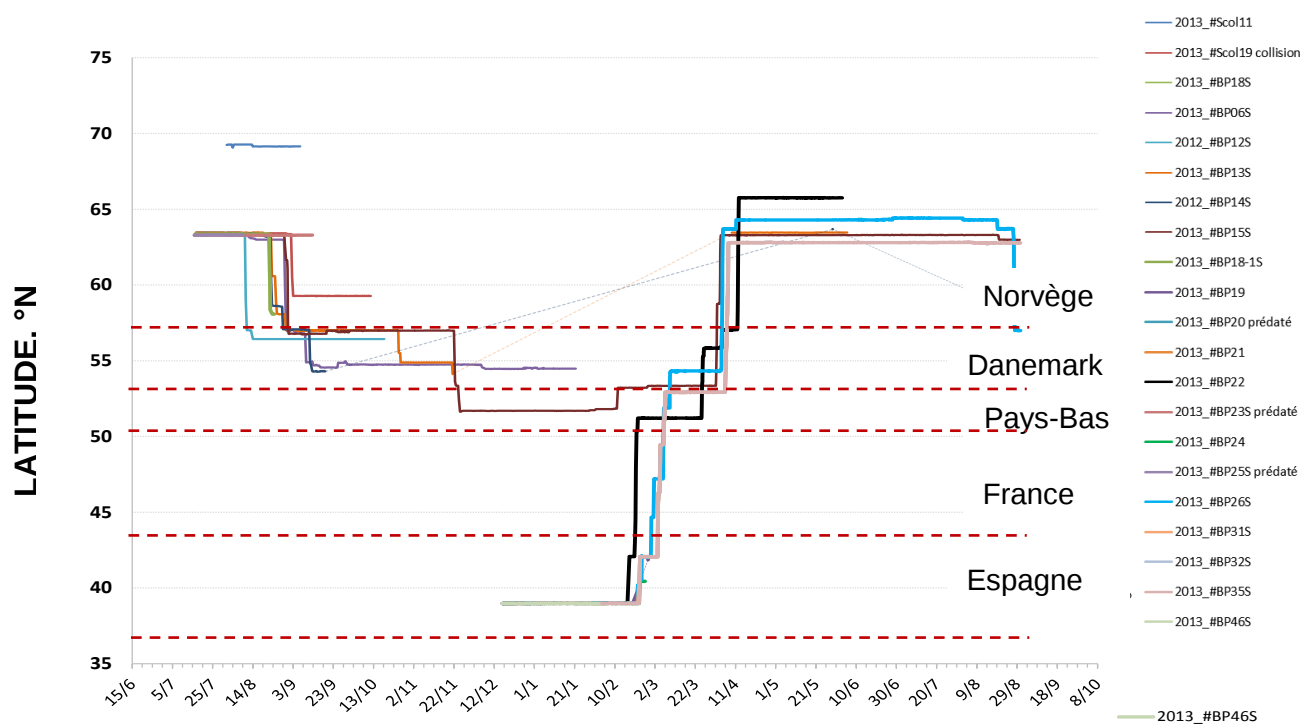
En 2013, 15 autres individus ont été marqués et équipés avec des balises GPS/GSM (harnais et colliers) dans le Centre-Ouest et l'extrême Nord de la Norvège. La migration postnuptiale a été significativement plus tardive qu'en 2012 (moyenne = 27 août $\pm$ 2j ; $p < 0,001$), probablement en raison d'un hiver précédent plus long que prévu ayant retardé la période de reproduction de deux semaines environ. En raison de la chasse ($n=3$ dont une tuée en Vendée le 22/12/13), prédation (pygargues et collision avec des câbles électriques, $n=3$) et des pannes techniques (usure prématurée de batteries, destruction par les oies notamment de colliers, ou liées à des tirs non déclarés, $n=6$), nous avons pu suivre les stationnements de 3 oies au-delà du 15 novembre et jusque sur les sites de reproduction. Comme l'année précédente, une partie des oies (au moins 30%, $n=3$ sur la base de $n=15-6$ mortes) est restée hiverner aux Pays-Bas et dans le Nord de l'Allemagne avant de regagner les sites de reproduction en Norvège en avril/mai 2014.

Il est à noter que d'autres oies cendrées équipées sur des zones de nidification ou de mue dans le fjord d'Oslo, démarrent leur migration postnuptiale vers le Danemark de manière encore plus tardive (comparé à celles de la côte ouest), à savoir globalement durant la première quinzaine d'octobre.

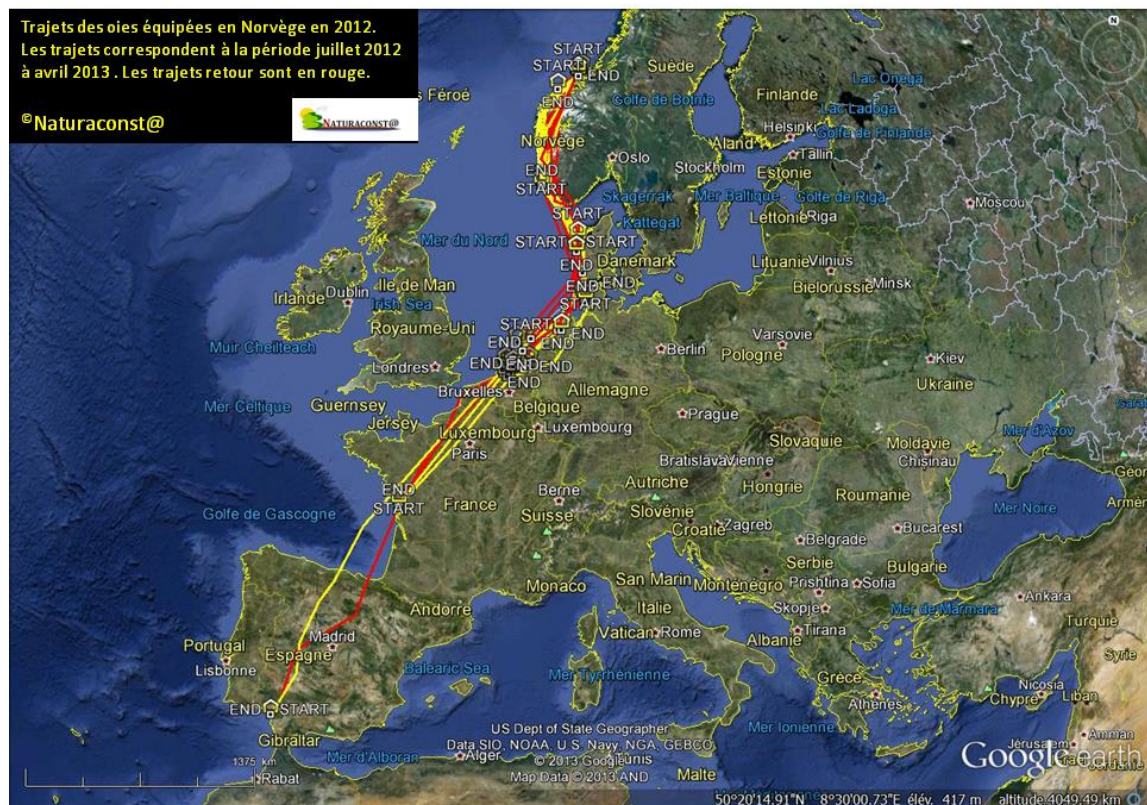
De manière générale, nos résultats pluriannuels montrent que les oies d'origine norvégienne arrivent aux Pays-Bas entre fin septembre et fin novembre (moyenne = 21 octobre $\pm$ 10j ; médiane = 11 octobre). Celles choisissant de migrer et d'hiverner ensuite plus au Sud, quittent les Pays-Bas à partir de la mi-novembre. Globalement, les oies d'origine norvégienne qui migrent au-delà des Pays-Bas arrivent en France à partir de la seconde moitié de Novembre lorsque près de 40-50% des prélèvements annuels d'oies cendrées ont déjà été réalisés (cf données carnets chasse de nuit).



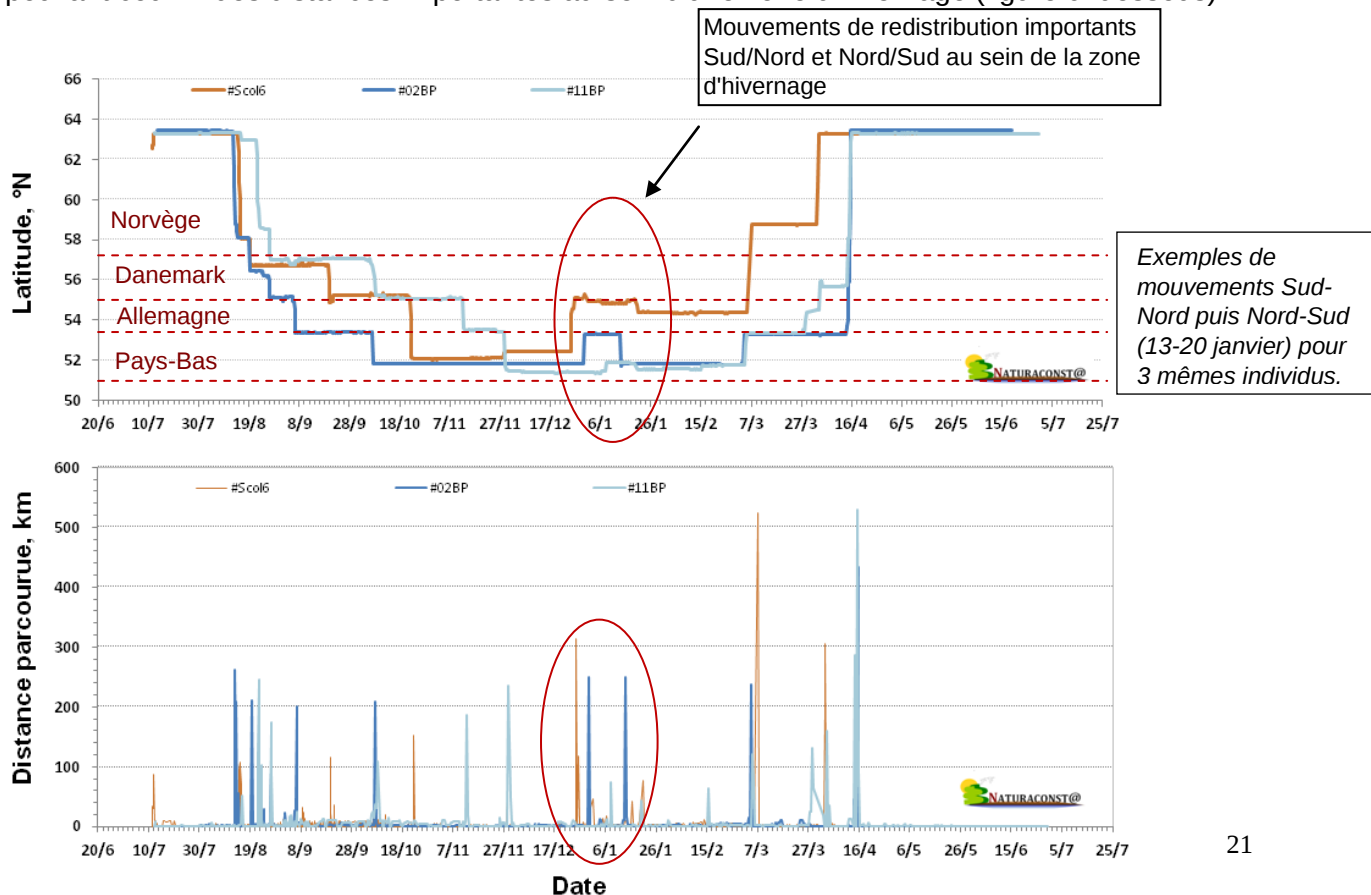
Latitudes des positions géographiques entre juillet 2012 et juin 2013 des oies cendrées équipées en Norvège en juillet 2012



Latitudes des positions géographiques entre juillet 2013 et août 2014 des oies cendrées équipées en Norvège en juillet 2013 et en Espagne (Extremadure décembre 2013).

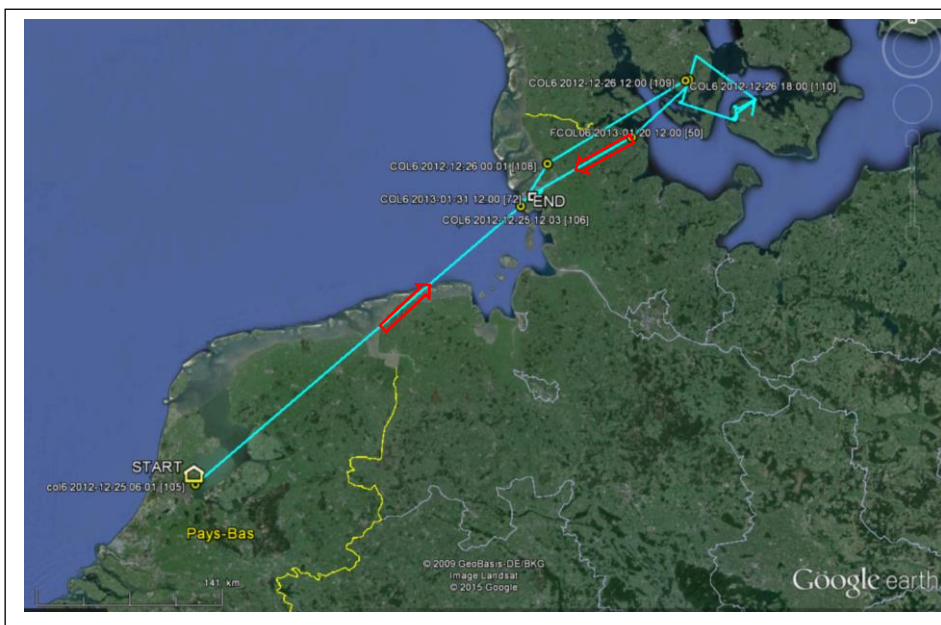


Sur les individus hivernant aux Pays-Bas ou en Allemagne nous avons également pu montrer que certains ($n=3$) étaient capables d'effectuer des vols de 75 à 314 km en direction du Nord-Est entre le 25 décembre et le 8 janvier, certaines oies engageant un retour en direction du Sud-Ouest une semaine voire 3 semaines plus tard. Il existe donc bien des mouvements erratiques fin décembre / courant janvier en direction du Nord/N-Est puis vers le Sud/S-Ouest pouvant couvrir des distances importantes au sein d'une zone d'hivernage (figure ci-dessous).





Individu 11BP : vol en direction du N-Est le 8/01/2013 de près de 80km, suivi d'un vol de 60 km vers le S-Ouest le 20/01/2013. L'écart dans les trajets des deux directions atteint 10km.

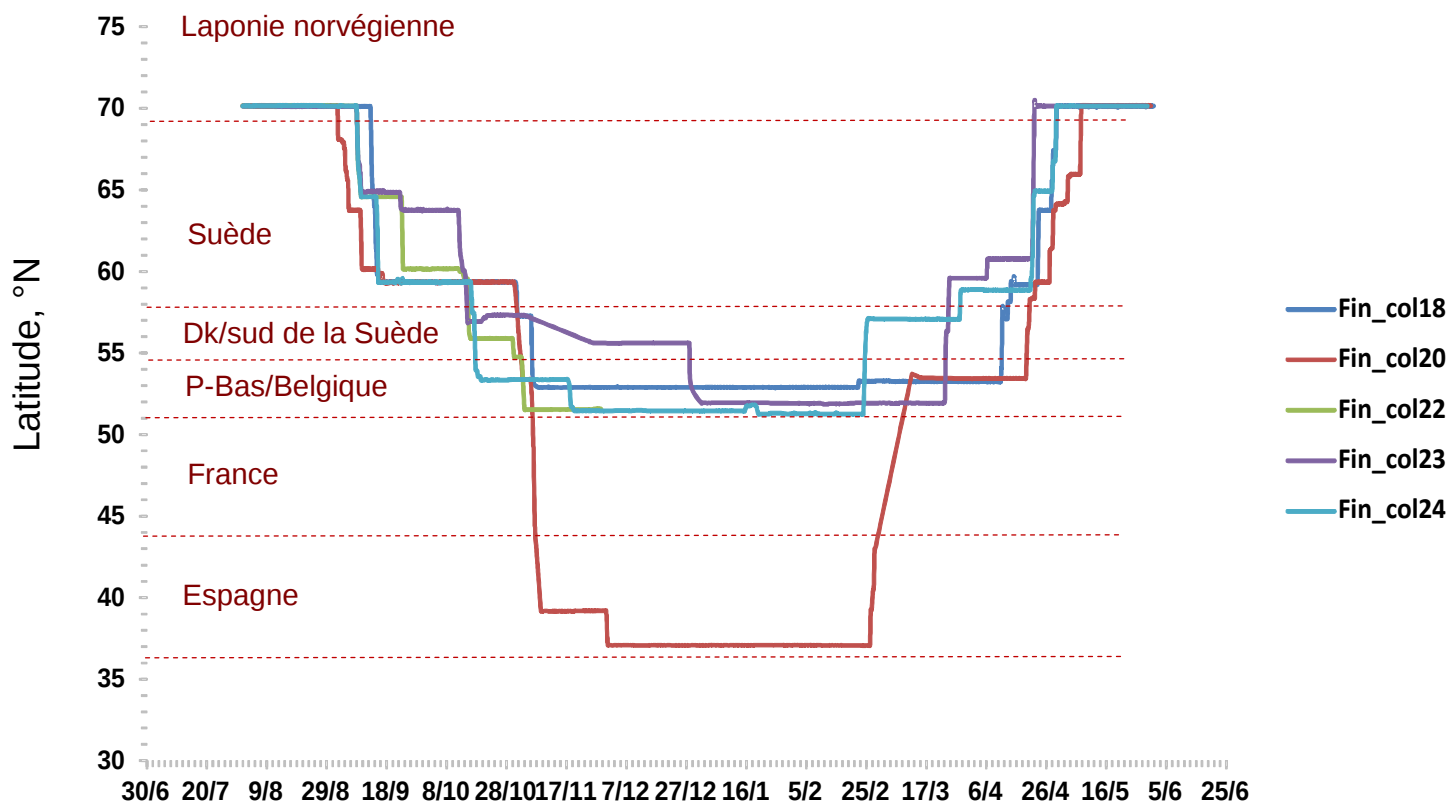


Individu Col6 : départ en direction du N-Est le 25/12/2012 pour arriver le 26/12/2012 au Danemark après 465 km cumulés de vol. Après un stationnement de 3 semaines cette oie cendrée repart en direction du Sud-Ouest 20/01/2013.

- **2014/2015**

Nos résultats révèlent également que les oies équipées en juillet/août 2014 dans le Finnmark (extrême Nord de la Norvège en Laponie) quittent les aires de nidification fin août début septembre en empruntant les côtes Est de la Suède pour trouver des zones d'escale dans le Sud de la Suède. Ainsi, les oies nichant en Norvège se regroupent sur d'autres zones de stationnement avec des oies d'origine suédoise et/ou danoise avant de rejoindre les Pays-Bas. Ce résultat était supposé (Follestad comm.pers.) mais n'a jamais pu être démontré auparavant qui plus est avec une telle précision. Ceci montre l'intérêt des nouvelles technologies utilisées ici.

Uniquement une oie sur les 5 équipées a ensuite migré pour hiverner en Espagne, les autres sont restées aux Pays-Bas ou en Belgique. Ainsi, en cumulant les données obtenues sur 3 années consécutives 50% (12/24) des oies marquées en Norvège restent aux Pays-Bas pour y hiverner et au moins 25% rejoignent la France ou l'Espagne pour y stationner entre décembre et la mi-février - pour les 25% restant, nous n'avons pas de précision en raison de l'absence de données résultant de défaillances techniques (panne ou destruction de la balise) -. Les oies, dont les balises émettaient encore en 2015 (n=4), étaient toutes de retour sur leur site initial de capture et de nidification fin avril/début mai 2015. En octobre/novembre 2015, trois d'entre elles ont rejoint des zones d'hivernage aux Pays-Bas et une a été



Latitudes des positions géographiques entre août 2014 et mai 2015 des oies cendrées équipées en Laponie norvégienne en juillet/août 2014

Comme lors des saisons précédentes, une sur les 5 oies suivies a effectué, à partir du 15 janvier 2015 un vol en direction du N-Est, suivi d'un vol retour en direction du S-Ouest le 20 janvier 2015.



Individu Col24 : départ en direction du N-Est le 15/01/2015 sur 45 km pour retourner le 20/01/2015 en direction du S-Ouest sur 65 km et stationner dans le Nord de la Belgique.

Au total, sur le nombre d'oies équipées en Norvège et ayant pu être suivies durant tout leur hivernage, 3/15 soit 20% ont effectué durant le mois de janvier, un déplacement intermédiaire de plusieurs dizaines voire quelques centaines de kilomètres vers le N-Est suivi d'un vol vers le S-Ouest quelques jours après. De tels mouvements peuvent également s'observer plus tôt dans la saison, comme en témoignent ces 2 individus marqués en juillet 2015 et qui ont parcouru 165 km et 112 km vers le Nord-Est le 18 et le 21 décembre 2015 respectivement (figure ci-dessous). Un autre exemple de redistribution concerne une oie marquée en République Tchèque effectuant un vol de 120km vers le Nord courant novembre 2015 pour repartir ensuite vers le Sud-Ouest en direction de l'Italie. Ces résultats montrent clairement que les oies cendrées peuvent effectuer des mouvements de plusieurs dizaines voire quelques centaines de kilomètres vers le Nord sans que cela s'apparente à des trajets de retour vers les zones de reproduction, comme cela pourrait être induit si un observateur s'appuyait uniquement sur des oies vues en vol.



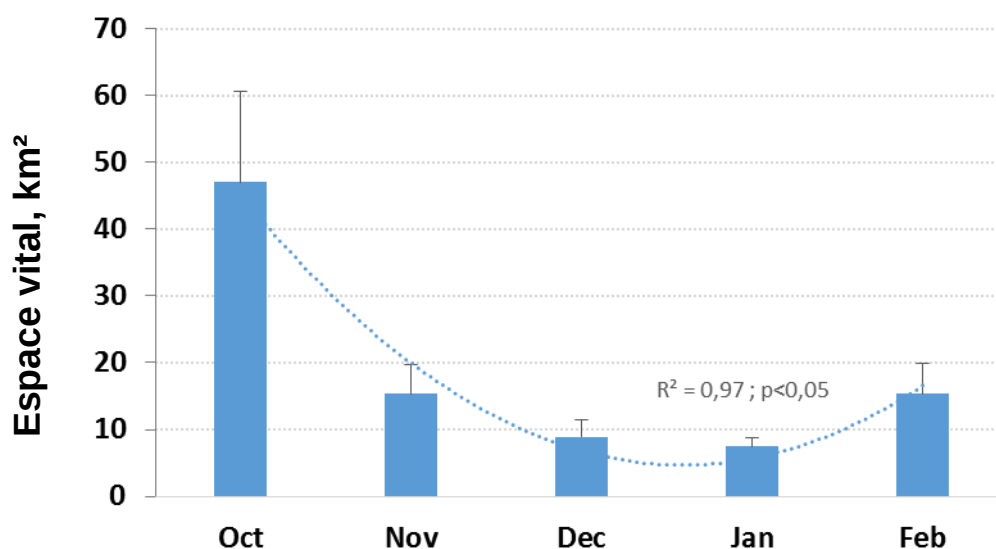
Individus #47 et #51 (équipés dans le Finnmark en juillet 2015) : arrivés courant novembre dans le Sud-Ouest des Pays-Bas et dans le Nord de l'Allemagne ils effectuent un vol de 165 km et de 112 km en direction du N-Est le 18/12/2015 et le 21/12/2015 respectivement pour se repositionner en vue de poursuivre leur hivernage. Un observateur mal averti pourrait à tort conclure à des migrations retours alors qu'il ne s'agit par définition que de mouvements intermédiaires de redistribution et non de migration pré-nuptiale.

Sur l'ensemble des oies tuées à la chasse ou par prédation (pygargues à queue blanche) et collision avec des câbles électriques, 85% des mortalités des oies d'origine norvégienne se situent en Norvège et au Danemark, ce qui corrobore les forts niveaux de prélèvements sur cette espèce dans ces deux pays. Il est important de rappeler que depuis 2010, les prélèvements à la chasse d'oies cendrées dans ces deux pays atteignent près de 70 000-80 000 individus par an (soit près de 10% de la population). Sur l'ensemble des oies équipées en Norvège, 25% ont été prélevées en Norvège et au Danemark et seulement 4% ont été prélevées à la chasse en France.

1.4. La migration prénuptiale prédéterminée par une modification de l'espace vital ?

A partir des oies cendrées équipées en Norvège et en Espagne, il a été possible d'étudier la variation de la superficie de leur espace vital par la méthode des polygones convexes. Nous avons utilisé comme critère de différenciation des mouvements quotidiens ou locaux par rapport aux mouvements dits "intermédiaires" ou migratoires, le seuil maximal de 30km entre deux positions GPS et une durée minimale de stationnement de 48h (Van Wijk et al. 2012). De ce fait, l'espace vital sur une zone de stationnement représente les déplacements quotidiens effectués entre les aires de gagnages et de repos.

L'analyse des résultats montre qu'avant le départ en migration la superficie du domaine vital varie significativement entre octobre et février ($p < 0,003$; GLMM). Les valeurs sont maximales en octobre (initiation de la migration automnale) avec une superficie moyenne de 47 ± 13 km², puis atteignent leur minimum en décembre et en janvier (9 ± 2 et 7 ± 1 km² respectivement) ce qui correspond à la période d'hivernage au sens strict, pour doubler en février avant le départ en migration (15 ± 4 km² ; Figure ci-dessous). En outre, aucune différence n'a été constatée entre ces sites d'hivernage situés en Espagne et aux Pays-Bas ($p > 0,40$; Boos et al. 2015).



Les oies, qui plus est stationnant dans des zones très peu dérangées par la chasse, utilisent ainsi un espace restreint durant les périodes où les contraintes énergétiques en hiver sont les plus fortes. L'extension du domaine vital durant les périodes d'initiation de la migration (octobre et février) pourrait, par conséquent, correspondre à l'exploitation de zones plus

diversifiées potentiellement pour combler des besoins nutritionnels différents et/ou au développement de capacités musculaires spécifiques en vue des futurs vols migratoires. Par ailleurs, cette extension du domaine vital serait en accord avec une modification des processus physiologiques et comportementaux, contrôlés de manière endogène et prédisposant aux trajets de retour vers les zones de reproduction (voir Dingle et Drake 2007, Cornélius et al. 2013, Dingle 2014). Nos résultats rejoignent ainsi l'idée d'une agitation physique ("restlessness") caractérisant l'initiation de la migration (Eikenaar et al. 2014).

Les départs à partir des zones situées aux Pays-Bas et les arrivées sur les sites de nidification en Norvège étaient respectivement plus tardifs et plus précoces d'une semaine environ en moyenne chez les oies ayant hiverné en Espagne comparées à celles ayant hiverné aux Pays-Bas (Tableau ci-dessous). Toutefois, les différences n'étaient pas statistiquement significatives ($p > 0,20$). Ces données ne soutiennent donc pas l'idée que les oies qui migrent loin arriveraient plus tardivement sur les zones de nidification. Les oies hivernant en Espagne ne seraient donc pas désavantagées en termes de succès reproducteur par rapport à celles qui hiverneraient plus près de leur zone de reproduction.

Tableau : Dates de départ et d'arrivée selon leurs zones d'hivernage, d'escale et de reproduction pour des oies hivernant en Espagne ou aux Pays-Bas (moyenne $\pm$ Se ; [étendue]).

Sites d'hivernage	Date de départ en migration (migration trajet de retour : vol continu > 200km)*	Date de départ à partir des zones situées aux Pays-Bas	Date d'arrivée en Norvège (côtes ouest)
Espagne ou Ouest de la France	20 février $\pm$ 2 jours [11 février - 10 mars]	31 mars $\pm$ 4 jours (escale migratoire). [5 mars - 10 avril]	9 avril $\pm$ 1 jour [2 avril – 12 avril]
Pays-Bas		24 mars $\pm$ 8 jours [5 mars – 13 avril]	14 avril $\pm$ 3 jours [6 avril – 21 avril]

2. Génétique des populations.

Le premier avis sur la saisine ministérielle relative aux oies cendrées rendu par le Groupe des experts sur les oiseaux et leur chasse (GEOC) rendu en 2009 énonçait différentes entités :

" Au sein du flux migratoire « nord-ouest européen », plusieurs entités peuvent être distinguées (le terme « entité » a été préféré à celui de « sous-population » car il n'y a pas de fondement scientifique solide pour séparer de façon claire les oiseaux au sein de la population dite du « Nord-Ouest de l'Europe »).

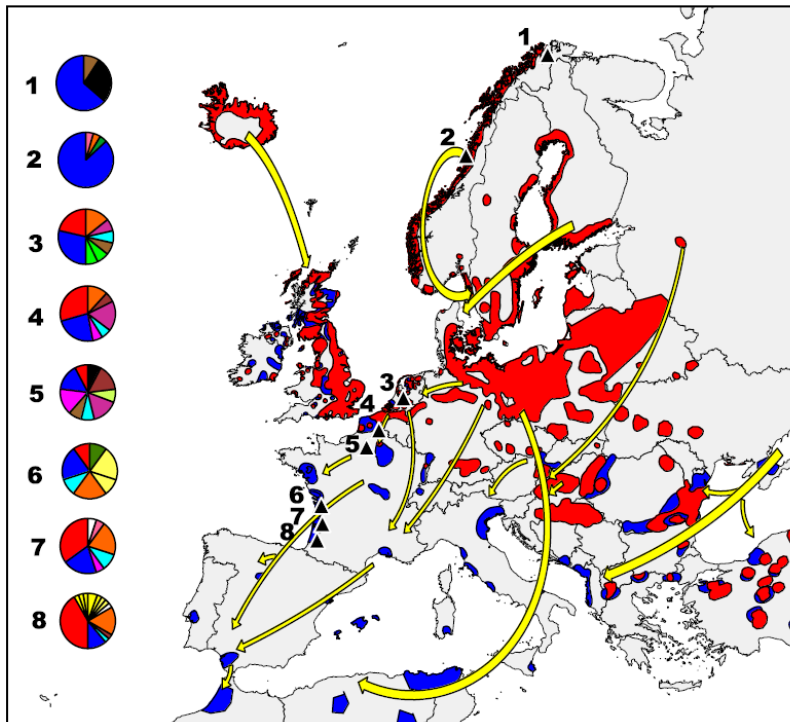
- une entité « norvégienne » qui hiverne principalement en Espagne,
- une entité « suédoise » qui, aujourd'hui, hiverne principalement aux Pays-Bas et dans le sud de la Suède,
- une entité « néerlandaise » constituée par les oiseaux nicheurs aux Pays-Bas qui, aujourd'hui, semblent être majoritairement sédentaires (tout au plus 5% migreraient vers le sud ; le programme de baguage mis en place actuellement devrait apporter plus de précisions sur ce point à l'avenir).
- Enfin une entité « danoise et allemande » dont la proportion fréquentant la France est mal connue.

Les effectifs qui transitent par la moitié occidentale de la France (ouest d'une ligne Lorraine – Midi-Pyrénées) appartiennent aux composantes de cette population nord-ouest-européenne, l'entité norvégienne étant de plus en plus majoritaire parce que les oies cendrées d'origine suédoise hivernent maintenant principalement aux Pays-Bas (parmi les quelque 350 000 oies cendrées recensées en 2008) et même en Suède (45 000 individus en 2008-2009), de moins en moins loin des sites de reproduction."

Considérant que les oies semblent relativement fidèles à leur site de nidification tout particulièrement pour celles originaires de Norvège (partie 1 relative aux suivis par GPS) et qui seraient majoritaires dans le cortège des longs-migrantes traversant la façade Ouest de la France, que celles originaires des Pays-Bas semblent majoritairement sédentaires, une des hypothèses serait qu'il pourrait exister une certaine ségrégation selon ces entités au sein de la population du Nord-Ouest de l'Europe. Afin de vérifier cette hypothèse, une étude génétique a été réalisée sur des oies tuées à la chasse dans le Nord et le Sud-Ouest de la France, y compris durant la période de dérogation ministérielle de la première décade de février 2012, ainsi que sur des oies originaires de Norvège et des Pays-Bas (Pellegrino et al. 2015 article en annexe 1). Cette étude fondée sur l'analyse de l'ADN mitochondriale et les microsatellites nucléaires montre que :

- Les distances génétiques entre individus échantillonnés en Norvège, le Nord de la France et les Pays-Bas sont faibles (gamme 0,012-0,013). Les individus en Aquitaine ont montré une distance légèrement supérieure par rapport à toutes les autres zones d'échantillonnage (gammes 0,016-0,017).
- Il n'existe pas de ségrégation génétique entre sous-populations (entités) et la population d'oies cendrées du Nord-Ouest de l'Europe peut être considérée comme une seule entité avec une importante mixité.
- Il existe un brassage génétique important entre les sous-populations nicheuses, bien que les oies se reproduisant en Norvège soient génétiquement plus proches.

- Les oies prélevées dans la partie Nord de la France montrent des distances génétiques plus étroites et plus proches avec celles des Pays-Bas que celles prélevées dans le Sud-Ouest. Ceci suppose des circulations significatives d'individus entre des zones situées dans le Nord de la France et les Pays-Bas, ce qui est corroboré par les données de reprises de bagues d'oies.
- Les prélèvements en France ne se focalisent donc pas sur une sous-population particulière.



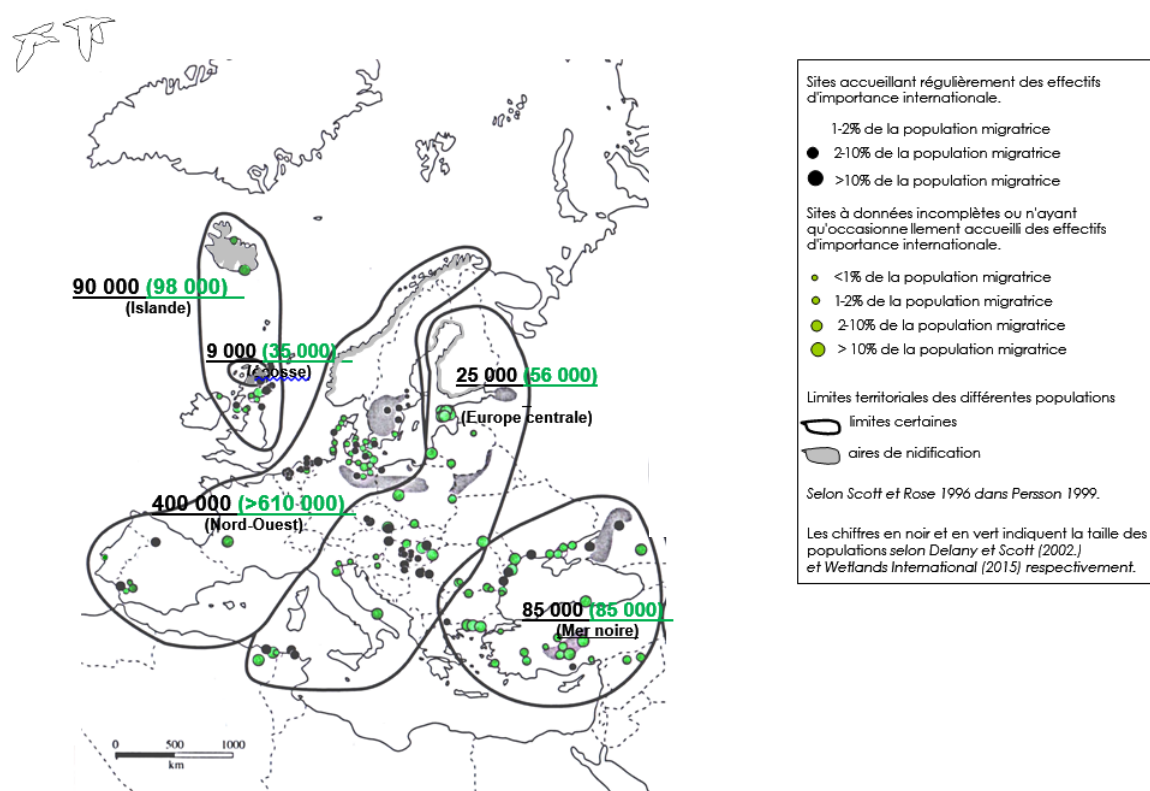
Extrait de l'article de Pellegrino et al. 2015 représentant la proportion des haplotypes de l'ADN mitochondriale selon le lieu de prélèvements ou de captures des oies cendrées. Il est à noter que contrairement à la carte de répartition connue au début des années 2000, les aires de distribution se sont étendues.

Figure 1 Greylag goose distribution in Europe. Main *Anser anser* flyways from breeding (red) to wintering (blue) areas (modified from *IUCN, 2015*). Pie charts indicate the proportion of different haplotypes (mtDNA) found in each sampled population. Colours are identical to those used in the haplotype network (*Fig. 2*), and haplotypes found in one area alone are the same colour.

3. Démographie et répartition des effectifs.

3.1 Généralités

Les oies cendrées (*Anser anser anser*) se répartissent principalement selon 4 grandes populations qui ont connu un accroissement important de leurs effectifs durant la dernière décade (Figure ci-dessous).



Au sein de l'Union européenne, l'espèce est, de manière générale, en très forte augmentation depuis deux à trois décennies sauf au Royaume-Uni pour les effectifs hivernants (Source EIONET, voir détails ci-dessous). Les effectifs nicheurs ont surtout fortement progressé aux Pays-Bas, au Royaume Uni et en Suède. Les effectifs hivernants ont surtout augmenté aux Pays-Bas, au Danemark, en France, en Pologne et en Suède.

EIONET

European Topic Centre on Biological Diversity

SERVICES

REPORTNET

TOOLS

TOPICS (ETCS)

You are here: Eionet > Biodiversity > Article 12 > Species summary

Population status and trends at the EU and Member State levels

Choose a period and a species.

Period...

2008-2012

Name...

Anser anser

Filter

View data sheet info

Audit trail

Map

EU map of Breeding population trend

EU map of Winter population trend

Legend:

Increasing

Stable

Unknown

Decreasing

Fluctuating

Uncertain

Please note that additional information on mouse over values and trends stands for the quality of the underlying data as reported by Member States.

Current selection: 2008-2012, Anser anser. [Show all](#)

Data from Member States reports

MS	Breeding Population						Breeding Range						Winter Population						Areas from gridded maps (km²)				
	Population		Trend		Trend		Surface		Trend		Trend		Population		Trend		Trend		Distrib.		% MS		
	Size/Unit	% MS	Period	ST Trend	Period	LT Trend	Area	% MS	Period	ST Trend	Period	LT Trend	Size/Unit	% MS	Period	ST Trend	Period	LT Trend	Distrib.	% MS	Range	% MS	
AT	1200 - 1500 p	0.5	2001-2012	+	1980-2012	+	14392	1.5	2001-2012	0	1980-2012	+	5000 - 10000 i	0.8	2001-2012	+	1980-2012	+	5100	0.8	19500	1.8	
BE	1000 - 1500 p	0.4	2000-2012	+	1980-2012	x	5535	0.6	2000-2012	0	1980-2012	x	15373 - 61944 i	3.8	2001-2012	x	1980-2012	+	5200	0.8	5800	0.5	
BG	15 - 25 p	#	2000-2012	F	1980-2012	F	1700	0.2	2000-2012	0	1980-2012	F	70 - 3000 i	0.2	2000-2012	F	1980-2012	F	1100	0.2	1200	0.1	
CZ																							
DE	26000 - 37000 p	12.0	1998-2009	+	1985-2009	+	226512	24.0	1998-2009	+	1985-2009	+	80000 - 80000 i	8.6	1997-2009	+	1984-2009	+	169900	27.6	239600	22.6	
DK	11000 - 11000 p	#	1999-2011	+	1980-2011	+	41755	4.4	1999-2011	0	1980-2011	+	61000 - 61000 i	#	2000-2011	+	1980-2011	+	32200	5.4	59000	5.6	
EE	500 - 600 p	0.2	2001-2012	0	1980-2012	-	13200	1.4	2001-2012	0	1980-2012	+							8400	1.4	13200	1.2	
ES													114587 - 131041 i	13.1	2000-2010	0	1980-2009	+					
FI	2800 - 4500 p	#	1.4	2001-2012	0	1980-2012	66000	7.0	2001-2012	x	1980-2010	+							36600	5.9	66000	6.2	
FR	176 - 188 p	0.1	2000-2011	+	1990-2011	+	22500	2.4	2000-2011	+	1985-2013	+	19612 - 19612 i	2.2	2000-2012	+	1980-2012	+	9600	1.6	21600	2.0	
GR																							
HU	2100 - 3300 p	1.0	2000-2012	+	1990-2012	+	17764	#	1.9	2000-2012	0	1980-2012	20000 - 45000 i	3.3	2000-2012	F	1985-2012	+	18200	3.0	18200	1.7	
IE													3430 - 3430 i	#	0.4	1999-2011	-	1987-2011	x				
IT	280 - 350 p	0.1	2000-2007	+	1980-2007	+	6800	0.7	2002-2013	x	1983-2013	+	10928 - 15577 i	#	1.4	2000-2009	+	1991-2009	+	3400	0.6	6700	0.6
LT	300 - 400 p	0.2	2001-2012	+	1980-2012	+	12500	1.3	2001-2012	0	1980-2012	+							3900	0.6	12500	1.2	
LV	150 - 200 p	0.1		x	1984-2012	+	5195	0.6		x	1980-2004	+							2000	0.3	5600	0.5	
NL	63900 - 170000 p	41.0	2002-2011	+	1984-2011	+	42306	4.5	1998-2012	0	1977-2012	+	344610 - 493542 i	43.9	2000-2011	+	1981-2011	+	36700	6.0	42800	4.0	
PL	6000 - 8000 p	#	2.7	2007-2012	+	1979-2012				x		x	8000 - 10000 i	1.0		x	1992-2013	+					
PT													2600 - 2600 i	0.2	2002-2012	0	1980-2012	+	1300	0.2	67700	8.3	
RO	2157 - 6769 p	1.8	2000-2012	x	1980-2012	x	88400	9.4	2000-2013	x	1980-2012	x	10000 - 25000 i	1.8	2001-2012	x	1980-2012	x					
SE	32000 - 51000 p	#	15.6	2001-2012	+	1980-2012	203800	21.6	2001-2012	+	1980-2012	+	12000 - 55000 i	#	3.2	2001-2012	+	1980-2012	+	110600	18.0	203700	19.2
SI	2 - 4 p		2002-2012	+	1980-2012	+	683	0.1	2002-2012	+	1980-2012	+	10 - 30 i		2001-2012	F	1980-2012	-	700	0.1	700	0.1	
SK	50 - 100 p		2000-2012	+	1980-2012	+	3200	0.3	2000-2012	+	1980-2012	+	2100 - 2500 i	0.2	2002-2012	-	1980-2012	x	1500	0.2	6100	0.6	
UK	46000 - 46000 p	18.4	1998-2010	+	1972-2006	+	169900	18.0	1989-2009	+	1970-2009	+	88000 - 88000 i	#	9.4	1999-2010	-	1980-2010	-	168300	27.3	251300	23.7

EU population status assessments

	Breeding Population			Breeding Range			Winter Population			Bird Status	Contribution to target 1	Season	Subspecies / subspecific units Trends Status
	Size & Unit	ST Trend	LT Trend	Area	ST Trend	LT Trend	Size & Unit	ST Trend	LT Trend				
EU27	197000 - 344000 p	+	+	942000			798000 - 1110000 i	+	+	Secure	A	B	

The hash sign (#) under Subspecies/subspecific units-Trends or Status means that the EU population trends or EU status were not assessed at the same level as the current selection (species and subspecific unit).

The picture on the left is kindly provided by Saxifraga Foundation. To find out more about what is shown in image just click on it.

Last modified 2014/02/28 | [Validate HTML](#) | [Please give us some feedback](#)

3.2. La situation de la population nicheuse en Norvège.

La Norvège n'étant pas membre de l'Union Européenne, les effectifs ne sont pas indiqués dans le tableau ci-dessus. Toutefois, selon les indications rapportées dans les dernières communications de l'expert scientifique norvégien sur les oies (Arne Follestad 2014), les répartitions des sites de nidification de l'oie cendrée en Norvège ce sont diversifiés durant ces deux dernières décennies et la population nicheuse est passée de 10 000 couples en 1990 à 18 000 couples en 2013 entraînant également une augmentation du nombre d'individus dénombrés en fin d'été de 60 000 en 1990 à 130 000 en 2013 (Boos, Follestad comm. pers.).

De ce fait, l'hypothèse que la population nicheuse norvégienne soit affectée en raison d'une plus grande mortalité des adultes reproducteurs potentiellement associée aux mauvaises conditions d'hivernage ou à une pression de chasse jugée forte en Espagne et en France (Pistorius et al. 2006a, 2007, GEOC 2009), est à rejeter au vu de ces récents suivis. Par ailleurs, en raison des nombreux dégâts causés aux cultures notamment, plusieurs plans régionaux pluriannuels de gestion pour cette espèce prévoient depuis peu, en Norvège, la destruction de la moitié des œufs par couvée afin de limiter fortement les effectifs d'oies cendrées à l'issue de la période de reproduction (Follestad comm. pers)³.

3.3. L'hivernage est de plus en plus nordique au sein de la population du Nord-Ouest de l'Europe.

Le récent article de Ramo et al. (2015, annexe 1) montrent clairement que le centre de gravité de la zone d'hivernage des oies cendrées de la population d'Europe de l'Ouest se décale de plus en plus vers le Nord depuis près de 30 ans et que ce phénomène est avant tout lié au réchauffement climatique. Par ailleurs, le taux d'accroissement annuel des effectifs hivernants est d'autant plus important que la zone d'hivernage est située à des latitudes plus élevées (Fig. 3 Ramo et al. 2015) et les premières arrivées des oies cendrées sur les zones d'hivernage situées dans le Sud de l'Espagne ont été en moyenne retardées de 10 jours entre 1980 et 2010 (27 septembre contre le 7 octobre respectivement).

En outre, l'idée qu'en Espagne les effectifs hivernants sont en baisse (voir Geoc 2009, Schricke 2015), n'est pas fondée. Dans le Parc National de Doñana qui compte près de la moitié des effectifs hivernant en Espagne (Ramo et al. 2015), la tendance d'évolution des oies cendrées dénombrées à la mi-janvier n'est pas significative sur les 10 dernières années (voir figure ci-dessous). Les effectifs sont très fluctuants et pour 4 hivers sur 10, ce sont les effectifs de novembre ou de décembre qui étaient les plus élevés de la saison. Ceci suppose donc que les données du mois de janvier ne peuvent pas implicitement être considérées comme étant les valeurs maximales d'une saison. Les variations entre mi-décembre et mi-janvier pouvant très largement être dues à des redistributions d'oies entre le site de Doñana et d'autres zones de stationnement (Portugal, Maroc ?)

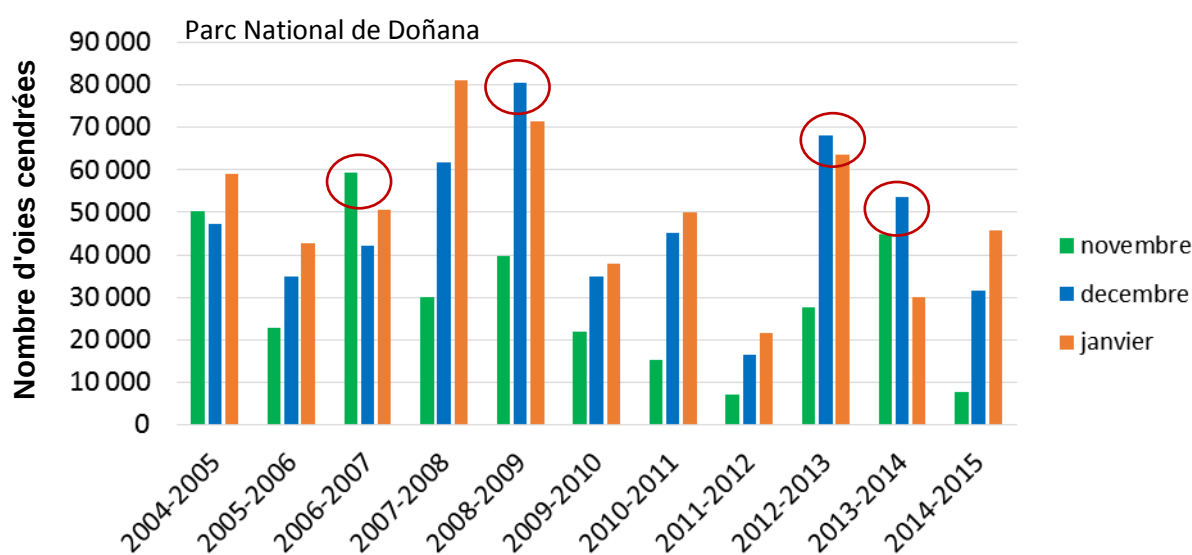
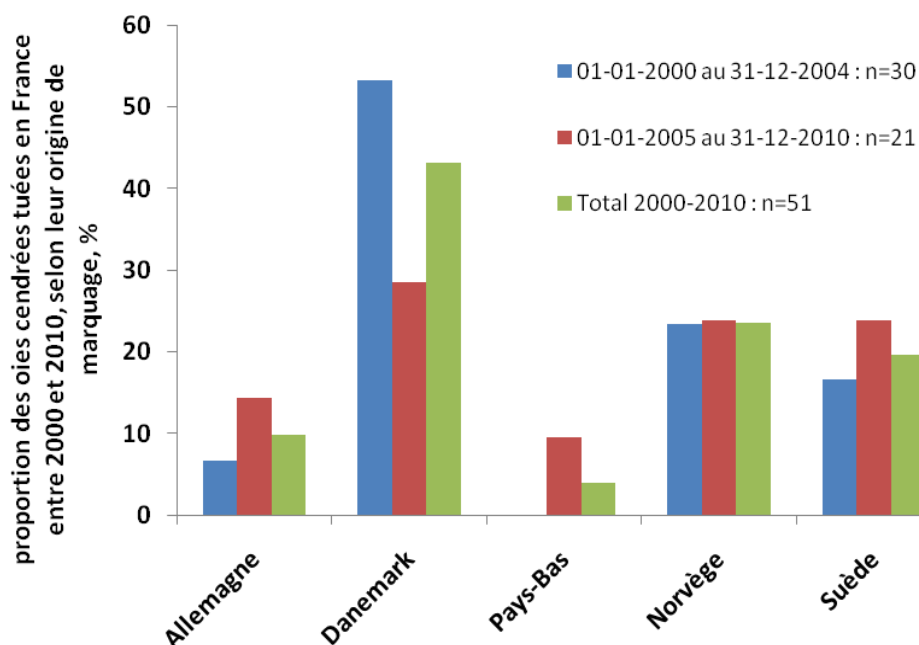


Figure : Effectifs d'oies cendrées dénombrées au milieu de chaque mois par survol aérien au-dessus du Parc National de Doñana Espagne, Guadalquivir (graphique réalisé à partir des données source : "Datos del Equipo de Seguimiento de Procesos Naturales de la Estación Biológica de Doñana").

³ http://www.bioforsk.no/ikbViewer/Content/50264/Evaluering_forvplaner_gaas_Norge.pdf; <http://www.miljodirektoratet.no/Global/dokumenter/Arrangementer/Arne%20Follestad,%20NINA,%20Forvaltning%20av%20gjess%20i%20verneomr%C3%A5der,%20Lista%20290813.pdf>; <http://www.porsanger.kommune.no/hoering-forslag-til-kommunal-forvaltningsplan-for-graagaas-i-porsanger-kommune.5390963.html>; <http://www.halsa.kommune.no/handlers/fh.ashx?Fild=905>

3.4. Les données issues du baguage et des marquages par des colliers colorés numérotés.

Depuis le milieu des années 1980, les pays scandinaves ont lancé un programme commun et coordonné de suivi des oies cendrées grâce au baguage et à l'aide de colliers pouvant être identifiés à distance par des observateurs (Nilsson 2007). Certains résultats issus de ces travaux ont été présentés par Nilsson et al. (2013b). Il est toutefois important de remarquer que le traitement de ces données ne tient pas compte de l'effort de marquage, très variable selon les pays (depuis 2010, seule la Norvège a continué à maintenir un effort élevé avec près de 200 oies cendrées marquées chaque année, Follestad comm. pers.). Globalement, les résultats obtenus sur des reprises effectuées en France montrent que la part des oies originaires de Norvège est équivalente à celle des oies originaires de Suède sur la période 2000-2010.



Source : ANCGE

D'après des données obtenues sur des oies cendrées marquées pendant la période de nidification entre 1997 et 2004 dans le parc du Marquenterre (Podvin comm. pers.), 9/41 (22%) des oies nées dans ce parc et tuées à la chasse, l'ont été aux Pays-Bas. La durée de vie (temps calculé entre la pose de la bague et la mort de l'oiseau) était de 1677 ± 295 jours chez les femelles et de 1304 ± 309 jours chez les mâles, la différence n'étant pas significative ($p=0,34$).

Sur 56 oies cendrées marquées en hiver dans le Parc National de Doñana entre 1985 et 1998, et sur la base de 12 observations en moyenne ayant pu être réalisées par individu, près de 15% des hivernages sont réalisés en-dehors d'Espagne (Bertout comm.pers.). Par ailleurs, seules 64% des oies montrent des hivernages succesifs réalisés en Espagne. Cela montre qu'une oie cendrée qui hiverne en Espagne n'y reviendra pas nécessairement les hivers

suivants. Cette fidélité à rejoindre la péninsule ibérique tend à diminuer avec "l'âge"⁴ des oies ($r^2 = -0,08$; $p=0,03$).

3.5. Le suivi démographique en France

Le suivi de l'âge ratio initié en 2012 par l'Institut Scientifique Nord-Est Atlantique (www.isnea.eu), montre que sur les 235 données obtenues sur les oies cendrées, la part moyenne des individus ayant moins d'un an représente 24% des oies tuées à la chasse. Cette proportion ne diffère pas ($p>0,50$) en fonction des 3 saisons (2012/2013 à 2014/2015). De même l'âge ratio ne diffère pas ($p>0,60$) entre la première (octobre-novembre) et la seconde période (décembre-janvier) de la saison de chasse. Globalement, cette part relative des juvéniles est similaire à celle constatée pour des populations en bon état de conservation caractérisée par une tendance d'effectifs à l'augmentation (voir Frederiksen et al. 2004, Madsen 2010).

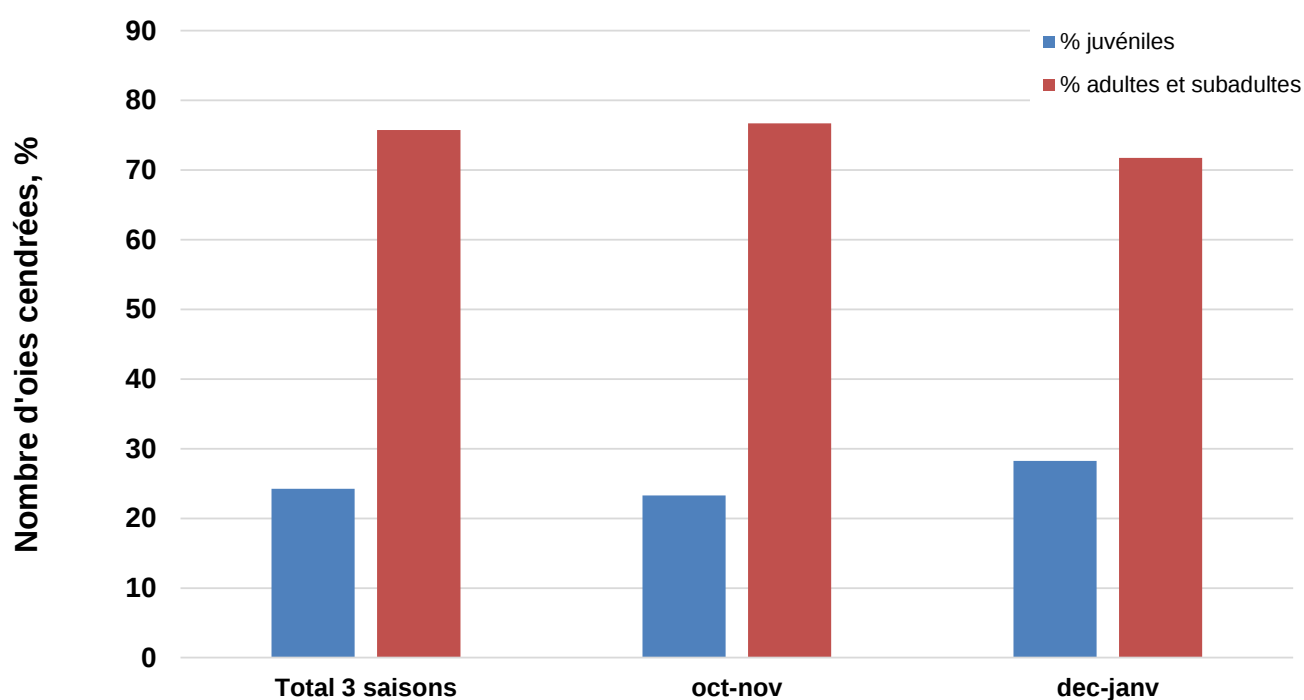


Figure : Part relative (%) des oies cendrées tuées à la chasse en France en fonction de leur âge (juvéniles : moins d'un an versus adultes et subadultes caractérisés par un plumage spécifique à des oies de plus d'un an, source : ISNEA).

⁴ Différence entre la date de la dernière observation et la date de marquage.

DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION.

Les résultats obtenus au cours de ces études apportent des éléments nouveaux permettant de mieux comprendre l'écologie spatiale de la population d'oies cendrées du Nord-Ouest de l'Europe (Boos et al. 2015 a,b). Ils répondent en grande partie aux questionnements portant sur le fonctionnement des oies au sein de cette population européenne et permettent d'éclaircir plusieurs points soulevés dans les avis du GEOC (2009, 2011) ainsi que dans le récent rapport d'information parlementaire (Plisson 2015). De manière très importante, ces résultats permettent également de dégager des conclusions congruentes et plus abouties, tout particulièrement sur la définition et la chronologie de la migration pré-nuptiale, amendant ainsi les conclusions préliminaires du rapport sur l'amélioration des connaissances de l'oie cendrée en France (ONCFS 2014, repris par Schricke 2015).

La mise en œuvre d'un système approprié et performant de fixation de balises GPS embarquées sur l'oiseau a permis le suivi spatio-temporel sur plusieurs mois d'une trentaine d'oies cendrées, soit près de 30% des oiseaux équipés. Pour une telle espèce largement chassées sur l'ensemble de son axe migratoire, ce taux est très correct et équivalent à celui constaté dans d'autres études (Batbayar et al. 2011, Van Wijk et al. 2012). De manière identique à ces études, la proportion des défaillances techniques relevées dans les premiers mois est de l'ordre de 30%. Le suivi par balise embarquée de géolocalisation est aujourd'hui considéré comme un moyen incontournable pour étudier les stratégies et comportements migratoires, y compris la chronologie entre l'initiation et la succession des vols et escales sur l'ensemble des trajets de retour vers les zones de nidification (Eichhorn 2008, Fiedler 2009, Barron et al. 2010, Bridge et al. 2011). En ce sens, la méthode que nous avons utilisée répond également aux recommandations du guide interprétatif de la Directive « oiseaux »

A ce jour, les oies cendrées ayant été suivies au cours de cette étude grâce à des balises embarquées, durant leur hivernage en France ou en Espagne, concernent 18 individus (16 oies en Espagne dont 2 équipées en Norvège, plus une jusqu'au 4 février en Espagne et une oie équipée en Norvège et ayant hiverné en France). En fait, il importe de préciser que les oies cendrées sont grégaires et vivent ou se déplacent en groupes familiaux. Ainsi, la chronologie des trajets de retour dont nous faisons mention ne concerne pas uniquement les oies marquées individuellement mais davantage des groupes de plusieurs dizaines voire centaines d'individus au sein desquelles les oies marquées se trouvent.

En outre, il convient de préciser que des travaux portant sur les stratégies et chronologie de migration chez les anséridés ont été publiés dans des revues scientifiques internationales avec des tailles d'échantillons de 12 à 17 oiseaux effectivement suivis avec des balises embarquées (Petrie et Wilcox 2003, Batbayar et al. 2011, Van Wijk et al. 2012). Notre échantillon est donc similaire à celui rapporté dans ces publications.

Grâce au suivi individuel et continu des oies cendrées par les balises GPS, notre étude a permis de mettre en évidence plusieurs résultats majeurs :

1. Aucun départ en migration pré-nuptiale n'a été observé avant le mois de février quelle que soit la zone d'hivernage située en Espagne (n=17), en France (n=1) ou aux Pays-Bas (n=8). Pour les oies ayant hiverné en Espagne (n=16 en retirant celle dont la balise a cessé d'émettre le 4 février) ou en France (n=1) tous les départs en migration ont eu lieu entre le 11 février et le 10 mars, quelles que soient les années, avec une moyenne au 20 février.
2. Les durées d'escale en France sont courtes : 6 ± 2 jours en moyenne contre 24 ± 4 jours aux Pays-Bas.
3. Sur l'ensemble des oies équipées sur les aires d'hivernage en Espagne et qui ont pu être suivies jusque sur leurs zones de nidification, 8 sur 9 se sont rendues en Norvège pour s'y reproduire.
4. Des vols en direction du Nord-Est sur plusieurs dizaines de kilomètres, suivis de vols dans la direction opposée quelques jours plus tard ont été constatés en janvier pour près de 30% des oies ayant pu être suivies durant un hivernage complet.
5. Les déplacements migratoires sont précédés par une augmentation significative de l'espace vital.
6. Seule 50% des oies marquées en Norvège migrent jusqu'en France ou en Espagne, les autres restent hiverner aux Pays-Bas ou dans le Nord de l'Allemagne.

Les résultats portant sur les dates de départ en migration pré-nuptiale diffèrent de ceux rapportés précédemment sur la base de seules observations d'oies vues en vol ou en stationnement (Fouquet et al. 2009, Nilsson et al. 2013b, ONCFS 2014 repris dans Schricke 2015). Deux explications majeures peuvent expliquer cette divergence.

Premièrement, les observations d'oies en vol ou celles concernant le stationnement d'oies marquées à l'aide de colliers colorés peuvent être fortement biaisées par un effet "observateur". En fait, dans ces précédentes études, l'effort d'observation n'est pas standardisé dans le temps mais le plus souvent fortuit en fonction de la disponibilité des personnels (voir notamment la méthode dans Fouquet et al. 2009 reprise dans ONCFS 2014, Schricke 2015). Les observateurs ne sont pas tous placés au même moment sur la totalité de l'axe migratoire ce qui traduit une discontinuité dans l'espace et dans le temps (voir annexe 7, ONCFS 2014, voir aussi les critiques méthodologiques dans Dingle 2014).

Par ailleurs, seuls les vols en direction du Nord sont enregistrés (ONCFS 2014), ce qui écarte toute possibilité de détecter des mouvements d'erratisme ou de redistribution hivernale avec de possibles retours en direction du Sud. De surcroît de telles méthodes de suivi ne permettent pas de connaître l'histoire spatio-temporelle et notamment les sites de départ d'un oiseau ou d'un groupe d'oies quelques jours avant leur observation (Richardson 1990, Dingle 2014). Enfin, les facteurs météorologiques agissent de manière proximale et importante sur le comportement spatial des oiseaux et les choix d'habitats alternatifs, mais aussi sur les capacités d'un observateur à discriminer de manière certaine des vols migratoires. Or, de tels

biais associés à la méthode d'observation doivent pouvoir être quantifiés et corrigés rigoureusement ce qui est très rarement le cas (voir Tasker et al. 1984).

Deuxièmement, le recensement et la détection de vols liés à des trajets de retour à partir de comptages visuels, sans autre moyen technique, ne permet de toute évidence pas de différencier avec certitude :

- i) d'une part les vols de prospections quotidiennes ou dits intermédiaires (qui peuvent être exécutés à plus de 100m d'altitude) et qui peuvent porter sur plusieurs dizaines de kilomètres, avec éventuellement des retours quelques heures ou jours suivants,
- ii) d'autre part d'authentiques vols migratoires qui se caractérisent par une continuité dans la durée, dans la distance parcourue entre deux escales (> 200km) et dans la direction (sans de retour en sens opposé) comme cela a été démontré (Buurmaa et Ebbsing 2000, Van Wijk et al. 2012, notre présente étude). A ce sujet, nous pouvons confirmer que les très nombreux vols observés en direction du Nord-Est à partir de la seconde décennie de février correspondent manifestement à des trajets de retour vers les zones de nidification **mais que les quelques vols observés fin janvier/ début février sont clairement sujets à caution.**

En effet, considérant la définition de la migration de retour, une hypothèse vraisemblable est que ces quelques groupes d'oies vues en direction du Nord à cette période de fin janvier/début février (les autres directions étant volontairement écartés) effectuent des vols de redistribution de quelques dizaines de kilomètres au sein de leur zone d'hivernage. En fait, ces vols peuvent simplement correspondre à une extension du domaine vital en prévision de l'initiation de la migration, comme cela a été montré dans notre étude (les oies cendrées étendent leur zone de prospection quotidienne quelques jours avant leur départ en migration).

Ce phénomène mis en évidence pour la première fois chez cette espèce peut s'expliquer par le besoin de rechercher de nouveaux sites d'alimentation et/ou par l'activation d'un système neuroendocrinien qui stimule l'activité locomotrice en prévision de déplacements plus soutenus et longs caractérisant les trajets de retour (voir la notion d'agitation pré-migratoire "restlessness" Eikenaar et al. 2014, Boos et al. 2015 a,b).

En fait, les migrateurs herbivores, tels que les oies et tout particulièrement les individus long migrants (comme par exemple ceux hivernant en Espagne ou en France), ne peuvent prévoir les conditions environnementales de leurs sites de nidification situés à plusieurs milliers de kilomètres et ceci plusieurs semaines à l'avance (voir Tombre et al. 2008). La part relative des facteurs ultimes (photopériode, horloge interne, ...) et des facteurs proximaux expliquant la chronologie de la migration vers les lieux de nidification peut ainsi différer selon le lieu de départ et d'arrivée des oies. Ceci explique que selon les zones d'hivernage, le démarrage et la progression de la migration varient ou non en fonction de paramètres tels que les températures ou le développement de la végétation (Duriez et al. 2009). Ainsi, à l'exception de l'oie à bec court qui niche dans l'archipel du Spitzberg donc très au Nord de l'Arctique, la progression de la migration et, pour certaines espèces ou populations, la date d'arrivée sur les sites de nidification

dans le Nord de l'Europe est davantage fonction de conditions météorologiques proximales rencontrées sur les dernières zones d'escales migratoires car celles-ci permettent de mieux prédire les conditions environnementales en vue de la nidification une fois arrivée sur les zones de reproduction : à des latitudes élevées en fin de migration, les oies suivent donc, la "vague verte" (Van der Graaf et al. 2006, Van Wijk et al. 2012, Eischorn 2008). En résumé, une arrivée plus précoce sur les zones de nidification (Pistorius et al. 2006b), ne signifie pas corrélativement un départ plus précoce à partir des zones d'hivernage et ce d'autant plus lorsque les zones d'hivernage sont distantes des zones de nidification (voir Lehtikainen et al. 2004).

Pour les années 2012 à 2014, nous constatons que les données météorologiques durant janvier et février en Espagne sont bien moins corrélées voire pas du tout avec celles prévalents à proximité de la zone d'escale principale englobant le nord de la Belgique et les Pays-Bas (annexe 2). De surcroît, la variabilité dans les dates de départs des oies cendrées "balisées" à partir des zones en Espagne sont 2 à 4 fois inférieures à celles constatées pour ces mêmes oies faisant escale aux Pays-Bas, ou pour celles ayant hiverné dans ce pays (Tableau 1). Enfin, les dates de départ à partir des Pays-Bas ou d'arrivée sur les zones de nidification ne diffèrent pas selon le passé migratoire des oies.

Par conséquent, à l'instar d'autres études et notamment celles relatives aux long-migrants (voir Pulido 2007 et Dingle 2014), nous pouvons donc avancer que ce sont des mécanismes endogènes principalement sous contrôle de facteurs ultimes (photopériode ou d'une horloge interne) qui stimulent de manière programmée (et donc avec une faible variabilité) le départ en migration prénuptiale pour les oies cendrées qui hivernent en France et en Espagne, et que les conditions proximales associées au développement végétatif en Europe du Nord conditionnent prioritairement la stratégie d'occupation et de départ des zones d'escale ou d'hivernage aux Pays-Bas.

Sur les sites d'hivernage français de Beauquillot et du Der, pour lesquels 3 années de suivis sont complets (ONCFS 2014, annexe 6), seuls les effectifs stationnants de la 3^{ème} décennie de février sont statistiquement plus faibles ($p < 0,05$) que ceux dénombrés en janvier et durant les deux premières décennies de février. **L'hivernage en France sur la base de ces deux sites de références s'étend donc bien jusqu'à la seconde décennie de février.**

La convergence de tous ces résultats ainsi que celles relatives aux stratégies de migration connues chez les oies en général permettent par conséquent d'avancer que **la migration des oies hivernant en France ou en Espagne, à l'inverse de redistributions ou de déplacements erratiques quelquefois importants durant l'hivernage, est bien active à partir de la seconde décennie de février.**

Certainement que la poursuite de notre programme avec le marquage d'individus supplémentaires et des approches nouvelles sur les mécanismes endocriniens de la migration (Boos 2015) aura pour avantage d'approfondir nos résultats actuels, mais ceux-ci permettent d'ores et déjà de discriminer les comportements erratiques de ceux liés aux vrais vols migratoires correspondant aux trajets de retour et d'en établir les fondements en terme de chronologie de la migration. Les nouvelles technologies permettent notamment de s'affranchir des biais humains qui, au travers des observations fragmentaires, ajoutent trop d'incertitudes

sur des processus biologiques complexes demandant beaucoup de précisions dans leur approche technique et d'interprétation scientifique. De ce fait, de simples observations d'oies en vol sont manifestement insuffisantes pour traiter rigoureusement de cette question⁵. Même, les résultats portant sur les observations d'oies équipées de colliers (Nilsson et al. 2013b) demeurent discutables à moins que ces observations puissent concerner le même individu à des intervalles réguliers de quelques jours (voir Dingle 2014). Le fait d'observer des oies aux Danemark ou dans le Sud de la Suède début janvier une année donnée ne témoigne pas implicitement d'une migration précoce tant qu'il n'est pas prouvé que ces mêmes oies aient également été vues hiverner en Espagne ou en France quelques jours plus tôt. En effet, un même individu peut hiverner dans le Sud-Ouest de l'Europe une année donnée et hiverner l'année suivante dans un pays situé plus au Nord (voir nos résultats en 3.4.).

En ce sens la présente étude étaye et répond aux recommandations énoncées par la commission européenne dans son guide interprétatif relatif aux études et recherches à engager en application de la directive "oiseaux" et notamment de son article 7.

Bien que la chasse aux oiseaux d'eau ne s'exerce plus en février depuis plusieurs années sur les zones humides et, qui plus est, lors des passages migratoires, les oies cendrées en migration ne demeurent en moyenne que 6 jours sur le territoire français ce qui montre que la France demeure principalement une zone de transit pour cette population. En fait, une fois que les trajets de retour sont entamés, la stratégie migratoire de l'oie cendrée, reproductrice sur capital, consiste à ce que les individus de cette population rejoignent dans les délais les plus courts des zones situées en Europe du Nord (Pays-Bas notamment, Nord de l'Allemagne) afin notamment d'entamer le stockage de réserves corporelles nécessaires à la préparation de la nidification. C'est en effet au plus près des zones de nidification que cette étape d'engraissement des anséridés a lieu (Ankney et MacInnes 1978, Raveling 1979, Pistorius et al. 2006b).

Contrairement, aux suppositions antérieures (voir Geoc 2009), les effectifs hivernaux en Espagne sont plutôt en augmentation modérée et sur le site de Doñana qui accueille environ 50% des hivernants espagnols, le nombre d'oies cendrées sur la dernière décennie est très fluctuant selon les années. En fait, la tendance est à la stabilité (pas de variation significative) mais pas à la baisse comme initialement supposé sur la base d'une analyse limitée aux données connues jusqu'en 2010 (Ramo et al. 2015, Schricke 2015).

Nous n'avons pas repris ici l'ensemble des éléments portant sur les niveaux des prélèvements cynégétiques réalisés en France et plus largement en Europe, données qui ont largement été publiées dans le rapport d'information parlementaire (Plisson 2015). Toutefois, les suivis de l'âge ratio conduit par l'ISNEA depuis 2012 grâce à la contribution des chasseurs de gibier d'eau, montre que la part relative des juvéniles par rapport aux individus adultes et subadultes est équivalente à celles d'autres populations ou espèces montrant une tendance démographique à l'augmentation sur le long-terme (Frederiksen et al. 2004, Madsen 2010). De manière générale, malgré les efforts de destruction visant particulièrement cette espèce aux

⁵ Le suivi par balise GPS a même permis de détecter des départs en migration précoces (fin janvier/début février) de deux oies cendrées originaires d'Europe central et ayant hiverné dans l'Est de l'Italie. Ces cas n'ont pas été décrits en détail dans le présent rapport car ils ne concernent pas la population d'Europe de l'Ouest mais ils correspondent à des oies appartenant à une autre voie migratoire (méditerranée/mer noire) et évoluant dans des environnements moins contraignants.

Pays-Bas et plus récemment en Norvège (suppression de la moitié des œufs par couvée) auxquels s'ajoutent les forts prélèvements cynégétiques au Danemark, la population d'oies cendrées demeure en accroissement et dans un état de conservation favorable.

En conclusion, la migration pré-nuptiale ou l'initiation des trajets de retour vers les zones de reproduction est un processus complexe. Les mécanismes physiologiques et biomécaniques qui sous-tendent les changements comportementaux révélés par le suivi d'oies cendrées équipées de balises GPS s'expriment clairement au courant du mois de février. Sur la base de publications récentes relatives à la définition de la migration, nos résultats soutiennent l'idée qu'un processus programmé et contrôlé de manière endogène est à l'origine des modifications des comportements de vol observés. Sauf données contradictoires, s'appuyant sur des méthodes utilisant des nouvelles technologies de géolocalisation, **nous pouvons affirmer que la migration pré-nuptiale des oies cendrées s'opère de manière active à partir de la seconde décade de février pour les oies de la population du Nord-Ouest de l'Europe hivernant en Espagne ou en France.** A ce stade nous pouvons également émettre un doute sérieux sur la signification des oies observées en vol avant cette seconde décade de février. Sur la base des processus biologiques mis en jeu avant l'initiation de la migration, de tels vols correspondraient plutôt à une redistribution ou à une agitation ("Restlessness") associée à des modifications neuro-endocriniennes qui motivent les oies à étendre leur espace vital en vue de préparer leur départ en migration. Ces nouvelles données ouvrent notamment de nouvelles perspectives recherchant à mieux comprendre les mécanismes physiologiques contrôlant les modifications comportementales en fin d'hivernage chez une telle espèce, comme cela a par ailleurs été montré chez le canard colvert et la sarcelle d'hiver (Boos et al. *in prep*).

Remerciements.

La réalisation de cette étude a principalement bénéficié de la contribution financière de la Fédération Nationale des Chasseurs, des Fédérations départementales des chasseurs de l'Oise, du Nord et de Charente-Maritime, de l'ANCGE, GASSAUGI (33), ASSELM (33), ALCGE (40), ASSDH (59), ACGECE (59), ASVS (59), GDCGEN (59), ACMCOC (50), UPACGE (80,60), ACTCM (17), ASCGE (17), GDCGE (17) et ACMCM (17) ainsi que pour une part de l'Oncfs en collaboration avec l'Université d'Extremadure (Badajoz, Dr. J. Masero) et le Conseil Scientifique espagnol (CSIC, Dr. AJ Green) pour leur soutien logistique en Espagne. Nous remercions particulièrement M. Arne Follestad (NINA) et M. Paul Shimmings pour leur collaboration dans les captures d'oies conduites en Norvège et pour nous avoir communiqué des données précieuses sur l'état des populations nicheuses. Nous sommes également reconnaissant à M. Loïc Podvin (ANCGE) et M. Jean-Maxime Bertout pour nous avoir communiqué des informations importantes relatives aux reprises ou observations d'oies marquées. Enfin nous remercions tous les chasseurs qui participent activement au suivi de l'âge-ratio mis en place par l'ISNEA (M. Schraen, M. De la Serre, M. Marcotte, M. Devillers, M. Nihous, M. Bourasseau, M. Bulteau, M. Basserie, M. Auroy, M. Visage, M. Bachelier, M. Bauer, M. Bayle, M. Berthold, M. Bertout, M. Boucher, M. Boutinet, M. Buffet, M. Damiens, M. Menier, M. Petit, M. Degrove, M. Le blanc, M. Falez, M. Gouineau, M. Graaffe, M. Herblain, M. David,

M. Lainé, M. Lavielle, M. Lecoëure, M. Lecointre, M. Liagre, M. Loiseaux, M. Mery, M. Van Muylders, M. Omer, M. Pilniak, M. Pinson, M. Preuvost, M. Rochereau, S. Bonhomme, M. Soufflet, M. Tricotteux, M. Weber, ...).

Bibliographie.

Ankney, C. D., & MacInnes, C. D. (1978). Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *The Auk*, 459-471.

Barron, D. G., Brawn, J. D., & Weatherhead, P. J. (2010). Meta-analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 180-187.

Batbayar, N., Takekawa, J. Y., Newman, S. H., Prosser, D. J., Natsagdorj, T., & Xiao, X. (2011). Migration strategies of Swan Geese *Anser cygnoides* from northeast Mongolia. *Wildfowl*, 61(61), 90-109.

Beatty, W. S., Kesler, D. C., Webb, E. B., Raedeke, A. H., Naylor, L. W., & Humburg, D. D. (2013). Quantitative and qualitative approaches to identifying migration chronology in a continental migrant. *PloS one*, 8(10).

Boos, M. & Follestad, A. (2013). Two attachment methods for monitoring Greylag Geese (*Anser anser*) movements using GPS devices : a confident progress on free ranging populations. Communication, 15th meeting of the Goose Specialist Group, Arcachon, France, 8-11 janvier 2013.

Boos, M., Follestad A., et Musil. P. (2015). Migratory strategy and spatial ecology of greylag geese in Europe. Congress of the European ornithologists' Union. Badajoz, August 2015.

Boos, M., Follestad A., et Musil. P (2015). Stratégie migratoire et écologie spatiale des oies cendrées en Europe. Communication présentée au congrès de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal. Strasbourg, Avril 2015.

Boos, M., Schricke, V., Green, A.J., Shimmings P., Lefranc, H., Amat, J.A, Ramo, C. & Follestad, A (2012). – Migration of Greylag Geese tagged in Norway and Spain using GPS devices : first results from a new joint European Research Program. Communication, 14th meeting of the Goose Specialist Group, Steinkjer, Norway, 17-22 april 2012. *Résumé en annexe*

Boos, M. (2015). Programme de Recherche sur les Oiseaux d'eau et leur Exploitation Durable. Rapport scientifique final de convention 138pp.

Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., ... & Wikelski, M. (2011). Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, 61(9), 689-698.

Clausen, K. K., & Madsen, J. (2014). Effects of neckbands on body condition of migratory geese. *Journal of Ornithology*, 1-8.

- Cornelius, J. M.**, Boswell, T., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W., & Ramenofsky, M. (2013). Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and comparative endocrinology*, 190, 47-60.
- Delany, S** et Scott, D. (2002). Waterbird Population Estimates – Third Edition. Wetlands International, Global Series No. 12. Wageningen, The Netherlands. 226 pp.
- Dingle, H.** (2014). Migration : the biology of life in the move. Oxford University Press. 326pp.
- Dingle, H.**, & Drake, V. A. (2007). What is migration?. *Bioscience*, 57(2), 113-121.
- Dugger, K. M.**, Ballard, G., Ainley, D. G., & Barton, K. J. (2006). Effects of flipper bands on foraging behavior and survival of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk*, 123(3), 858-869.
- Duriez, O.**, Bauer, S., Destin, A., Madsen, J., Nolet, B. A., Stillman, R. A., & Klaassen, M. (2009). What decision rules might pink-footed geese use to depart on migration? An individual-based model. *Behavioral Ecology*, arp032.
- Ebbinge, B. S.** & Buurma, L.S. (2000). Mid winter movements of geese in the Netherlands as a risk to aviation safety. International Bird Strike Committee, Amsterdam, 17-21 april 2000, 9 p.
- Eichhorn, G.** (2008). Travels in a changing world flexibility and constraints in migration and breeding of the barnacle goose. PHD Thesis University of Gröningen.
- Eikenaar, C.**, Klinner, T., Szostek, K. L., & Bairlein, F. (2014). Migratory restlessness in captive individuals predicts actual departure in the wild. *Biology letters*, 10(4), 20140154.
- Eikenaar, C.**, Müller, F., Klinner, T., & Bairlein, F. (2015). Baseline corticosterone levels are higher in migrating than sedentary common blackbirds in autumn, but not in spring. *General and comparative endocrinology*, 224, 121-125.
- Falsone, K.**, Jenni-Eiermann, S., & Jenni, L. (2009). Corticosterone in migrating songbirds during endurance flight. *Hormones and behavior*, 56(5), 548-556.
- Fiedler, W.** (2009). New technologies for monitoring bird migration and behaviour. *Ringling & Migration*, 24(3), 175-179.
- Follestad, A.** (2014). Tilrettelegging og organisering-jakt på gragas. Communication, Seminar, Norsk, 14.03.14.
- Fouquet, M.**, Schricke, V, Fouque C. (2009). Greylag geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005. *Wildfowl* 59: 143–151.
- Frederiksen, M.**, Hearn, R. D., Mitchell, C., Sigfússon, A., Swann, R. L., & Fox, A. D. (2004). The dynamics of hunted Icelandic goose populations: a reassessment of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 41(2), 315-334.
- García-Ripollés, C.**, López-López, P., & Urios, V. (2010). First description of migration and wintering of adult Egyptian vultures *Neophron percnopterus* tracked by GPS satellite telemetry. *Bird Study*, 57(2), 261-265.

- Gauthier-Clerc, M.**, Gendner, J. P., Ribic, C. A., Fraser, W. R., Woehler, E. J., Descamps, S., ... & Le Maho, Y. (2004). Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl 6), S423-S426.
- GEOC (2009)**. Etat des connaissances sur l'oie cendrée. <http://geoc.mnhn.fr/oie-cendree/>
- GEOC (2011)**. Avis sur le programme national "oie cendrée". <http://geoc.mnhn.fr/programme-oie-cendree/>
- Hupp, J. W.**, Kharitonov, S., Yamaguchi, N. M., Ozaki, K., Flint, P. L., Pearce, J. M., ... & Higuchi, H. (2015). Evidence that dorsally mounted satellite transmitters affect migration chronology of Northern Pintails. *Journal of Ornithology*, 1-13.
- Jenni-Eiermann, S.**, Almasi, B., Maggini, I., Salewski, V., Bruderer, B., Liechti, F., & Jenni, L. (2011). Numbers, foraging and refuelling of passerine migrants at a stopover site in the western Sahara: diverse strategies to cross a desert. *Journal of Ornithology*, 152(1), 113-128.
- Kumar, V.**, Wingfield, J. C., Dawson, A., Ramenofsky, M., Rani, S., & Bartell, P. (2010). Biological Clocks and Regulation of Seasonal Reproduction and Migration in Birds*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(5), 827-835.
- Lehikoinen, E. S. A.**, Sparks, T. H., & Zalakevicius, M. (2004). Arrival and departure dates. *Advances in ecological research*, 35, 1-31.
- Lewis, T. L.**, & Flint, P. L. (2008). Modified method for external attachment of transmitters to birds using two subcutaneous anchors. *Journal of Field Ornithology*, 79(3), 336-341.
- Liechti, F.**, Bruderer, B., & Paproth, H. (1995). Quantification of Nocturnal Bird Migration by Moonwatching: Comparison with Radar and Infrared Observations *Journal of Field Ornithology*, 457-468.
- Madsen, J.** (2010). Age bias in the bag of pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*: influence of flocking behaviour on vulnerability. *European Journal of Wildlife Research*, 56(4), 577-582.
- Maeng, J. S.**, Park, J. H., Jang, S. M., & Han, S. Y. (2013). A modeling approach to energy savings of flying Canada geese using computational fluid dynamics. *Journal of theoretical biology*, 320, 76-85.
- Malecki, R.A.**, Shaeffer, S.E., Walsh A., Stroud, D. (2011). Harnessing those pesky *Anser* species. *Goose Bulletin* 12: 19-24.
- Mulcahy, D. M.**, & Esler, D. (1999). Surgical and immediate postrelease mortality of harlequin ducks (*Histrionicus histrionicus*) implanted with abdominal radio transmitters with percutaneous antennae. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 397-401.
- Newman, S. H.**, Takekawa, J. Y., Whitworth, D. L., & Burkett, E. E. (1999). Subcutaneous Anchor Attachment Increases Retention of Radio Transmitters on Xantus' and Marbled Murrelets (*Brachyramphus marmoratus*). *Journal of Field Ornithology*, 520-534.
- Nicolaus, M.**, Bouwman, K. M., & Dingemanse, N. J. (2008). Effect of PIT tags on the survival and recruitment of great tits *Parus major*. *Ardea*, 96(2), 286-292.
- Nilsson, L.** (2007). The Nordic Greylag Goose (*Anser anser*) Project. *Aves*, 44(3), 177-184.

- Nilsson, C.,** Klaassen, R. H., & Alerstam, T. (2013a). Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn. *The American Naturalist*, 181(6), 837-845.
- Nilsson, L.,** Follestad, A., Guillemain, M., Schricke, V., & Voslamber, B. (2013b). France as a staging and wintering area for Greylag Geese *Anser anser*. *Wildfowl*, 63(63), 24-39.
- Norberg, U. M.** (1996). Energetics of flight. In *Avian energetics and nutritional ecology* (pp. 199-249). Springer US.
- ONCFS. 2014.** Amélioration des connaissances sur l'oie cendrée en France. Rapport final, 74pp.
- Owen, M., & Black, J. M.** (1990). Waterfowl ecology. *BLACKIE/CHAPMAN AND HALL, NEW YORK, NY(USA). 1990.*
- Pennycuik, C. J.,** Fast, P. L., Ballerstädt, N., & Rattenborg, N. (2012). The effect of an external transmitter on the drag coefficient of a bird's body, and hence on migration range, and energy reserves after migration. *Journal of Ornithology*, 153(3), 633-644.
- Petrie, S. A., & Wilcox, K. L.** (2003). Migration chronology of eastern-population tundra swans. *Canadian Journal of Zoology*, 81(5), 861-870.
- Piersma, T.** (1998). Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight?. *Journal of Avian Biology*, 511-520.
- Piersma, T.,** Gudmundsson, G. A., & Lilliendahl, K. (1999). Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and biochemical Zoology*, 72(4), 405-415.
- Pietz, P. J.,** Brandt, D. A., Krapu, G. L., & Buhl, D. A. (1995). Modified Transmitter Attachment Method for Adult Ducks (Un Método Modificado para Adherir Transmisores a Patos Adultos). *Journal of Field Ornithology*, 408-417.
- Pistorius, P.A.,** Follestad, A. . & Taylor, F.E. (2006a). Declining winter survival and fitness implications associated with latitudinal distribution in Norwegian Greylag Geese *Anser anser*. *Ibis* 148: 114-125.
- Pistorius, P.A.,** Follestad, A. & Taylor, F.E. (2006b). Temporal changes in spring migration phenology in the Norwegian Greylag Goose *Anser anser*, 1971-2004. *Wildfowl*, 56: 23-36.
- Pistorius, P.A.,** Follestad, A., Nilsson, L. & Taylor, F.E. (2007). A demographic comparison of two Nordic populations of Greylag Geese *Anser anser*. *Ibis* 149 (3): 553-563.
- Pulido, F.** (2007). The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*, 57(2), 165-174.
- Plisson, (2015).** Rapport d'information parlementaire n°3174 sur les oies cendrées : pour que prévaille la raison sur la passion. Assemblée Nationale – Commission développement durable – 118pp.
- Ramenofsky, M., & Wingfield, J. C.** (2007). Regulation of migration. *Bioscience*, 57(2), 135-143.

- Raveling, D. G.** (1979). The annual cycle of body composition of Canada Geese with special reference to control of reproduction. *The Auk*, 234-252.
- Reed, E. T.,** Gauthier, G., & Pradel, R. (2005). Effects of neck bands on reproduction and survival of female greater snow geese. *Journal of Wildlife Management*, 69(1), 91-100.
- Richardson, W.** (1990). Timing of bird migration in relation to weather: updated review. In *Bird migration* (pp. 78-101). Springer Berlin Heidelberg.
- Salewski, V.,** & Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration—a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94(4), 268-279.
- Schricke, V.** (2015). Improving knowledge about Greylag Geese in France: Summary of the research program. *Goose Bulletin* 20: 5-6.
- Speakman, J. R.,** & Banks, D. (1998). The function of flight formations in Greylag Geese *Anser anser*; energy saving or orientation?. *Ibis*, 140(2), 280-287.
- Tasker, M. L.,** Jones, P. H., Dixon, T., & Blake, B. F. (1984). Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*, 567-577.
- Tombre, I. M.,** Høgda, K. A., Madsen, J., Griffin, L. R., Kuijken, E., Shimmings, P., ... & Verscheure, C. (2008). The onset of spring and timing of migration in two arctic nesting goose populations: the pink-footed goose *Anser bachyrhynchus* and the barnacle goose *Branta leucopsis*. *Journal of Avian Biology*, 39(6), 691-703.
- Van der Graaf, A. J.,** Stahl, J., Klimkowska, A., Bakker, J. P., & Drent, R. H. (2006). Surfing on a green wave-how plant growth drives spring migration in the Barnacle Goose *Branta leucopsis*. *ARDEA-WAGENINGEN*-, 94(3), 567.
- Van Gils, J. A.,** Munster, V. J., Radersma, R., Liefhebber, D., Fouchier, R. A., & Klaassen, M. (2007). Hampered foraging and migratory performance in swans infected with low-pathogenic avian influenza A virus. *PLoS One*, 2(1), e184.
- Van Wijk, R. E.,** Kölzsch, A., Kruckenberg, H., Ebbinge, B. S., Müskens, G. J., & Nolet, B. A. (2012). Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos*, 121(5), 655-664.
- Vandenabeele, S.P.** (2013). Avian Rucksacks for science: In search for minimum-impact tagging procedures for birds. Thèse de 3ème cycle universitaire. Université de Montpellier.
- Voslamber, B.,** M. Podhrazský, Boudewijn, T. (2010). Harnesses on geese. *Goose Bulletin* 11: 35-40.
- Weimerskirch, H.,** Martin, J., Clerquin, Y., Alexandre, P., & Jiraskova, S. (2001). Energy saving in flight formation. *Nature*, 413(6857), 697-698.
- Zimmer, J. M.** (1997). Poor Retention Rates of 8-g Anchor Radio Transmitters by Northern Shovelers (Pobres Tasas de Retencion de Radio-transmisores de 8-g en *Anas clypeata*). *Journal of Field Ornithology*, 526-529.

Publications et communications réalisées ou en préparation dans le cadre de ce programme

Boos, M., Schricke, V., Green, A.J., Shimmings P., Lefranc, H., Amat, J.A, Ramo, C. & Follestad, A (2012). – Migration of Greylag Geese tagged in Norway and Spain using GPS devices : first results from a new joint European Research Program. Communication, 14th meeting of the Goose Specialist Group, Steinkjer, Norway, 17-22 april 2012. *Résumé en annexe*

Boos, M. & Follestad, A. (2013). Two attachment methods for monitoring Greylag Geese (*Anser anser*) movements using GPS devices : a confident progress on free ranging populations. Communication, 15th meeting of the Goose Specialist Group, Arcachon, France, 8-11 janvier 2013

Boos, M., Follestad, A, Green, A J, Musil, P., Shimmings P., Lefranc, H., Amat, J. A., Ramo, C., Podhrasky, M. Schricke, V (2013). Progress in Greylag Goose (*Anser anser*) monitoring using devices: further results from the joined European research program. Communication, 15ème meeting of the Goose Specialist Group, Arcachon, France, 8-11 janvier 2013. *Résumé en annexe*

Ramo, C, Amat, J.A., Calderon, J., Gomez-Crespo, E., Navedo, J.G., Green, A.J., Jubete, F., Masero, J.A., Palacios, J., Rodriguez-Alonso, M., **Boos**, M. & Schricke, V. (2012). Distribution and population trends of wintering Greylag Geese in Spain. Communication, 14th meeting of the Goose Specialist Group, Steinkjer, Norway, 17-22 april 2012.

Ramo, C., Amat, J.A., Nilsson, L., Schricke, V., Alonso, M.R., Crespo, E. G., Jubete, F., Navedo, J.G., Masero, J.A., Palacios, J., **Boos**, M. & Green, A.J (en révision). Latitudinal-related variations in wintering population trends and migratory phenology of Greylag Geese (*Anser anser*) along the Atlantic flyway: a response to climate change? . *Ecography*

Schricke, V. & **Boos**, M. 2014. Satellite monitoring of Greylag Geese *Anser anser* captured in Norway and Spain. *Goose Bulletin*. Issue , May 2014 18: 16.

Boos, M. A. Follestad et P. Musil. 2015. Stratégie migratoire et écologie spatiale des oies cendrées en Europe. Communication présentée au congrès de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal. Strasbourg, Avril 2015.

Boos, M. A. Follestad et P. Musil. 2015. Migratory strategy and spatial ecology of greylag geese in Europe. Congress of the European ornithologists' Union. Badajoz, August 2015.

ANNEXE 1: Extrait de communications et publications scientifiques réalisées dans le cadre de cette étude.

Boos, M. & Follestad, A. (2013). Two attachment methods for monitoring Greylag Geese (*Anser anser*) movements using GPS devices : a confident progress on free ranging populations. Communication, 15th meeting of the Goose Specialist Group, Arcachon, France, 8-11 janvier 2013

BOOS Mathieu¹ and Arne FOLLESTAD²

¹ Research Agency in Applied Ecology, Naturaconst@, 14 rue principale 67270 Wilshausen, FRANCE. direction@naturaconsta.com

² NINA, P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, NORWAY

Monitoring migratory bird movements and their use of stopover sites is of great interest to improve wildlife management, especially among geese. Despite ringing and neck-banding is still a method used widespread, GPS devices have become more and more common in recent years. One requirement of such devices is that they must be well supported by the birds and do not disturb their behaviour, especially when flying. According to the monitoring research program on Greylag geese supported by the French Ministry of Ecology, with the collaboration of several partners in Europe, we checked the validity of backpack harnesses and collars including GPS/GSM devices, on migratory strategy (range, stopover area, timing of departure and arrival) of greylag geese caught and fitted in Norway. Ten Greylag geese were fitted with backpack GPS/GSM devices (100g, less than 3% of body mass) using reinforced Teflon harnesses and 5 geese with GPS/GSM collar loggers that were battery and solar powered (50g, less than 2% of the birds' body mass). From our results obtained over the first large "autumn migration", there is no significant difference ($P > 0.15$) in departure and arrival latitudes or dates nor in the distances travelled (range) between the geese fitted with collars and backpack harnesses. To conclude, despite each method has technical and handling advantages and drawbacks both are very useful for the monitoring of greylag geese without adversely affecting the flight behaviour of the birds. This gives a confident methodological support for further research programs on Greylag geese and possibly other bird species.

Keywords : GPS/GSM, harness, collar, flight behaviour, geese.

PROGRESS IN GREYLAG GEESE MONITORING USING GPS DEVICES : FURTHER RESULTS FROM THE JOINED EUROPEAN RESEARCH PROGRAM.

BOOS Mathieu¹, Arne FOLLESTAD², Andy J. GREEN³, Petr MUSIL⁴, Paul SHIMMINGS⁴, Hugues LEFRANC³, Juan A. AMAT³, Cristina RAMO³, Michal PODHRAZSKY ⁵ and Vincent SCHRICKE⁶

¹ Research Agency in Applied Ecology, Naturaconst@, 14 rue principale 67270 Wilshausen, FRANCE. direction@naturaconsta.com

² NINA P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, NORWAY

³ Wetland Ecology Dept Doñana Biological Station-CSIC C/ Américo Vespucio s/n 41092 Sevilla, SPAIN

⁴ Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcka 1176, Praha 6 - Suchbátka, CZ-165 21, CZECH REPUBLIC

⁵ Department of Zoology, Faculty of Sciences, Charles University, Vinicna 7, Praha 2, CZ-128 44, CZECH REPUBLIC

⁶ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA AM, 39 Boulevard Einstein, CS 42355, 44323 Nantes Cedex 3, FRANCE.

Greylag geese populations are steadily increasing in Europe, but migration strategies may differ according to the breeding grounds birds originate from. France is a main stopover area in western Europe. Greylag geese is an important quarry species and according to sustainable hunting and population management purposes, the French government, with support of several national and European partners, has launched an ambitious monitoring program to better understand the migration pattern and routes of greylag geese flying over or staging in France, especially for those from Norway or wintering in Spain and those originating from Czech Republic (Central Europe breeding population). Thus, in addition to the ringing and recovery/resighting program launched in Northern Europe for several years, we fitted GPS/GSM devices on about 30 geese using backpack harnesses or collars. We show that both attaching methods are equivalent and valuable since they do not adversely affect flight behaviour of the birds. From the results recorded in 2012 we confirm that hunting in postmoulting or postbreeding areas in Norway triggers the birds to flee southward but this pattern is less marked in Denmark where hunting (also foraging) areas and close refuges leads the birds to stay more longer before moving to the Netherlands. Together with data from central Europe and from geese fitted on Wintering grounds in Spain, it is suggested that greylags show rather individual or flock migration strategies or both. But this hypothesis needs to be further investigated.

Keywords : migration ; GPS/GSM ; hunting ; habitat use.

MIGRATION OF GREYLAG GEESE TAGGED IN NORWAY AND SPAIN USING GPS DEVICES: FIRST RESULTS FROM A NEW JOINED EUROPEAN RESEARCH PROGRAM.

BOOS Mathieu¹, Vincent SCHRICKE², Andy J. GREEN³, Paul SHIMMINGS⁴, Hugues LEFRANC³, Juan A. AMAT³, Cristina RAMO³ and Arne FOLLESTAD⁴

¹ Research Agency in Applied Ecology, Naturaconst@, 14 rue principale 67270 Wilshausen, France. direction@naturaconsta.com

² Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, CNERA AM, 39 Boulevard Einstein, CS 42355, 44323 Nantes Cedex 3.

³ Wetland Ecology Dept Doñana Biological Station-CSIC C/ Américo Vespucio s/n 41092 SEVILLA, Spain

⁴ NINA P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, NORWAY

Greylag geese populations are steadily increasing in Europe, but migration strategies may differ according to the breeding grounds birds originate from. Although most geese flying over France up to Spain come from Scandinavia or Germany, more and more individuals tend to winter in and northern to the Netherlands. Based on previous data, geese from Norway might have a different migration pattern than those from other countries, part of them being long-migrants flying through France to Spain where they could be subjected to hunting. France is not a main wintering ground for greylag geese but about 20000 (of unknown origins) are annually shot at stopovers. Aim of this new research program initiated by the French government, with support of several partners, is to understand the migration pattern and routes of greylag geese flying over or staging in France, especially for those from Norway or wintering in Spain. Thus in addition to the ringing and recovery/resighting program launched in Northern Europe for several years, we fitted GPS/GSM devices on about 30 geese using backpack harnesses. Monitoring graylag geese using GPS devices is a tedious task that has shown several failures. Aggressiveness and strong pecking of Greylags toward the harness and devices has needed several technical adjustments. After experiments on captive and wild geese we are now confident in the method used. Data are still scarce, but preliminary results reveal that geese show different departure dates and local movements before true migration. Further tagging operations are needed and planned for 2012 to improve our project.

Keywords : monitoring ; GPS/GSM ; hunting ; habitat use.

Stratégie migratoire et écologie spatiale des oies cendrées en Europe

Mathieu Boos, Arne Follestad, Petr Musil

Cabinet de Recherche et d'Expertise en Ecologie Appliquée, Naturaconsta, Wilshausen

(mboos.naturaconsta@free.fr)

L'oie cendrée (*Anser anser*) est l'une des espèces aviaires qui a connu le plus fort accroissement de son niveau de population en Europe ces deux dernières décennies (+7% par an en moyenne). Cette progression marquée des effectifs entraîne notamment des modifications importantes dans l'exploitation des zones d'hivernage et de transits migratoires. Par ailleurs, comme il s'agit d'une espèce corpulente nécessitant des besoins nutritionnels relativement élevés, avec la consommation d'environ 1 kg d'aliments végétaux par jour, elle peut causer localement des dégâts significatifs aux cultures. Dans ce contexte et pour répondre aux enjeux de la directive européenne oiseaux, il devenait urgent de mieux comprendre comment l'oie cendrée exploite ses différentes zones de stationnement pendant les différents stades de migration et d'hivernage.

Afin de répondre à cette problématique, près de 30 oies cendrées ont été équipées de balises GPS/GSM en Norvège et en République Tchèque durant la période de mue en été, ainsi que sur des zones d'hivernage en Espagne entre les années 2012 et 2014. Sur la base de plusieurs positions journalières enregistrées pour chaque individu, l'étude de la superficie minimale des polygones convexes montre que l'ouverture de la chasse en fin d'été, en République Tchèque, entraîne de manière immédiate une augmentation des zones prospectées et donc du domaine vital des oies (médiane = 4,1 km² avant l'ouverture de la chasse et 71,7 km² après le démarrage de la chasse ; $P = 0,03$). Il apparaît également que des oies plus expérimentées anticipent la période d'ouverture en augmentant leur zone de prospection avant le début de la chasse. Parmi les oies appartenant à la population du Nord-Ouest de l'Europe, l'espace vital variait significativement entre octobre et février ($P < 0,01$). Les superficies des domaines vitaux étaient les plus élevées en octobre ($47,1 \pm 13,5$ km²), mois qui correspond à la période de la migration automnale. Les valeurs les plus faibles étaient constatées en décembre ($8,9 \pm 2,5$ km²) et en janvier ($7,4 \pm 1,3$ km²), période qui correspond à la phase d'hivernage au sens strict, aucune différence n'ayant été constatée entre les sites d'hivernage situés en Espagne et aux Pays-Bas ($P > 0,400$). En revanche, les superficies des domaines vitaux augmentaient en février pour atteindre des valeurs similaires à celles de novembre. Aucune migration pré-nuptiale ayant été constatée avant le 11 février que ce soit en Espagne ou aux Pays-Bas, ainsi que pour un individu ayant hiverné en France, ces résultats montrent que les oies cendrées utilisent un espace très restreint durant les périodes où les contraintes énergétiques en hiver sont également les plus élevées. En revanche, les zones prospectées sont plus étendues durant les périodes de migration (octobre et février). Ceci pourrait correspondre à des besoins de recherche alimentaire plus importants et/ou au développement de capacités musculaires spécifiques en vue des longs trajets migratoires. Nos résultats montrent enfin que les nouvelles technologies embarquées de positionnement géographique, via le suivi individuel, à l'opposé de simples observations d'oiseaux en vol ou en stationnement, offrent des opportunités nouvelles et sérieuses pour réellement déterminer et comprendre les stratégies migratoires et d'hivernage des oiseaux.



Stratégie migratoire et écologie spatiale des oies cendrées en Europe.

Boos M., A. Follestad et P. Musil

Contexte

L'oie cendrée (*Anser anser*) est l'une des espèces de l'avifaune qui a connu le plus fort accroissement de son niveau de population en Europe ces deux dernières décennies (+7%/an en moyenne). Cette progression marquée des effectifs entraîne notamment des modifications importantes dans l'exploitation des zones d'hivernage et d'escales migratoires.

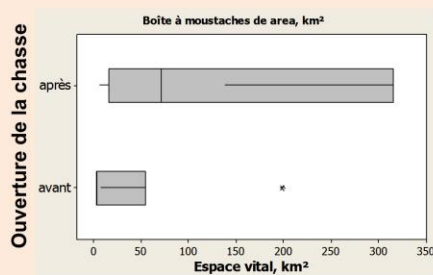
Objectif

Pour répondre aux enjeux de la directive européenne oiseaux, il devenait urgent de comprendre comment les oies cendrées exploitent leurs diverses zones de stationnement pendant les différents stades de migration et d'hivernage. Vingt huit (28) oies cendrées ont ainsi été équipées de balises GPS/GSM en Norvège et en République Tchèque durant la période de mue en été, ainsi que sur des zones d'hivernage en Espagne. La superficie minimale des polygones convexes (MCP) a été étudiée.

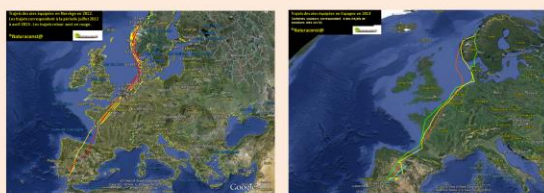
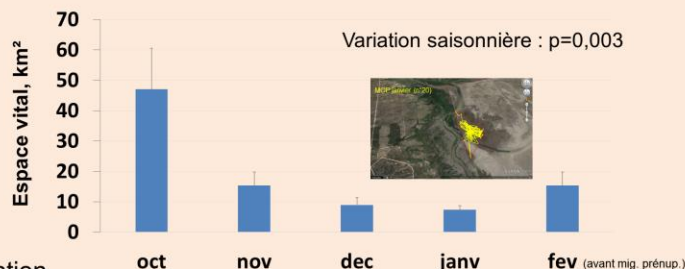


Résultats

Ouverture de la chasse en fin d'été, en République Tchèque : $\nearrow$ du domaine vital des oies ($p=0,03$) mais pas de variation du taux d'occupation des zones en eaux ($p>0,10$).



Oies du Nord-Ouest de l'Europe : domaine vital maximal en octobre (initiation de la migration automnale). Domaine vital minimal en décembre et en janvier ($<10\text{km}^2$, période d'hivernage au sens strict). Augmentation en février : préparation à la migration prénuptiale. Aucune différence entre les sites d'hivernage situés en Espagne et aux Pays-Bas ($p>0,40$).



Migration prénuptiale après le 10 février.

Les oies utilisent un espace restreint durant les périodes où les contraintes énergétiques en hiver sont les plus fortes. L'extension du domaine vital durant les périodes d'initiation de la migration (octobre et février) correspondrait à des besoins nutritionnels plus importants et/ou au développement de capacités musculaires en vue des longs vols migratoires.

Site de mouillage	Nom	année	id site	date départ	date arrivée en France	date départ de France	Lieu d'escale	Distance	Date arrivée	Site	Date départ P-Bas	Distance max P-Bas	Date d'arrivée sur les zones de reproduction	
Chaufais	Chaufais	2012	1	15/02/2012	17/02/2012	23/02/2012	env. La Rochelle	11	28/02/2012	env. Utrecht	01/03/2012	3	01/04/2012	Bord, Gémmeau
Chaufais	Chaufais	2012	2	15/02/2012	17/02/2012	18/02/2012	env. La Rochelle	20	01/03/2012	mer de Wadden	10/04/2012	32	11/04/2012	env. Vieux
Chaufais	Chaufais	2012	4	19/02/2012										
Chaufais	Chaufais	2013	5	10/02/2013										
Chaufais	Chaufais	2014	6	21/02/2014	04/03/2014	05/03/2014	de passage	2	04/03/2014	États-Unis			fin de l'été	
Chaufais	Chaufais	2014	7	21/02/2014										
Chaufais	Chaufais	2014	8	16/02/2014	05/03/2014	06/03/2014	de passage	4	06/03/2014	États-Unis			fin de l'été	
Chaufais	Chaufais	2014	9	16/02/2014										
Chaufais	Chaufais	2014	10	21/02/2014	28/02/2014	04/03/2014	Arachon (20/02-10/03) puis région de la mer du Nord (à partir du 10/03)	7	04/03/2014	fin de l'été	06/04/2014	3	11/04/2014	fin de l'été
Chaufais	Chaufais	2014	11	21/02/2014	03/03/2014	04/03/2014	de passage	4	04/03/2014	États-Unis	06/04/2014	31	06/04/2014	fin de l'été
Chaufais	Chaufais	2014	12	21/02/2014	03/03/2014	04/03/2014	de passage	4	04/03/2014	États-Unis	06/04/2014	31	06/04/2014	fin de l'été
Chaufais	Chaufais	2014	13	21/02/2014	03/03/2014	04/03/2014	de passage	4	04/03/2014	États-Unis	06/04/2014	31	06/04/2014	fin de l'été
Chaufais	Chaufais	2014	14	17/02/2014	28/02/2014	23/03/2014	de passage	2	23/03/2014	région de Brest	20/04/2014	31	11/04/2014	Vieux
Chaufais	Chaufais	2012	15	16/02/2012	15/02/2012	16/02/2012	de passage	2	15/02/2012	région de Brest	20/04/2014	38	01/04/2012	Chaufais
Arachon		2014	20-mar	20-mar	20-mar			04-mar	04-mar		04-mar	31	04-mar	
le B				2	3			2	3		3	3	1	
Méduse				21-mar	03-mar	03-mar		4	04-mar		03-mar	31	04-mar	

Migratory strategy and spatial ecology of greylag geese in Europe.

Abstract Greylag Geese (*Anser anser*) populations strongly increased over the last decades in Europe. To meet the challenge of bird and habitat conservation, it became urgent to understand how geese use their stopover and wintering areas. The study of minimum convex polygons (MCPs) from daily monitoring of 30 GPS/GSM tagged geese (2012-2014) shows that the start of hunting in late summer was immediately followed by the increase of the geese home ranges ($p < 0.05$). However learning and experience may influence this behaviour. Home ranges varied significantly between October and February ($p < 0.01$). Values were highest in October ($47.1 \pm 13.5 \text{ km}^2$) during the active fall migration. Home range areas were lowest in December and January ($< 8.9 \pm 2.5 \text{ km}^2$), which is the strict wintering period, and no difference was found between Spanish and Dutch wintering sites ($p > 0.40$). Those results show that each goose used a very small area in early winter when thermoregulatory energy constraints become highest. Conversely, living areas extended in February reaching similar values than in November. Since prenuptial migration was clearly observed after February 11th in Spain and the Netherlands, the extent of staging areas prospected before the start of migration (October and February) would correspond to important physiological needs to prepare migratory journeys.

Names, addresses and contact details of any joint authors.

Arne FOLLESTAD, Norwegian Institute for Nature Research, P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway.

Petr MUSIL, Department of Ecology Faculty of Environmental Sciences Czech University of Life Sciences Kamycka 1176 Praha 6 – Suchbátův CZ - 165 21 Czech Republic.



Migratory strategy and spatial ecology of greylag geese in Europe.

Boos M., A. Follestad et P. Musil.

Aim.

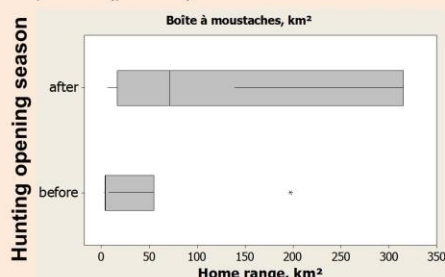
Greylag Goose (*Anser anser*) populations are steadily increasing in Europe (+7%/year average over the last two decades) involving conflicts with agricultural and aviation safety interests and natural environments. However, the daily spatial ecology of this species during the non-breeding season is not well known.

- This study aims at understanding how greylag geese use their various staging areas especially during the migration and wintering periods.
- About thirty greylag geese were thus fitted between 2012 and 2014 with GPS/GSM devices (<3% body mass) in Norway and the Czech Republic during moulting in summer, or on wintering areas (December) in Spain. The minimum convex polygon (MCP) area has been studied. Data presented are means $\pm$ SE.



Results.

Start of the hunting period in late summer in the **Czech Republic**: 7 of home ranges ($p=0.03$) but no difference in the occupation rate of waterponds ($p>0.10$).



Geese of the North-Western population. Monthly home ranges areas changed during the non-breeding season ($p=0.003$) : **Highest** in October (initiation of fall migration) and **lowest** in December and January (<10km², strict wintering period). **Increase** in February = initiation of the spring migration. No difference in home ranges between geese wintering (Dec-Jan) in the Spanish and the Dutch sites ($p>0.40$).



Wintering Grounds	Departure date (true migration : continous flight > 200km)*	Departure date from the Netherlands	Arrival date on breeding grounds in Western Norway
Spain or Western France	20 th February $\pm$ 2days	31 st March $\pm$ 4 days (stopover).	9 th April $\pm$ 1 day
Netherlands		24 th March $\pm$ 8 days	14 th April $\pm$ 3 days

* See Ebbsing, B. S. & Buurma, L. S. (2000). Mid winter movements of geese in the Netherlands as a risk to aviation safety. International Bird Strike Committee, Amsterdam, 9 p.

- Half of the geese tagged in Norway wintered in western France or in Spain and the other half in the Netherlands. All came back to the areas where they were caught = **high fidelity to their breeding grounds**.
- Departure from the Netherlands (stopover or wintering area) and arrival dates on the breeding grounds did not differ ($p>0.20$) between geese according to their wintering area.

Conclusion.

- Alternatively to monitoring programs based only on visual counts, ringing or neck-banding, the use of GPS devices, allowing automatic and continuous data collection, gives a new insights into better understanding migration strategies of greylag geese, and their link with spatial ecology on staging areas and with the lack of genetic structure in this species (Pellegrino et al. 2015).
- Restricted home ranges during the wintering period were unexpected, but increases prior to fall and spring migration (October and after early February) would reflect changes in nutritionnal needs, muscular training, and endogenous triggered neuro-endocrine processes (Cornelius et al. 2013). These results also allow differentiating intermediary from migration movements.
- Interestingly the timing of arrival on the breeding grounds, whatever the wintering areas, raises new questions about the benefits and costs of short or long migrations in avian capital breeders.

Acknowledgments: This study was conducted in line with the Greylag Goose National Program launched by the French Ministry of Ecology and was supported by the French National Fund for Biological Research on Wildlife Species dedicated to Naturaconst@ and by the Wildlife and Hunting Agency (ONCFS). We deeply thank Paul Shimming (on behalf of Nina), José M Abad-Gómez, José Antonio Masero (Univ. Extremadura) and Vincent Schricke (Onctis) for their help in field work.

Literature cited: Cornelius, J. M., Boswell, T., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W., & Ramenofsky, M. (2013). Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and comparative endocrinology*, 190, 47-60 ; Pellegrino, I., M. Cucco, A. Follestad et M. Boos. (2015). Lack of genetic structure in greylag goose (*Anser anser*) populations along the European Atlantic flyway. *PeerJ* 3:e1161; DOI 10.7717/PeerJ.1161.

European Ornithologists' Union Congress– Badajoz – August 2015.

M. BOOS, Research Agency in Applied Ecology
Naturaconst@, WILSHAUSEN,



Lack of genetic structure in greylag goose (*Anser anser*) populations along the European Atlantic flyway

Irene Pellegrino¹, Marco Cucco¹, Arne Follestad², Mathieu Boos³

Cite this as

Pellegrino I, Cucco M, Follestad A, Boos M. (2015) Lack of genetic structure in greylag goose (*Anser anser*) populations along the European Atlantic flyway. *PeerJ* 3:e1161 <https://dx.doi.org/10.7717/peerj.1161>.

Article en accès libre sur le site de PeerJ

Abstract

Greylag goose populations are steadily increasing in north-western Europe. Although individuals breeding in the Netherlands have been considered mainly sedentary birds, those from Scandinavia or northern Germany fly towards their winter quarters, namely over France as far as Spain. This study aimed to determine the genetic structure of these birds, and to evaluate how goose populations mix. We used mitochondrial DNA and microsatellites from individuals distributed throughout the European Atlantic flyway, from breeding sites in Norway and the Netherlands to stopover and wintering sites in northern and south-western France. The mtDNA marker (CR1 D-Loop, 288 bp sequence, 144 ind.) showed 23 different haplotypes. The genetic distances amongst individuals sampled in Norway, northern France and the Netherlands were low (range 0.012–0.013). Individuals in south-western France showed a slightly higher genetic distance compared to all other sampling areas (ranges 0.018–0.022). The NJ tree does not show evidence of any single clades grouping together all individuals from the same geographic area. Besides, individuals from each site are found in different branches. Bayesian clustering procedures on 14 microsatellites (169 individuals) did not detect any geographically distinct cluster, and a high genetic admixture was recorded in all studied areas except for the individuals from the breeding sites in Norway, which were genetically very close. Estimation of migration rates through Bayesian inference confirms the scenario for the current mixing of goose populations.

Introduction

The greylag goose (*Anser anser*) is widespread throughout the Palearctic. In Europe, the main breeding populations are located in central and northern countries, and the species rarely breeds in Mediterranean areas (Cramp, 1977; Hagemeijer & Blair, 1997; BirdLife International, 2004). European populations show different patterns of movement. Although individuals breeding in Scotland and the Netherlands are considered sedentary birds (Delany & Scott, 2006), those from Scandinavia or central Europe fly longer distances, namely over France to Spain, with some individuals reaching north Africa (Fox et al., 2010; Nilsson et al., 2013). Icelandic breeders winter in Ireland and Britain, and greylags from Russia reach the regions bordering the eastern Mediterranean, Black and Caspian seas. Individuals with morphological characters ascribed to

the oriental subspecies *rubrirostris* have been observed on rare occasions in western Europe ([Cramp, 1977](#)).

Widescale movement patterns have been studied through the recapture or resighting of marked birds (coloured neck collars and leg rings, see [Nilsson et al., 2013](#)). These methods gave valuable information about the origin of birds that were found in moulting areas ([Nilsson, Kahlert & Persson, 2001](#)), flying, or staging in winter quarters. Birds from Sweden and Norway fly to Denmark and/or the Netherlands ([SOVON, 1987](#); [Persson, 1993](#); [Andersson et al., 2001](#)). Recent monitoring of greylags tagged with GPS devices in Norway show that approximately 30–50% can stay in the Netherlands during the whole wintering season, whereas others migrate to France or Spain. These geese all return to their previous breeding sites, thus showing a high breeding site fidelity ([Boos et al., 2012](#); M Boos, 2014, unpublished data). According to [Ramo et al. \(2012\)](#), an increasing number of greylag geese winter at higher latitude. A noticeable effect of climatic changes probably explains this increasing tendency for geese to winter more closely to their breeding grounds.

The European Atlantic flyway covers a vast area stretching from northern France to Spain and Portugal, with arrivals from Scandinavia, Poland, Denmark and Germany ([Fouquet, Schricke & Fouque, 2009](#)). The situation in France is particularly complicated, because noticeable fluxes of geese coming from northern or Central Europe are found not only along the Atlantic flyway but also in other areas located in central and south-eastern France. The departure areas of these birds have yet to be fully determined, and the timing of migration can probably differ depending on the origin of the populations ([Fouquet, 1991](#); [Comolet-Tirman, 2009](#)). Furthermore, the relative proportion of geese travelling to France and originating from different countries may change over time ([Pistorius, Follestad & Taylor, 2006](#); [Pistorius et al., 2007](#)). However, data from neck-collared or ringed geese can be skewed by variations in the marking and resighting efforts of the countries involved ([Nilsson, 2007](#); [Nilsson et al., 2013](#)), and this makes it difficult to fully define the composition of goose subpopulations migrating south from observational data alone.

Genetics have become a useful tool in the study of migration and wintering patterns. Recent studies on Anseriforms examined spatial structure along the flyways or in wintering zones, then compared it to genetic data in breeding areas. In the king eider (*Somateria spectabilis*), strong site fidelity to wintering areas and pair formation at wintering quarters indicated a population structure defined by wintering rather than nest-site philopatry ([Pearce et al., 2004](#)). However, genetic analyses of mtDNA and microsatellite alleles showed a lack of spatial genetic structure, suggesting the possible existence of flows with homogenized gene frequencies. In the mallard (*Anas platyrhynchos*), single nucleotide markers were used to investigate population structure on a continental scale throughout the northern hemisphere. This genetic analysis found a general panmixia, suggesting that mallards form a single large, interbreeding population ([Kraus et al., 2013](#)). The tufted duck (*Aythya fuligula*) shows high breeding site fidelity, but mtDNA and microsatellite markers revealed an extensive population admixture on the wintering ground ([Liu, Keller & Heckel, 2012](#); [Liu, Keller & Heckel, 2013](#)). In the common pochard (*Aythya ferina*), genetic differentiation was observed among Eurasian breeding populations, but no evidence of genetic structure was detected for pochards sampled on European wintering grounds ([Liu, Keller & Heckel, 2011](#)).

Relatively few studies have investigated the genetic aspects of European geese of the genus *Anser*, and the subject has not been thoroughly investigated at all in the greylag goose. Studies by [Ruokonen et al. \(2004\)](#), [Ruokonen, Aarvak & Madsen \(2005\)](#) examined the genetic variability in two species of conservation concern, the lesser white-fronted goose (*Anser erythropus*) and the pink-footed goose (*Anser brachyrhynchus*), and investigated the

phylogenetic relationship between seven *Anser* species ([Ruokonen, Kvist & Lumme, 2000](#)). A small amount of genetic differentiation between species has been observed in this genus ([Ruokonen, Kvist & Lumme, 2000](#); [Johnsen et al., 2010](#)). Actually, mitochondrial DNA showed the presence of highly fragmented populations in two species of conservation concern, the lesser white-fronted goose (*Anser erythropus*, [Ruokonen et al., 2004](#)) and the pink-footed goose (*Anser brachyrhynchus*, [Ruokonen, Aarvak & Madsen, 2005](#)).

However, population genetics among species of geese has not been investigated to date. Here we used both mitochondrial DNA and microsatellites to study the characteristics of greylag geese from two breeding areas (the Netherlands and north-western Norway) and two wintering zones (northern France and south-western France). This study investigates to what extent populations are genetically differentiated. Genetic structure could have been increased by the fragmentation of breeding geese in separated areas, or on the contrary, a limited genetic structure could have been developed by (i) the widespread practice of amateur breeding and selling of geese ([Hagemeijer & Blair, 1997](#); [Wang et al., 2010](#)), (ii) the recent increase in the size of several populations ([Klok et al., 2010](#)), and (iii) the habit of European geese to rest several times during their flight toward their winter quarters ([Fouquet, Schricke & Fouque, 2009](#)) at stopover sites where individuals from distant areas can admix and form pair bonds.

Knowledge of the genetic structure and diversity of greylag goose populations is a necessary scientific basis to manage this emblematic species ([Lorenz, 1966](#)) and decide on appropriate action for its conservation ([Kampe-Persson, 2002](#)) in the light of serious recent conflicts with agricultural and habitat protection interests in most north European countries ([Klok et al., 2010](#)).

Methods

Sample collection and DNA extraction

We analyzed feather samples from 174 greylag geese ([Appendix S1](#)) collected over the European Atlantic flyway (from two breeding grounds: in north and western Norway, and six staging grounds: in the Netherlands, northern France and south-western France; see [Table 1](#) and [Fig. 1](#)). One additional individual was collected in the Republic of Kalmykia in an area associated with the eastern *rubrirostris* subspecies ([Cramp, 1977](#)). During the 2010/2011 and 2011/2012 (including 1–10 February) wintering seasons in France, goose feathers were obtained from greylag geese collected during the legal hunting period in natural areas by hunters collaborating with the study. Samples from the Netherlands were obtained on wild free-ranging geese collected in natural areas in the Zeeland region (near Rilland) by a local hunter before the 20th of September in 2011 and 2013, i.e., before the arrival of geese breeding in Norway or in Sweden ([Nilsson, 2007](#); M Boos, pers. obs., 2014 based on GPS data). Samples from Norway were obtained from birds that were collected during the spring and summer legal hunting seasons, or from geese that were caught during the moulting period in 2010 and 2011 by A.F. for the Nordic Greylag Goose Project, which studies the ecology of the Norwegian breeding goose population ([Nilsson, 2007](#)). Feather calami were stored in ethanol at -20°C , and total DNA was extracted using the commercial NucleoSpin[®] Tissue kit (Macherey–Nagel, Düren, Germany). After extraction, genomic DNA was stocked at -20°C .

Table 1:**Genetic variability of mtDNA CR1 D-Loop.**

	Population	Season	N	Polymorphic sites	Hapl.	Private hapl.	<i>h</i>	π	<i>K</i>	<i>D</i>	<i>FS</i>
South-western France	Charente-Maritime	Autumn-winter	10	16	7	1	0.933 (0.06)	0.01790 (0.00254)	5.156	-0.409	-0.664
	Gironde	Autumn-winter	20	12	7	0	0.821 (0.06)	0.01519 (0.0012)	4.374	1.052	1.190
	Landes	Autumn-winter	36	19	13	4	0.798 (0.06)	0.0161 (0.0013)	4.633	0.0376	-0.360
North- France	Nord	Autumn-winter	17	10	7	0	0.833 (0.06)	0.01054 (0.0016)	3.025	0.014	0.433
	Oise	Autumn-winter	13	12	9	1	0.949 (0.042)	0.01309 (0.0020)	3.769	-0.103	-2.691 [±]
Northern Europe	Norway Finnmark	Late spring	11	6	3	1	0.564 (0.13)	0.00947 (0.002)	2.727	1.31175	3.038
	Norway Vega	Late spring	23	7	3	0	0.170 (0.10)	0.0021 (0.0016)	0.609	-2.147 [±]	0,270
	Netherlands	Autumn	14	11	8	2	0.890 (0.006)	0.01244 (0.0013)	3.571	0.541	-1.112
All Samples			144	20	23	—	0.823 (0.022)	0.01331 (0.0006)	3.819	-1.419	-4.515 [±]

Notes: *h* haplotype diversity; π nucleotide diversity; *D* Tajima's *D*; *FS* Fu's *FS*; Standard errors are showed in brackets. **P* < 0.05.

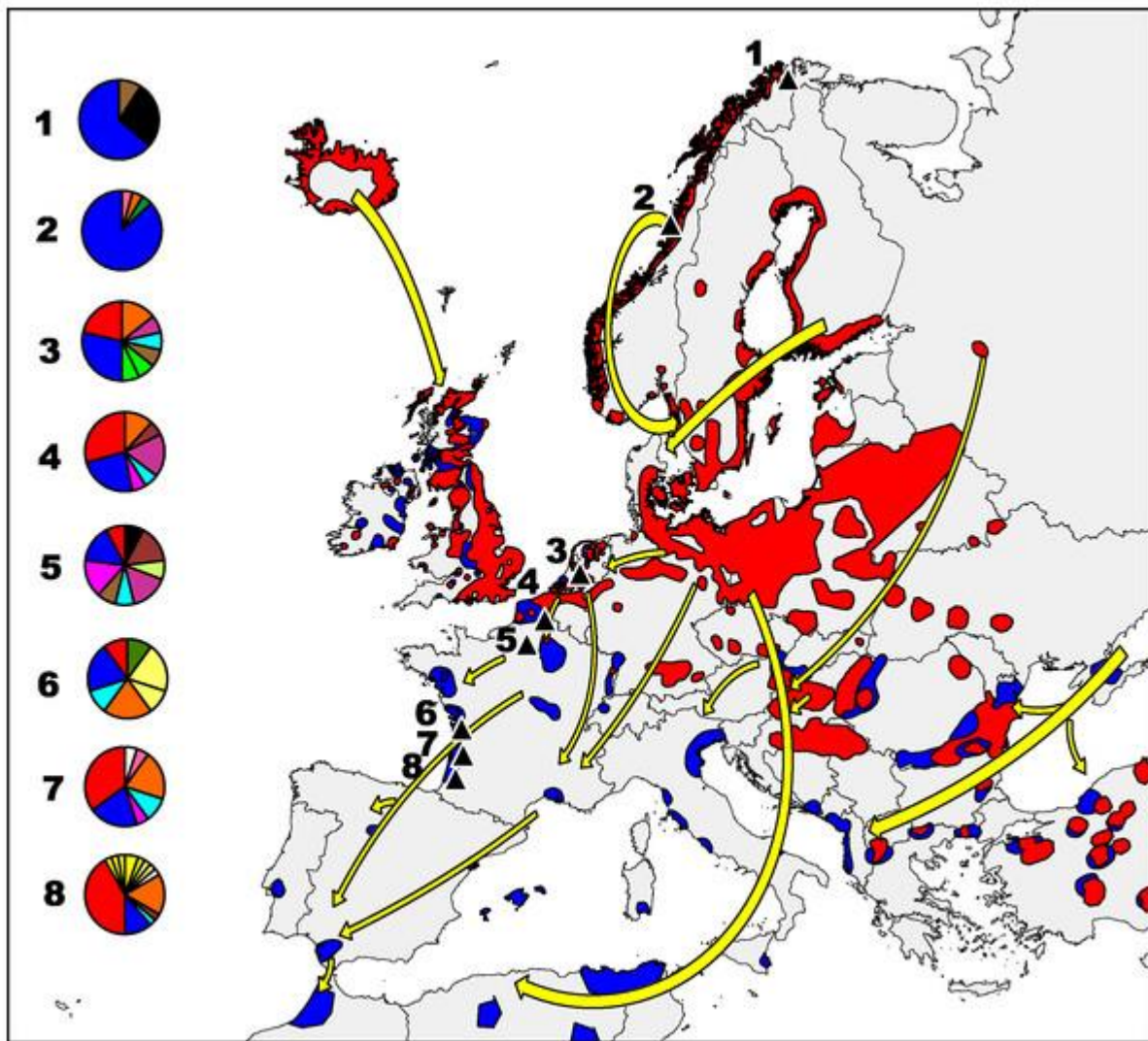


Figure 1: Greylag goose distribution in Europe.

Main *Anser anser* flyways from breeding (red) to wintering (blue) areas (modified from [IUCN, 2015](#)). Pie charts indicate the proportion of different haplotypes (mtDNA) found in each sampled population. Colours are identical to those used in the haplotype network ([Fig. 2](#)), and haplotypes found in one area alone are the same colour.

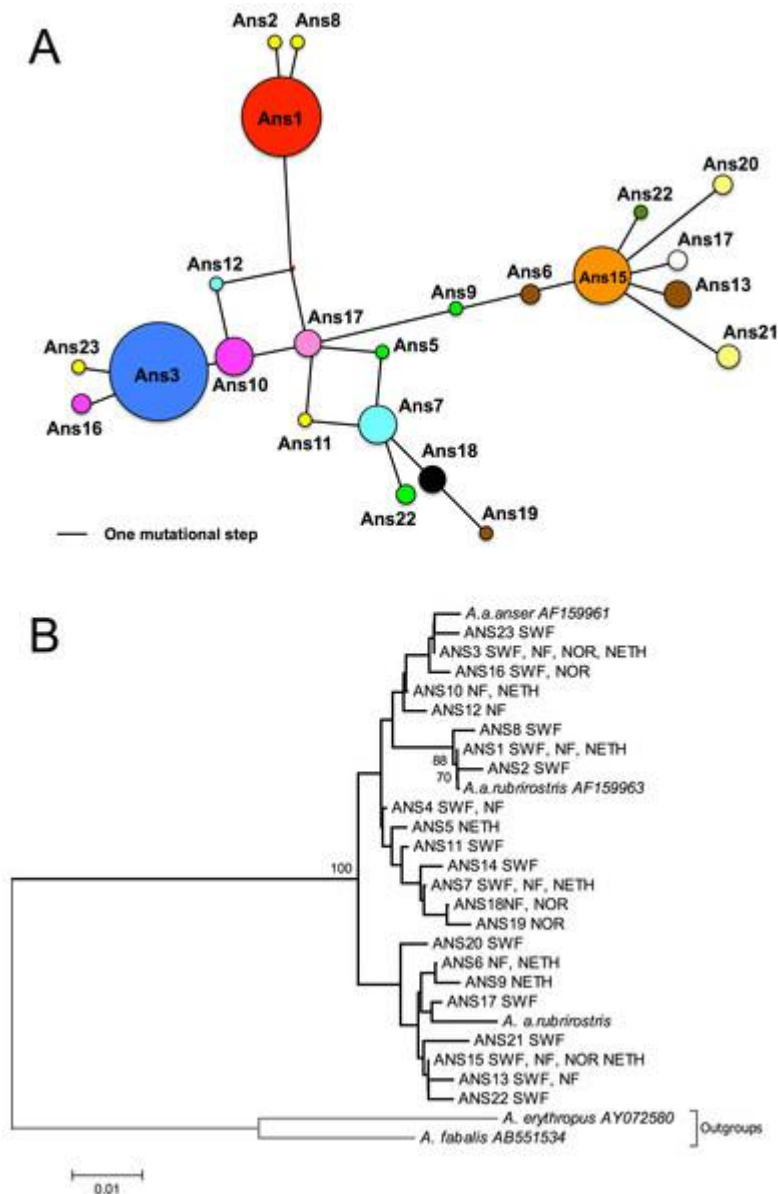


Figure 2: Network and NJ tree.

(A) median-joining haplotype network. Areas of circles represent different sampled mtDNA haplotypes in proportion to their frequencies. Distances between haplotypes are proportional to the number of base differences. Colours match those utilized in [Fig. 1](#), and haplotypes found in one area alone are the same colour. (B) neighbour-joining tree based on 280 bp of CR1. Sampled areas are labelled with abbreviations; NF, Northern France (Oise and Nord); SWF, South-Western France (Gironde, Charente Maritime and Landes); Nor, Norway; Neth, Netherlands. Numbers below branches indicate bootstrap values; only values above 50% are shown, most of the clades are supported by low bootstrap values.

Mitochondrial DNA sequencing

Partial mitochondrial control region (CR1 D-Loop 288 bp) was amplified in 144 of the 174 individuals ([Appendix S1](#)) using L180 (5'TGGTTATGCATATTCGTGCATAGA '3) and H466 (5' TTTCACGTGAGGAGTACGACTAAT '3) primers ([Ruokonen, Kvist & Lumme, 2000](#)). PCR

amplifications were carried out in a Bio-Rad thermal cycler (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, California, USA). PCR reaction was performed in a final volume of 25 µl containing 0.4 µl dNTPs (10 mM), 1 µl MgCl₂ (25 mM), 0.3 µl of each primer (25 pmol/µl), 2.5 µl 10 × buffer, 0.4 µl Taq polymerase (5 unit/µl; QIAGEN), ddH₂O and genomic DNA (20–100 ng/µl). The selected cycling profile included a 4 min preliminary denaturation cycle at 94 °C followed by 32 denaturation, annealing and extension cycles (30 s at 94 °C, 30 s at 58 °C and 30 s at 72 °C, respectively) before a final extension of 7 min. Negative controls were included for amplification procedures to detect contaminations.

The PCR product was purified using the EXO-SAP procedure with Exonuclease I (Exo; Fermentas, Burlington, Canada) and Shrimp Alkaline Phosphatase (SAP; Fermentas, Burlington, Canada). The purification cycle consisted of 30 min at 37 °C, then 15 min at 80 °C to deactivate the enzymes followed by a 10 min cooling-down step at 4 °C. DNA concentration was determined after electrophoresis in 1.8% agarose gels (TBE 1%) stained with ethidium bromide and visualized in a UV-trans illuminator Gel Doc XR (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, California, USA) using the Molecular Imager ChemiDoc XRS System and Quantity One software (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, California, USA).

Sequencing was carried out at MacroGen Laboratories (Amsterdam, The Netherlands) in an ABI 3730xl Analyzer (Applied Biosystems).

Raw electropherograms were checked visually using FINCHTV (Geospiza Inc., Seattle, WA, USA; <http://www.geospiza.com>), and sequences were aligned with ClustalW algorithm in BIOEDIT 7.05 (Hall, 1999). The haplotype network was calculated in Network 4.6 (Fluxus Technology Ltd, Clare, Suffolk, England; fluxus-engineering.com) using the median joining procedure (MJ; Bandelt, Forster & Rohl, 1999). DNASP version 5 (Librado & Rozas, 2009) was used to estimate mtDNA haplotype diversity (h), nucleotide diversity (π) and the mean number of pairwise differences (k) in the sampled areas. Demographic and/or spatial population expansion events were investigated using the mismatch distribution implemented in DNASP v. 5. MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011) was used to perform the neighbour-joining method (NJ; Saitou & Nei, 1987), clustering pairwise Tamura-Nei's genetic distances between haplotypes (TN93; Tamura & Nei, 1993). Support for the internodes in the NJ tree was assessed by bootstrap percentages (BP; Felsenstein, 1988) after 1,000 resampling steps. One sequence of *Anser anser anser* (GenBank [AF159962](#)) from Finland and another of *Anser anser rubrirostris* (GenBank [AF159963](#)) from Slimbridge Wetland Center, England, were included as reference sequences in tree construction. A sequence of the lesser white-fronted goose (*Anser erythropus*, GenBank [AY072580](#)) and the bean goose (*Anser fabalis*, GenBank [AB551534](#)) were used as outgroups.

Maximum likelihood (ML) and maximum parsimony (MP) trees were obtained through the DNAML, CONSENSE, DNAPARS programmes in PHYLIP 3.67 (Felsenstein, 2005). Bootstrap values were based on 1,000 replicates, and the tree topologies were visualized with FIGTREE 1.3.1 (Rambaut, 2008). The best substitution model for molecular evolution was selected using the corrected Akaike Information Criterion (AICc, Burnham & Anderson, 2004) in JMODELTEST (Posada, 2008). Maximum likelihood bootstrap supports were estimated by performing 100 runs with 1,000 bootstrap replicates.

The partition of mtDNA diversity within and among the sampled geographical populations were investigated by running analyses of molecular variance (AMOVA, Excoffier, Smouse & Quattro, 1992) using ARLEQUIN 3.3 (Excoffier & Lischer, 2010).

Microsatellite genotyping

A total of 169 of the 174 samples ([Appendix S1](#)) were genotyped by PCR amplification at 14 microsatellite loci (Ans02, Ans04, Ans07, Ans13, Ans17, Ans18, Ans21, Ans24, Ans25, Aalp1b, Aph12b, Aph19b, Smo7b, Hhip1b) that had previously been isolated and tested in *Anser anser* ([Weiß et al., 2008](#)). We used PCR reactions, thermal profiles, fluorescent dye and multiplex sets, as indicated by [Weiß et al. \(2008\)](#). Microsatellite genotyping was performed on an ABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) using the Macrogen Inc. GenScan service (Seoul, Korea). Negative controls were included for amplification procedures. Results were analysed in GENEMAPPER v. 4.0 (Applied Biosystems, Foster City, California).

Allele frequencies, standard diversity indices, observed heterozygosity (H_O) and expected heterozygosity (H_E) for each locus and population were calculated in GENALEX v. 6 ([Peakall & Smouse, 2006](#)).

We performed a factorial correspondence analysis (FCA) of individual multilocus scores in GENETIX 4.05 ([Belkhir et al., 2004](#)) to describe genetic clusters.

GENEPOP 3.4 ([Raymond & Rousset, 1995](#); [Rousset, 2008](#)) was used to calculate departures from the Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) at each locus and within each population. Statistics were computed with Markov chain parameters at default settings.

We used ARLEQUIN 3.5 ([Excoffier & Lischer, 2010](#)) to estimate the genetic variance within and between populations through a hierarchical Analysis of Molecular Variance (AMOVA; [Excoffier, Smouse & Quattro, 1992](#)).

The genetic structure of the sampled populations was computed using Bayesian clustering procedures in STRUCTURE v. 2.3 ([Pritchard, Stephens & Donnelly, 2000](#); [Falush, Stephens & Pritchard, 2003](#)), without prior information about the origin and under an admixed model. Analyses were performed where $K = 1–10$ with 50×10^5 iterations following a burn-in period of 50×10^4 iterations; all simulations were independently replicated four times for each K . We explored the optimal value of K by plotting the average estimated $\text{LnP}(D)$ (Ln probability of the data) and using ΔK statistics ([Evanno, Regnaut & Goudet, 2005](#)) calculated using STRUCTURE HARVESTER 0.6.93 ([Earl & VonHoldt, 2012](#)). CLUMPP v. 1.1.2 ([Jakobsson & Rosenberg, 2007](#)) and DISTRICT v. 1.1 ([Rosenberg, 2003](#)) were used to align the cluster membership coefficients of the five STRUCTURE runs and display the results.

We investigated the presence of bottleneck events with BOTTLENECK v. 1.2.02 software ([Cornuet & Luikart, 1996](#)) for two models: the infinite alleles (IAM, [Maruyama & Fuerst, 1985](#)) and the two-phase model (TPM, [Di Rienzo et al., 1994](#)).

Migration rate was estimated using the Bayesian inference approach implemented in BAYESASS 3.0.3 ([Wilson & Rannala, 2003](#)). We performed 10 runs of 9×10^6 iterations with a burn-in of 10%, and a sampling frequency of 200. Delta values were varied for all parameters, and resulted in acceptance rates between 40% and 60% of the total iterations ([Wilson & Rannala, 2003](#)).

Finally, isolation by distance was tested via Mantel tests with GENEPOP ([Raymond & Rousset, 1995](#); [Rousset, 2008](#); see also [Legendre & Fortin, 2010](#)); F_{ST} and geographic distance were

compared using 1,000 random permutations. The geographic distance connecting samples was represented by Euclidean (linear geographic) distances computed in QGIS ([QGIS Development Team, 2014](#)).

Results

mtDNA

The mtDNA marker sequences (CR1 D-Loop 288 bp) showed 23 haplotypes defined by ten polymorphic sites and distributed in eight locations ([Appendix S2](#)). Among the 23 haplotypes found (GenBank accession numbers [KT276333–KT276355](#)), 14 haplotypes were shared by 2–47 individuals. According to the study areas, we found a total of nine private haplotypes, the majority of which occurred in the Landes (SW France) population ([Table 1, Appendix S2](#)). The diversity indices for mtDNA revealed moderate levels of genetic variation in the greylag goose in all sampled areas ([Table 1](#)). Haplotype diversity showed high values in all groups (range 0.798–0.949) except in breeding areas in Finnmark (0.564 ± 0.13 SD) and Vega, Norway (0.170 ± 0.10 SD).

The genetic distances recorded in Norway, northern France and the Netherlands were low (range 0.012–0.013). A slightly higher genetic distance was observed in south-west France in comparison to all other sampling sites (ranges 0.018–0.022), while the two breeding sites in Norway were genetically very close ([Table 2](#)).

Table 2:

Tamura Nei genetic distance assessed by mtDNA.

Below the diagonal the genetic distance values and above the diagonal their standard errors.

	SW France - Landes	SW France - Gironde	N France - Nord	N France - Oise	Netherlands	Norway - Finnmark	Norway - Vega	SW France - Charente M
SW France - Landes		0.004	0.004	0.004	0.004	0.005	0.006	0.005
SW France - Gironde	0.016		0.004	0.004	0.004	0.004	0.005	0.005
N France - Nord	0.015	0.014		0.004	0.004	0.004	0.004	0.005
N France Oise	0.016	0.015	0.013		0.004	0.004	0.004	0.005
Netherlands	0.015	0.014	0.013	0.013		0.004	0.004	0.005
Norway - Finnmark	0.018	0.016	0.014	0.013	0.014		0.003	0.006
Norway - Vega	0.017	0.014	0.012	0.012	0.012	0.008		0.006
SW France Charente M	0.020	0.019	0.019	0.018	0.018	0.022	0.019	

The NJ tree shows that clades are composed of a wide variety of different geese from different areas. Individuals from each site were present in different branches ([Fig. 2](#)). Besides, none of the clades grouped together individuals originating from the same areas. About half the individuals were grouped together with the GenBank reference sequence relating to the *ansers* subspecies,

while the remainder were either grouped with the sequence relating to the *rubrirostris* subspecies or differed clearly from both subspecies. Very similar topologies were obtained from trees generated with other tree-building methods (MP and ML; not shown).

The haplotype median-joining network ([Fig. 2](#)) was concordant with the phylogenetic tree topology and did not reveal any geographic structures. The number of mutations separating the different haplotypes was low (max = 10).

Whilst 88.85% of the total genetic variance shown in hierarchical AMOVA was within populations, the remaining 11.15% occurred among populations. This indicates a small differentiation between the sampled areas.

Non-significant raggedness indices indicated a good fit to a model of population expansion in all sampled areas. Mismatch distribution results also suggested a population expansion in all areas except the Gironde region ($P = 0.044$) and Finnmark ($P = 0.042$) ([Appendix S4](#)). Fu's FS value ([Table 1](#)) was only significantly negative for the Oise region, and was consistent with a demographic expansion for all other areas.

Microsatellites

Among the 15 microsatellites previously isolated by [Weiß et al. \(2008\)](#) Ans26 was shown to be monomorphic in all investigated individuals. The remaining 14 polymorphic microsatellite loci showed 2–12 different alleles per locus ($n = 169$ individuals; [Table 3](#)).

Table 3:

Summary of genetic variation at 14 microsatellite loci.

	Population	<i>N</i>	<i>Na</i>	<i>Ne</i>	<i>Ho</i>	<i>He</i>	HWE (<i>P</i>)
South-western France	Charente-Maritime	9	8.931 (0.071)	2.468 (0.340)	0.483 (0.082)	0.512 (0.051)	<0.001
	Gironde	24	4.286 (0.633)	2.575 (0.329)	0.462 (0.063)	0.504 (0.065)	<0.001
	Landes	45	4.643 (0.684)	2.625 (0.344)	0.484 (0.048)	0.542 (0.049)	<0.001
North France	Nord	17	4.000 (0.584)	2.680 (0.332)	0.483 (0.072)	0.549 (0.056)	<0.001
	Oise	15	3.857 (0.573)	2.702 (0.403)	0.385 (0.061)	0.527 (0.063)	<0.001
North Europe	Norway Finnmark	11	3.357 (0.372)	2.137 (0.266)	0.374 (0.072)	0.433 (0.065)	<0.01
	Norway Vega	34	4.571 (0.661)	2.485 (0.312)	0.476 (0.060)	0.529 (0.048)	<0.001
	Netherlands	14	3.929 (0.549)	2.352 (0.305)	0.447 (0.063)	0.493 (0.052)	<0.001
All samples		169	4.027 (0.200)	2.503 (0.115)	0.449 (0.023)	0.511 (0.020)	<0.001

Notes: **N** number of individuals; **Na** No. of different alleles; **Ne** No. of effective alleles; **Ho** observed heterozygosity; **He** expected heterozygosity

Observed and expected heterozygosities were moderate, with similar values in each sampled population (H_o ranging from 0.374 to 0.484 and H_e from 0.433 to 0.549). Geese from the Landes wintering area exhibited the highest number of private alleles ($n = 3$, [Appendix S3](#)).

Genetic structure was visualized using factorial correspondence analysis (FCA) in each population (Fig. 3). The plot shows an absence of phylogeographic structure in the different investigated areas: individuals from different areas overlap, with the exclusion of four samples from Nord, one sample from Finnmark, one from Oise and one from Gironde.

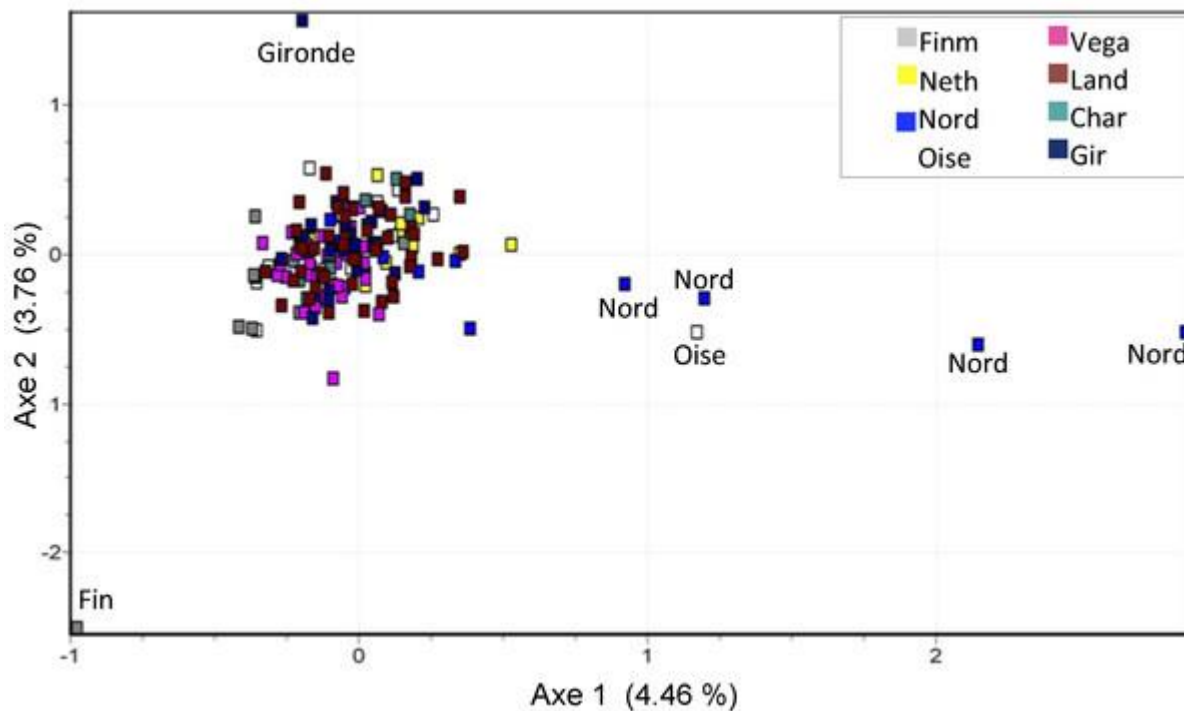


Figure 3: Factorial correspondence analysis (FCA) of microsatellites data.

Outliers concern individuals from Nord (4 ind.), Oise, Gironde and Finnmark (1 ind.) populations.

Significant departures from HWE, due to heterozygote deficit and related to positive FIS values, were observed in all populations (Table 3, Appendix S3).

AMOVA analyses showed that 97.9% of the total genetic variance in geese was significantly distributed within populations ($p < 0.001$), while only 2.1% was distributed among populations. Overall fixation index F_{ST} from AMOVA was 0.02105, indicating a low differentiation between areas.

STRUCTURE analyses, performed without the use of prior information on sample locations, showed a maximum ΔK at $K = 4$, while likelihood values reached a plateau at $K = 7$ (Fig. 4). Graphs show no evidence of phylogeographic structure across sampled populations, whatever the K value. With $K = 4$, only 23 individuals with individual q_i values were each assigned to a single cluster: two individuals from Finnmark, three from Vega and one from Gironde were attributed to cluster 1; one individual from Netherlands, two from Finnmark, six from Vega, one from Charente Maritime, two from Gironde and one from Landes were attributed to cluster 2; two individuals from Oise and two from Landes were assigned to cluster 3. All other birds had a highly mixed genotype. In the case of $K = 7$, five other individuals, one from Finnmark, Charente Maritime and Gironde and two from Vega, were assigned to the same cluster with $q_i > 0.90$.

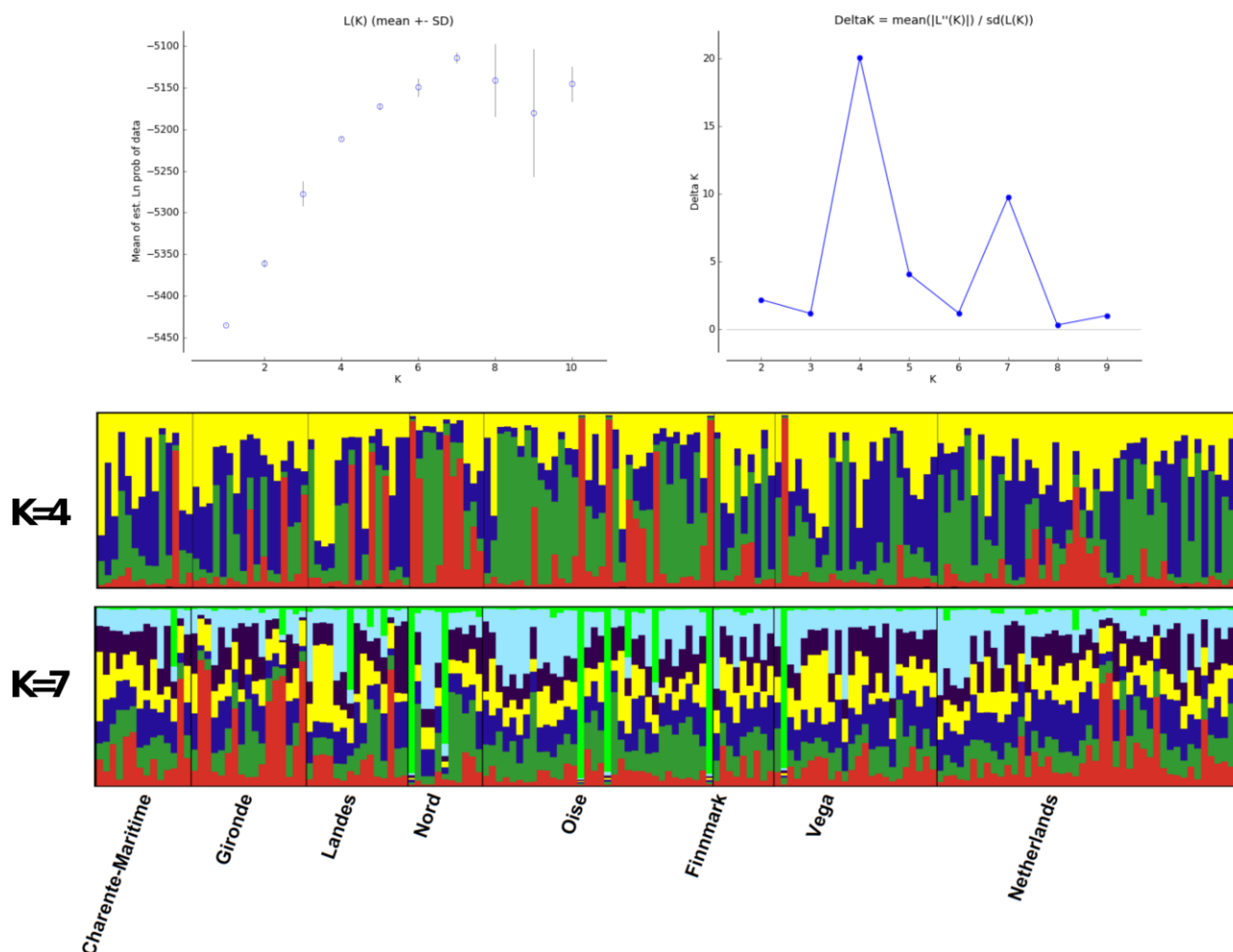


Figure 4: Structure analysis.

Estimated population structure in Greylag Goose sampled populations. Each vertical line represents one individual and each colour represents a single cluster.

Bottleneck events tested under IAM revealed a significant excess of heterozygotes (evidence of a recent bottleneck) in Nord, Landes and Oise populations (Wilcoxon sign-rank tests, all $P < 0.05$). Analysis under TPM only confirmed a recent bottleneck event for the Nord population ($P < 0.05$).

BAYESASS detected a low migration rate among localities and a high proportion of local individuals (>68%, [Table 4](#)), suggesting that the flows among different areas were limited. Indeed, the analysis found a high proportion of local geese in six populations (>90%). In two cases, gene flow appears to be strongly asymmetrical, with many birds moving from Charente Maritime to the Netherlands ($20.7\% \pm 3.79$ SD) and from Oise to Gironde ($20.2\% \pm 3.44$ SD), but not in the opposite direction (1.5% and 1.1% respectively).

Table 4:

Mean estimated number of migrants between breeding and wintering sites as calculated with BayesAss (standard deviations in parentheses).

Values on the diagonal (in bold) represent the estimated proportion of resident individuals in each population.

	Migration into							
Migration from	Netherlands	NF-Nord	NF-Oise	NO-Finnmark	NO-Vega	SWF-Charente Maritime	SWF-Gironde	SWF-Landes
Netherlands	0.8904 (0.0338)	0.0167 (0.0160)	0.0151 (0.0147)	0.0152 (0.0144)	0.0160 (0.0154)	0.0152 (0.0146)	0.0157 (0.0151)	0.0157 (0.0148)
NF- Nord	0.0145 (0.0139)	0.9009 (0.0316)	0.0135 (0.0130)	0.0140 (0.0135)	0.0144 (0.0138)	0.0133 (0.0129)	0.0149 (0.0143)	0.0145 (0.0141)
NF- Oise	0.0142 (0.0135)	0.0460 (0.0238)	0.6820 (0.0146)	0.0144 (0.0139)	0.0138 (0.0132)	0.0136 (0.0132)	0.2023 (0.0344)	0.0137 (0.0133)
NO- Finnmark	0.0191 (0.0183)	0.0212 (0.0198)	0.0174 (0.0165)	0.8619 (0.0394)	0.0215 (0.0210)	0.0177 (0.0164)	0.0219 (0.0211)	0.0194 (0.0184)
NO-Vega	0.0085 (0.0081)	0.0078 (0.0078)	0.0078 (0.0078)	0.0081 (0.0079)	0.9439 (0.0192)	0.0079 (0.0077)	0.0081 (0.0079)	0.0081 (0.0077)
SWF- Charente Maritime	0.2072 (0.0379)	0.0175 (0.0167)	0.0173 (0.0165)	0.0176 (0.0166)	0.0181 (0.0174)	0.6872 (0.0192)	0.0177 (0.0168)	0.0174 (0.0166)
SWF- Gironde	0.0114 (0.0112)	0.0107 (0.0105)	0.0111 (0.0102)	0.0199 (0.0160)	0.0109 (0.0104)	0.0110 (0.0107)	0.9142 (0.0270)	0.0109 (0.0105)
SWF- Landes	0.0069 (0.0069)	0.0068 (0.0067)	0.0063 (0.0063)	0.0067 (0.0066)	0.0065 (0.0064)	0.0063 (0.0063)	0.0068 (0.0067)	0.9538 (0.0164)

The Mantel test calculated on geographic and genetic distances yielded a non-significant correlation coefficient ($r = 0.107$; $P = 0.08$), suggesting that there is no strong relationship between geographic and genetic distances.

Discussion

In this study we used a pool of 14 microsatellites isolated by [Weiß et al. \(2008\)](#) for greylag goose parentage in the long-established goose population at Konrad Lorenz Research Station, Grönuu, Austria ([Lorenz, 1966](#); [Hirschenhauser, Möstl & Kotschal, 1999](#)). We found that these microsatellites can be successfully employed for geese sampled in a wide range of localities along the European Atlantic flyway. This is the first large scale study showing a moderate genetic variability of mtDNA and nuclear DNA in all French wintering areas and in the Netherlands, with slightly lower mtDNA variability in the Norwegian breeding sites. A moderate

genetic variability in the greylag goose was already reported two decades ago by [Blaakmeer \(1995\)](#), and has been found in other species of geese (*Anser erythropus*: [Ruokonen et al., 2004](#); [Ruokonen et al., 2010](#); *Anser brachyrhynchus*: [Ruokonen, Aarvak & Madsen, 2005](#)). Low genetic variability also seems to be typical for other Anatidae species (*Aythya ferina*: [Liu, Keller & Heckel, 2011](#); *Aythya fuligula*: [Liu, Keller & Heckel, 2012](#)). Interestingly, our results show that the genotypes deviated from Hardy–Weinberg expectation at eight loci, and in all study areas deviation was due to heterozygote deficiency. Additionally, the deficit of heterozygotes matched with positive FIS values. These results could be related to different factors such as population substructuring or recent population growth ([Cornuet & Luikart, 1996](#)).

Genetic distances between the different areas were low (range from 0.012 to 0.017) and the hierarchical AMOVA showed genetic variance to mainly occur within populations. These findings could be explained by a small differentiation between the sampled areas and a general admixture of greylag goose populations in our western European study region. However, it should be taken into account that genetic divergences in geese are characteristically very small, with the lowest interspecific divergence reported here for avian species ([Ruokonen, Kvist & Lumme, 2000](#)). The genetic tree shows that different branches include individuals from each sampling area. No single branch exclusively grouped together individuals originating from the same zone. Moreover, birds sampled in the western part of the breeding range, traditionally ascribed to the *anser* subspecies, were not separated from birds collected in the eastern part that were traditionally assigned to the *rubrirostris* subspecies ([Kampe-Persson, 2002](#)). Birds from Iceland, Scotland and coastal Norway have been sometimes separated as a race, *sylvestris*, classified in the *anser* group ([Snow, Perrins & Cramp, 1998](#)). Although Icelandic and Scottish birds were absent from this study, individuals from the Norwegian west coast did not appear to be clearly distinct from other European geese. Our present results slightly differ from the findings of [Blaakmeer's \(1995\)](#) preliminary study, which reported genetic differences between breeders in two Dutch sites in comparison to breeding sites in south Sweden and Norway. However, [Blaakmeer's](#) analyses show significant differences for only one of six minisatellites, in only two of the three Dutch areas studied.

Interestingly, the ANS19 sequence was recently found in the white Roman goose in Taiwan. This race is widely bred for commercial purposes, and has been found to originate from the European species (*Anser anser*, [Wang et al., 2010](#)). Our data confirm the presence of this sequence in Europe, particularly in the breeding population of the Norwegian west coast.

Haplotypes ANS02, ANS08, ANS11, ANS14 and ANS23 were only found during the winter in France, and were absent in Norway and the Netherlands: this result could indicate that some of the geese arriving in France came from areas we did not sample on the breeding grounds. Ring recoveries and resighting records indicate that these birds probably originated from northern Germany, Poland, Denmark and Sweden ([Nilsson et al., 2013](#)).

The haplotype network confirmed the tree configuration. There was no geographic pattern, and the number of mutations separating the different nodes was very low. This confirms the low genetic distance between our studied populations in the large north-western European population (as defined by [Delany & Scott, 2006](#)), and may reflect the rapid population expansion ([Aris-Brosou & Excoffier, 1996](#)).

Data obtained from nuclear DNA by microsatellites were in accordance with findings from mtDNA. As the mtDNA is uniparentally inherited whereas microsatellites are part of the biparentally inherited nuclear DNA, a difference between the two genomes would have indicated the presence of sex-biased dispersal ([Fahey, Ricklefs & Dewoody, 2014](#)). However, sex-biased

dispersal seems to be unlikely in greylag geese for three reasons: the family unit remains together at least until autumn migration, the birds tend to pair before returning to the breeding grounds, and males and females have long-term pair bonds ([Rohwer & Anderson, 1988](#); [Doherty et al., 2002](#)). Sex-biased dispersal in birds is probably not a species constant ([Clarke, Saether & Roskaft, 1997](#)). Within Anatidae in general, sex-biased dispersal was not detected in several species ([Doherty et al., 2002](#); [Mabry et al., 2013](#)), while it was found in some species such as the white-fronted goose (*Anser erythropus*, [Ruokonen et al., 2010](#)), the common eider (*Somateria mollissima*, [Paulus & Tiedemann, 2003](#)), and the spectacled eider (*Somateria fischeri*, [Scribner et al., 2001](#)).

In our study of microsatellites, individuals from different geographic localities were found to be combined in the Factorial Correspondence Analysis representation. Bayesian structure analysis resulted in a best combination of four or seven groups, according to ΔK and LnP(D) methods respectively. As seen in our previous analyses, no geographic clustering was observed inside these STRUCTURE groups. Almost all individuals, with few exceptions, showed admixed genotype regardless of the number of groups considered in the analysis.

The high mixing of genotypes and the lack of geographic structure among our studied populations could be interpreted in the light of the data obtained through ringing activity and the extensive neck-banding programme carried out in Scandinavia from 1984 to 2004 ([Nilsson, 2007](#); [Voslamber, Knecht & Kleijn, 2010](#)). Ring recoveries and visual observations showed that Scandinavian geese breeding in different zones can admix not only in the moulting areas ([Nilsson, Kahlert & Persson, 2001](#)) but also along the European Atlantic flyway, i.e., in the Netherlands ([Voslamber, Knecht & Kleijn, 2010](#)), France ([Fouquet, Schricke & Fouque, 2009](#); [Nilsson et al., 2013](#)) and Spain ([Ramo et al., 2012](#)) where they can form pairbonds. Besides this Scandinavian data, the monitoring of collared and/or ringed individuals performed in other European areas showed the presence of birds in France originating from Germany, the Czech Republic and Poland. Populations that breed further east do not seem to reach France in winter ([Kampe-Persson, 2010](#)). From these data it appears that the greylag geese that cross France or winter there could result from a mixture of populations from different areas.

Our findings are somewhat unexpected if one assumes that the fragmentation of breeding populations into separate areas during the first part of the last century ([Hagemeijer & Blair, 1997](#); [Kampe-Persson, 2002](#)), should have led to an increase in genetic structure. Moreover, birds breeding in the Netherlands have recently become highly sedentary ([Fox et al., 2010](#)), and this may also have contributed to the increase in genetic structure ([Blaakmeer, 1995](#)). However, a genetic panmixia could have been promoted by the widespread amateur breeding and selling of geese, and the recent increase and dispersal of several wild goose populations ([Klok et al., 2010](#)). In particular, geese with pink bills and legs, most probably *rubrirostris* subspecies, have been spreading in Europe over the last few decades; their natural flyway toward wintering areas crosses other European countries (from Russia to Hungary, the Balkan States and Italy) but does not reach France.

The breeding of geese is a widespread practice among amateurs, who can easily obtain both goslings and adults with a grey wild appearance (B and G Vaschetti, pers. comm., 2014). In some cases geese were released as part of assisted restoring projects and are now indistinguishable from the wild individuals ([Kampe-Persson, 2010](#)). Besides, birds with white plumage are common in breeding farms. In Asia, white geese are mostly descendants of the swan goose (*Anser cygnoides*). Even if descendants of *Anser anser* can also be found there, they are usually farmed in Europe ([Wang et al., 2010](#)). Although the two species can hybridize in captivity, hybrids can be detected through karyotype ([Shahin, Ata & Shnaf, 2014](#)) or genotype

examinations ([Sun et al., 2014](#)). The contribution of escaped white form geese to the admixture observed in wild populations is probably low given the high assortative mating of wild greylag geese, their long-term monogamous pair bonds, female-bonded clan structure, long parent-offspring relationships, and elaborate patterns of mutual social support ([Hirschenhauser et al., 2000](#); [Kotrschal, Scheiber & Hirschenhauser, 2010](#)).

Our findings on the greylag goose genetic admixture are similar to those reported in the snow goose (*Chen caerulescens*, [Avisé et al., 1992](#)) and the barnacle goose (*Branta leucopsis*, [Jonker et al., 2013](#)). Despite the high rate of site philopatry seen in the snow goose, which has also shown a high increase in population over the last decades, mtDNA markers showed no clear distinctions between nesting populations across species range ([Avisé et al., 1992](#)). The barnacle goose recently changed its migratory traditions, and new populations differing in migratory distance were observed. Genetic data showed an admixture between all populations, despite the assumed traditions of migration within areas and the presence of a newly established nonmigratory population in the Netherlands ([Jonker et al., 2013](#)). A lack of genetic structure in wintering areas was also found in four species of Anatidae, namely the common pochard, the mallard, the king eider and the tufted duck ([Pearce et al., 2004](#); [Liu, Keller & Heckel, 2011](#); [Liu, Keller & Heckel, 2012](#); [Kraus et al., 2013](#); [Liu et al., 2013](#)), and in the black-tailed godwit (*Limosa limosa*, [Lopes et al., 2013](#)). The mixing of breeding populations in wintering areas is believed to be a common phenomenon in birds, because the breeding ranges of most species are considerably larger than their wintering ranges ([Winker & Graves, 2008](#)). However, migratory populations vary in the degree to which individuals from distinct breeding localities mix on different sites. Therefore, to understand population demographics and genetic diversification, it is crucial to pinpoint which populations mix on breeding and wintering grounds ([Chabot et al., 2012](#)).

Our DNA-based estimates of migration during the wintering period indicated a low rate of exchange between our sampled areas. In five of eight areas the vast majority of individuals (86–95%) did not switch among the different zones, and a moderate exchange (about 20%) was only observed from Charente Maritime to the Netherlands and from Oise to Gironde. These results seem to support the hypothesis that the French wintering birds arrive from various areas, including zones that are not sampled here (i.e., Germany, Poland), while the contribution of the Norwegian population represents only a portion of the whole assemblage ([Fouquet, Schricke & Fouque, 2009](#)). This low exchange rate is also supported by evidence of great changes in spatial ecology recorded in 28 GPS tagged western European greylag geese, i.e., very small home ranges on wintering areas ($<8.9 \pm 2.5 \text{ km}^2$) compared to 2–5 fold values obtained in staging areas during migratory and premigratory periods (M Boos, 2014, unpublished data).

Our data show evidence of genetic bottlenecks in just three groups under IAM, all located along the same flyway (Nord, Oise and Landes), and in a single case (Nord) under TPM. The discrepancy between IAM and TPM could be related to the different ability of the mutation models to detect bottleneck events. Empirical data suggest that TPM is the most appropriate model for microsatellite loci ([Ellegren, 2000](#); [Ellegren, 2004](#)) while IAM results should be interpreted with caution ([Cornuet & Luikart, 1996](#)). We did not observe any sign of bottlenecks in the breeding populations: this indicates that greylag geese have never suffered any severe demographic reduction, even at the beginning of the past century when the number of breeding individuals was low in several European areas ([Kampe-Persson, 2002](#)).

Greylag goose populations are steadily increasing in north-western Europe ([Kampe-Persson, 2002](#)). The large number of geese in some areas is now in conflict with agricultural interests, since geese not only forage in natural environments but also forage on crop fields, and claims for

a need to control the species are widespread ([Klok et al., 2010](#)). Our data suggest that the migratory geese harvested over France (about 20,000 geese/year, see [Landry & Migot, 2000](#)) show a relatively high diversity of origin. From this result it is difficult to conclude if there is a strong impact on a specific breeding population. Future studies could analyze other European breeding and wintering areas; this could clarify the status of the different populations and subspecies on the continent (the main *Anser anser anser* and *A. a. rubrirostris*, as well as the *sylvestris* forms from Iceland, Scotland and Norway), and help to build an effective international management strategy for this migratory species ([Chabot et al., 2012](#)).

Additional Information and Declarations

Competing Interests

Arne Follestad is an employee of the Department of Terrestrial Ecology, Norsk Institutt for Naturforskning and Mathieu Boos is an employee of Naturaconst@, Research Agency in Applied Ecology.

Author Contributions

[Irene Pellegrino](#) conceived and designed the experiments, performed the experiments, analyzed the data, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.

[Marco Cucco](#) conceived and designed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.

[Arne Follestad](#) reviewed drafts of the paper, field work, collecting samples.

[Mathieu Boos](#) conceived and designed the experiments, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, reviewed drafts of the paper.

DNA Deposition

The following information was supplied regarding the deposition of DNA sequences:

GenBank accession numbers: [KT276333](#) to [KT276355](#).

Funding

The study was supported by the French National Fund for Biological Research in Wildlife Species to Mathieu Boos. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Acknowledgements

Our thanks to all the hunters who provided feather samples from France, to Wilmer Remijnse who provided feather samples from Netherlands, and to Paul Shimmings for his field assistance in Norway. We are grateful to Bruno and Gabriella Vaschetti who provided useful information on goose farming, the International Union for Conservation of Nature (IUCN) which provided an updated distribution map, and to Joanna Lignot-Munro for language editing.

References

- Andersson Å, Follestad A, Nilsson L, Persson H. 2001. [Migration patterns of Nordic greylag geese *Anser anser*](#). *Ornis Svecica* **11**:19-58
- Aris-Brosou S, Excoffier L. 1996. [The impact of population expansion and mutation rate heterogeneity on DNA sequence polymorphism](#). *Molecular Biology and Evolution* **13**:494-504
- Awise JC, Alisauskas RT, Nelson WS, Ankney CD. 1992. [Matriarchal population genetic structure in an avian species with female natal philopatry](#). *Evolution* **46**:1084-1096
- Bandelt H-J, Forster P, Rohl A. 1999. [Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies](#). *Molecular Biology and Evolution* **16**:37-48
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F. 2004. [GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations](#). Montpellier:Laboratoire Genome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II.
- BirdLife International. 2004. [Birds in Europe, population estimates, trends and conservation status](#).
- Blaakmeer K. 1995. [Genetic variation within the west European population of the Greylag goose \(*Anser anser*\)](#). Groningen: University of Groningen.
- Boos M, Schricke V, Green AJ, Shimmings P, Lefranc H, Amat JA, Ramo C, Follestad A. 2012. [Migration of greylag geese tagged in Norway and Spain using GPS devices: first results from a new joint European Research Program](#). In: [14th meeting of the goose specialist group, vol. 8](#). Steinkjer, Norway.
- Burnham KP, Anderson DR. 2004. [Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection](#). *Sociological Methods & Research* **33**:261-304
- Chabot AA, Hobson KA, Van Wilgenburg SL, McQuat GJ, Loughheed SC. 2012. [Advances in linking wintering migrant birds to their breeding-ground origins using combined analyses of genetic and stable isotope markers](#). *PLoS ONE* **7**:e43627
- Clarke AL, Saether B-E, Roskaft E. 1997. [Sex biases in avian dispersal: a reappraisal](#). *Oikos* **79**:429-438
- Comolet-Tirman J. 2009. [L'Oie cendrée *Anser anser* en France et en Europe. Dynamique de population, statuts de conservation, voies de migration et dates de migration pré-nuptiale](#). Service du Patrimoine Naturel Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité.

- Cornuet JM, Luikart G. 1996. [Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data](#). *Genetics***144**:2001-2014
- Cramp S. 1977. [Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa](#), The birds of the Western Palearctic. Oxford: Oxford University Press. **Vol. 1**
- Delany S, Scott D. 2006. [Waterbird population estimates](#) (Fourth Edition). Wageningen: Wetland International.
- Di Rienzo A, Peterson AC, Garza JC, Valdes AM, Slatkin M, Freimer NB. 1994. [Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations](#). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America***91**:3166-3170
- Doherty PF, Nichols JD, Tautin J, Voelzer JF, Smith GW, Benning DS, Bentley VR, Bidwell JK, Bollinger KS, Brazda AR+10 more. 2002. [Sources of variation in breeding-ground fidelity of mallards \(*Anas platyrhynchos*\)](#) *Behavioral Ecology***13**:543-550
- Earl DA, VonHoldt BM. 2012. [STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method](#). *Conservation Genetics Resources* **4**:359-361
- Ellegren H. 2000. [Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference](#). *Trends in Genetics* **16**:551-558
- Ellegren H. 2004. [Microsatellites: simple sequences with complex evolution](#). *Nature Reviews. Genetics* **5**:435-445
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. [Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study](#). *Molecular Ecology***14**:2611-2620
- Excoffier L, Lischer HEL. 2010. [Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows](#). *Molecular Ecology Resources* **10**:564-567
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. [Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data](#). *Genetics* **131**:479-491
- Fahey AL, Ricklefs RE, Dewoody JA. 2014. [DNA-based approaches for evaluating historical demography in terrestrial vertebrates](#). *Biological Journal of the Linnean Society* **112**:367-386
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK. 2003. [Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies](#). *Genetics***164**:1567-1587
- Felsenstein J. 1988. [Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability](#). *Annual Review of Genetics* **22**:521-565
- Felsenstein J. 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) (Version 3.6).
- Fouquet M. 1991. [Migration et hivernage de l'oie cendrée \(*Anser anser*\) en France. Rôle et importance du Centre-Ouest](#). *Oiseau et la Revue Francaise d'Ornithologie***61**:111-130

- Fouquet M, Schricke V, Fouque C. 2009. [Greylag geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005](#). *Wildfowl* **59**:143-151
- Fox AD, Ebbinge BS, Mitchell C, Heinicke T, Aarvak T, Colhoun K, Clausen P, Dereliev S, Faragó S, Koffijberg K+3 more. 2010. [Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and an assessment of trends](#). *Ornis Svecica* **20**:115-127
- Hagemeijer EJM, Blair MJ. 1997. [The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance](#). London: T. & A. D. Poyser.
- Hall T. 1999. [BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT](#). *Nucleic Acids Symposium Series* **41**:95-98
- Hirschenhauser K, Mo E, Bernard A, John W, Kurt D. 2000. [Endocrine and behavioural responses of male greylag geese *Anser anser* to pairbond challenges during the reproductive season](#). *Ethology* **106**:63-77
- Hirschenhauser K, Möstl E, Kotrschal K. 1999. [Seasonal patterns of sex steroids determined from feces in different social categories of greylag geese \(*Anser anser*\)](#). *General and Comparative Endocrinology* **114**:67-79
- IUCN. 2015. The IUCN red list of threatened species (Version 2015.1). Available at <http://www.iucnredlist.org> (accessed on 11 May 2015)
- Jakobsson M, Rosenberg NA. 2007. [CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure](#). *Bioinformatics* **23**:1801-1806
- Johnsen A, Rindal E, Ericson PGP, Zuccon D, Kerr KCR, Stoeckle MY, Lifjeld JT. 2010. [DNA barcoding of Scandinavian birds reveals divergent lineages in trans-Atlantic species](#). *Journal of Ornithology* **151**:565-578
- Jonker RM, Kraus RHS, Zhang Q, Van Hooft P, Larsson K, Van der Jeugd HP, Kurvers RHJM, Van Wieren SE, Loonen MJJE, Crooijmans RPMA+3 more. 2013. [Genetic consequences of breaking migratory traditions in barnacle geese *Branta leucopsis*](#). *Molecular Ecology* **22**:5835-5847
- Kampe-Persson H. 2002. [Anser anser greylag goose](#). *BWP Update* **4**:181-216
- Kampe-Persson H. 2010. [Naturalised geese in Europe](#). *Ornis Svecica* **20**:155-173
- Klok C, Schekkerman H, Willems F, Ebbinge B, Van Turnhout C. 2010. [Analysis of population development and effectiveness of management in resident greylag geese *Anser anser* in the Netherlands](#). *Animal Biology* **60**:373-393
- Kotrschal K, Scheiber IBR, Hirschenhauser K. 2010. [Individual performance in complex social systems: the greylag goose example](#). In: Kappeler P, ed. [Animal behaviour: evolution and mechanisms](#). Berlin: Springer Verlag. 121-148

- Kraus RHS, Van Hooft P, Megens H-J, Tsvey A, Fokin SY, Ydenberg RC, PrinsHHT. 2013. [Global lack of flyway structure in a cosmopolitan bird revealed by a genome wide survey of single nucleotide polymorphisms](#). *Molecular Ecology* 22:41-55
- Landry P, Migot P. 2000. [Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir: saison 1998/1999](#). *Faune Sauvage Cahiers Techniques* 251:8-17
- Legendre P, Fortin M-J. 2010. [Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data](#). *Molecular Ecology Resources* 10:831-844
- Librado P, Rozas J. 2009. [DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data](#). *Bioinformatics* 25:1451-1452
- Liu Y, Keller I, Heckel G. 2011. [Range-wide genetic population structure of common pochard \(*Aythya ferina*\): a potentially important vector of highly pathogenic avian influenza viruses](#). *Ecology and Evolution* 1:529-545
- Liu Y, Keller I, Heckel G. 2012. [Breeding site fidelity and winter admixture in a long-distance migrant, the tufted duck \(*Aythya fuligula*\)](#) *Heredity* 109:108-116
- Liu Y, Keller I, Heckel G. 2013. [Temporal genetic structure and relatedness in the Tufted Duck *Aythya fuligula* suggests limited kin association in winter](#). *Ibis* 155:499-507
- Liu S, Li Y, Lu J, Su X, Tang M, Zhang R, Zhou L, Zhou C, Yang Q, Ji Y+2 more. 2013. [SOAPBarcode: revealing arthropod biodiversity through assembly of Illumina shotgun sequences of PCR amplicons](#). *Methods in Ecology and Evolution* 4:1142-1150
- Lopes RJ, Alves JA, Gill JA, Gunnarsson TG, Hooijmeijer JCEW, Lourenco PM, Masero JA, Piersma T, potts PM, Rabacal B+4 more. 2013. [Do different subspecies of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* overlap in Iberian wintering and staging areas? Validation with genetic markers](#). *Journal of Ornithology* 154:35-40
- Lorenz KZ. 1966. [The triumph ceremony of the greylag goose, *Anser anser*](#). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 251:477
- Mabry KE, Shelley EL, Davis KE, Blumstein DT, Van Vuren DH. 2013. [Social mating system and sex-biased dispersal in mammals and birds: a phylogenetic analysis](#). *PLoS ONE* 8:e57980
- Maruyama T, Fuerst PA. 1985. [Population bottlenecks and non equilibrium models in population genetics. II. Number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck](#). *Genetics* 111:675-689
- Nilsson L. 2007. [The Nordic greylag goose \(*Anser anser*\) project](#). *Aves* 44:177-184
- Nilsson L, Follestad A, Guillemain M, Schricke V, Voslamber B. 2013. [France as a staging and wintering area for greylag geese *Anser anser*](#). *Wildfowl* 63:24-39

- Nilsson L, Kahlert J, Persson H. 2001. [Moult and moult migration of greylag geese *Anser anser* from a population in Scania, south Sweden](#). *Bird Study* **48**:129-138
- Paulus KB, Tiedemann R. 2003. [Ten polymorphic autosomal microsatellite loci for the Eider duck *Somateria mollissima* and their cross-species applicability among waterfowl species \(*Anatidae*\)](#) *Molecular Ecology Notes* **3**:250-252
- Peakall R, Smouse PE. 2006. [GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research](#). *Molecular Ecology Notes* **6**:288-295
- Pearce JM, Talbot SL, Pierson BJ, Petersen MR, Scribner KT, Dickson DL, Mosbech A. 2004. [Lack of spatial genetic structure among nesting and wintering King Eiders](#). *The Condor* **106**:229-240
- Persson H. 1993. [Arrival patterns of greylag geese *Anser anser* in the Guadalquivir Marismas](#). *Wildfowl* **44**:19-23
- Pistorius PA, Follestad A, Nilsson L, Taylor FE. 2007. [A demographic comparison of two Nordic populations of greylag geese *Anser anser*](#). *Ibis* **149**:553-563
- Pistorius PA, Follestad A, Taylor FE. 2006. [Declining winter survival and fitness implications associated with latitudinal distribution in Norwegian greylag geese *Anser anser*](#). *Ibis* **148**:114-125
- Posada D. 2008. [jModelTest: phylogenetic model averaging](#). *Molecular Biology and Evolution* **25**:1253-1256
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. [Inference of population structure using multilocus genotype data](#). *Genetics* **155**:945-959
- QGIS Development Team. 2014. [QGIS geographic information system](#). In: [Open Source Geospatial Foundation Project](#). Available at <http://qgis.osgeo.org>
- Rambaut A. 2008. FigTree: Tree Figure drawing tool 2006–2009 (Version 1.3.1). Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. Available at <http://tree.bio.ed.ac.uk>
- Ramo C, Amat JA, Calderón J, Gómez-Crespo E, Navedo JG, Green AJ, Jubete F, Masero JA, Palacios J, Rodríguez-Alonso M+2 more. 2012. [Distribution and population trends of wintering greylag geese in Spain](#). In: [14th Meeting of the Goose Specialist Group, vol. 28](#). Steinkjer. Nord-Trøndelag University College.
- Raymond M, Rousset F. 1995. [GENEPOP \(version 1.2\): population genetics software for exact tests and ecumenicism](#). *Journal of Heredity* **86**:248-249
- Rohwer FC, Anderson MG. 1988. [Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl](#). In: Johnston E, Richard F, eds. [Current Ornithology v.5](#). Boston: Springer. 187-221
- Rosenberg NA. 2003. [Distruct: a program for the graphical display of population structure](#). *Molecular Ecology Notes* **4**:137-138

- Rousset F. 2008. [GENEPOP'007: a complete reimplementation of the GENEPOP software for Windows and Linux](#). *Molecular Ecology Resources* **8**:103-106
- Ruokonen M, Aarvak T, Chesser RK, Lundqvist A-C, Merilä J. 2010. [Temporal increase in mtDNA diversity in a declining population](#). *Molecular Ecology* **19**:2408-2417
- Ruokonen M, Aarvak T, Madsen J. 2005. [Colonization history of the high-arctic pink-footed goose *Anser brachyrhynchus*](#). *Molecular Ecology* **14**:171-178
- Ruokonen M, Kvist L, Aarvak T, Markkola J, Morozov V, Øien IJ, Syroechkovsky EE, Tolvanen P, Lumme J. 2004. [Population genetic structure and conservation of the lesser white-fronted goose *Anser erythropus*](#). *Conservation Genetics* 501-512
- Ruokonen M, Kvist L, Lumme J. 2000. [Close relatedness between mitochondrial DNA from seven *Anser* goose species](#). *Journal of Evolutionary Biology* **13**:532-540
- Saitou N, Nei M. 1987. [The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees](#). *Molecular Biology and Evolution* **4**:406-425
- Scribner KT, Petersen MR, Fields RL, Talbot SL, Pearce JM, Chesser RK. 2001. [Sex-biased gene flow in Spectacled Eiders \(*Anatidae*\): inferences from molecular markers with contrasting modes of inheritance](#). *Evolution* **55**:2105-2115
- Shahin AAB, Ata ATM, Shnaf ASMA. 2014. [Karyotype and C-banding pattern of the domestic geese *Anser anser* populations \(Aves: *Anatidae*\) in Egypt](#). *Folia Biologica* **62**:49-58
- Snow DW, Perrins CM, Cramp S. 1998. [The complete birds of the western Palaearctic: On CD-ROM](#). Oxford: Oxford University Press.
- SOVON. 1987. [Atlas van de Nederlandse vogels](#). Nederland, Leiden: SOVON Vogelonderzoek Nederland, Arnhem NL.
- Sun J, Zhang S, He D-Q, Chen S-Y, Duan Z-Y, Yao Y-G, Liu Y-P. 2014. [Matrilineal genetic structure of domestic geese](#). *Journal of Poultry Science* **51**:130-137
- Tamura K, Nei M. 1993. [Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees](#). *Molecular Biology and Evolution* **10**:512-526
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S. 2011. [MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods](#). *Molecular Biology and Evolution* **28**:2731-2739
- Voslamber B, Knecht E, Kleijn D. 2010. [Dutch greylag geese *Anser anser*: migrants or residents?](#) *Ornis Svecica* **20**:207-214
- Wang CM, Way TD, Chang YC, Yen NT, Hu CL, Nien PC, Jea YS, Chen LR, Kao JY. 2010. [The origin of the white Roman goose](#). *Biochemical Genetics* **48**:938-943

- Weiß BM, Poggemann K, Olek K, Foerster K, Hirschenhauser K. 2008. [Isolation and characterization of microsatellite marker loci in the greylag goose \(*Anser anser*\)](#) *Molecular Ecology Resources* **8**:1411-1413
- Wilson GA, Rannala B. 2003. [Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes](#). *Genetics* **163**:1177-1191
- Winker K, Graves GR. 2008. [Genetic structure of breeding and wintering populations of Swainson's Warbler](#). *Wilson Journal of Ornithology* **120**:433-445

Latitudinal-Related Variation in Wintering Population Trends of Greylag Geese (*Anser Anser*) along the Atlantic Flyway: A Response to Climate Change?

Cristina Ramo, Juan A. Amat, Leif Nilsson, Vincent Schricke, Mariano Rodríguez-Alonso, Enrique Gómez-Crespo, Fernando Jubete, Juan G. Navedo, José A. Masero, Jesús Palacios, Mathieu Boos, Andy J. Green

Ramo, C., Amat, J. A., Nilsson, L., Schricke, V., Rodríguez-Alonso, M., Gómez-Crespo, E., ... & Green, A. J. (2015). Latitudinal-Related Variation in Wintering Population Trends of Greylag Geese (*Anser Anser*) along the Atlantic Flyway: A Response to Climate Change?. *PloS one*, 10(10), e0140181.

Article en accès libre sur le site de PlosOne.

Abstract

The unusually high quality of census data for large waterbirds in Europe facilitates the study of how population change varies across a broad geographical range and relates to global change. The wintering population of the greylag goose *Anser anser* in the Atlantic flyway spanning between Sweden and Spain has increased from 120 000 to 610 000 individuals over the past three decades, and expanded its wintering range northwards. Although population sizes recorded in January have increased in all seven countries in the wintering range, we found a pronounced northwards latitudinal effect in which the rate of increase is higher at greater latitudes, causing a constant shift in the centre of gravity for the spatial distribution of wintering geese. Local winter temperatures have a strong influence on goose numbers but in a manner that is also dependent on latitude, with the partial effect of temperature (while controlling for the increasing population trend between years) being negative at the south end and positive at the north end of the flyway. Contrary to assumptions in the literature, the expansion of crops exploited by greylag geese has made little contribution to the increases in population size. Only in one case (expansion of winter cereals in Denmark) did we find evidence of an effect of changing land use. The expanding and shifting greylag population is likely to have increasing impacts on habitats in northern Europe during the course of this century.

Data Availability: All relevant data are available from the CSIC Institutional Data Repository (<http://digital.csic.es/handle/10261/122692>).

Introduction

Global warming is unequivocal: the mean surface temperature of the Earth has increased about 0.85°C since 1880, when long-term recording started at multiple sites [1], and there is high confidence that the average annual temperatures in the Northern Hemisphere over the period 1983–2012 have been the warmest for the last 800 years [1]. There is ample evidence of the ecological impacts that this rise in temperature has had on range shifts to keep up with climate change [2–4]. However, for taxa with a widespread distribution the effects on changes in abundance in different parts of their range are much less clear, because reliable census data are rarely available from many parts of this range. The quality of census data for large, conspicuous waterbirds such as geese are often particularly good, and especially in Europe where a high human density and strong ornithological tradition can facilitate intensive monitoring over large areas.

In the Northern hemisphere, migratory birds usually fly long distances between breeding and wintering grounds, spending the winter at lower latitudes, thus taking advantage of seasonal changes in food availability and day length [5]. At higher latitudes, milder winter conditions due to climate warming may allow birds to remain near to the breeding grounds during winter. A pattern of colonization from lower to higher latitudes so as to occupy the newly available habitats may be expected. The main potential advantages of wintering near the breeding grounds are to avoid the mortality associated with migration, to arrive earliest and in better condition at the breeding grounds, and to occupy the highest quality habitat, enhancing reproductive success [6–8]. On the other hand, the main disadvantage is a high thermoregulatory cost as a consequence of more unfavorable winter conditions and sudden changes in availability of resources (e.g. due to snow fall) [9–10].

In the case of waterbirds, changes in migratory phenology have been reported in relation to predation risk [11], or climate change, the latter including both the advancement of spring migration [e.g. 12–16] and delay of autumn migration [17]. Changes in the distribution of wintering populations have also been recorded, usually representing a northward shift of geographical ranges [e.g. 18, 15, but see 19–20]. These changes are thought to be mainly related to climate change, especially rising temperatures [e.g. 5, 21–23]. However, changes in land-use have also played an important role and some migratory waterbirds have responded positively to the intensification of agriculture or the creation of refuges [e.g. 24–26].

Wintering waterfowl populations have been monitored for decades across Europe, producing long-term datasets on bird numbers and distribution (<http://www.wetlands.org>). Among these species, one of the best studied is the European greylag goose (*Anser anser*), whose populations breeding in Norway, southern Sweden, Denmark, northern Germany, the Netherlands and Belgium use the Atlantic migratory flyway [27]. Because of the broad wintering range of this flyway population across countries where all major wetlands have been counted for decades, it provides a unique opportunity to relate changes in distribution to population trends across the range, and to different aspects of global change.

For most of the 20th century, the majority of greylags in the Atlantic flyway wintered in the Guadalquivir marshes (including Doñana National Park) in southern Spain [28–29], but in recent years greylags have established new wintering areas, expanding their northern wintering range up to southern Sweden [30–32]. Thus, greylag geese wintering in western continental Europe are now spread over a latitudinal range of 2700 km. This geographical spread of the wintering area has been paralleled by a numerical increase across the flyway [29, 33].

Here, we analyze latitudinal changes in population trends and distribution of greylag geese wintering along the Atlantic flyway. We aim to identify the relative importance of land use changes and climate warming in explaining population increases during winter along the flyway. Given the recent expansion of wintering greylags towards the north, we predicted that population increase would be greater at northern than at southern wintering sites, not only due to warming that has increased the availability of winter food, but also because the traditional wintering sites further south would be closer to carrying capacity than “empty” northern sites. In addition, since the Guadalquivir marshes at the southern end of the flyway previously held most of the flyway population, and the timing of arrival of the geese has been recorded there for decades, we consider how the timing has changed over the years.

Material and Methods

Geese data

National totals for January count data from Sweden, Denmark, Germany, The Netherlands, Belgium and France during 1980–2009 were obtained from the International Waterbird Census (IWC, Wetlands International). Information from Spain during the same period was provided by the Monitoring Team of the Estación Biológica de Doñana (Guadalquivir marshes, which includes the Doñana National Park and surrounding areas), collected by the authors (Villafáfila, Nava, Boada and Pedraza lagoons, and Guadiana ricefields), or obtained from SEO/BirdLife (rest of Spain).

No specific permissions were required, as the study relies on census data collected during general surveys of wintering birds carried out in each location for other purposes, and not for the purpose of this paper. The study species is not endangered or protected, and no birds were collected or sampled, only counted from a distance.

We did not have access to count data at individual localities, except for Spain. We therefore used updated national maps with wintering distribution of greylag [34–40] to calculate the latitudinal centre of each national wintering population. Taking into account only the coordinates of the important wintering localities (3 major localities in Belgium and Spain, and localities with at least 250–1000 individuals in Sweden, 500–1500 in Denmark, 400–4000 in Germany, 5000 in The Netherlands, and 350–1450 in France) we took the average latitude between the most northern and the most southern localities for each country.

We used data from the literature [28] and personal observations from ornithologists and wardens of the Estación Biológica de Doñana to establish the date of first arrival of greylag geese to Doñana National Park in the Guadalquivir marshes in autumn every year since 1961. We did not include singletons, but arrival of the first flock of at least 5 individuals.

Climate and land use data

As a measure of the variation in winter temperatures along the flyway we used the annual mean national temperature in January from 95 meteorological stations with complete datasets, located at altitudes below 700 m, and spanning the latitudinal range 36.5–58.4° N (<http://www.cru.uea.ac.uk/data/>, see [S1 Table](#)). According to linear regression there are positive, although not statistically significant, temperature trends in all countries, with increments ranging from 0.6°C in Spain, to 1.8°C in Denmark during 1980–2009 ([Fig 1](#)).

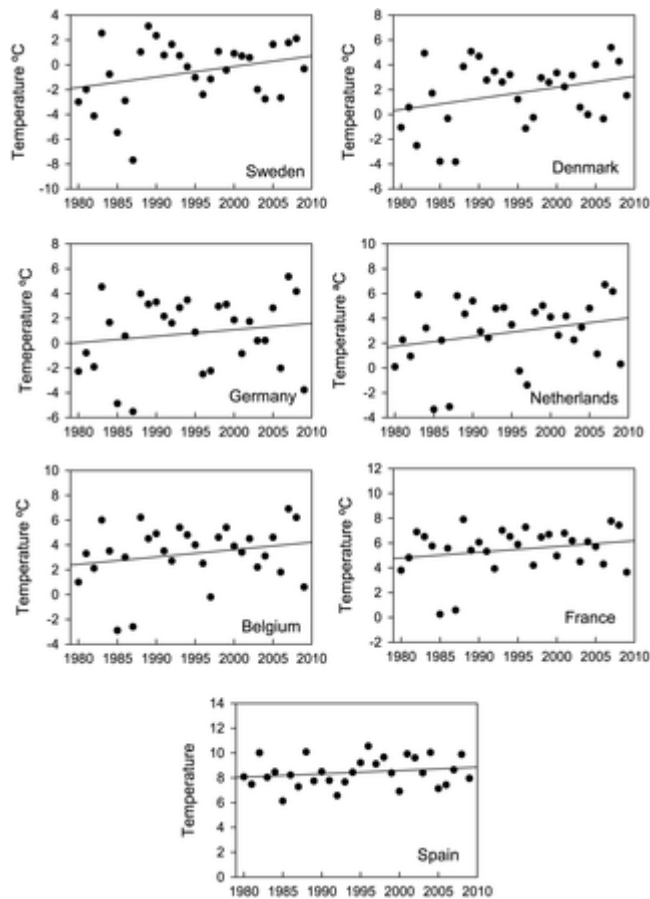


Fig 1. January mean temperatures in the wintering countries of greylag geese from 1980 to 2009, together with fitted linear regression lines.

Agricultural land use data were extracted from Eurostat database statistics (http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/agriculture/agricultural_production/database, see S2 Fig). The main crops used by wintering geese were winter cereals (common winter wheat and winter barley), potatoes and sugar beet in Sweden [41], winter cereals and oilseed rape and sugar beet in Denmark [27], winter cereals and oilseed rape in Germany and France [27], winter cereals, potatoes and sugar beet in the Netherlands [42], winter cereals and potatoes in Belgium [38], and cereals and rice in Spain [43–45]. We therefore used the surface areas of these crops for further analyses (S2 Fig).

Data analyses

Firstly, the TRIM (Trends and Indices for Monitoring Data) programme [46] was used to assess the long-term trends in winter populations in different countries. This software analyses time series of counts using Poisson regression, while correcting for any overdispersion and serial correlation in the data (see [46] for details). Due to the lack of IWC data for the early years in several countries, we only considered the period 1987–2009 so as to analyze trends in a comparable way.

Secondly, we performed linear regression models to determine the effects of winter temperature and crop surface areas on the number of wintering birds. In these models, the dependent variable was the annual census (log-transformed) in January, whereas year (as linear trend), mean temperature in January (°C) and surface areas (x1000 ha) of the different crops used by geese for each country were the predictors. All possible sub-models were generated from the general model using the MuMIn package in R (RCore Team 2014). We followed a model selection procedure based on Akaike's Information Criteria (AIC; [47]). When several models differed in

AIC by less than 2 we generated an averaged full model using MuMIn. Tests confirmed the normality and homoscedasticity of the residuals (only the model for France showed violation of these assumptions). We also performed an analysis of partial autocorrelation of the residuals from each model to determine if there was any temporal structure. No temporal autocorrelation was detected and hence we did not include any autoregressive terms in the models. To test relationships between pairs of variables, we used Pearson correlations. These analyses were performed using STATISTICA software (version 11; StatSoft, Tulsa, OK).

Results

Numbers of wintering greylag geese have increased in all countries along the flyway during the last three decades ([Fig 2](#)). At the beginning of the 1980s, most geese wintered in Spain and to a much lesser extent in the Netherlands. Later, in the 1990s, the geese increased in numbers in France, Belgium, the Netherlands and Germany, and finally in the 2000s a similar pattern was registered in Denmark and Sweden. By 2009, the main wintering population was in the Netherlands (54% of the whole population), followed by Spain (20%), Denmark, Germany and Sweden (9, 7, and 6%, respectively), and France and Belgium (3 and 2%, respectively).

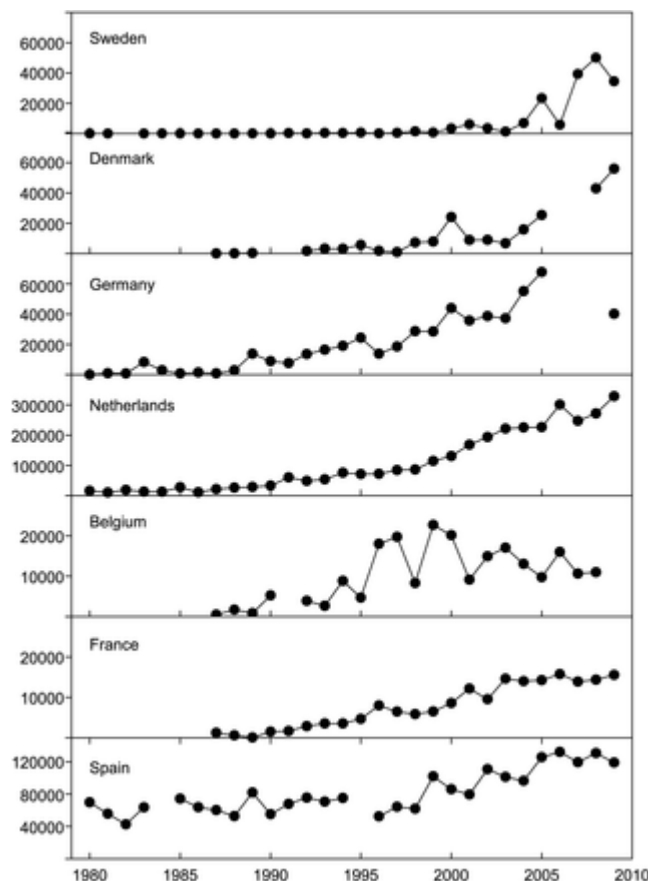


Fig 2. Winter greylag geese population estimates (mid January counts) in different countries of the Atlantic flyway between 1980 and 2009.

The annual increase in the number of wintering geese during 1987–2009 ([Table 1](#)) varied between 3.85% in the extreme south of the migratory route (Spain) and 36.73% in the North (Sweden), showing a significant positive relationship with latitude ($r = 0.79$; $p = 0.04$; [Fig 3](#)). While in most countries we did not observe any abrupt changes in the trends of wintering populations, the most northerly countries (Sweden and Denmark) experienced an abrupt point of inflection around the mid–2000s, when rapid population increase began ([Fig 2](#)).

Country	Average	Maximum	Multiplicative Slope	Std. error	Annual increase (%)
Norway	80	512	0.9915**	0.0064	-0.85
Sweden	7810	50113	1.3673**	0.0043	36.73
Denmark	11043	55936	1.3276**	0.0067	32.76
Germany	25775	67741	1.1367**	0.0005	13.87
Netherlands	134367	328466	1.1300**	0.0002	13.00
Belgium	10429	22710	1.1268**	0.0009	12.68
France	7772	15736	1.1864**	0.0020	18.64
Spain	87313	132190	1.0385**	0.0001	3.85

(**, $p < 0.01$; ns, non significant).

doi:10.1371/journal.pone.0140181.t001

Table 1. Average and maximum winter population, multiplicative slopes and annual increase of greylag geese during winter in countries of the Atlantic flyway from 1987–2009 (1987–2008 for Belgium), estimated using the TRIM programme.

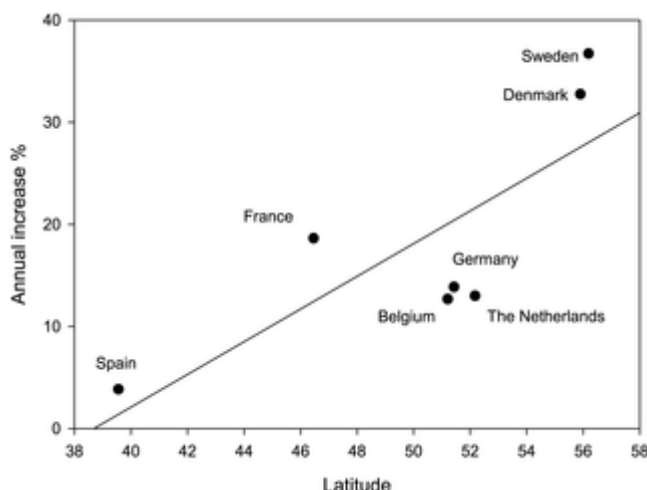


Fig 3. Annual increase during 1987–2009 of wintering greylag geese (see Table 1) in different countries along the Atlantic flyway in relation to latitude.

Results of regression models showed that the annual fluctuations in geese abundance were positively associated with the local temperature in January in Sweden, Denmark and Germany but negatively in Spain (Table 2). Indeed, a marked latitudinal trend in the effect of local temperature was apparent: from a negative value of the regression coefficient in the south to positive values in the north (with statistically significant effects in four countries). On the other hand, there was only one case in which land use changes were significantly associated with the number of wintering birds (the surface area occupied by winter cereals in Denmark). Finally, the wintering population size was positively and significantly associated with year in all countries (Table 2).

		B	Adjusted SE	t/z	p
Sweden n = 24 years	Intercept	-698.48	37.85	18.45 ¹	<0.001
	Year	0.30	0.02	16.14 ¹	<0.001
	Temperature	0.18	0.05	3.35 ¹	<0.001
	Sugar beet	-0.01	0.02	0.64 ¹	0.525
Denmark n = 19 years	Intercept	-374.62	56.26	-6.66 ²	<0.001
	Year	0.19	0.03	6.63 ²	<0.001
	Winter cereals	0.01	0.00	4.93 ²	<0.001
	Temperature	0.39	0.06	6.21 ¹	<0.001
Germany n = 16 years	Intercept	-282.40	71.75	3.94 ¹	<0.001
	Year	0.15	0.04	4.04 ¹	<0.001
	Temperature	0.11	0.04	3.10 ²	<0.01
	Oilseed rape	-0.00	0.00	0.93 ¹	0.354
Netherlands n = 30 years	Intercept	-235.70	11.01	21.31 ¹	<0.001
	Year	0.12	0.01	22.64 ¹	<0.001
	Temperature	-0.01	0.01	0.49 ²	0.625
	Winter cereals	-0.00	0.00	0.53 ²	0.599
Belgium n = 12 years	Intercept	-528.65	86.25	-6.09 ²	<0.001
	Year	0.27	0.04	6.09 ²	<0.001
France n = 23 years	Intercept	-340.60	58.02	5.87 ¹	<0.001
	Year	0.18	0.03	5.98 ¹	<0.001
	Winter cereals	-0.00	0.00	0.77 ¹	0.439
Spain n = 28 years	Intercept	-56.30	10.93	5.14 ¹	<0.001
	Year	0.03	0.00	6.18 ¹	<0.001
	Temperature	-0.09	0.03	-3.43 ¹	<0.001
	Rice	-0.00	0.00	0.71 ¹	0.478

¹ z value;

² t value

doi:10.1371/journal.pone.0140181.t002

Table 2. Regression coefficients, adjusted standard error, values of t or z (for full averaged model) and p values from linear regression models between wintering greylag geese (log-transformed) as dependent variable and year, surface of crops and January temperatures as predictors.

Only best sub-models are represented. When there is more than one sub-model with $\Delta AIC < 2$ (see [S2 Table](#)) full model averaged coefficients are shown (see [methods](#)). Sample sizes vary greatly because of missing data for predictor variables, especially for land use.

doi:10.1371/journal.pone.0140181.t002

We found a significant positive correlation between the date on which the first geese arrived to the Guadalquivir marshes in autumn, and year ($y = -539.95 + 0.41 x$; $r = 0.52$; $p < 0.001$; [Fig 4](#)). In the 1960s, the first arrivals took place in late September, but over the years they have gradually become later, with an estimated delay of 4 days per decade.

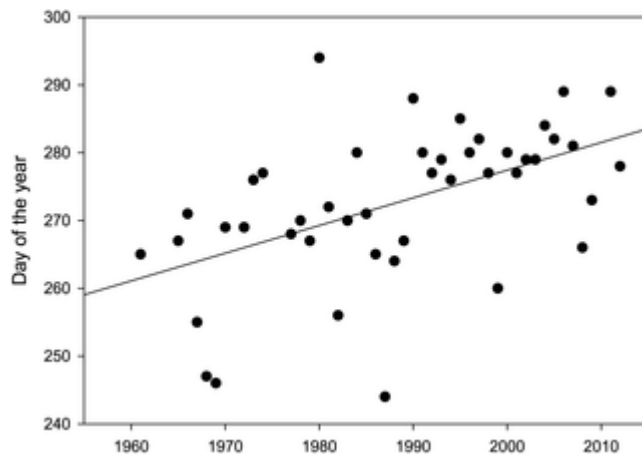


Fig 4. Trend in the first arrival of greylag geese to the Guadalquivir marshes (Doñana) in autumn between 1961 and 2012.

The fitted regression line is: $\text{Day} = -539.954 + 0.4087 \times \text{Year}$ ($r = 0.516$, $P < 0.001$).

Discussion

Winter populations of greylags have increased during the last decades in all countries along the Atlantic flyway. The high quality of the census data has allowed us to demonstrate clear spatial and temporal patterns. The further north the wintering area: 1) the faster the increase has been, and 2) the later this increase has occurred. Furthermore, our regression models revealed that the response of wintering populations to changes in temperature switches from being positive in the north of the flyway to negative in the southern extreme.

Lehikoinen et al. [18] found that a shift in the wintering distributions of three duck species in Europe correlated with an increase in winter temperature in the north-eastern part of the wintering area, where bird abundance increased, corresponding with decreases in abundance at south-western sites. In our case, the greylag goose populations are still increasing in all countries, although there have been a northward expansion and a change in the centre of gravity: in the 1980s, Spain hosted almost all wintering geese, while in 2009 the bulk of the population was in The Netherlands, and 15% of geese wintered further north in Sweden and Denmark.

On the other hand, the later arrival recorded over time in the Guadalquivir marshes is entirely consistent with changes in greylag migration reported for other countries (see [S4 Table](#)). During the last decades, the geese arrived earlier to the breeding grounds and spent more time in northern areas, delaying their arrival to southern wintering grounds. This pattern is consistent with an effect of climate change. When compared with the increases in temperature over time ([Fig 1](#)), the changes in migration phenology over the same period show stronger and more significant patterns, suggesting that geese can advance their phenology to keep track with, or faster than, climate change. Voslamber et al. [35] already suggested that climate change explains why greylags breeding in the Netherlands have reduced their tendency to migrate south over the last 20 years.

Climate warming does not have the same effect on winter conditions along the flyway. In Spain, France, Belgium and the Netherlands winter temperatures (average around 8.4, 5.5, 3.3, and 3.2°C in January during 1980–2009, respectively) are not usually a limiting factor for geese, but in Sweden, Denmark and Germany mean temperatures in January usually fall below 0°C (Fig 1), limiting food availability as foraging habitats freeze. In recent decades, northern countries have experienced a greater increase in temperature [1]. In southern Sweden, the proportions of nights and days that fell below 0°C in winter showed a substantial decrease of 5–10% and 5–15%, respectively, from 1950 to 2011 [48]. Thus, warming can increase the access to feeding resources in northern sites. In Sweden, very few greylags were found in the country in January before the late 1990s, but in more recent mild years up to 25% of the September totals remained in the country for the winter [32]. In addition, in milder winters the arrival of the first geese to the breeding areas from the wintering grounds may advance, increasing the winter population in these areas [30].

It could be argued that the increasing population of geese in non-traditional wintering areas might be due to a ‘buffer effect’, which occurs when migratory individuals occupy the best habitat areas first and later they spread to poorer sites during a period of population growth [5]. This buffer effect has been demonstrated in the increasing population of another long-distance migratory waterbird, the black-tailed godwit *Limosa limosa islandica* [49–50]. However, we can discard a buffer effect as a major density-dependent process acting on the greylag population, because the newly occupied areas seem to be of higher quality than traditional areas. Shifts in the wintering location of individually marked geese from Spain to the Netherlands have been recorded [12, 30], and greylag geese breeding in Scania (South of Sweden) and wintering in non-traditional areas (the Netherlands) not only arrived earlier, but also had better survival rates and reproductive success than those wintering in Spain [30, 51–52]. In other words, the latitudinal effects we have recorded seem to be a consequence of a combination of three factors: individual geese changing their choice of wintering sites; individuals wintering further north having higher survival, and individuals wintering further north having higher reproductive success, contrary to the buffer effect.

Although the energetic benefits of migrating longer rather than shorter distances have been demonstrated in black-tailed godwit [9–10], data on European spoonbills *Platalea leucorodia* suggests that flying further does not necessarily yield fitness benefits [53–54]. The higher reproductive success and lower mortality of geese wintering further north could be due to the lower direct costs of migration, or alternatively could reflect a difference in individual quality between birds choosing to winter in the south and those staying further north.

Changes in land use have also been important along the Atlantic flyway. Agricultural practices such as expansion of oilseed rape, winter cereals, sugar beet, potatoes and nitrogen inputs to grasslands, have enhanced the carrying capacity of winter habitats for greylags [32, 41, 55]. Nowadays, wintering geese rely on food resources offered by agricultural fields, which represent about 70% of the land surface area in the Netherlands [42], where there is a positive correlation between the degree of agricultural exploitation by greylag geese and its population size [55]. Nevertheless, the area dedicated to these crops only experienced important increases since 1980 in one country, Denmark (S2 Fig). A significant partial effect of the surface area of winter cereals on the wintering numbers of geese (Table 2) indicates that changes in land use can only be considered to have had a major role in explaining the increase in goose numbers in Denmark. A similar situation has occurred with the pink-footed goose (*Anser brachyrhynchus*), as the increase in the winter population of this species in Denmark coincided with the increase in surface area of winter cereals [24]. Increases in the quality of agricultural habitat may be important as well as quantity, but unfortunately we had no suitable measure of quality for our analyses.

Because greylag geese are a quarry species, hunting mortality may contribute to the costs of migration, and changes in hunting pressure could possibly contribute to the general population increase, and to the changes in population trend with latitude. However, available data do not support a role for hunting mortality, as there is no evidence that this has decreased in Europe. During the 1970s, the total hunting bag of this flyway population was estimated at 10,000, which represented around 30% of the whole population [56]. More than three decades later, an estimated 107,813 geese were shot annually (30.8% of the winter population, [57]). In the Netherlands alone, 80,793 and 132,720 geese were shot under management schemes or with special permits in the 2007/2008 and 2010/2011 seasons respectively (30% and 29.2% of the January Netherlands population, [58–59]). Furthermore, there has been a reduction in hunting pressure in the Guadalquivir marshes owing to an extension of protected areas and a reduction in the number of days when hunting is permitted [60]. Nevertheless this has not led to an increase in the numbers of wintering greylags [61]. Clearly, it is unlikely that the relationship between population trend and latitude can be explained on the basis of hunting.

Our regression models that attempt to account for the effects of climate warming and the changes in land-use do not fully explain the winter population trends, as indicated by our result that the partial effect of year remains significant in the models for all countries. These results may partly be because the predictor variables we used do not fully represent the complexities of changes in land use (e.g. the changes in practice within a given crop type) or climate change (e.g. changes in wind speed or other parameters influencing the thermal biology of geese). The high intrinsic growth rates in the wintering populations in a given area are also likely to be related to global changes in other areas along the flyway, especially in breeding sites. For example, a general reduction in adult mortality with time across the flyway could contribute to the strong, universal year effect.

Apart from impacts on agriculture, which in the Netherlands constitutes an important problem [42], the major expansion in the total number of greylags in this flyway population may have negative consequences for conservation of natural habitats in the breeding areas, now used also as wintering areas, as observed for other expanding geese species. In North America, increasing numbers of snow geese (*Chen caerulescens*) have led to loss of vegetation, and exposure and partial erosion of sediment, resulting in the loss of intertidal saltmarshes and the establishment of an alternative stable state (exposed sediments) [62]. In Dutch wetlands, grazing by greylags in combination with other herbivorous waterbirds is already reducing the species richness and diversity of riparian vegetation [63]. Furthermore, in Belgium and the Netherlands, greylags and alien Canada geese *Branta canadensis* are already causing similar conflicts by degrading parks and urban wetlands [64]. Potential impacts of greylags may also be exacerbated by the changing migration phenology, since the geese are spending successively more days a year in the breeding areas.

In conclusion, climate warming may have facilitated latitudinal-related increases in wintering populations of greylag geese by enhancing the carrying capacity of habitats at northern latitudes. Local temperature effects detected in our models are consistent with a causal effect of climate change, since the population increase is related to changes in temperature. Our findings may allow the formulation of predictions for long term consequences on the size of wintering populations in different sites. Thus, as temperatures continue to increase during this century [1], it is expected that the trend that we have documented here will be exacerbated, which may lead to a decline in the number of greylag geese wintering in historical southern sites and further northward expansion of the wintering range. Recent censuses in the main wintering localities in Spain (which hold 90% of the geese in Spain) are in line with this prediction, showing a 15% decrease in mean geese numbers (from 100,225 birds in 2000–2009 to 85,141 in 2010–2013). The change in migration phenology at the southern end of the flyway itself suggests that the

southernmost limit of the wintering range will begin to contract within the coming decades.

Acknowledgments

Wetlands International provided census data for France, Belgium, Netherlands, Germany, Denmark and Sweden, and SEO/Birdlife for many Spanish locations. Thanks also to the Doñana Biological Monitoring Team, especially Luis García and Héctor Garrido who conducted most of the aerial counts in the Guadalquivir marshes, José Luis del Valle who provided data about geese arrival, and Miguel Ángel Rendón who provided statistical advice.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CR JAA AJG. Performed the experiments: CR JAA LN VS MRA EGC FJ JGN JAM JP MB AJG. Analyzed the data: CR AJG. Wrote the paper: CR JAA AJG. Revisions of later manuscript versions: CR JAA LN VS MRA JGN JAM MB AJG.

References

1. Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, et al., editors (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
2. Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan A, Beebee TJC, et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395. pmid:11919621 doi: 10.1038/416389a
3. Parmesan C, Yohe G (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42. pmid:12511946 doi: 10.1038/nature01286
4. Thackeray SJ, Sparks TH, Fredericksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, et al. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob Chang Biol* 16: 3304–3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x
5. Newton I (2008). The migration ecology of birds. Academic Press.
6. Nilsson L, Persson H (1994). Factors affecting the breeding performance of a marked Greylag Goose *Anser anser* population in south Sweden. *Wildfowl* 45: 33–48.
7. Drent R, Both C, Green M, Madsen J, Piersma T (2003). Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos* 103: 274–292. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12274.x
8. Klaassen RHG, Hake M, Strandberg R, Koks BJ, Trierweiler C, Exo KM, et al. (2014). Where and when does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. *J Anim Ecol* 83: 176–184. doi: 10.1111/1365-2656.12135. pmid:24102110
9. Alves JA, Gunnarssons TG, Potts PM, Gélinaud G, Sutherland WJ, Gill JA (2012). Overtaking on migration: does longer distance migration always incur a penalty? *Oikos* 121: 464–470. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19678.x
10. Alves JA, Gunnarsson TG, Hayhow DB, Appleton GF, Potts PM, Sutherland WJ, et al. (2013). Costs, benefits, and fitness consequences of different migratory strategies. *J Ecol* 94: 11–17. doi: 10.1890/12-0737.1
11. Ydenberg RC, Butler RW, Lank DB, Smith BD, Ireland J (2004). Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271: 1263–1269. doi: 10.1098/rspb.2004.2713
12. Nilsson L (2006). Changes in migration patterns and wintering areas of south Swedish greylag geese *Anser anser*. In: Boere GC, Galbraith CA, Stroud DA, editors. *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, pp. 514–516.

13. Pistorius PA, Follestad A, Taylor FE (2006). Temporal changes in spring migration phenology in the Norwegian greylag goose *Anser anser*, 1971–2004. *Wildfowl* 56: 23–36.
14. Fouquet M, Schricke V, Fouque C (2009). Greylag geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005. *Wildfowl* 59: 143–151.
15. Guillemain M, Pöysä H, Fox AD, Arzel C, Dessborn L, Ekroos J, et al. (2013). Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know. *Wildlife Biol.* 19: 404–419. doi: 10.2981/12-118
16. Arzel C, Dessborn L, Pöysä H, Elmberg J, Nummi P, Sjöberg K. (2014). Early springs and breeding performance in two sympatric duck species with different migration strategies. *Ibis* 156: 288–298. doi: 10.1111/ibi.12134
17. Lehikoinen A, Jaatinen K (2012). Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *J Ornithol* 153: 563–570. doi: 10.1007/s10336-011-0777-z
18. Lehikoinen A, Jaatinen K, Vähätalo AV, Clausen P, Crowe O, Deceuninck B, et al. (2013). Rapid climate driven shifts in wintering distributions of three common waterbird species. *Glob Chang Biol* 19: 2071–2081. doi: 10.1111/gcb.12200. pmid:23509023
19. Tombre IM, Høgda KA, Madsen J, Griffing LR, Kuijken E, Shimings P, et al. (2008). The onset of spring and timing of migration in two arctic nesting goose populations: the pink-footed goose *Anser bachyrhynchus* and the barnacle goose *Branta leucopsis*. *J Avian Biol* 39: 691–703. doi: 10.1111/j.1600-048x.2008.04440.x
20. Clausen KK, Clausen P (2013). Earlier Arctic springs cause phenological mismatch in long-distance migrants. *Oecologia* 173: 1101–1112. doi: 10.1007/s00442-013-2681-0. pmid:23660701
21. Crick HQP 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* 146: 48–56. doi: 10.1111/j.1474-919x.2004.00327.x
22. Gordo O 2007. Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Clim Res* 35: 37–58. doi: 10.3354/cr00713
23. Lehikoinen A, Sparks TH (2010). Changes in migration. In: Møller AP, Fiedler W, Berthold P, editors. *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press Inc, pp. 89–112.
24. Fox AD, Madsen J, Boyd H, Kuijken E, Norriss DW, Tombre IM, et al. (2005). Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Glob Chang Biol* 11: 881–893. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00941.x
25. Gauthier G, Giroux JF, Reed A, Béchet A, Bélanger L (2005). Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Glob Chang Biol* 11: 856–868. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00944.x
26. Masero JA, Santiago-Quesada F, Sánchez-Guzmán JM, Villegas A, Abad-Gómez J M, Lopes R J, et al. (2011). Long lengths of stay, large numbers, and trends of the black-tailed godwit *Limosa limosa* in rice fields during spring migration. *Bird Conserv Int* 21: 12–24. doi: 10.1017/s0959270910000092
27. Madsen J, Craknell G, Fox AD, editors (1999). *Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution.*—Wetlands International Publ. No. 48, Wetlands International.
28. Bernis F (1964). La invernada y migración de nuestros ánsares. *Ardeola* 9: 67–109.
29. Madsen J (1991). Status and trends of goose populations in the western Palearctic in the 1980s. *Ardea* 79: 113–122.
30. Andersson A, Follestad A, Nilsson L, Persson H (2001). Migration patterns of Nordic greylag geese *Anser anser*.—*Ornis Svec* 11: 19–58. doi: 10.1111/j.1474-919x.2007.00682.x

31. Nilsson L, Follestad A, Guillemain M, Schricke V, Voslamber B (2013). France as staging and wintering area for greylag geese *Anser anser*. *Wildfowl* 63: 24–39.
32. Nilsson L (2013). Censuses of autumn staging and wintering goose populations in Sweden 1977/1978–2011/2012. *Ornis Svec* 23: 3–45.
33. Fox AD, Ebbinge BS, Mitchell C, Heinicke T, Aarvak T, Colhoun K, et al. (2010). Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and an assessment of trends. *Ornis Svec* 20: 115–127.
34. Petersen IK, Nielsen RD, Pihl S, Clausen P, Therkildsen O, Christensen TK, et al. (2010). Landsdækkende optælling af vandfugle i Danmark, vinteren 2007/2008. Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet. 78 s. Arbejdsrapport fra DMU nr. 261.
35. Voslamber B, Knecht E, Kleijn D (2010). Dutch greylag geese *Anser anser*: migrants or residents? *Ornis Svec* 20: 207–214.
36. González R, Pérez-Aranda D (2011). Las aves acuáticas en España, 1980–2009.—SEO/BirdLife.
37. Kruckenberg H, Mooij JH, Südbeck P, Heinicke T (2011). Internationale Verantwortung Deutschlands zum Schutz arktischer und nordischer Wildgänse Teil: Verbreitung der Arten in Deutschland. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 43: 334–342.
38. Devos K, Kuijken E (2012). Wintering wild geese in Belgium: an update on numbers and trends (1990/1991–2011/2012). *Goose Bull.* 15: 18–27.
39. Hornman M, Hustings F, Koffijberg K, Kleefstra R, Klaassen O, van Winden E, et al. (2012). Watervogels in Nederland in 2009/2010. *Sovon-Rapport* 2012/02.
40. Deceuninck B, Maillet N, Ward A, Dronneau C, Mahéo R (2013). Synthèse des dénombrements d'anatidés et de foulques hivernant en France à la mi-janvier 2012. Ligue pour la Protection des Oiseaux /Birdlife.
41. Nilsson L, Kampe-Persson H (2013). Field choice of autumn staging and wintering geese in south-western Sweden 1977/78–2011/12. *Ornis Svec* 23: 46–60.
42. Hornman M, Schekkerman H, van Widen E, Koffijberg K (2013). Evaluation of management for wintering geese in The Netherlands. *Goose Bull* 17: 19–22.
43. Amat JA 1986. Numerical trends, habitat use, and activity of greylag geese wintering in southwestern Spain. *Wildfowl* 37: 35–45.
44. Palacios J, Rodríguez-Alonso M (2009). Veinte años de seguimiento de fauna en la Reserva de las Lagunas de Villafáfila (Zamora): su implicación en la conservación. In: S.E.C.F-Junta de Castilla y León, editors, *Actas del 5º Congreso Forestal Español-Montes y Sociedad: Saber qué hacer*, pp. 1–4.
45. Navedo JG, Hahn S, Parejo M, Abad-Gómez JM, Gutiérrez JS, Villegas A, et al. (2015). Unravelling trophic subsidies of agroecosystems for biodiversity conservation: Food consumption and nutrient recycling by waterbirds in Mediterranean rice fields. *Sci Total Environ* 511: 288–297. doi: 10.1016/j.scitotenv.2014.12.068. pmid:25553543
46. Pannekoek J, Van Strien A (2001). TRIM 3 Manual. (TRends and Indices for Monitoring data). Research paper no. 0102, Statistics Netherlands.
47. Burnham KP, Anderson DR (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag.
48. Stainforth DA, Chapman SC, Watkins NW (2013). Mapping climate change in European temperature distributions. *Environ Res Lett* 8: 034031 (9pp). doi: 10.1088/1748-9326/8/3/034031

49. Gill JA, Norris K, Potts PM, Gunnarsson T, Atkinson PW, Sutherland WJ. (2001). The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature* 412: 436–438. pmid:11473317 doi: 10.1038/35086568
50. Gunnarsson TG, Gill JA, Petersen A, Appleton G, Sutherland WJ (2005). A double buffer effect in a migratory shorebird population. *J Anim Ecol* 74: 965–971. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00994.x
51. Nilsson L, Persson H (1996). The influence of the choice of winter quarters on the survival and breeding performance of greylag geese (*Anser anser*). *Gibier Faune Sauvage* 13: 557–571.
52. Nilsson L, Persson H, Voslamber B (1997). Factors affecting survival of young greylag geese *Anser anser* and their recruitment into the breeding population. *Wildfowl* 48: 72–87.
53. Lok T, Overdijk O, Tinbergen JM, Piersma T (2011). The paradox of spoonbill migration: most birds travel to where survival rates are lowest. *Anim Behav* 82: 837–844. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.07.019
54. Lok T, Overdijk O, Piersma T (2013). Migration tendency delays distributional response to differential survival prospects along a flyway. *Am Nat* 181: 520–531. doi: 10.1086/669679. pmid:23535616
55. Van Eerden MR, Drent RH, Stahl J, Bakker JP (2005). Connecting seas: western Palearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate. *Glob Chang Biol* 11: 894–908. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00940.x
56. Madsen J (1987). Status and management of goose populations in Europe, with special reference to population resting and breeding in Denmark. *Danish Review of Game Biology* 12: 1–76.
57. Hirschfeld A, Heyd A (2005). Mortality of migratory birds caused by hunting in Europe: bag statistics and proposals for the conservation of birds and animal welfare. *Ber. Vogelschutz* 42: 47–74.
58. Koffijberg K, and Hornman M (2011). Recent numbers and trends in wintering and migratory geese and swans in The Netherlands. *Goose Bull* 13: 20–23.
59. ONCFS (2014). Amélioration des connaissances sur l'oie cendrée en France. Rapport final. Direction des Etudes et de la Recherche CNERA Avifaune Migratrice.
60. Ramo C, Aguilera E, Figuerola J, Máñez M, Green AJ (2013). Long-term population trends of colonial wading birds breeding in Doñana (SW Spain) in relation to environmental and anthropogenic factors. *Ardeola* 60: 305–326. doi: 10.13157/arla.60.2.2013.305
61. Rendón MA, Green AJ, Aguilera E, Almaraz P (2008). Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biol Conserv* 141: 1371–1388. doi: 10.1016/j.biocon.2008.03.006
62. Jefferies RL, Jano AP, Abraham KF (2005). A biotic agent promotes large-scale catastrophic change in the coastal marshes of Hudson Bay. *J Ecol* 94: 234–242. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01086.x
63. Sarneel JM, Huig N, Veen GF, Rip W, Bakker ES (2014). Herbivores enforce sharp boundaries between terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems* 17: 1426–1438. doi: 10.1007/s10021-014-9805-1
64. Adriaens T, Hyusentruy F, Devisscher S, Devos K, Casaer J (2014) Integrated management of invasive Canada Geese populations in an international context: a case study. In: Uludag A, Yazlik A, Jabran K, Türkseven S, Starfinger U, editors. *Proceedings of 8th international Neobiota conference on biological invasions*. Xmat, Antalya, p.26.

ANNEXE 2 : Température ambiante et précipitations moyennes par décade pour 5 sites situés sur la voie migratoire Pays-bas/Belgique – Espagne (représentations graphiques réalisées à partir des données mises en ligne par METEOCIEL).

Températures ambiantes, °C ou précipitations moyennes, mm

