

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

ÉCOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET DE LA MIGRATION DU PLUVIER BRONZÉ,
(*PLUVIALIS DOMINICA*) NICHANT EN ARCTIQUE

Thèse présentée
dans le cadre du programme de doctorat en biologie
en vue de l'obtention du grade de Philosophiæ doctor (Ph.D.)

PAR
© JEAN-FRANÇOIS LAMARRE

SEPTEMBRE 2023

Composition du jury :

Pierre Drapeau, président du jury, Université du Québec à Montréal

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

Gilles Gauthier, codirecteur de recherche, Université Laval

Christian Nozais, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski

Kyle Elliot, examinateur externe, Université McGill

Date du dépôt initial : 26 Janvier 2023

Date du dépôt final : 8 septembre 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

À tous ceux qui m'ont inspiré et qui m'ont poussé au-delà de ce que j'ai toujours cru possible. Les limites qu'on s'inflige peuvent faire en sorte que le chemin qui nous semblait évident et rectiligne au début d'un projet s'avère tortueux à l'usage. Si j'écris ces quelques lignes, c'est un peu parce que j'ai cru en moi, mais surtout parce que j'ai eu un entourage qui m'a aidé et qui a réussi à m'insuffler assez d'espoir et d'inspiration pour mener ce projet à bien. Stéphanie, ta résilience exemplaire, ta perspective positive et ta capacité à toujours regarder un problème réalistiquement sont des super pouvoirs vraiment inspirants qui ont réellement contribué à cet aboutissement. À nos enfants Elsie et Albert, je tiens à dédier ce travail. À mon directeur et mon codirecteur, je vous remercie de votre patience et de votre générosité. Joël, merci de ta flexibilité et d'avoir continué de m'épauler pendant toutes ces années avec les emplois et les enfants qui sont venus complexifier ma gestion des priorités. Ta passion pour l'écologie et les environnements nordiques est réellement inspirante. Merci à ma mère, un modèle de bienveillance, de courage et de don de soi, qui m'a toujours poussé à dépasser mes limites et à mon frère et mes sœurs qui ont su mettre l'épaule à la roue quand j'en ai eu besoin. Merci à tous mes assistants de terrain et collègues (Émilie, Josée-Anne, Pascal, Catherine, Andréanne, Marion, Vincent-Choubi, Don-Jean, Eric, Philip) et aux habitants estivaux du camp 1 et du camp 2 qui ont su être autant d'yeux sur le territoire et qui ont accompagné le déroulement de campagnes de terrain agréables, sécuritaires et efficaces. Merci à mes collaborateurs dispersés sur 2 continents pour s'être embarqués dans ce projet et avoir dédié autant de ressource pour en faire une réussite. Merci à Rick Lanctot, dont l'énergie et la portée des travaux m'ont toujours inspiré. Merci à Sarah Jamieson et River Gates qui ont su m'insuffler la passion et le dévouement pour la conservation des oiseaux de rivage. Merci à Yves Turcotte qui incite tant d'étudiants à travers les années à s'ouvrir et à développer leur curiosité et leur désir de se dépasser. Merci à tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à faire de ce travail une réalité, sur le terrain comme dans la rédaction.

DÉDICACE

Pour mes douces et mon doux.

AVANT-PROPOS

Cette thèse de doctorat s’insère dans un programme de recherche visant entre autre à étudier l’influence des changements globaux sur la biodiversité nordique. Plusieurs travaux initiés dans ce programme portent spécifiquement sur la reproduction et la migration des oiseaux nichant en Arctique, des thèmes de recherche au cœur du contenu de la thèse.

La thèse comporte une introduction générale qui est rédigée en français, trois chapitres qui sont rédigés en anglais — la langue d’usage des revues scientifiques visées — et une conclusion générale, elle aussi rédigée en français. La thèse traite entre autre de facteurs susceptibles d’influencer la reproduction et la dynamique de population d’oiseaux migrateurs nichant en Arctique, et aborde des éléments clés de la migration (phénologie, connectivité et route migratoire). L’introduction de la thèse présente d’abord le contexte général et le cadre théorique de l’étude, ainsi que les objectifs et les grandes lignes de la méthodologie. Le cumul d’articles pour composer la thèse entraîne des répétitions d’information. Pour faciliter la lecture du document, les annexes ainsi que les références ont été rassemblées et placées à la fin de la thèse. Deux chapitres de la thèse ont été publiés dans des revues scientifiques avec comité de lecture et le 3^e chapitre sera soumis éventuellement:

1. **Lamarre J.-F.**, Legagneux P., Gauthier G., Reed E.T., et Bêty J. “Predator-Mediated Negative Effects of Overabundant Snow Geese on Arctic-Nesting Shorebirds.” *Ecosphere* 8, no. 5 (May 1, 2017) <https://doi.org/10.1002/ecs2.1788>.
2. **Lamarre, J.-F.**, Gauthier G., Lanctot R. B., Saalfeld S. T., Love O. P., Reed E. T., Johnson O. W., Liebezeit J., McGuire R., Russell M., Nol E., Koloski L., Sanders F., McKinnon L., Smith P. A., Flemming S. A., Brown S. C., Lecomte N., Giroux M.-A., Bauer S., Emmenegger T., Bêty J. “Low migratory connectivity in American Golden-Plovers breeding across the Nearctic tundra.” (Article à soumettre).
3. **Lamarre, J.-F.**, Gauthier G., Lanctot R. B., Saalfeld S. T., Love O. P., Reed E. T., Johnson O. W., Liebezeit J., McGuire R., Russell M., Nol E., Koloski L., Sanders F., McKinnon L., Smith P. A., Flemming S. A., Lecomte N., Giroux M.-A., Bauer S., Emmenegger T., Bêty J. “Timing of Breeding Site Availability Across the North-American Arctic Partly Determines Spring Migration Schedule in a Long-Distance Neotropical Migrant.” *Frontiers in Ecology and Evolution* 9 (October 21, 2021): 710007. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.710007>.

Des articles complémentaires sont aussi issus en partie de travaux réalisés dans la cadre de cette thèse :

1. Duchesne É., Lamarre J.-F., Gauthier G., Berteaux D., Gravel D., et Bêty J. “Variable Strength of Predator-mediated Effects on Species Occurrence in an Arctic Terrestrial Vertebrate Community.” *Ecography* 44, no. 8 (August 2021): 1236–48. <https://doi.org/10.1111/ecog.05760>.
2. Davidson, S.C., Bohrer G., Gurarie E., LaPoint S., Mahoney P. J., Boelman N. T., Eitel J. U. H., Lamarre J.-F., et al. “Ecological Insights from Three Decades of Animal Movement Tracking across a Changing Arctic.” *Science*, 2020, 7.
3. Weiser E. L., Lanctot R. B., Brown S. C., Gates H. R., Bêty J., Boldenow M. L., Brook R. W., Lamarre J.-F., et al. “Annual Adult Survival Drives Trends in Arctic-Breeding Shorebirds but Knowledge Gaps in Other Vital Rates Remain.” *The Condor* 122, no. 3 (September 11, 2020): duaa026. <https://doi.org/10.1093/condor/duaa026>.
4. Léandri-Breton D.J., Lamarre J.-F., et Bêty J. “Seasonal Variation in Migration Strategies Used to Cross Ecological Barriers in a Nearctic Migrant Wintering in Africa.” *Journal of Avian Biology* 50, no. 6 (June 2019). <https://doi.org/10.1111/jav.02101>.
5. Weiser E. L., Brown S. C., Lanctot R. B., Gates H. R., Abraham K. F., Bentzen R. L., Bêty J., Lamarre J.-F., et al. “Effects of Environmental Conditions on Reproductive Effort and Nest Success of Arctic-Breeding Shorebirds.” *Ibis* 160, no. 3 (July 2018): 608–23. <https://doi.org/10.1111/ibi.12571>.
6. Weiser, E. L., Lanctot R. B., Brown S. C., Gates H. R., Bentzen R. L., Bêty J., Boldenow M. L., Lamarre J.-F., et al. “Environmental and Ecological Conditions at Arctic Breeding Sites Have Limited Effects on True Survival Rates of Adult Shorebirds.” *The Auk* 135, no. 1 (January 2018): 29–43. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-107.1>.
7. Weiser, E. L., Brown S. C., Lanctot R. B., Gates H. R., Abraham K. F., Bentzen R. L., Bêty J., Lamarre J.-F., et al. “Life-History Tradeoffs Revealed by Seasonal Declines in Reproductive Traits of Arctic-Breeding Shorebirds.” *Journal of Avian Biology* 49, no. 2 (February 2018): jav-01531. <https://doi.org/10.1111/jav.01531>.
8. Weiser, E. L., Lanctot R. B., Brown S. C., Alves J. A., Battley P. F., Bentzen R. L., Bêty J., Lamarre J.-F., et al. “Effects of Geolocators on Hatching Success, Return Rates, Breeding Movements, and Change in Body Mass in 16 Species of Arctic-Breeding Shorebirds.” *Movement Ecology* 4 (2016): 12. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0077-6>.
9. Bulla M., Valcu M., Dokter A. M., Dondua A. G., Kosztolányi A., Rutten A. L., Helm B., Lamarre J.-F., et al. “Unexpected Diversity in Socially Synchronized Rhythms of Shorebirds.” *Nature* 540, no. 7631 (November 23, 2016): 109–13. <https://doi.org/10.1038/nature20563>.

10. Lewis L. R., Behling E., Gousse H., Qian E., Elphick C. S., Lamarre J.-F., Bêty J., Liebezeit J., Rozzi R., et Goffinet B.. “First Evidence of Bryophyte Diaspores in the Plumage of Transequatorial Migrant Birds.” *PeerJ* 2 (2014): e424.
11. Klima J., Ballantyne K., Perz J., Johnson A. S., Jackson J. A., Lamarre J.-F., et McKinnon L.. “North American Longevity Records for American Golden-Plover *Pluvialis dominica* and Whimbrel *Numenius phaeopus* from Churchill, Manitoba, Canada.” *Wader Study Group Bulletin* 120, no. 2 (2013): 134.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
DÉDICACE.....	viii
AVANT-PROPOS	ix
LISTE DES FIGURES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
RÉSUMÉ.....	xx
ABSTRACT	xxii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
0.1 Contexte et cadre théorique	1
0.1.1 Changements globaux	1
0.1.2 Impact des changements globaux sur la biodiversité.....	1
0.1.3 Mécanismes qui mènent aux changements d’abondance des espèces	2
0.1.4 Spécificité des animaux migrateurs	4
0.2 Écologie des migrateurs.....	5
0.2.1 Migration et cycle de vie.....	5
0.2.2 Connectivité migratoire.....	6
0.2.3 Phénologie de la migration.....	9
0.2.4 L’importance de la synchronie et des effets reportés	11
0.2.5 Interactions trophiques indirectes et cascade spatiale	12
0.3 Système d’étude.....	14
0.3.1 Espèces migratrices cibles.....	14
0.3.2 Données spatio-temporelles de la migration des limicoles	17
0.3.3 Aire de reproduction des pluviers et écosystème à l’étude	18
0.3.4 Données environnementales de l’aire de reproduction	19
0.4 Objectifs de la thèse.....	19
0.5 Portée de l’étude	21
CHAPITRE 1 EFFETS NÉGATIFS INDIRECTS DE LA SURABONDANCE DES OIES DES NEIGES SUR LES OISEAUX DE RIVAGE VIA LA PRÉDATION DANS L’ARCTIQUE.....	22
1.1 Résumé	23
1.2 Résumé en anglais	23
1.3 Introduction.....	24
1.4 Methods	27

1.4.1	Study site.....	27
1.4.2	Lemming density.....	28
1.4.3	Spatial variation in the occurrence of nesting shorebirds and nest predators	29
1.4.4	Predation risk	30
1.4.5	Statistical analyses	30
1.5	Results.....	31
1.5.1	Lemming density and nest predator occurrence.....	31
1.5.2	Nest predation risk	35
1.5.3	Nesting plover occurrence.....	37
1.6	Discussion.....	37
1.7	Acknowledgments	41
CHAPITRE 2 FAIBLE CONNECTIVITÉ MIGRATOIRE ET HALTES MIGRATOIRES IMPORTANTES CHEZ LES PLUVIERS BRONZÉS SE REPRODUISANT DANS LA TOUNDRA NÉARCTIQUE.....		42
2.1	Résumé	43
2.2	Abstract.....	44
2.3	Introduction.....	45
2.4	Methods	46
2.4.1	Capturing and marking plovers	46
2.4.2	Processing Geocator Data	47
2.4.3	Non-breeding site use.....	48
2.4.4	Quantitative measure of migratory connectivity	49
2.4.5	Ethics statement	51
2.5	Results.....	51
2.5.1	Non-breeding site use.....	51
2.5.2	Migratory connectivity.....	53
2.6	Discussion.....	58
2.6.1	Migratory routes and non-breeding sites.....	58
2.6.2	Quantitative measure of migratory connectivity	59
2.7	Funding.....	61
2.8	Acknowledgements.....	61
CHAPITRE 3 LA DISPONIBILITÉ DES SITES DE REPRODUCTION DANS L'ARCTIQUE NORD-AMÉRICAIN DÉTERMINE EN PARTIE LA PHÉNOLOGIE DE LA MIGRATION PRINTANIÈRE CHEZ UN MIGRANT NÉOTROPICAL À LONGUE DISTANCE		63
3.1	Résumé	64
3.2	Abstract.....	65
3.3	Introduction.....	66

3.4	Materials and Methods	70
3.4.1	Capturing and Marking Plovers	70
3.4.2	Processing Geocator Data	71
3.4.3	Migration Parameters	72
3.4.4	Breeding Parameters	72
3.4.5	Breeding Site Availability	73
3.4.6	Analysis.....	73
3.5	Results.....	74
3.6	Discussion.....	76
3.7	Data Availability Statement.....	78
3.8	Ethics Statement	79
3.9	Author Contributions	79
3.10	Funding	79
3.11	Conflict of Interest.....	80
3.12	Acknowledgments	81
	CHAPITRE 4 CONCLUSION.....	82
4.1	Contexte.....	82
4.2	Originalité de l'étude	82
4.3	Résultats principaux.....	84
4.4	Limites de la recherche	86
4.5	Perspectives de recherche	87
	ANNEXE A INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 1	91
	ANNEXE B INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 2	94
	ANNEXE C INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 3	99
	RÉFÉRENCES.....	101

LISTE DES FIGURES

- Figure 0.1 Scénarios de déclin de la biodiversité (terrestre et d'eau douce) liés à différents degrés d'intensité de changement climatique (IPCC, 2022) d'ici 2100 par rapport à la période préindustrielle.....2
- Figure 0.2 Facteurs contribuant à l'extinction d'une espèce (Adapté de Cardoso *et al.*, 2020 ; Dirzo *et al.*, 2014).3
- Figure 0.3 Tendances des températures printanières (mars à mai) de l'air de surface entre 1960 et 2020 pour l'hémisphère nord (GISTEMP Team, 2021). L'enveloppe approximative (en bleu pâle) des localisations de la grue du Canada (*grus canadensis*), sous population Ouest-Alaska–Sibérie, sont illustrées (Krapu *et al.*, 2011).....5
- Figure 0.4 Représentations schématiques des deux cas de figures les plus extrêmes de la connectivité migratoire (Adapté de Boulet et Norris, 2006).7
- Figure 0.5 Description théorique des composantes spatiales et temporelles de la connectivité migratoire. La connectivité spatiale et la connectivité temporelle se combinent pour créer une connectivité migratoire forte (séparation des populations reproductrices) lorsque l'une ou les deux sont fortes. L'échelle indiquée va de faible (0) à forte (1), mais des valeurs négatives sont possibles (jusqu'à -1) si les individus des populations reproductrices sont plus éloignés qu'au hasard pendant la migration. Les cercles opaques représentent les zones de reproduction de trois populations distinctes d'une espèce migratrice, les cercles transparents représentent un lieu d'arrêt migratoire et les points représentent les localisations des individus de chaque population reproductrice entreprenant la migration (tiré et adapté de Knight *et al.*, 2021).....9
- Figure 0.6 Illustration d'une interaction indirecte (compétition apparente) entre deux espèces de proies et une espèce de prédateur; les flèches numérotées représentent 1) l'augmentation de l'abondance de la proie α , 2) l'augmentation de l'abondance d'un prédateur commun en réponse à l'augmentation de la proie α et 3) la réduction subséquente de l'abondance de la proie β13
- Figure 0.7 Exemple de migration de deux espèces d'oiseaux qui nichent en sympatrie et interagissent seulement durant la période de reproduction. Le faucon gerfaut (*Falco rusticolus*, en mauve) est un prédateur du traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*, en orange) en été, mais ces deux espèces migrent vers des continents différents pour y passer l'hiver.....14
- Figure 0.8 Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*) durant l'initiation de la nidification sur l'île Bylot, Nunavut.15
- Figure 0.9 Aire de répartition du Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*) durant la reproduction (orangé) et l'hivernage (bleu) (adapté de : Johnson *et al.*, 2020a).....17
- Figure 0.10 Emplacement de l'île Bylot, au Nunavut (à gauche), délimitation de la zone caractérisée par une forte densité d'oiseaux migrants nicheurs (à droite).19

Figure 0.11 Carte des sites d'études utilisés (triangles) afin d'atteindre les objectifs des chapitres 2 et 3. L'aire de reproduction du Pluvier bronzé présenté en orangé (adapté de : Johnson *et al.*, 2020a).20

Figure 1.1 Food web of the study system indicating the direct (solid lines) and indirect (dashed lines) links. The main trophic link targeted in this study is indicated by the question mark. 26

Figure 1.2 Location of the study area and survey transects performed within and in the surroundings of the greater snow goose colony on Bylot Island in the Canadian High Arctic (satellite image from NASA MODIS Rapid Response).....28

Figure 1.3 Frequency of occurrence (probability to observe at least one individual) on transects (a) by year (2010–2015) and (b) split by level of lemming density with error bars representing 95% confidence intervals of the four nest predators shared between shorebirds and snow geese. Occurrence of all three avian predator species combined is also presented.32

Figure 1.4 Occurrence of Arctic fox (a) and of avian predators (b), artificial nest predation rate (c), and occurrence of nesting American Golden-Plovers (d) on transects according to the distance from the centroid of the goose colony and lemming density. The black and gray lines represent the fit of models, based on model averaging for high and low lemming density, respectively, and dotted lines are 95% CI. Black and gray bubbles represent mean proportions for high and low lemming density, respectively, and the size of the bubble is proportional to log (N). The mean across years of the maximum extent of the goose colony boundary is indicated by the solid vertical line. The vertical dashed lines were obtained from a segmentation analysis (Lavielle 1999, 2005, see 1.4.5 Statistical analyses). The horizontal dashed lines represent the mean occurrence above and below the breakpoint.34

Figure 2.1 A) Picture of a breeding American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) marked with geolocator (right tibiotarsus) metal band and other plastic bands. Photo credit Josée-Anne Otis. B) Map of the American Golden-Plover breeding range (orange; based on Johnson *et al.*, 2020a) showing the locations of banding sites (circles) distributed across the breeding range.47

Figure 2.2 Tracklines and kernel density estimate (75%) for non-breeding sites used by American Golden-Plovers tracked with geolocators. Only individuals with near complete tracks (n = 33) were used for the analysis. Kernels were post processed with a land mask to retain terrestrial areas of interest. Individuals were marked at 8 breeding areas (black triangles) spread over the entire breeding range.54

Figure 2.3 Timeline of the non-breeding period for American Golden-Plovers tracked with geolocators and marked in 8 breeding populations (indicated on the y-axis with suffix indicating plover number at given site. Vertical dashed lines indicate the periods associated to less reliable locations (i.e, obtained 15 days before and after the equinoxes). Individuals tracked over more than one annual cycle at Bylot Island are identified with letters (e.g. 1A, 1B). Individuals (n=33) used for descriptive statistics of migration, kernel density estimation and temporal variation in the Mantel coefficient are highlighted in bold.55

- Figure 2.4. Spatial structure of migrating American Golden-Plovers (*Pluvialis dominica*; n = 33 individuals) through time. A) Non-breeding range spread and population spread (average distance observed between individuals) through time (black: all populations combined) and population spread for specific breeding populations (dark blue: Bylot Island, light blue: Igloodik, green: Churchill. Orange: Alaskan populations). B) Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with positive r_M are in red (9999 permutations, one-tailed test, $p < 0.05$), indicating that individuals breeding close to each other are nearer on a given day.57
- Figure 3.1 American Golden-Plover breeding range (orange; based on Johnson et al., 2020a), non-breeding (wintering) area (blue polygon) and last shared spring stopover area (green polygon with yellow stripes) located in nearctic temperate grasslands of the Midwestern United States (mostly South Dakota, Nebraska, and Kansas). Wintering and shared stopover areas were defined with Kernel density estimation (75%) based on locations of individuals marked with light-level geolocators (n = 23; black lines illustrate individual tracks). Purple dashed lines represent straight lines between last location obtained for an individual and its breeding location. Birds were captured and marked at study areas (triangles) distributed across the breeding range.69
- Figure 3.2 Breeding American Golden-Plover equipped with leg bands and a geocator (left tibiotarsus). Photos by Andréanne Beardsell (left) and Felicia Sanders (right).71
- Figure 3.3 Relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date) and (A) departure date from the non-breeding (wintering) area, (B) arrival or (C) departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern United States in tundra nesting American Golden-plover. To help visualize geographical relationships, axes were transposed. Colors indicate the onset of incubation for each individual (n = 23). A slight neutral offset was added to overlapping points to facilitate interpretation. Day 1 = January 1st. “*” signifies an outlier (Grubb’s test, $p < 0.05$, see section “Materials and Methods”).75
- Figure A.0.1 Boundaries of the snow goose colony from 2010 to 2015. The centroid is indicated by the asterisk.91
- Figure A.0.2 Sum of collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and brown lemmings (*Lemmus sibiricus*) densities per year obtained by mark–recapture and averaged across trapping grid habitat (humid and mesic). Threshold used to categorise the densities are indicated by dotted lines (High lemming abundance > 6 lemming per hectare, Low lemming abundance < 2.5 lemming per hectare.92
- Figure A.0.3 Relationships between the proportion of transect with nesting American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) on transects with other shorebird species (a) diversity and (b) abundance (excluding American Golden-Plovers). Other shorebird species are mostly represented by the Baird’s sandpiper (*Calidris bairdii*), the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*), the black-bellied plover (*Pluvialis squatarola*) and the red phalarope (*Phalaropus fulicarius*) (91% of observation) with few sightings of pectoral sandpipers (*Calidris melanotos*), red knots (*Calidris canutus*), common-ringed plovers (*Charadrius hiaticula*),

buff-breasted sandpipers (*Tryngites subruficollis*), and ruddy turnstones (*Arenaria interpres*). The lines represent the fit of the model and dotted lines are 95% CI.93

Figure B.1 Inter-annual variation in spatial structure of migrating and wintering American Golden-Plovers through time.. Left column: Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with positive r_M are in red (9999 permutations, one-tailed test, $p < 0.05$). Right column: non-breeding range spread (variation in average distances between individuals through time). A and B: for all years combined ($n=33$ individuals, positive r_M observed for a total of 26 out of 119 days (22%), C and D: for the 2012-2013 non-breeding season ($n=9$ individuals, positive r_M observed for a total of 0 out of 162 days (0%), E and F: for the 2013-2014 non-breeding season ($n=9$ individuals, positive r_M observed for a total of 22 out of 163 days (13%), G and H: for the 2014-2015 non-breeding season ($n=10$ individuals, positive r_M , observed for a total of 28 out of 179 days (16%).96

Figure B.2 Spatial structure of migrating and wintering American Golden-Plovers through time using a group of 20 individuals that were regularly located at the same dates over most of the non-breeding period. A) Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with significant ($p < 0.05$) r_M are in red (9999 permutations), B) Illustration of the non-breeding range spread (variation in average distances between individuals through time) (black: all populations combined) and population spread for specific breeding populations (dark blue: Bylot Island, light blue: Igloodik, green: Churchill. Orange: Alaskan populations).97

Figure B.3 Consistency in space and time (i.e., how repeatable migration is within one individual) illustrated using great circle distances between locations of individual American Golden-Plovers ($n=3$) obtained during two different annual cycles. Loggers compared are, as named in Figure 2.3: Bylot Island 2A and 2B (257 days, blue line), Bylot Island 3A and 3B (241 days, green line) and Bylot Island 4A and 4C (246 days, red line). Considering a geolocator error of ~ 200 km for each location (Lisovski *et al.*, 2020), respectively $\sim 60\%$ 55% and 32% of the daily locations were below a threshold of 400 km (horizontal dashed line). Individuals were especially consistent in space and time from Mid-November to Mid-January, and greater distances were observed during the fall and early spring migration. less reliable periods are indicated with vertical dashed lines (red: 15 days before and after the equinoxes-black).98

Figure C.0.1 Relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date at individual nesting location between 2001 and 2015) and individual departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern USA in tundra nesting American Golden-Plover. Black dashed line represents the fit of the mixed effect model for all individuals ($n=19$). Relationship obtained for each year separately (random intercept) are also illustrated (2013: $n=7$; in green, 2014: $n=6$; in dark blue, 2015: $n=6$; in light blue). To help visualize geographical relationships, axes have been transposed. A slight neutral offset was added to overlapping points to facilitate interpretation. Day 1 = January 1st.100

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1 Model selection of the effects of lemming (LEM; years categorized as high or low lemming density), distance from the centroid of the goose (DIST), and two-way interactions on (a) Arctic fox and (b) avian predator occurrence along transects (n observations = 1242 from 267 different transects used as a random factor) ^{1,2,3} .	33
Table 1.2 Model selection of the effects of lemming density (LEM; years categorized as high or low lemming density), distance from the centroid of the goose colony (DIST), and two-way interactions on (a) the risk of predation on artificial nests (n = 911, deployed on 245 different transects used as a random factor) and (b) probability of observing nesting American Golden-Plovers along transects (n observations = 1242 from 267 transects used as a random factor) ^{4,5,6} .	36
Table B.1 Number of geolocators deployed on American Golden-Plovers (<i>Pluvialis dominica</i>) and retrieved at different field sites between 2009 and 2016.	94
Table B.2 Number of individuals that stopped at 18 nonbreeding sites used by American Golden-Plovers (n= 33) originating from 8 breeding populations spread across the species' breeding range (see Figure 2). Only information from individuals with near-complete annual migratory path are included. Green cells have at least one individual from a breeding area stopping at a given stopover site.	95
Table C.0.1 Intercept (\pm SE) of the relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date at individual nesting location between 2001 and 2015) and individual departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern USA in tundra nesting American Golden-plover for years with more than 5 individuals represented. Intercept coefficient (β_0) extracted from the mixed effect model illustrated in Figure C1.	100

RÉSUMÉ

Les changements globaux s'accélérent et bouleversent le monde du vivant. Ces changements ont des répercussions sur l'abondance et la répartition de plusieurs espèces, en particulier les espèces migratrices. Les animaux migrateurs ont des particularités dont il faut tenir compte pour espérer identifier les facteurs responsables des changements d'effectifs de population. Ils utilisent souvent de grandes étendues spatiales durant leur cycle de vie annuel et fréquentent différents types d'habitats le long de leur corridor de migration. Ainsi, ils vont s'insérer temporairement dans des communautés écologiques distantes qui sont soumises à des changements de nature et d'intensité différentes.

L'étude des relations trophiques indirectes, de la connectivité migratoire et des interactions saisonnières est importante afin d'améliorer notre compréhension de la dynamique de population des espèces migratrices et pour mettre en place des mesures de conservation adéquates. Ces trois concepts demeurent néanmoins peu étudiés chez la majorité des migrateurs. Cette thèse aborde ces thèmes en utilisant les oiseaux de rivage (limicoles) comme modèle d'étude. Les limicoles sont un groupe d'oiseaux migrateurs présentant de grands défis de conservation. Au Canada, près de 80 % des populations sont en déclin dont les causes restent incertaines et probablement multiples. Plusieurs espèces de limicoles nichent dans l'Arctique, où les changements climatiques sont très marqués.

Les thèmes abordés dans cette thèse portent principalement sur la reproduction et la migration d'une espèce de limicole nichant dans l'Arctique, le Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*).

Les objectifs spécifiques de la thèse sont de :

- 1- Quantifier la relation trophique indirecte entre des espèces de proies migratrices durant leur reproduction dans un écosystème arctique (oies des neiges (*Anser caerulescens*) et limicoles).
- 2- Décrire l'utilisation de l'espace et quantifier la connectivité migratoire à l'échelle de l'aire de répartition des Pluviers bronzés en considérant à la fois le temps et l'espace.
- 3- Relier la phénologie de la migration des individus avec la phénologie de la disponibilité de leur habitat de reproduction chez le Pluvier bronzé.

Dans le premier chapitre, nous avons constaté qu'une colonie d'oies avait une forte influence sur la répartition spatiale des prédateurs et oiseaux de rivage. La présence de prédateurs de nids diminuait, tandis que la présence de pluviers bronzés nicheurs augmentait avec la distance à la colonie d'oies. De plus, le risque de prédation des nids de limicoles diminuait avec la distance à la colonie. La densité des lemmings, proies fortement consommées par les prédateurs, modulait la force de ces effets indirects. Les oies affectent donc négativement les oiseaux de rivage via le

partage de prédateurs communs. Dans le deuxième chapitre, le suivi de Pluviers bronzés pendant leur cycle annuel nous a permis de conclure que la connectivité migratoire est relativement faible chez cette espèce, puisque les individus provenant de sites de reproduction éloignés se retrouvent dans les mêmes secteurs pendant la majeure partie de la période non reproductrice. Ceci suggère que les populations reproductrices devraient être touchées de façon similaire par des perturbations ou changements survenant sur plusieurs haltes migratoires et aires d'hivernage communes. Le troisième chapitre montre que la phénologie de la dernière partie de la migration printanière est reliée à la phénologie moyenne de la fonte de la neige sur les sites de reproduction des Pluviers bronzés, plutôt qu'à la distance de migration restante pour rejoindre le site de reproduction ou la durée d'arrêt à la halte migratoire. Cela supporte l'hypothèse qu'une partie du calendrier migratoire des individus est adaptée à la phénologie de la disponibilité des sites de reproduction.

Globalement, nos travaux démontrent que des changements qui s'opèrent dans des écosystèmes distants peuvent entraîner des cascades spatiales via des interactions trophiques indirectes entre des espèces migratrices se reproduisant en sympatrie dans l'Arctique. De plus, des changements survenant à des moments et des endroits très spécifiques peuvent avoir des effets sur toutes les populations reproductrices d'une espèce ayant une vaste répartition géographique. Finalement, le réchauffement climatique pourrait causer une pression de sélection très variable sur le calendrier de migration d'oiseaux qui partagent les mêmes haltes migratoires. Globalement, nos résultats contribuent à améliorer notre capacité à expliquer et prévoir l'effet des changements globaux sur les espèces migratrices.

Mots clés : Interactions indirectes, migration, connectivité migratoire, phénologie, oiseau de rivage

ABSTRACT

Global changes are accelerating and disrupting the living world. These major climatic and environmental changes have repercussions on the abundance and distribution of several species, especially migratory species. Migratory animals have particularities that must be taken into account in order to hope to identify the factors responsible for changes in population numbers. They often use large spatial areas during their annual life cycle and frequent different types of habitats along their migration corridor. Thus, they will temporarily fit into distant ecological communities that are subject to changes of different nature and intensity.

The study of indirect trophic relationships, migratory connectivity and seasonal interactions is important to improve our understanding of the population dynamics of migratory species and to put in place adequate conservation measures. However, these three concepts remain little studied in the majority of migrants. This thesis addresses these themes using shorebirds (waders) as a study model. Shorebirds are a group of migratory birds presenting great conservation challenges. In Canada, nearly 80% of populations are in decline, the causes of which remain uncertain and probably multiple. Several species of waders nest in the Arctic, where climate change is acute.

The topics addressed in this thesis relate mainly to the reproduction and migration of a shorebird species nesting in the Arctic, the American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*).

The specific objectives of the thesis are to:

- 1- Quantify the indirect trophic relationship between migratory prey species during their reproduction in an arctic ecosystem (snow geese [*Anser caerulescens*] and waders, particularly the American Golden-Plover).
- 2- Describe spatial use and quantify migratory connectivity across the breeding range American Golden-Plovers, considering both time and space.
- 3- Link the phenology of the migration of individuals with the phenology of the availability of their breeding habitat in American Golden Plover.

In the first chapter, we found that a colony of geese had a strong influence on the spatial distribution of predators and shorebirds. The presence of nest predators decreased, while the presence of nesting American Golden-Plovers increased with distance from the goose colony. In addition, the risk of shorebirds nest predation decreased with distance from the colony. The density of lemmings, prey highly consumed by predators, modulated the strength of these indirect effects. Geese therefore negatively affect shorebirds through the sharing of common predators. In the second chapter, the monitoring of American Golden-Plovers during their annual cycle allowed us to conclude that the migratory connectivity is relatively low in this species because individuals coming from geographically separated breeding site were found in the same areas during most of the non-breeding period. This suggests that breeding populations should be similarly affected by

disturbances or changes occurring at several common stopover and wintering areas. The third chapter demonstrates that the phenology of the latter part of the spring migration is related to the average snowmelt phenology at American Golden-Plover breeding sites, rather than to the remaining distance to reach their breeding site or to the duration of the stopover site. This supports the hypothesis that part of the migratory calendar of individuals is adapted to the phenology of the availability of breeding sites.

Overall, this work demonstrates that changes in distant ecosystems can drive spatial cascades via indirect trophic interactions between sympatrically breeding migratory species in the Arctic. In addition, changes occurring at very specific times and places can affect all breeding populations of a species with a wide geographic distribution. Finally, global warming could cause highly variable selection pressure on the migration schedule of birds that share the same migratory stopovers. Overall, our results contribute to improving our ability to explain and predict the effect of global changes on migratory species.

Keywords: Indirect interactions, migration, migratory connectivity, phenology, shorebird

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 Contexte et cadre théorique

0.1.1 Changements globaux

Les changements globaux représentent les modifications climatiques et environnementales majeures qui surviennent sur toute la planète depuis les dernières décennies, et qui sont causées par l'intensification des activités humaines comme le développement d'infrastructures et la conversion d'écosystèmes sur des surfaces importantes (Pyhälä *et al.*, 2016 ; Sage, 2020 ; Vitousek, 1994). Des changements majeurs sont déjà survenus à l'échelle de la planète mais la vitesse actuelle des changements génère des altérations de la biodiversité qui sont comparables aux cinq autres extinctions massives antérieures (Barnosky *et al.*, 2011). Cette situation a incité les scientifiques à qualifier notre ère d'anthropocène, une ère marquée par une empreinte humaine majeure (Barnosky *et al.*, 2011).

0.1.2 Impact des changements globaux sur la biodiversité

Les organismes ont besoin de certaines conditions (p. ex. température, pH, humidité, salinité, espace) et de ressources (p. ex. lumière, eau, oxygène, gaz carbonique, proies) afin de compléter leur cycle de vie, ce qui correspond au concept de niche écologique (Begon *et al.*, 2006). Les changements globaux peuvent avoir des effets marqués sur la répartition spatiale et l'abondance des espèces lorsqu'ils poussent les espèces vers les limites de leur niche écologique. Le changement rapide des conditions environnementales peut ainsi créer des pressions de sélection trop grandes sur les espèces. Si les espèces n'ont pas la flexibilité pour répondre aux changements et que les conditions changent plus rapidement que leur capacité d'adaptation, cela peut mener à des extinctions de populations (Calosi *et al.*, 2016 ; Gonzalez *et al.*, 2013). Les importantes pertes animales récentes, qui sont qualifiées de défaunation de l'anthropocène, sont une conséquence des changements globaux mais contribuent aussi aux changements environnementaux à l'échelle globale (Dirzo *et al.*, 2014). Des pertes de biodiversité sont attendues à des intensités variables partout sur la planète et ces pertes seront probablement plus dramatiques si les changements climatiques sont plus intenses à court terme (Figure 0.1, IPCC, 2022).

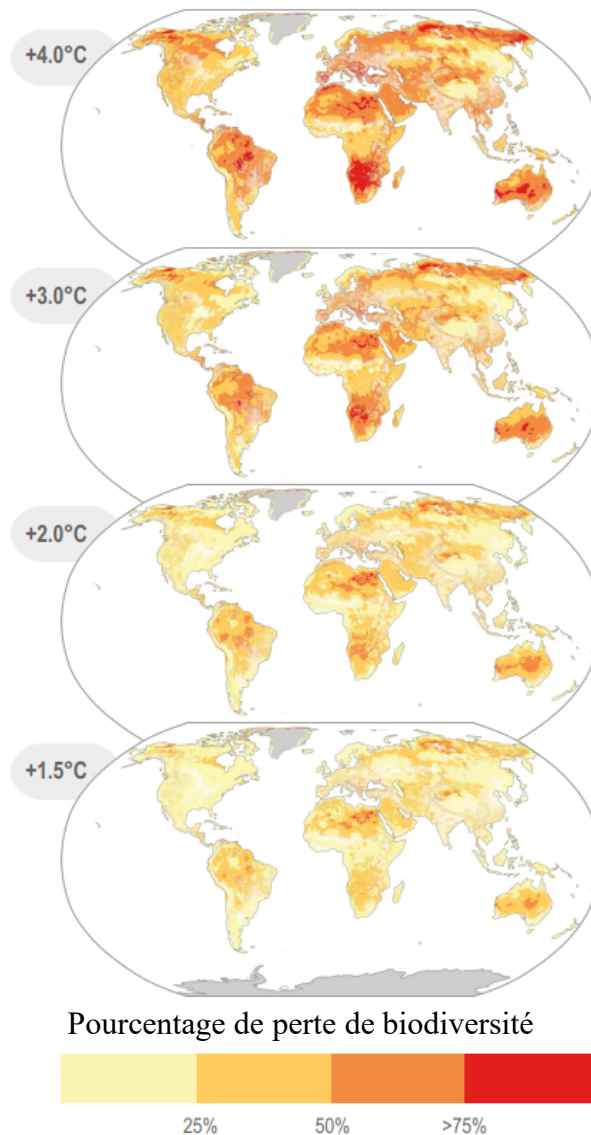


Figure 0.1 Scénarios de déclin de la biodiversité (terrestre et d'eau douce) liés à différents degrés d'intensité de changement climatique (IPCC, 2022) d'ici 2100 par rapport à la période préindustrielle.

0.1.3 Mécanismes qui mènent aux changements d'abondance des espèces

L'étude de la dynamique de populations permet de comprendre quels sont les processus à la base des fluctuations de la structure des populations et du nombre d'individus d'une espèce (Begon *et al.*, 2006). Plusieurs facteurs peuvent expliquer les variations dans l'abondance d'une espèce. La perte ou la fragmentation d'habitat, la surexploitation, la co-extinction, l'introduction d'espèces

exotiques ou de pathogènes, la prédation, la pollution et les changements climatiques sont des exemples de facteurs qui peuvent affecter négativement une espèce et entraîner des changements rapides d'effectifs (Figure 0.2, Cardoso *et al.*, 2020 ; Dirzo *et al.*, 2014). Plus encore, ces facteurs peuvent interagir et l'existence de boucles de rétroaction complexifie l'identification des facteurs qui génèrent le déclin des populations (Dirzo *et al.*, 2014). Dans un contexte de changements environnementaux où les variations sont inégales à l'échelle de la planète (IPCC, 2022), on peut s'attendre à ce que le niveau de complexité des études portant sur la dynamique des populations augmente en fonction de l'espace utilisé par une espèce. Ainsi, comprendre la dynamique des populations des espèces migratrices pose des défis de taille (Northrup *et al.*, 2019 ; Wilcove et Wikelski, 2008 ; Woodworth *et al.*, 2017).

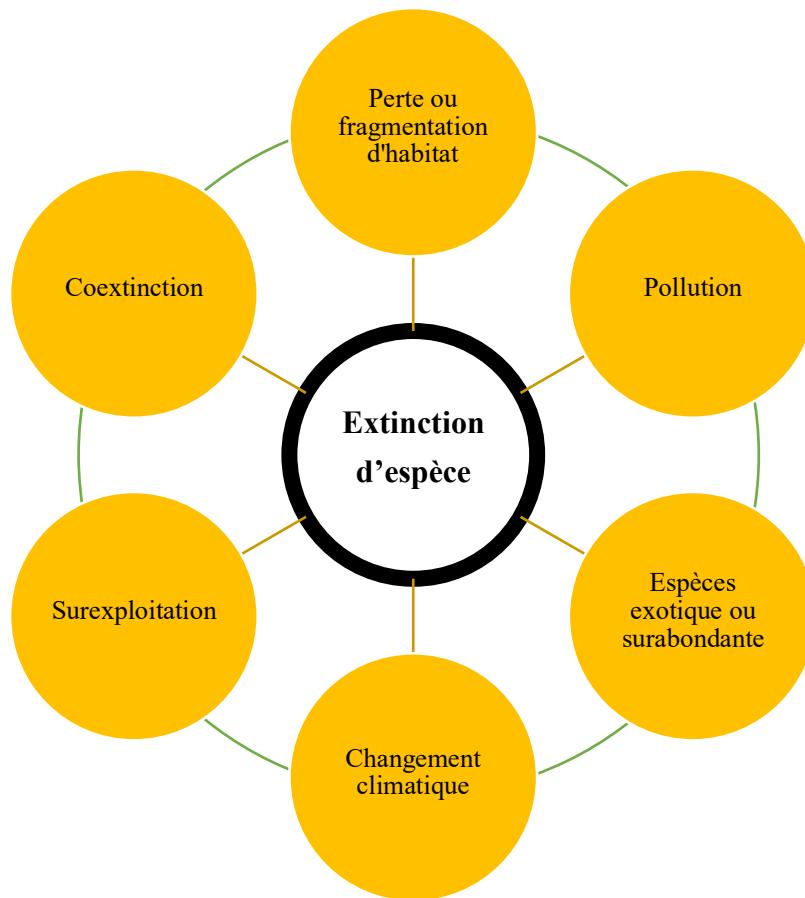


Figure 0.2 Facteurs contribuant à l'extinction d'une espèce (Adapté de Cardoso *et al.*, 2020 ; Dirzo *et al.*, 2014).

0.1.4 Spécificité des animaux migrants

Les animaux migrants ont des particularités dont il faut tenir compte dans l'étude des facteurs responsables des changements d'effectifs de population. En effet, le fait qu'ils utilisent de grandes étendues spatiales durant leur cycle annuel fait en sorte qu'ils vont dépendre de différents types d'habitats pour survivre et se reproduire (Wilcove et Wikelski, 2008). Plus encore, ils s'insèrent dans des communautés écologiques distantes qui sont soumises à des changements environnementaux variables (Wilcove et Wikelski, 2008). Ainsi, les sites qui sont utilisés par les migrants durant différentes phases de leur cycle de vie peuvent être affectés par les changements globaux à différentes intensités et de façon hétérogène le long de leur corridor de migration. Par exemple, la sous-population Ouest-Alaska–Sibérie de la Grue du Canada (*Grus canadensis*) quitte le Canada, migre par le centre du Canada, puis utilise les prairies canadiennes, le Yukon et l'Alaska avant d'aller se reproduire en Russie (Krapu *et al.*, 2011). En surimposant les cartes de répartition de l'espèce aux cartes de changements climatiques entre 1960 et 2020 (GISTEMP Team, 2021), on constate que la tendance au réchauffement varie de 0,5°C à près de 4°C sur l'ensemble de leur aire de répartition (Figure 0.3). Ces changements climatiques inégaux peuvent ultimement changer l'abondance et la phénologie des ressources alimentaires disponibles pour cette espèce durant la migration et sur l'aire de reproduction, et ultimement affecter négativement les populations de migrants (Both *et al.*, 2009 ; Martin *et al.*, 2018 ; Wilcove et Wikelski, 2008). Il est donc important de tenir compte des particularités des migrants pour espérer identifier les principaux facteurs pouvant expliquer des déclin d'effectifs de population causés par les changements globaux.

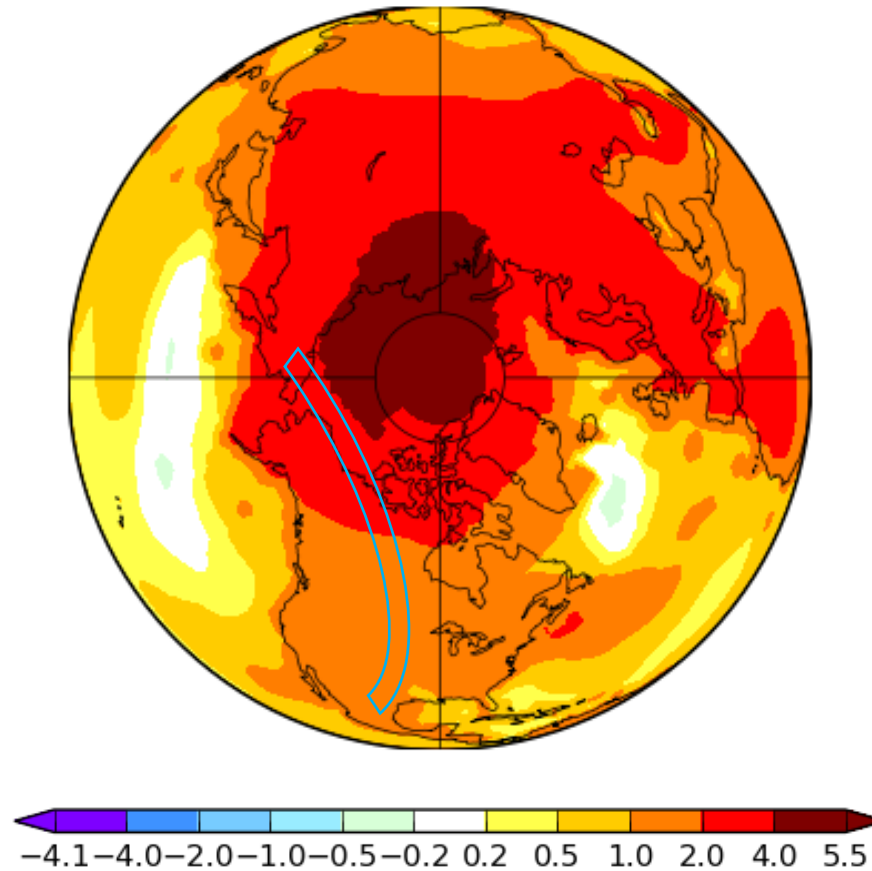


Figure 0.3 Tendence des températures printanières (mars à mai) de l’air de surface entre 1960 et 2020 pour l’hémisphère nord (GISTEMP Team, 2021). L’enveloppe approximative (en bleu pâle) des localisations de la grue du Canada (*grus canadensis*), sous population Ouest-Alaska–Sibérie, sont illustrées (Krapu *et al.*, 2011).

0.2 Écologie des migrants

0.2.1 Migration et cycle de vie

La migration, telle qu’on l’entend dans cette thèse, est un mouvement répétitif et directionnel d’un endroit à un autre effectué par un animal, avec ses propres moyens, en réponse à un changement prévisible (Kennedy 1985 cité dans Dingle et Drake, 2007 ; Ramenofsky et Wingfield, 2007). La migration peut aussi être en réponse à un changement imprévisible et, lorsque c’est le cas, on parle plutôt de migration facultative (Ramenofsky et Wingfield, 2007). Chez les oiseaux, la migration représente typiquement le mouvement saisonnier d’individus en transit entre leur aire d’hivernage et leur aire de reproduction (Dingle et Drake, 2007). La migration permet donc aux organismes de tirer avantage de ressources disponibles temporairement à plusieurs endroits éloignés. Chez

plusieurs animaux migrateurs, les différentes étapes du cycle annuel impliquent des changements physiologiques et comportementaux très marqués (Battley *et al.*, 2012 ; Ramenofsky et Wingfield, 2007). Il est donc nécessaire que ces organismes soient bien adaptés aux conditions environnementales qu'ils rencontrent sur l'ensemble de leur aire de répartition (Dingle et Drake, 2007 ; Ramenofsky et Wingfield, 2007).

La survie et le succès reproducteur des animaux migrateurs sont entre autres associés à leur capacité de compléter leur voyage dans une bonne condition physiologique (Cornelius *et al.*, 2013 ; Ramenofsky et Wingfield, 2007). Cela nécessite des adaptations afin d'arriver au bon moment et au bon endroit pour acquérir des ressources à différents sites. Comprendre la dynamique de population des migrateurs pose ainsi d'importants défis puisqu'il faut intégrer l'ensemble du cycle annuel, incluant des événements qui surviennent parfois à des milliers de kilomètres de distance.

0.2.2 Connectivité migratoire

La connectivité migratoire décrit le degré de connexion spatiale des populations entre différentes périodes du cycle annuel (Boulet et Norris, 2006). Elle est considérée forte si des populations d'une espèce demeurent séparées spatialement à travers le temps, et est faible si les populations d'une espèce se mélangent durant une partie du cycle annuel (Figure 0.4). Les travaux sur la connectivité migratoire suscitent un intérêt en recherche fondamentale sur l'écologie et l'évolution de la migration, mais aussi dans le domaine de la conservation des espèces migratrices (Somveille *et al.*, 2021 ; Webster *et al.*, 2005). Une bonne connaissance de la connectivité migratoire permet de mieux identifier les facteurs environnementaux qui génèrent des variations d'abondance des espèces migratrices (Ambrosini *et al.*, 2009 ; Norevik *et al.*, 2020 ; Skinner *et al.*, 2022). Les populations d'une même espèce qui occupent l'espace différemment au cours de leur cycle annuel peuvent faire face à différentes perturbations et changements environnementaux. Ces perturbations peuvent être d'origine naturelle ou anthropique et avoir des impacts négatifs sur la survie et la reproduction des individus. Si toutes les populations d'une espèce migrent ou hivernent aux mêmes sites (connectivité migratoire faible), l'espèce dans son ensemble pourrait être exposée à plus de risques face à des événements ponctuels extrêmes qui auraient alors des effets sur toutes les populations en même temps (Webster *et al.*, 2002).

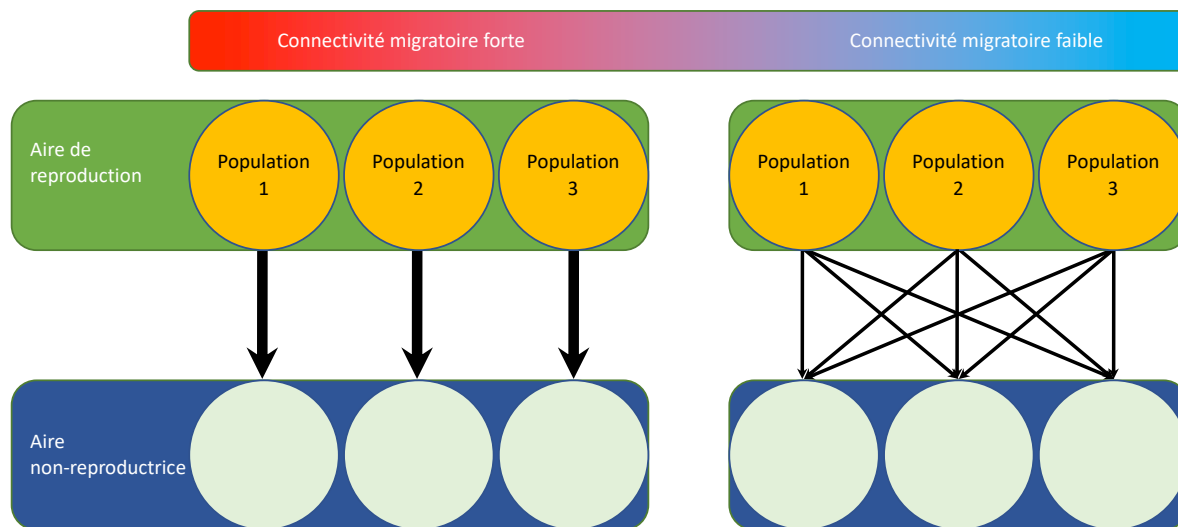


Figure 0.4 Représentations schématiques des deux cas de figures les plus extrêmes de la connectivité migratoire (Adapté de Boulet et Norris, 2006).

Afin de documenter les sites d'hivernage et le parcours migratoire des petites espèces d'oiseaux, les biologistes ont accès à des techniques moléculaires et isotopiques, ainsi qu'à l'utilisation de données d'observation d'ornithologues amateurs (Boulet et Norris, 2006 ; Webster *et al.*, 2002). La miniaturisation récente de la technologie permet maintenant aussi l'usage de consigneurs de données sensibles à la lumière (aussi appelés géolocateurs) pour suivre des oiseaux de plus petite taille (Lisovski *et al.*, 2012). Deux localisations par jour peuvent être alors définies à partir de mesures d'intensité lumineuse couplées à l'heure précise obtenue grâce à une horloge intégrée aux géolocateurs. Les oiseaux doivent cependant être recapturés pour avoir accès aux données ce qui représente parfois des défis logistiques considérables pour des espèces nichant dans des régions isolées. La description des patrons migratoires et de l'utilisation de l'espace par les individus durant l'ensemble du cycle annuel peuvent être utilisés dans le cadre de différents types d'études, incluant l'évolution de la migration, l'écologie comportementale et la biologie de la conservation. Par exemple, une des premières études qui a utilisé les géolocateurs a pu mettre en lumière des aspects inconnus de la biologie d'une espèce, comme l'aire d'hivernage et les patrons d'activité d'espèces coloniales d'oiseaux de mer (Philips *et al.*, 2007).

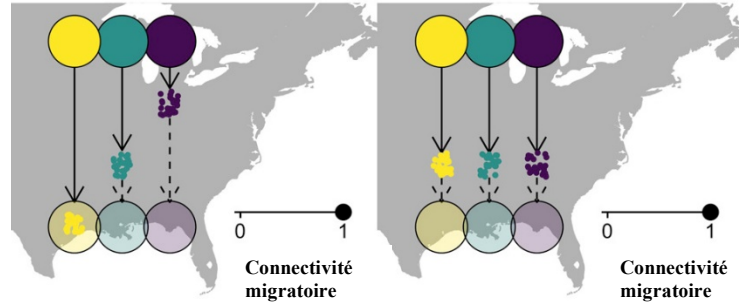
La connectivité migratoire et la description de l'utilisation de l'espace sur l'ensemble du cycle annuel permettent aussi d'identifier des endroits qui méritent une attention particulière afin d'assurer la conservation d'une espèce (Heckscher *et al.*, 2011). Bien que la notion de connectivité migratoire puisse s'appliquer à toutes les périodes du cycle annuel (Boulet et Norris, 2006), la

plupart des études ont essentiellement opposé les sites de reproduction et d'hivernage des individus (e.g. Ambrosini *et al.*, 2009 ; Cohen *et al.*, 2018a ; Finch *et al.*, 2015 ; Trierweiler *et al.*, 2014 ; van Wijk *et al.*, 2018). Décrire le niveau de mélange entre les populations durant l'ensemble de la période non-reproductrice est toutefois souhaitable, car la mortalité des individus peut culminer pendant la migration (Newton, 2006).

La connectivité migratoire décrit à la fois l'arrangement spatial et l'arrangement temporel des individus par rapport à la disposition spatiale des populations reproductrices. Il est donc essentiel que le temps et l'espace soient pris en compte lors de la description de la connectivité migratoire (Knight *et al.*, 2021). Par exemple, les oiseaux de plusieurs populations peuvent utiliser de manière asynchrone la même zone, et donc ne jamais être ensemble à aucun moment ce qui est un cas de connectivité migratoire temporelle forte, mais spatiale faible (Bauer *et al.*, 2015 ; Briedis *et al.*, 2016 ; Knight *et al.*, 2021). Dans ce cas, se concentrer uniquement sur l'espace pourrait donner des résultats sur la connectivité migratoire qui ne tiendraient pas compte à la fois de l'espace et du temps (Bauer *et al.*, 2015). Par conséquent, décrire la connectivité des populations dans l'espace et dans le temps tout au long du cycle annuel peut avoir de fortes implications pour la conservation des migrants (Figure 0.5). Très peu d'études ont toutefois été réalisées à l'échelle de l'aire de répartition des espèces (Knight *et al.*, 2021 ; Skinner *et al.*, 2022). Les avancées technologiques rendent les données spatiales et temporelles de la migration de plus en plus accessibles, ce qui permet une meilleure caractérisation de la connectivité migratoire (Cohen *et al.*, 2018a).

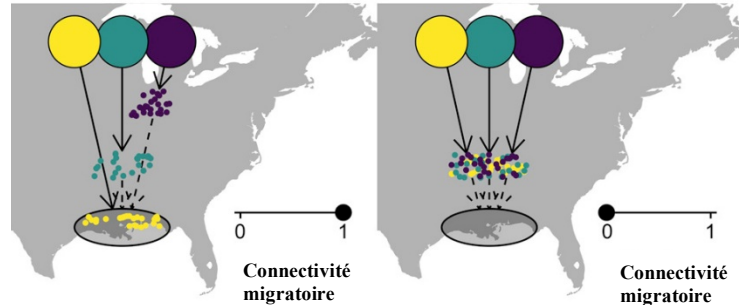
Connectivité migratoire spatiale forte

Les individus provenant de plusieurs populations reproductrices utilisent différents sites d'arrêt migratoire.



Connectivité migratoire spatiale faible

Les individus provenant de plusieurs populations reproductrices utilisent les mêmes sites d'arrêt migratoire.



Connectivité migratoire temporelle forte

Les individus provenant de plusieurs populations reproductrices utilisent des sites d'arrêt migratoire à des moments différents.

Connectivité migratoire temporelle faible

Les individus provenant de plusieurs populations reproductrices utilisent des sites d'arrêt migratoire en même temps.

Figure 0.5 Description théorique des composantes spatiales et temporelles de la connectivité migratoire. La connectivité spatiale et la connectivité temporelle se combinent pour créer une connectivité migratoire forte (séparation des populations reproductrices) lorsque l'une ou les deux sont fortes. L'échelle indiquée va de faible (0) à forte (1), mais des valeurs négatives sont possibles (jusqu'à -1) si les individus des populations reproductrices sont plus éloignés qu'au hasard pendant la migration. Les cercles opaques représentent les zones de reproduction de trois populations distinctes d'une espèce migratrice, les cercles transparents représentent un lieu d'arrêt migratoire et les points représentent les localisations des individus de chaque population reproductrice entreprenant la migration (tiré et adapté de Knight *et al.*, 2021).

0.2.3 Phénologie de la migration

La phénologie est l'étude de la chronologie des phénomènes naturels saisonniers (Badeck *et al.*, 2004). En science biologique, la phénologie vise principalement les aspects temporels du développement ou du comportement faisant partie du cycle de vie des organismes vivants (Badeck *et al.*, 2004). Chez les migrateurs, la phénologie de la migration et de la reproduction peuvent fortement influencer le succès reproducteur des individus, en particulier dans les milieux très

saisonniers comme les milieux nordiques. C'est le cas du fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*) chez qui les individus nichant plus tard ont généralement un succès beaucoup plus faible (Falk et Møller, 1997). De même chez l'oie des neiges (*Anser caerulescens*), il semble qu'une ponte et une éclosion hâtive mènent à un meilleur succès reproducteur des individus (Lepage *et al.*, 2000). De plus, une arrivée hâtive des individus sur leur aire de reproduction peut contribuer à devancer la date de ponte, augmenter la taille de couvée et le succès de reproduction potentiel pour les individus nicheurs (Bêty *et al.*, 2003). Toutefois, une arrivée trop hâtive pourrait réduire la probabilité de nicher des individus (Bêty *et al.*, 2004 ; Jean-Gagnon *et al.*, 2018). Globalement, les espèces migratrices devraient ajuster leur calendrier de migration de façon à arriver sur leurs haltes migratoires et sur leurs sites de reproduction au moment qui maximise leur aptitude phénotypique (Lack, 1968 ; Marra, 1998). Pourtant, il existe des variations importantes et inexplicables dans la phénologie de la migration et de la reproduction des individus, tant au sein des populations qu'entre elles (Aharon-Rotman *et al.*, 2022 ; Briedis *et al.*, 2016 ; Cristol *et al.*, 1999).

Les facteurs qui influencent la phénologie de la migration et de la reproduction des migrateurs sont susceptibles de varier selon les conditions environnementales dans lesquelles ils vivent. Les variables extrinsèques, comme la température, les précipitations et la disponibilité des ressources, ainsi que des variables intrinsèques des organismes, comme la taille et l'état physiologique, peuvent contribuer à influencer la phénologie chez les animaux (Becciu *et al.*, 2019 ; Cohen *et al.*, 2018b ; Zinßmeister *et al.*, 2022). Chez les oiseaux de mer nichant en colonie, la phénologie de la reproduction peut être affectée par la disponibilité des ressources alimentaires près des sites de reproduction, laquelle est surtout liée à des facteurs climatiques et océanographiques locaux (Reed *et al.*, 2009). D'autre part, la latitude des sites de reproduction, qui affecte généralement la phénologie de la fonte de la neige, a été reliée à la phénologie de la migration chez certains oiseaux, autant à l'échelle populationnelle qu'entre des individus hivernant en sympatrie (Conklin *et al.*, 2010 ; Tonra *et al.*, 2019). De telles relations entre la latitude et la phénologie de la migration suggèrent que la date de disponibilité de l'habitat de reproduction pourrait être un des principaux facteurs qui expliquent la variation intra et inter-populationnelle dans la phénologie de la migration. Cette hypothèse est toutefois difficile à tester en milieu naturel puisque la latitude est souvent corrélée à plusieurs autres paramètres susceptibles d'influencer la phénologie de la migration, incluant la distance de migration, la route migratoire et la position des haltes migratoires (Åkesson

et al., 2017 ; Conklin *et al.*, 2010 ; Fraser *et al.*, 2013 ; Ketterson *et al.*, 2015 ; Marra, 1998 ; Rakhimberdiev *et al.*, 2018). Globalement, les indices utilisés par les migrants pour ajuster leur migration et maximiser leur aptitude phénotypique, ainsi que les mécanismes qui génèrent un changement dans la phénologie de la migration, restent mal compris chez la majorité des espèces en milieu naturel (Aharon-Rotman *et al.*, 2022 ; Shochat *et al.*, 2022).

0.2.4 L'importance de la synchronie et des effets reportés

Considérant que la migration permet l'exploitation de ressources disponibles à des sites distants, la phénologie de la migration des individus va déterminer le degré de chevauchement spatio-temporel avec ces ressources et, conséquemment, peut fortement influencer leur aptitude phénotypique (Hulthén *et al.*, 2022). Globalement, les migrateurs devraient être sélectionnés pour être au bon endroit au bon moment. Dans le contexte des changements globaux, des changements phénologiques sont observés dans la disponibilité des ressources utilisées par les migrateurs (Rudolf, 2019). Ces altérations rapides peuvent générer une asynchronie entre la phénologie de la migration (e.x., la date d'arrivée à un endroit) et la période de forte disponibilité des ressources à un endroit spécifique (Cohen *et al.*, 2018b ; Visser et Gienapp, 2019). Cette asynchronie peut contribuer à une réduction de l'aptitude phénotypique des individus et ultimement à des déclinés de populations (Both *et al.*, 2009 ; Visser et Gienapp, 2019). Il est donc particulièrement important d'améliorer notre compréhension des facteurs qui expliquent la variation intra et inter-populationnelle de la phénologie de la migration, et mieux quantifier la flexibilité et la capacité d'adaptation des migrateurs à des changements environnementaux.

Une perte de synchronie entre la disponibilité des ressources et la phénologie des migrateurs pendant une partie de leur cycle annuel peut générer des effets reportés, soit des événements qui changent l'état des individus et leur performance subséquente dans une autre étape de leur cycle de vie (Harrison *et al.*, 2011 ; Norris et Marra, 2007). On parlera alors d'interactions saisonnières lorsqu'un événement survenant durant une saison a des effets reportés au niveau individuel ou populationnel durant une autre saison. Des interactions saisonnières ont été observées chez différentes espèces. Par exemple, chez les oies des neiges, un dérangement sur une halte migratoire a réduit la condition corporelle des individus, et entraîné une réduction du succès reproducteur des individus durant la saison de reproduction subséquente, et une baisse du recrutement au sein de la

population (Juillet *et al.*, 2012 ; Legagneux *et al.*, 2012 ; Morrissette *et al.*, 2010). Ainsi, des événements modifiant la vitesse du parcours migratoire ou l'état physiologique des individus peuvent occasionner des effets reportés qui modulent leur aptitude et la phénologie à d'autres étapes de leur cycle de vie (Ahola *et al.*, 2004 ; Buehler et Piersma, 2008). Malgré leur importance pour comprendre et anticiper l'effet des changements globaux sur les populations de migrateurs, les interactions saisonnières demeurent peu documentées chez la majorité des espèces (Cohen et Satterfield, 2020).

0.2.5 Interactions trophiques indirectes et cascade spatiale

Au sein d'une communauté écologique composée en partie de migrateurs, certaines espèces migratrices peuvent interagir entre elles pendant une petite partie de leur cycle annuel. Ces interactions peuvent être directes ou indirectes, et mener à des effets positifs, négatifs, ou encore nuls sur l'abondance des espèces (Smith, 2001). Lorsque les relations entre deux espèces se font par l'intermédiaire d'une autre espèce, ces relations sont qualifiées d'indirectes (Wootton, 1994). Les fondements théoriques des relations indirectes entre les espèces ont d'abord été proposés par Holt (1977). L'espèce tierce qui entre alors en jeu peut être, par exemple, un parasite ou un prédateur commun (migrateur ou résident). Afin de mettre en évidence et quantifier les relations indirectes entre des espèces migratrices en milieu naturel, on doit mieux comprendre les mécanismes à la base des interactions, effectuer des expériences rigoureuses ou utiliser des modèles multi-espèces bien paramétrés (Beardsell *et al.*, 2022b, 2022a ; Holt, 1977 ; Krebs, 2009 ; Tack *et al.*, 2011).

Dans le cas d'une interaction indirecte négative comme la compétition apparente entre deux espèces de proies, l'augmentation en abondance d'une espèce (α) peut avoir un effet positif sur la densité ou le comportement d'un prédateur, qui génère une augmentation du taux de mortalité d'une seconde espèce (β), réduisant ainsi ses effectifs (Figure 0.6). Inversement, une réduction de la proie α peut générer une réduction de la prédation sur la proie β . Ce type de compétition apparente est constatée lorsque la mortalité des proies est induite par un prédateur partagé et lorsque le prédateur bénéficie des deux espèces de proies (Connell, 1990 ; Holt, 1977, 1984). Ces effets indirects entre espèces de proies peuvent également être symétriques ou asymétriques. Chez les espèces migratrices, les facteurs responsables de l'augmentation d'abondance d'une espèce

peuvent agir durant différentes saisons et à l'extérieur de la communauté dans laquelle les interactions indirectes sont observées. L'effet d'événements externes sur la force des interactions indirectes impliquant des espèces de proies migratrices demeure toutefois peu documenté dans les communautés naturelles (Bauer et Hoye, 2014).

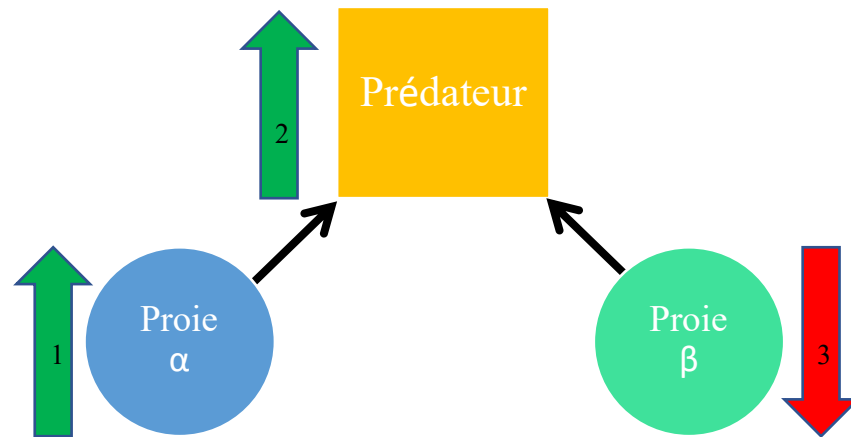


Figure 0.6 Illustration d'une interaction indirecte (compétition apparente) entre deux espèces de proies et une espèce de prédateur; les flèches numérotées représentent 1) l'augmentation de l'abondance de la proie α , 2) l'augmentation de l'abondance d'un prédateur commun en réponse à l'augmentation de la proie α et 3) la réduction subséquente de l'abondance de la proie β .

Les espèces migratrices utilisent parfois l'espace de façon différente et peuvent donc cohabiter uniquement durant la saison estivale de reproduction, alors qu'elles sont isolées les unes des autres le reste de l'année. C'est le cas du faucon gerfaut (*Falco rusticolus*) et du traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*) qui se reproduisent au nord de l'Amérique du Nord et qui ont des sites d'hivernage sur des continents différents (Figure 0.7). Ainsi, les faucons gerfauts vont migrer pour rejoindre leur aire d'hivernage au sud du Québec notamment et, quant à eux, les traquets motteux vont faire une migration transatlantique et rejoindre le centre de l'Afrique (Booms *et al.*, 2020 ; Dunn *et al.*, 2022). Des perturbations qui surviennent à l'extérieur de la communauté pourraient donc influencer directement une seule espèce migratrice mais tout de même se propager à d'autres espèces migratrices durant l'été, et ainsi à d'autres endroits dans le monde via des interactions trophiques directes ou indirectes (García-Callejas *et al.*, 2019 ; Moisan *et al.*, 2023). Ce type de cascade spatiale via des espèces migratrices a été documenté et met en évidence la diversité des mécanismes par lesquels les espèces migratrices peuvent propager des perturbations à l'échelle du globe (Moisan *et al.*, 2023). Par exemple, les petites oies des neiges (*Anser caerulescens*

caerulescens) ont profité d'apports alimentaires substantiels liés à l'agriculture sur leur aire d'hivernage. Elles sont devenues tellement abondantes qu'elles ont altéré leur environnement de reproduction dans l'Arctique via le surbroutement des plantes, affectant par le fait même d'autres espèces herbivores (Jefferies *et al.*, 2004b). Les perturbations survenant dans les aires de non-reproduction des espèces migratrices peuvent ainsi altérer les écosystèmes utilisés pour la reproduction d'espèces qui ne partagent pas les mêmes aires d'hivernage. Une meilleure compréhension des effets indirects entre des espèces migratrices et des cascades spatiales qui en résultent permettront d'améliorer notre capacité à anticiper les effets des changements globaux sur la biodiversité (Moisan *et al.*, 2023).

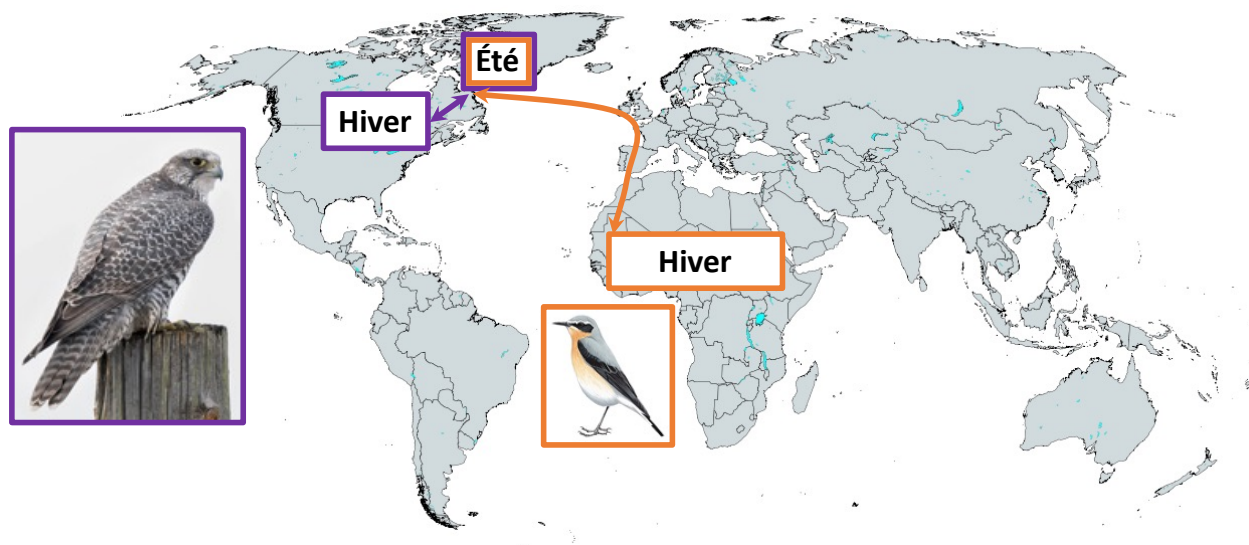


Figure 0.7 Exemple de migration de deux espèces d'oiseaux qui nichent en sympatrie et interagissent seulement durant la période de reproduction. Le faucon gerfaut (*Falco rusticolus*, en mauve) est un prédateur du traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*, en orange) en été, mais ces deux espèces migrent vers des continents différents pour y passer l'hiver.

0.3 Système d'étude

0.3.1 Espèces migratrices cibles

En 2001, Morrison *et al.* Établissaient que 80 % des espèces d'oiseaux de rivage (limicoles) semblaient avoir une tendance démographique à la baisse au Canada et aux États-Unis (Morrison *et al.*, 2001). Les facteurs responsables des déclinés sont divers et incertains (Morrison *et al.*, 2001 ;

Smith *et al.*, 2020). Les changements environnementaux affectent particulièrement les oiseaux de rivage en raison de leur longue migration, le regroupement spatio-temporel d'une part importante des populations à certains moments de l'année et l'utilisation concomitante de zones fortement utilisées par l'industrie ou le tourisme (Morrison *et al.*, 2001 ; Smith *et al.*, 2020). Il est difficile de déterminer la nature de ces diminutions d'effectifs de populations principalement à cause de contraintes logistiques. Cette problématique vient entre autres de la difficulté de suivre l'ensemble du cycle annuel des individus migrateurs qui peuvent parcourir annuellement des milliers de kilomètres (Léandri-Breton et Bêty, 2020 ; Norris, 2005).

Le Pluvier bronzé (*pluvialis dominica*, Figure 0.8) est une espèce de limicole de taille moyenne nichant en milieu arctique et subarctique de l'ouest de l'Alaska (Canada) à l'est de l'Arctique canadien (Figure 0.8). L'espèce a décliné en abondance de façon importante dans les années 1900 suite à une chasse sportive et commerciale intensive (Johnson *et al.*, 2020a). L'abondance de l'espèce est maintenant autour du demi-million d'individus, un niveau qu'on ne peut pas définir comme étant équivalent à ce qu'il était avant cette période de chasse intensive vu l'absence d'information sur les effectifs de cette époque (Andres *et al.*, 2012). Les pluviers adultes nichent au sol et leurs couvées sont de 4 œufs généralement (Johnson *et al.*, 2020a). Les mâles sont plus fidèles au site de nidification que les femelles (Johnson *et al.*, 1997) et y arrivent plus tôt. Le choix du site de nidification se fait tôt en saison, alors que le couvert de neige est encore important.



Figure 0.8 Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*) durant l'initiation de la nidification sur l'île Bylot, Nunavut.

Les pluviers sont considérés comme étant territoriaux et réagissent fortement à la présence de prédateurs lorsqu'ils approchent de leur nid. Ainsi, la détectabilité des couples territoriaux par des observateurs est fortement accrue par leur tendance à réagir rapidement (à l'approche d'un observateur, ils émettent des cris d'alarme et effectuent d'autres comportements visant à éloigner la source du danger). Les pluviers adoptent généralement un comportement de fuite du nid qui met en évidence leur présence (Byrkjedal, 1989). Il est donc plus facile d'obtenir des données de distribution et de densité chez cette espèce comparativement à plusieurs autres espèces de limicoles moins faciles à détecter par les observateurs.

L'aire d'hivernage du Pluvier bronzé est située en Amérique du Sud dans les pampas d'Argentine, d'Uruguay et du Sud du Brésil (Figure 0.9). Cette région de prairies a été massivement transformée par l'industrie agricole avec la conversion d'habitats naturels à des fins d'élevage et de production végétale de masse (Modernel *et al.*, 2016). La fidélité au site d'hivernage des pluviers est inconnue (Johnson *et al.*, 2020a). Les Pluviers bronzés effectuent des migrations d'envergure chaque année pour rejoindre le territoire d'hivernage et revenir à leur aire de reproduction au nord de l'Amérique du Nord. L'espèce a un parcours migratoire elliptique, allant vers le Sud par la côte Atlantique et retournant vers le Nord par le centre des Amériques (Byrkjedal, 1989 ; Johnson *et al.*, 2020a). Bien que ces zones soient généralement connues, l'existence de différences entre les populations quant à leur utilisation de l'espace n'est pas documentée (Johnson *et al.*, 2020a). L'espèce n'a pas de sous-espèce connue. La connectivité migratoire et l'utilisation de l'espace durant la période non-reproductrice représentent des lacunes majeures dans les connaissances qui limitent notre potentiel à évaluer la vulnérabilité de cette espèce aux changements globaux (Johnson *et al.*, 2020a).

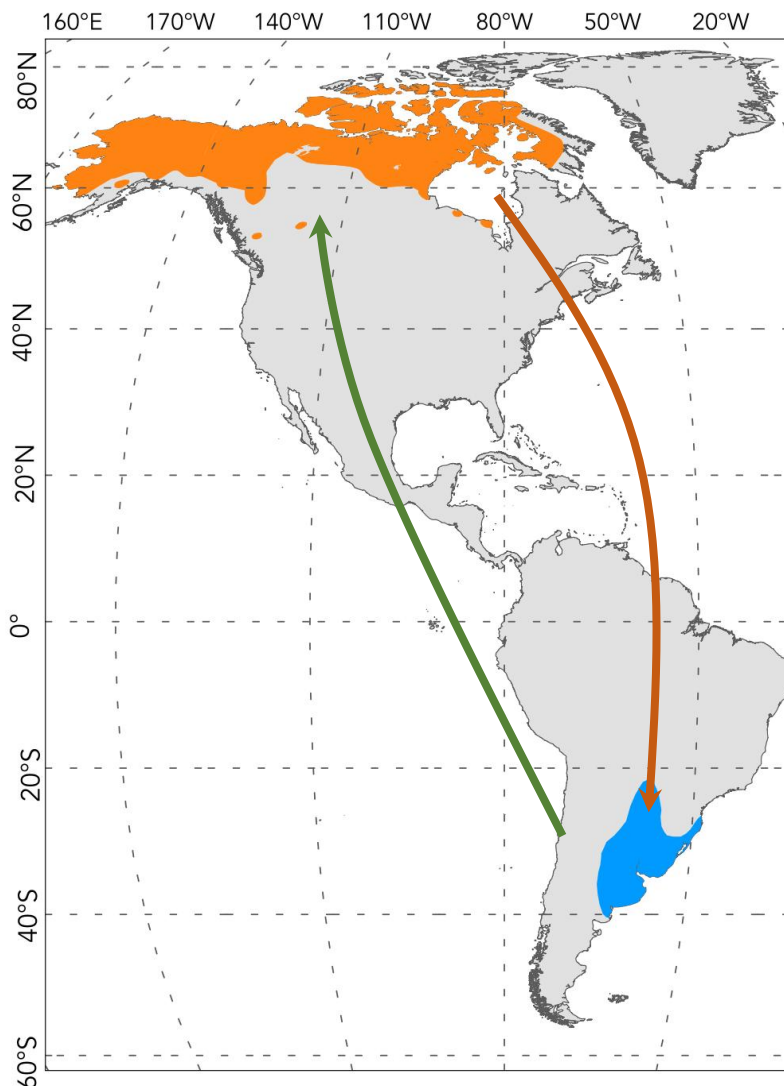


Figure 0.9 Aire de répartition du Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*) durant la reproduction (orangé) et l'hivernage (bleu) (adapté de : Johnson *et al.*, 2020a).

0.3.2 Données spatio-temporelles de la migration des limicoles

Différentes méthodes permettent d'obtenir de l'information sur les parcours migratoires d'oiseaux de petite taille comme les limicoles (isotopes stables, génétique, variation morphologique, marquage avec des bagues ou des équipements électroniques de suivi (Webster *et al.*, 2002). Les géolocaliseurs miniatures (environ 1 g) permettent aussi d'obtenir des données de localisation d'individus tout en minimisant l'impact sur les limicoles. Dans une étude comparant plusieurs espèces de limicoles, aucun effet négatif des géolocaliseurs n'a été constaté sur le Pluvier bronzé (Weiser *et al.*, 2016), ce qui suggère que les consigneurs n'ont pas d'effets négatifs majeurs sur

le comportement des individus. Les géolocateurs requièrent cependant un effort considérable sur le terrain puisque les données de migration de limicoles ne peuvent être récupérées qu'à la recapture d'un individu marqué.

0.3.3 Aire de reproduction des pluviers et écosystème à l'étude

Les écosystèmes arctiques terrestres sont composés d'un nombre limité d'espèces de vertébrés. Cette relative simplicité facilite l'étude des interactions trophiques directes et indirectes puisque le nombre de relations possibles entre les espèces est moins élevé (Gauthier *et al.*, 2004). En 1989, un suivi écologique à long terme a été mis en place à l'île Bylot au Nunavut (73°08'N, 80°00'W; Figure 0.10) (Gauthier *et al.*, 2013) afin d'y étudier notamment les relations trophiques directes et indirectes entre les espèces de vertébrés (Bêty *et al.*, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2004 ; McKinnon *et al.*, 2010a). On y retrouve entre autres des espèces de lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* et *Lemmus sibiricus*), des oies de neiges (*Anser caerulescens atlanticus*), des oiseaux de rivage (bécasseaux (*Calidris* sp.), pluviers (*Charadrius* sp. et *Pluvialis* sp.) et phalaropes (*Phalaropus* sp.)) et des espèces de prédateurs comme les labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*) et à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), les goélands bourgmestres (*Larus hyperboreus*) et le renard arctique (*Vulpes lagopus*) (Lepage *et al.*, 1998). Le Pluvier bronzé est une des principales espèces de limicoles nichant sur l'île Bylot (Lepage *et al.*, 1998). Des réseaux trophiques similaires à celui de l'île Bylot sont observés ailleurs en Arctique (Krebs *et al.*, 2003). Notons cependant qu'une des spécificités de ce site est l'absence actuelle de grands herbivores tels que le caribou (*Rangifer tarandus*) ou le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) et la présence d'une importante colonie d'oies des neiges durant l'été (Legagneux *et al.*, 2012). L'île Bylot (Figure 0.11, Figure 0.10) est située dans la cordillère arctique et est localisée au nord-est de l'aire de répartition des pluviers bronzés. Le centre de l'île est dominé par une chaîne de montagnes qui comprend des pics de 1500 à 1900 m d'altitude ainsi qu'une petite calotte glaciaire s'écoulant vers les basses terres et la côte sous forme de glaciers de vallée et de piémont (Dowdeswell *et al.*, 2007 ; Klassen, 1993). La fonte de ces glaciers alpins alimente des rivières fluvio-glaciaires qui incisent les basses terres formées de dépôts glaciaires et marins depuis le recul des glaciers (Klassen, 1993). C'est dans ces zones, au sud-ouest de l'île, que les oiseaux nicheurs sont particulièrement abondants (Figure 0.10).

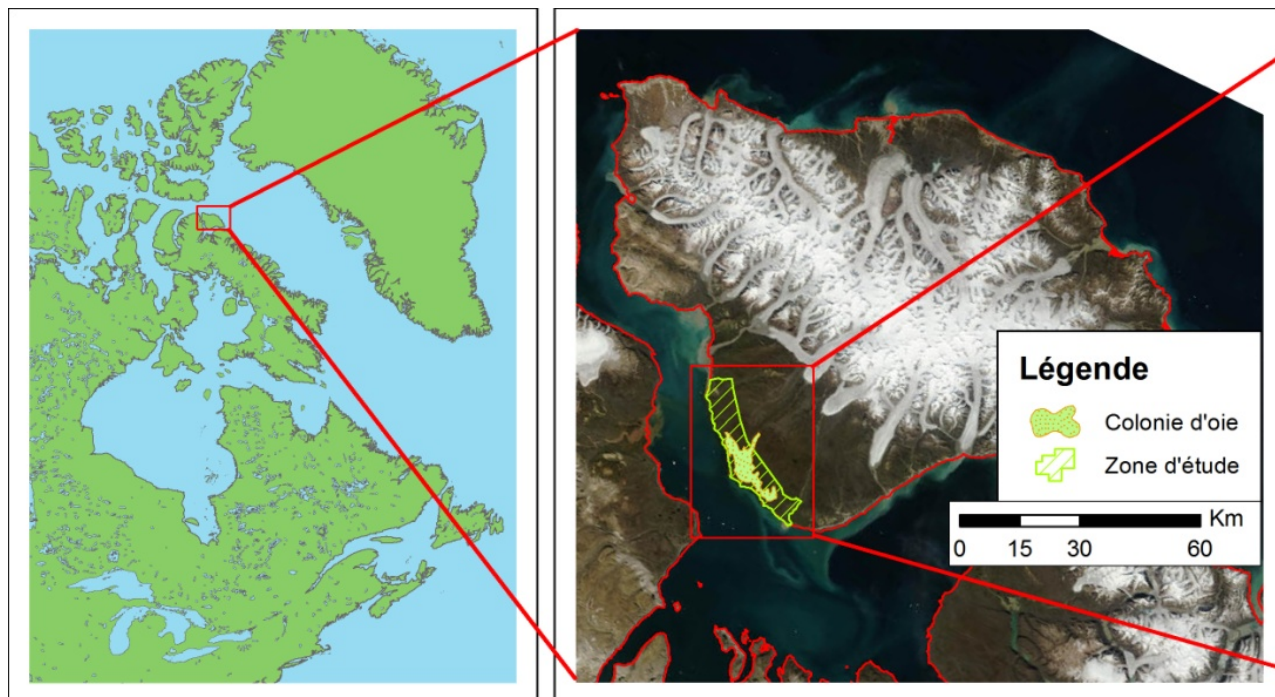


Figure 0.10 Emplacement de l'île Bylot, au Nunavut (à gauche), délimitation de la zone caractérisée par une forte densité d'oiseaux migrateurs nicheurs (à droite).

0.3.4 Données environnementales de l'aire de reproduction

Les pluviers nichent au sol et nécessitent des espaces libres de neige afin de s'alimenter et accéder à leurs proies (arthropodes) ce qui leur permet d'avoir les ressources nécessaires pour se reproduire et pondre des œufs (Byrkjedal et Thompson, 1998 ; Hobson et Jehl Jr, 2010). La date de fonte de la neige représente donc un bon indice de la date de disponibilité du site de reproduction des individus. Heureusement, des données de relativement haute résolution spatiale sont maintenant disponibles pour suivre la phénologie de la fonte de neige grâce à l'analyse d'images de l'instrument MODIS du satellite de la NASA Terra (données et détails méthodologiques présentés dans O'Leary *et al.*, 2017).

0.4 Objectifs de la thèse

Les thèmes abordés dans cette thèse portent principalement sur la reproduction et la migration d'une espèce nichant dans l'Arctique, le Pluvier bronzé. Les relations trophiques indirectes, la connectivité migratoire et la phénologie de la migration sont abordées.

Le chapitre 1 traite des relations trophiques indirectes entre insectivores (limicoles) et herbivores (oies des neiges) dans un écosystème arctique. Les objectifs de ce chapitre sont d'évaluer l'effet d'une colonie d'oie des neiges sur la variation spatiale de l'occurrence des prédateurs des nids d'oiseaux de rivage, du risque de prédation des nids de limicoles et de l'occurrence des oiseaux de rivage nicheurs, dont le pluvier bronzé. Pour ce qui est des chapitres 2 et 3, des collaborations ont été établies avec d'autres chercheurs travaillant à des sites de recherche situés en Arctique et subarctique et distribués à travers l'aire de reproduction de l'espèce cible (Figure 0.11). Ces collaborations ont permis de déployer des équipements (géolocateurs) de façon similaire à travers l'aire de reproduction de l'espèce afin de décrire la migration des individus. Les objectifs du chapitre 2 visent à décrire l'utilisation de l'espace durant l'ensemble du cycle annuel pour différentes populations de Pluviers bronzés nichant en Arctique et de quantifier le degré de connectivité migratoire de l'espèce à travers la période non reproductrice. L'objectif du chapitre 3 est d'établir la relation entre la phénologie de la migration et de la de la reproduction des individus, en considérant la distance de migration et la phénologie de la fonte de neige sur l'aire de reproduction.

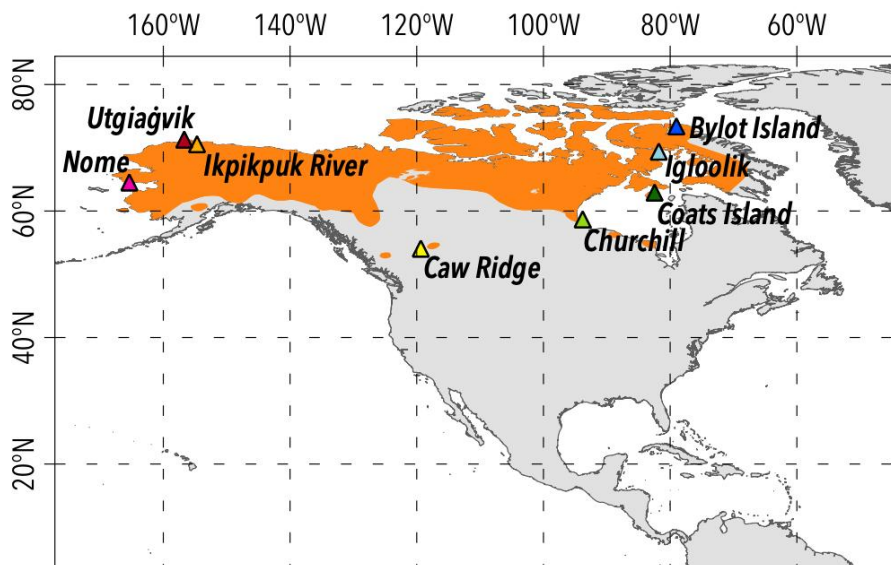


Figure 0.11 Carte des sites d'études utilisés (triangles) afin d'atteindre les objectifs des chapitres 2 et 3. L'aire de reproduction du Pluvier bronzé présentée en orangé (adapté de : Johnson *et al.*, 2020a).

0.5 Portée de l'étude

L'étude des relations trophiques indirectes qui relient les limicoles à d'autres espèces de proies dans l'Arctique peut améliorer notre compréhension du rôle de ces relations dans le fonctionnement et la structure des écosystèmes. Les augmentations récentes et drastiques des effectifs de populations de sauvagine comme les oies nous incitent à surveiller leurs impacts possibles sur la biodiversité (Abraham *et al.*, 2005 ; Gauthier *et al.*, 2005 ; Jefferies *et al.*, 2004b). Dans un contexte de changement global, les oiseaux de rivage subissent des pressions à plusieurs niveaux et interagissent avec les oies durant une partie de leur cycle annuel. Notre étude traite de plusieurs aspects importants de leur écologie durant la période de migration et de reproduction, incluant le risque de prédation qui peut être modulé par la présence de proies surabondantes dans l'écosystème arctique.

Afin de mieux préserver les espèces migratrices et comprendre la dynamique de leurs populations, il est essentiel de connaître leur utilisation spatio-temporelle du réseau de sites qu'elles fréquentent durant leur cycle annuel complet. En établissant le degré de connectivité migratoire des populations et les interactions saisonnières chez une espèce de limicole comme le pluvier bronzé, il nous sera possible de mieux statuer sur le degré de sensibilité de l'espèce au regard des perturbations environnementales (p. ex. déversement pétrolier, développement touristique et immobilier, changements des pratiques agricoles). Globalement, notre étude permettra de mieux connaître l'écologie des espèces migratrices et la vulnérabilité de la biodiversité arctique aux changements globaux.

CHAPITRE 1

EFFETS NÉGATIFS INDIRECTS DE LA SURABONDANCE DES OIES DES NEIGES SUR LES OISEAUX DE RIVAGE VIA LA PRÉDATION DANS L'ARCTIQUE

Titre anglais: Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds

Jean-François Lamarre^{1,4}, Pierre Legagneux¹, Gilles Gauthier², Eric T. Reed³, et Joël Bêty¹

1. Département de Biologie, Chimie et Géographie and Centre d'études Nordiques (CEN), Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 3A1 Canada
2. Département de Biologie and Centre d'études Nordiques (CEN), Université Laval, 1045 Avenue de la Médecine, Québec, Québec G1V 0A6 Canada
3. Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, 5019 52nd Street, Yellowknife, Northwest Territories X1A 2P7 Canada

Contribution respective des auteurs : Jean-François Lamarre a conçu l'étude et élaboré la méthodologie, récolté les données, analysé des données, produit les résultats et les figures, rédigé l'article, incluant la recherche bibliographique, et coordonné les révisions et commentaires des coauteurs. Pierre Legagneux et Gilles Gauthier ont contribué à l'analyse des données et à la production des résultats et des figures, et ont révisé l'article. Eric T. Reed a contribué à la collecte des données et a révisé l'article. Joël Bêty a initié le projet et financé les travaux de recherche, contribué à la conception de l'étude et de la méthodologie, récolté les données, contribué à l'analyse des données, à la production des résultats et des figures et a révisé l'article.

Publié le 02 mai 2017 dans *Ecosphere*, volume 8, <https://doi.org/10.1002/ecs2.1788>

1.1 Résumé

Les espèces surabondantes peuvent fortement affecter le fonctionnement des écosystèmes à travers les cascades trophiques. La forte augmentation de plusieurs populations d'oies arctiques, principalement due à des changements dans les pratiques agricoles dans les régions tempérées, peut avoir de graves effets directs sur les écosystèmes de la toundra par la dégradation de la végétation. Toutefois, les effets négatifs de la surabondance d'oies induits par les prédateurs sur d'autres espèces de la toundra peuvent également être importants, mais sont mal compris. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle l'abondance des oies affecte négativement les oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique en augmentant la pression de prédation sur les nids. Nous avons utilisé six années de données recueillies à l'intérieur et à proximité d'une colonie de grandes oies des neiges pour évaluer l'effet des oies sur la variation spatiale dans (1) la présence de prédateurs de nids d'oiseaux de rivage, (2) le risque de prédation des nids (avec nids artificiels d'oiseaux de rivage) et (3) la présence d'oiseaux de rivage nicheurs. Nous avons constaté que la colonie d'oies avait une forte influence sur la distribution spatiale des prédateurs de nids et des oiseaux de rivage nicheurs. La présence de prédateurs a diminué, tandis que la présence d'oiseaux de rivage nicheurs a augmenté avec la distance par rapport au centroïde de la colonie. La force de ces effets était modulée par la densité des lemmings, proies préférées des prédateurs. Le risque de prédation des nids par les oiseaux de rivage diminuait également avec la distance de la colonie. Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que l'abondance des oies affecte négativement les oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique par le biais de prédateurs communs. Par conséquent, nous démontrons que le déclin actuel de certaines populations d'oiseaux de rivage arctiques peut être en partie médié par un effet négatif d'une espèce surabondante.

Mots clés : Arctique ; colonie d'oiseaux ; conservation ; changement global ; interactions indirectes ; ennemi partagé ; oiseaux de rivage ; distribution des espèces ; limicoles ; sauvagine.

1.2 Résumé en anglais

Overabundant species can strongly impact ecosystem functioning through trophic cascades. The strong increase in several arctic geese populations, primarily due to changes in agricultural practices in temperate regions, can have severe direct impacts on tundra ecosystems through

vegetation degradation. However, predator-mediated negative effects of goose overabundance on other tundra species can also be significant but are poorly understood. We tested the hypothesis that goose abundance negatively affects arctic-nesting shorebirds by increasing nest predation pressure. We used six years of data collected within and near a greater snow goose colony to evaluate the effect of geese on the spatial variation in (1) the occurrence of shorebird nest predators, (2) the nest predation risk (with artificial shorebird nests), and (3) the occurrence of nesting shorebirds. We found that the goose colony had a strong influence on the spatial distribution of nest predators and nesting shorebirds. Occurrence of predators decreased, while occurrence of nesting shorebirds increased with distance from the centroid of the colony. The strength of these effects was modulated by lemming density, the preferred prey for predators. Shorebird nest predation risk also decreased with distance from the colony. Overall, these results indicate that goose abundance negatively affects arctic-nesting shorebirds through shared predators. Therefore, we show that the current decline of some arctic shorebird populations may be in part mediated by a negative effect of an overabundant species.

Key words: Arctic; bird colony; conservation; global change; indirect interactions; shared enemy; shorebirds; species distribution; waders; waterfowl.

1.3 Introduction

Natural ecosystem functioning and species communities are dramatically affected by human activities (Vitousek *et al.*, 1997 ; Worm et Paine, 2016). Exploitation of anthropogenic food subsidies can induce ecological and evolutionary changes at individual, population, community, and ecosystem levels (Newsome *et al.*, 2015). Exploitation of such subsidies is considered responsible for much of the demographic explosion of a wide range of species (Allombert *et al.*, 2005 ; Castro *et al.*, 2005 ; Jefferies *et al.*, 2004b ; Oro *et al.*, 2013 ; Rotem *et al.*, 2011). The impact of such overabundant species can modify trophic relationships and potentially induce trophic cascades within a given ecosystem (Latham *et al.*, 2011) and even outside this ecosystem when overabundant species migrate (Bauer et Hoye, 2014 ; Jefferies *et al.*, 2006). For instance, the increase in agricultural food subsidies available during winter caused a demographic explosion of several goose populations both in Europe and in North America (Batt, 1998 ; Fox *et al.*, 2010 ; Jefferies *et al.*, 2004a) inducing not only crop damages (Fox *et al.*, 2005 ; Simonsen *et al.*, 2016),

but also intense overgrazing on their breeding grounds. In addition to strong cascading effects on arctic tundra through overgrazing (Fox *et al.*, 2005 ; Jefferies *et al.*, 2004a, 2006), large goose colonies also represent a predictable pulse resource that can induce indirect trophic interactions by affecting the behavior and abundance of predators (Madsen *et al.*, 1999 ; McKinnon *et al.*, 2013).

Shared predation is a widespread phenomenon that can affect prey species abundance and coexistence in natural communities (Holt, 1977 ; Holt et Kotler, 1987). Symmetrical or asymmetrical apparent competition can arise when two species negatively affect each other by enhancing the density or by changing the behavior of shared predators. Shared predators can also generate non-reciprocal negative effects if either of the two prey species has small per capita effects on the population size or behavior of shared predators (Chaneon et Bonsall, 2000). Iles et al. (2013) reported negative effect of goose abundance on arctic-nesting common eiders (*Somateria mollissima*) and concluded that apparent competition could partly explain the long-term decline in eider nest survival.

While most goose populations have been increasing across the Arctic, many shorebird populations have been decreasing throughout the same range (Deinet *et al.*, 2015 ; Morrison *et al.*, 2006). There are some indications in the literature that large goose colonies can negatively affect shorebird density (Hines *et al.*, 2010 ; Jehl Jr, 2007 ; Sammler *et al.*, 2008). Such findings suggest potential local exclusion of shorebirds by geese due to habitat degradation or increased predation risk. Predator-mediated effects of geese on shorebirds are poorly understood and are still neglected (McKinnon *et al.*, 2013). Predation avoidance was recently highlighted as one of the key drivers explaining long-distance migrations and species distribution of arctic-nesting shorebirds (Gilg et Yoccoz, 2010 ; McKinnon *et al.*, 2010a). Hence, changes in enemy-free space in the Arctic could have profound effects on shorebirds.

Shorebirds and geese share several natural enemies, including jaegers, gulls, ravens, and especially the Arctic fox (*Vulpes lagopus*; Figure 1.1), which is the primary egg predator (Bêty *et al.*, 2002 ; Liebezeit et Zack, 2008 ; McKinnon et Bêty, 2009 ; Royer-Boutin, 2015). In areas where Arctic foxes mainly feed on cyclic small rodents during the summer, geese and shorebirds are typically considered as alternative or incidental prey (Angelstam *et al.*, 1984 ; Bêty *et al.*, 2001, 2002 ; McKinnon *et al.*, 2013). Lemming population cycles induce strong numerical and functional

response of both avian and mammalian predators, with cascading effects on breeding geese and shorebirds (Bêty *et al.*, 2001, 2002 ; Gauthier *et al.*, 2004 ; Morrissette *et al.*, 2010 ; Nolet *et al.*, 2013). Moreover, breeding Arctic foxes show an aggregative response to the presence of the snow goose colony modulated by lemming density (Giroux *et al.*, 2012). We used data collected over six years within and near a large greater snow goose colony in the Canadian High Arctic (Bylot Island, Nunavut) to test the hypothesis that geese negatively affect arctic-nesting shorebirds by increasing nest predation pressure. We specifically investigated the effect of a goose colony on the spatial variation in (1) the occurrence of shorebird nest predators, (2) the nest predation risk, and (3) the occurrence of breeding shorebirds. By sampling both within and outside the goose colony, we thus expected that the distance from the goose colony would drive nest predation pressure on shorebirds especially at low lemming density.

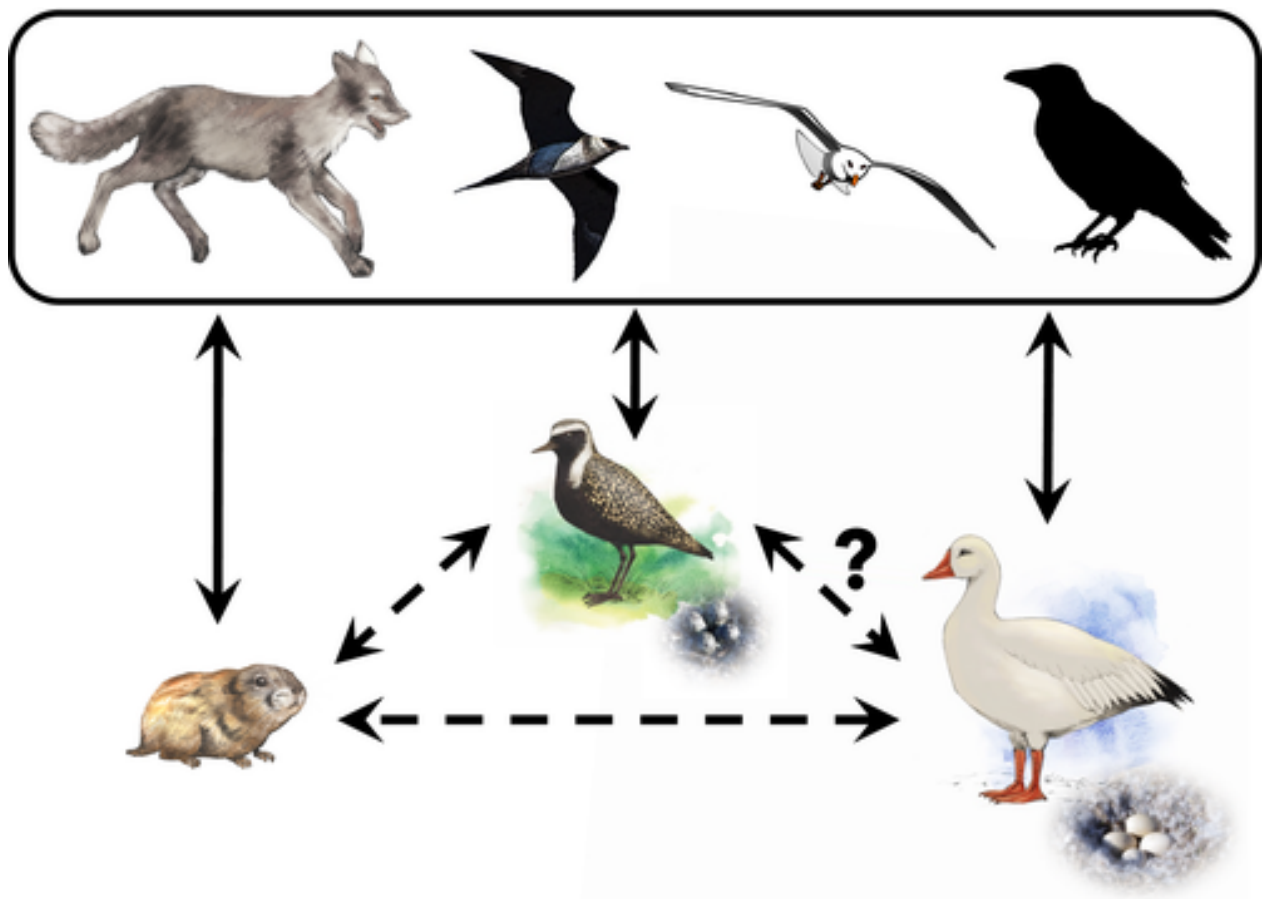


Figure 1.1 Food web of the study system indicating the direct (solid lines) and indirect (dashed lines) links. The main trophic link targeted in this study is indicated by the question mark.

1.4 Methods

1.4.1 Study site

The study took place from 2010 to 2015 on Bylot Island, Sirmilik National Park, Nunavut, Canada (73°08' N, 80°00' W; Figure 1.2). The study area is dominated by mesic tundra on the uplands and a mixture of mesic tundra and wetlands (primarily polygonal tundra) in the lowlands (see Gauthier *et al.*, 2013 for details). Each summer, ~20,000 pairs of greater snow geese nest in one large colony covering approximately 65 km² on the southern plain of Bylot Island (Figure 1.2; Figure A.0.1). The greater snow goose population increased exponentially near the end of the 20th century (Gauthier *et al.*, 2005 ; Menu *et al.*, 2002) and was declared overabundant due to the potential impacts of the growing population on wetland habitats and on other species (Batt, 1998). The approximate boundary of the goose colony was mapped each year during the nesting period with a helicopter and was relatively stable across years (maximum distance between centroid and boundary from 9.0 km to 10.7 km; mean = 9.7 km; Figure A.0.1).

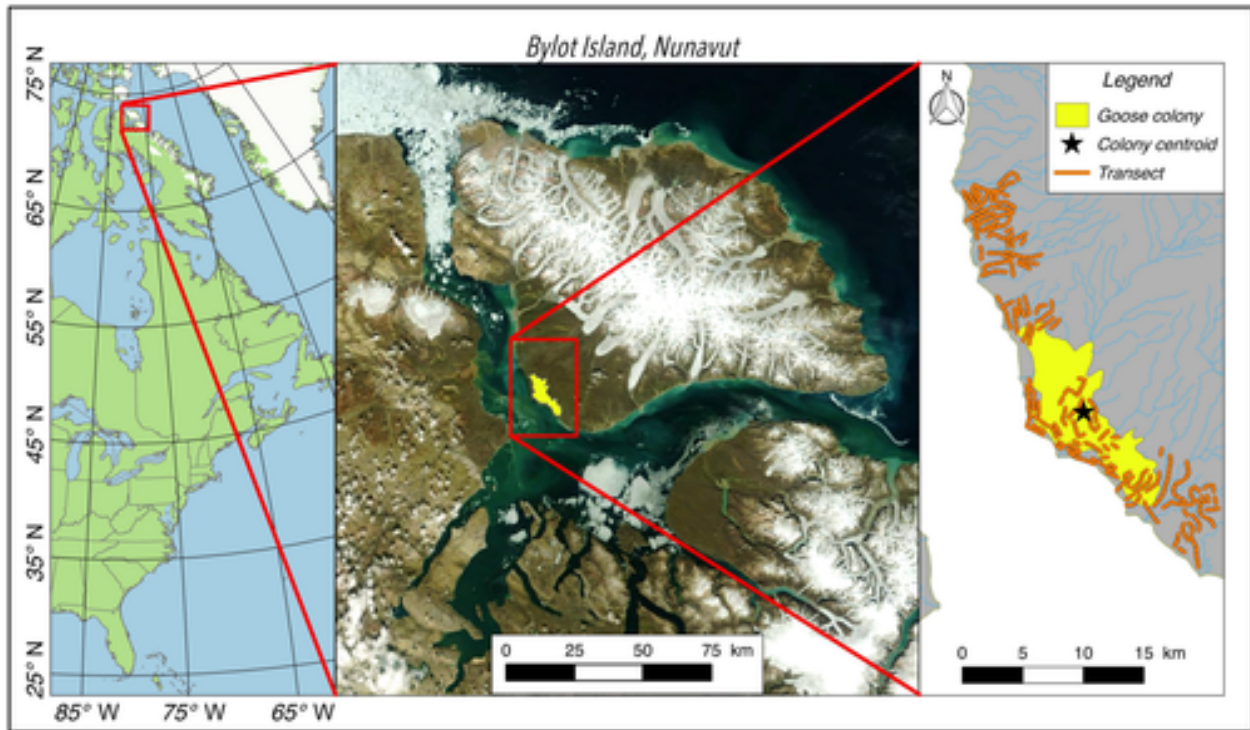


Figure 1.2 Location of the study area and survey transects performed within and in the surroundings of the greater snow goose colony on Bylot Island in the Canadian High Arctic (satellite image from NASA MODIS Rapid Response).

1.4.2 Lemming density

Lemmings were live-trapped every summer with Longworth traps to obtain mark–recapture estimates of abundance as described in Fauteux *et al.* (2015). The trapping session lasted three days and traps were checked twice a day. We had two 11-ha trapping grids, one in mesic and the other in wetland habitats, each containing 144 traps. The July trapping session took place while transects and artificial nests were performed. Therefore, we pooled data from this session only to have a total of all lemmings of the species present on Bylot Island (collared lemmings [*Dicrostonyx groenlandicus*] and brown lemmings [*Lemmus sibiricus*]). We used the average between grids, as a measure of overall lemming density. Considering the distribution of the annual lemming density observed during the study period, we used two categories in our analyses (low density, <2.5 lemmings/ha; and high density, >6 lemmings/ha; Figure A.0.2).

1.4.3 Spatial variation in the occurrence of nesting shorebirds and nest predators

We focused our study on one of the most common shorebird species nesting on Bylot Island (Lepage *et al.*, 1998), the American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*, which will be referred to as plover hereafter). In our study area, the presence of plover is a good indicator of shorebird diversity and abundance in mesic tundra habitat (Figure A.0.3) and plovers react strongly to a human intruder when nesting (Byrkjedal, 1989), increasing detectability by observers. The reaction distance of incubating plovers to the observer is 61 m SE = 8 m in our study area ($n = 23$ nests; J.-F. Lamarre and J. Bêty, *unpublished data*). Data collection took place during the plover's incubation period (between 21 June and 14 July). Median estimated initiation date of plover nests during those years was 18 June ($n = 374$), and median observed hatch date was 16 July ($n = 55$). To quantify the effect of the goose colony on the occurrence of predators and nesting shorebirds, we conducted surveys through 500 m long transects located within (from 34 to 63 transects annually) and outside (from 96 to 191 transects annually) the snow goose colony (Figure 1.2; Figure A.0.1). The visibility on each side of transects was >150 m (estimated by observers trained with range finder at three points on each transect), and all vertebrates seen within 150 m from the transect were recorded. All the transects were located in mesic tundra with low vegetation, which is the preferred nesting habitat for plovers (Byrkjedal et Thompson, 1998 ; Connors *et al.*, 1993).

Plovers producing distraction displays such as rodent run, broken wing, and/or insistent calls were considered as breeders (Byrkjedal, 1989). Birds that did not react to the presence of the observer and/or were foraging, flying by, or resting were considered non-breeders. Status was confirmed by moving towards the individuals. Plover original location upon detection was obtained with a handheld GPS to later calculate the nearest distance to the transect.

When predators were sighted (nest predators shared by shorebirds and geese: parasitic jaeger (*Stercorarius parasiticus*); glaucous gull (*Larus hyperboreus*); common raven (*Corvus corax*); and Arctic fox), a single individual was spotted on most occasions: 51% ($n = 394$) and 93% ($n = 81$) for avian predator and Arctic fox, respectively. Therefore, occurrence (probability to observe at least one individual on transect) was used in the analyses.

1.4.4 Predation risk

Predation risk was assessed with artificial nests (93–185 nests annually) made with four Japanese quail (*Coturnix japonica*) eggs placed in a small man-made depression comparable to nest scrapes made by shorebirds. Experiments took place in late June to early July, during the plover and goose incubation period. Quail and shorebirds eggs are similar in coloration and size. Prior to deployment, eggs were inspected, washed, and air-dried to minimize smell related to transport and storage. We marked nests with a tongue depressor at 5 m and a feather at 7 m while wearing clean nitrile gloves. Nests were installed at each end of transects located within and outside the snow goose colony and were revisited after 48 h. Nest failure was defined as the predation of one or more eggs from the artificial nest. Shorebird nests and artificial nests have the same dominant predator in our study area (Arctic foxes; McKinnon et Bêty, 2009 ; Royer-Boutin, 2015). Although artificial nests cannot be used to infer predation rate on real nests, our technique provides a reliable measure of spatial variation in relative nest predation risk (see McKinnon *et al.*, 2010a, 2010b).

1.4.5 Statistical analyses

General linear mixed models (GLMM) were used to model predator and nesting plover occurrence and nest predation risk with lme4 (Bates *et al.*, 2015) in R version 3.2.4 (R Core Team, 2016). We used a binomial error structure and a logit-link function, with predator or nesting plover occurrence (one individual seen on transect = 1, no individual seen = 0) as the response variable. GLMM were also used to model nest predation risk with nest fate (one or more eggs depredated = 1, no eggs depredated = 0) as the response variable.

In all the analyses, all continuous variables were standardized by subtracting the mean and dividing by the standard deviation. The fixed effects were distance from the centroid of the goose colony (DIST, continuous variable), lemming density (LEM, factor: years classified as high or low lemming density, Figure A.0.2), and interaction between LEM and DIST. To account for a non-linear effect of DIST, a quadratic term was added (DIST²). To better interpret non-linear relationships, we used the *lavielle* function of the R package *adehabitatLT* (Calenge, 2006) to identify segments (thresholds) on the fitted logistic relationships. This function performs a non-parametric segmentation with the penalized contrast method of Lavielle (1999, 2005) to find the

distance from the centroid of the colony at which the occurrence (or nest predation risk) starts changing. This analysis is usually applied to time series but because transects were well spread around the colony, we calculated the mean occurrence of predators or nesting plovers for each 0.5 km away from the colony and applied the *lavielle* function on this dataset. All values are presented with $\pm 95\%$ CI unless specified otherwise. The centroid of the goose colony and distances between the centroid and transects were calculated for each year with the *rgeos* R package (Bivand *et al.*, 2014). Transects were performed only once each year and almost all (91%, $n = 267$) were repeated at least four years. To account for potential pseudo-replication, transect or nest number was used as a random factor in all the analyses (Bolker *et al.*, 2009). Because transects were performed over a 23-d period and because the detection of predator or nesting plovers, as well as predation of artificial nests, could change over time, standardized day of year was also included as a random factor in all our analyses. Models were selected according to their corrected Akaike information criterion (AICc). Parameter estimates were derived from averaging all models (*model.avg* in *MuMIn* R package; Bartoń, 2015).

1.5 Results

1.5.1 Lemming density and nest predator occurrence

Over the years of the study, 1242 surveys were performed on 267 unique transects (from 130 to 249 transects per year). Annual lemming density varied during the study period (from 0.05 to 6.93 lemming/ha), resulting in three years of relatively high density (>6.0 /ha: 2010, 2011, 2014) and three years of lower density (<2.5 /ha; 2012, 2013, 2015; Figure A.0.2). Occurrence of predators also varied, with Arctic foxes sighted more during years of low lemming density (Figure 1.3). In contrast, avian predators were more abundant during years of high lemming density except for the common raven (Figure 1.3). Because common raven occurrence was very low compared to the other two avian predator species and because glaucous gulls and parasitic jaegers showed similar patterns (Figure 1.3), we combined all avian predators in subsequent analyses.

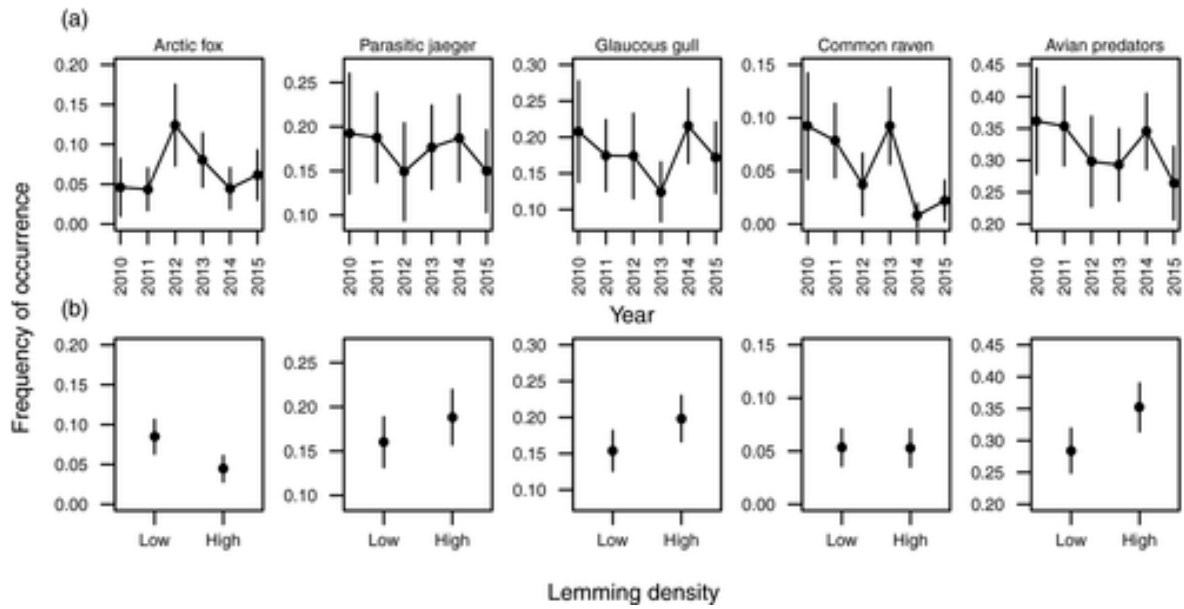


Figure 1.3 Frequency of occurrence (probability to observe at least one individual) on transects (a) by year (2010–2015) and (b) split by level of lemming density with error bars representing 95% confidence intervals of the four nest predators shared between shorebirds and snow geese. Occurrence of all three avian predator species combined is also presented.

The distance to the centroid of the goose colony influenced the occurrence of predators but in interaction with lemming density (Table 1.1, Figure 1.4 a, b). Fewer Arctic foxes were sighted far from the colony centroid, but the relationship was not significant at high lemming abundance ($\beta = -1.32$; 95% CI $[-1.88, -0.76]$ and $\beta = -0.37$; 95% CI $[-0.94, 0.20]$ for low and high lemming year, respectively; Table 1.1, Figure 1.4 a). The non-linear relationship detected in the model selection better described the relationship between Arctic fox occurrence and distance to the colony at low lemming density (Table 1.1 a, Figure 1.4 a). We found an inflection point at 8.5 km from the centroid of the colony at low lemming density. On average, the occurrence of foxes was seven times higher at low lemming density and two times higher at high lemming density below the inflection point, which was fairly close to the mean maximal extent of the goose colony (Figure 1.4 a). At low lemming density, Arctic fox occurrence decreased by 2.0% per km away from the centroid of the goose colony for the first 8.5 km and this value decreased to 0.29% per km for the 8.5–20 km away from the centroid of the colony.

Table 1.1 Model selection of the effects of lemming (LEM; years categorized as high or low lemming density), distance from the centroid of the goose (DIST), and two-way interactions on (a) Arctic fox and (b) avian predator occurrence along transects (n observations = 1242 from 267 different transects used as a random factor) ^{1,2,3}.

	Model name	K	$\Delta AICc$	ω_i	LL
(a)	DIST*LEM	6	0.00	0.61	-266.10
	DIST*LEM+DIST2	7	1.93	0.23	-266.05
	DIST*LEM+DIST2*LEM	8	3.26	0.12	-265.71
	DIST+DIST2*LEM	7	7.21	0.02	-268.70
	DIST+LEM	5	7.43	0.01	-270.83
	DIST+DIST2 + LEM	6	8.86	0.01	-270.53
	DIST	4	15.32	0.00	-275.78
	DIST+DIST2	5	16.75	0.00	-275.49
	LEM	4	31.88	0.00	-284.06
	null	3	39.18	0.00	-288.71
(b)	DIST*LEM+DIST2	7	0.00	0.65	-660.47
	DIST*LEM+DIST2*LEM	8	1.91	0.25	-660.41
	DIST+DIST2 + LEM	6	4.86	0.06	-663.91
	DIST+DIST2*LEM	7	6.46	0.03	-663.70
	DIST+DIST2	5	8.25	0.01	-666.61
	DIST*LEM	6	16.13	0.00	-669.55
	DIST+LEM	5	22.04	0.00	-673.51
	DIST	4	25.82	0.00	-676.41
	LEM	4	88.88	0.00	-707.94
	null	3	92.39	0.00	-710.70

¹ A non-linear relationship between Arctic fox occurrence and the distance to the centroid was tested by including a quadratic term (DIST2).

² When there was an interaction (*) between two factors, each individual factor was also retained in the model.

³ K = number of parameters; $\Delta AICc$ = difference in AICc between the current and top-ranked model; ω_i = AICc weight in favor of the model; and LL = log likelihood.

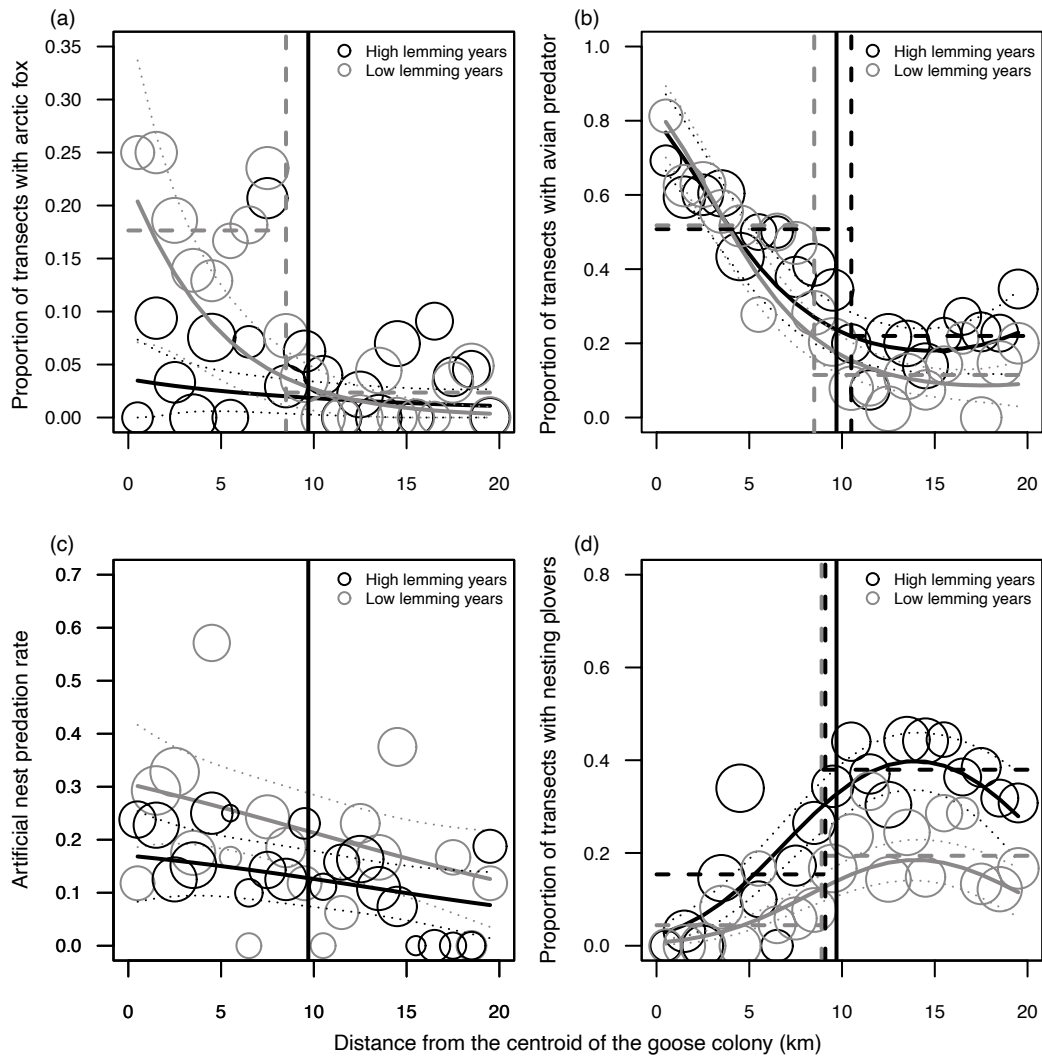


Figure 1.4 Occurrence of Arctic fox (a) and of avian predators (b), artificial nest predation rate (c), and occurrence of nesting American Golden-Plovers (d) on transects according to the distance from the centroid of the goose colony and lemming density. The black and gray lines represent the fit of models, based on model averaging for high and low lemming density, respectively, and dotted lines are 95% CI. Black and gray bubbles represent mean proportions for high and low lemming density, respectively, and the size of the bubble is proportional to $\log(N)$. The mean across years of the maximum extent of the goose colony boundary is indicated by the solid vertical line. The vertical dashed lines were obtained from a segmentation analysis (Lavielle 1999, 2005, see 1.4.5 Statistical analyses). The horizontal dashed lines represent the mean occurrence above and below the breakpoint.

Occurrence of avian predators was strongly related to distance to the centroid of the goose colony, and this was modulated by lemming density ($\beta = -1.14$; 95% CI $[-1.44, -0.83]$ and $\beta = -0.74$; 95% CI $[-1.01, -0.47]$ for low and high lemming density, respectively; Table 1.1b, Figure 1.4 b). Breakpoints were found at 10.5 km and 8.5 km at high and low lemming density, respectively (Figure 1.4 b). For the first 8.5 km away from the centroid of the goose colony, occurrence of avian predators decreased by 6.8% per km at low lemming density, a value decreasing to 1.1% for the 8.5–20 km away from the centroid of the colony. This effect weakened slightly at high lemming density (6.1% per km for the first 10.5 km, decreasing to 0.7% per km for the 10.5–20 km away from the centroid). On average, the occurrence of avian predators was three times higher below the breakpoint than above it (Figure 1.4 b).

1.5.2 Nest predation risk

Overall, about 19% of all the artificial shorebird nests ($n = 911$) were depredated after 48 h of all exposure. Lemming density and distance to the centroid of the goose colony influenced predation risk (Table 1.2 a). Nest predation risk was lower at high lemming density ($\beta = -0.62$; 95% CI $[-1.14, -0.12]$; Figure 1.4 c) and decreased with the distance to the goose colony centroid ($\beta = -0.36$; 95% CI $[-0.65, -0.07]$, $\beta = -0.30$; 95% CI $[-0.61, 0.01]$ for low and high lemming year, respectively; Table 1.2 a, Figure 1.4 c). Nest predation decreased by 0.9% and 0.5% per km away from the centroid of the goose colony at low and high lemming density, respectively. No breakpoint was detected.

Table 1.2 Model selection of the effects of lemming density (LEM; years categorized as high or low lemming density), distance from the centroid of the goose colony (DIST), and two-way interactions on (a) the risk of predation on artificial nests (n = 911, deployed on 245 different transects used as a random factor) and (b) probability of observing nesting American Golden-Plovers along transects (n observations = 1242 from 267 transects used as a random factor)^{4,5,6}.

	Model name	K	ΔAICc	ω_i	LL
(a)	DIST+LEM	5	0.00	0.37	-421.05
	DIST*LEM	6	1.39	0.18	-420.73
	DIST+DIST2 + LEM	6	1.48	0.17	-420.77
	DIST+DIST2*LEM	7	2.62	0.10	-420.33
	DIST*LEM+DIST2	7	2.87	0.09	-420.45
	DIST*LEM+DIST2*LEM	8	4.07	0.05	-420.03
	LEM	4	5.06	0.03	-424.58
	DIST	4	7.57	0.01	-425.84
	DIST+DIST2	5	9.09	0.00	-425.59
	null	3	12.61	0.00	-429.37
(b)	DIST+DIST2 + LEM	6	0.00	0.44	-553.21
	DIST+DIST2*LEM	7	1.44	0.22	-552.92
	DIST*LEM+DIST2	7	1.61	0.20	-553.00
	DIST*LEM+DIST2*LEM	8	2.23	0.14	-552.30
	DIST+LEM	5	23.37	0.00	-565.90
	DIST*LEM	6	25.39	0.00	-565.90
	DIST+DIST2	5	45.18	0.00	-576.81
	LEM	4	58.86	0.00	-584.66
	DIST	4	65.94	0.00	-588.20
	null	3	95.74	0.00	-604.10

⁴ A non-linear relationship between Arctic fox occurrence and the distance to the centroid was tested by including a quadratic term (DIST2).

⁵ When there was an interaction (*) between two factors, each individual factor was also retained in the model.

⁶ K = number of parameters; ΔAICc = difference in AICc between the current and top-ranked model; ω_i = AICc weight in favor of the model; and LL = log likelihood.

1.5.3 Nesting plover occurrence

The occurrence of nesting plovers varied strongly over the study period (Figure 1.4 d). Both lemming density and the distance to the centroid of the goose colony influenced the probability to find nesting plovers on transects (Table 1.2 b). Nearest distance to the transect of breeding plovers (average = 49 m, SE = 1.9, $n = 363$) was not affected by the distance to the centroid of the colony ($\beta = 0.02$, SE = 1.88, $P = 0.99$), indicating that detection probability of plovers was similar over the entire study area. Over 85% of plovers were detected within 90 m from transect. There was also evidence for an interaction between lemming density and distance to the colony with a quadratic effect ($\beta = -0.69$; 95% CI [-1.04, -0.34]). More nesting plovers were detected away from the colony ($\beta = 0.86$; 95% CI [0.52, 1.21], $\beta = 0.80$; 95% CI [0.54, 1.06]; at low and high lemming density, respectively; Table 1.2 b, Figure 1.4 d). A breakpoint was detected at 9 km from the centroid of the colony, which was close to the maximum extent of the colony boundary (Figure 1.4 d). For the first 9 km away from the centroid of the colony, the probability of finding a nesting plover increased by 3.0% and 1.3% per km on average at high and low lemming density, respectively. Nesting plover occurrence remained low below the breakpoint, that is, within the goose colony (Figure 1.4 d). Nesting plover occurrence was, respectively, 4.4 and 2.5 times higher above than below the threshold at low and high lemming density. The interacting effect of lemming and distance from the colony with a quadratic effect was mostly driven by a stronger increase in plover occurrence above the breakpoint at high lemming density than at low density (Figure 1.4 d).

1.6 Discussion

The rapid growth of arctic-nesting goose populations has caused cascading effects on coastal arctic marshes through overgrazing (Fox *et al.*, 2005 ; Jefferies et Rockwell, 2002). Large goose colonies can also induce indirect trophic interactions by affecting enemy-free space in the Arctic. Such predator-mediated effects are poorly documented (Iles *et al.*, 2013 ; McKinnon *et al.*, 2013, 2014). In the present study, we found strong evidence that a large greater snow goose colony in the Canadian Arctic influences the spatial variation in (1) the occurrence of nest predators shared by geese and shorebirds, (2) the risk of shorebird nest predation, and (3) the occurrence of nesting shorebirds. The size of our snow goose colony has remained relatively stable in recent years (Annexe A, Figure A.0.1) and represents a predictable resource for predators (Dickey *et al.*, 2008).

The goose colony clearly attracted a high density of both mammalian (Arctic fox) and avian nest predators. As predicted, such predator aggregative responses negatively affected artificial shorebird nest survival and apparently reduced the occurrence of shorebirds within the goose colony. Our results are consistent with recent studies highlighting the importance of predation in shaping trophic relationships within the arctic tundra and in affecting shorebird species distribution (Gilg et Yoccoz, 2010 ; Legagneux *et al.*, 2014 ; McKinnon *et al.*, 2013).

Overall, there were more sightings of foxes when lemming abundance was low and the opposite was true for avian predators. Observing fewer avian predators during years of low lemming abundance may be due to predation of avian predators' nests by foxes as has been shown for glaucous gulls at our study site (Gauthier *et al.*, 2015). We found a higher predation rate on artificial nests during years of low lemming abundance, and since we observed more foxes and less avian predators, this confirms that the main predator affecting shorebirds in our system is the Arctic fox (Bêty *et al.*, 2002 ; McKinnon et Bêty, 2009 ; Royer-Boutin, 2015).

The effect of geese on nest predators and shorebirds was tested with the distance from the centroid of the colony. Our analyses revealed non-linear relationships between the distance and the occurrence of predators or nesting plovers. The segmentation analyses also revealed the existence of breakpoints in these relationships that were always very close to the maximum extent of the goose colony (located ~10 km away from the centroid). Such a close match between the spatial distribution of geese, nest predators, and nesting plovers suggests a clear predator-mediated negative effect of the goose colony on shorebirds.

Although we found evidence that distance from the goose colony affected predation risk, the threshold around 10 km was not found through artificial nest experiments. Deployment of a large number of artificial shorebird nests in the Arctic appears to provide a reliable index of predation risk to compare distant breeding sites, to detect annual variation, and to investigate fine-scale spatial variation of predation risk (McKinnon *et al.*, 2010b, 2013, 2014). However, the limited number of artificial nests deployed annually at varying distances and over a short time period (48 h) may have reduced the likelihood of detecting a specific distance threshold of predation risk in our study area. The decreasing predation risk away from the goose colony found in our study is consistent with observations of McKinnon *et al.* (2013) showing a positive relationship between

goose nest density and predation risk within the goose colony. Quantifying the spatial variation in predation rate on real shorebird nests would have strengthened our main conclusions. However, field logistical constraints combined with the low density of nesting shorebirds precluded our ability to monitor an adequate number of real nests both within and outside the goose colony.

The lower occurrence of nesting shorebirds inside the goose colony could result from birds directly avoiding areas with high nesting goose density and elevated predator activity rate. Avoidance of the goose colony could also result from severe habitat degradation caused by heavy goose grazing, as reported for shorebirds and passerines nesting at Cape Churchill (Peterson *et al.*, 2014 ; Sammler *et al.*, 2008). However, this is unlikely at our study site because goose grazing intensity is high in wetlands (polygon fens) and low in mesic habitat (Duclos, 2002 ; Valéry *et al.*, 2010) where the focal species (plovers) predominantly nest. Although goose grazing in wetlands decreases primary production, it is not high enough to cause habitat degradation (Gauthier *et al.*, 2004 ; Valéry *et al.*, 2010) probably because the carrying capacity of those habitats is not yet reached on Bylot Island (Duclos, 2002). Moreover, the American Golden-Plover is a site-faithful species with males typically reusing the same territory year after year (Johnson et Connors, 2010). Thus, the lower occurrence of nesting shorebirds observed at low lemming density in our study area is possibly due to early failure of nesting activities caused by predation.

Our study provides evidence that, during the breeding season, overabundant geese reduced the amount of enemy-free space in the arctic tundra, leading to a higher predation risk for shorebird nests within a goose colony. Predator-mediated effects appear widespread in the arctic food web (Bêty *et al.*, 2002 ; McKinnon *et al.*, 2013 ; Morrissette *et al.*, 2010 ; Nolet *et al.*, 2013), and predation avoidance was identified as one potential driver of species distribution in arctic-nesting shorebirds (Gilg et Yoccoz, 2010 ; McKinnon *et al.*, 2010a). In a recent circumpolar-scale analysis, Legagneux *et al.* (2014) concluded that small to medium sized vertebrates in arctic terrestrial food webs are under strong top-down control from predation. Tundra-nesting geese migrating annually from temperate agricultural lands can generate a substantial flow of additional food for arctic predators (Giroux *et al.*, 2012), and our results indicate that predation patterns previously reported in the Arctic could be affected at the local scale by the presence of large goose colonies. Further investigations would be needed to determine the resulting indirect interaction between geese and other tundra prey species. Indeed, apparent competition arises when two prey species negatively

affect each other but shared predators can also generate non-reciprocal indirect effects, such as indirect amensalism (Chaneton et Bonsall, 2000). If shorebirds are being attacked only incidentally (see McKinnon *et al.*, 2013), they could have small per capita effects on the population size or behavior of shared predators, and hence, their indirect effects on geese could be negligible.

Although the present study focused on the occurrence of shorebird species, it is likely that the observed patterns of predation risk could be generalized to other vulnerable tundra-nesting bird species. Results from artificial nests indicate higher predation risk in the goose colony and the main predator of artificial nests is the Arctic fox (Bêty *et al.*, 2002 ; Liebezeit et Zack, 2008 ; McKinnon et Bêty, 2009 ; Royer-Boutin, 2015). Nest monitoring confirmed that predation by Arctic foxes is one of the main causes of nest failure for ground-nesting birds monitored on Bylot Island (including passerines, raptors, geese, and shorebirds; Beardsell *et al.*, 2016 ; McKinnon et Bêty, 2009 ; Royer-Boutin, 2015). Further investigations on the distribution and abundance of avian and mammalian tundra species inside and surrounding the colony would help assess the impacts of geese on local biodiversity.

Our study revealed a significant predator-mediated negative effect at the local colony scale. However, the global impact of increasing goose colonies on population dynamics of shorebirds remains to be quantified but could be significant considering that all three populations of snow geese are designated as overabundant in Canada and that their breeding population across the Canadian Arctic currently exceeds 15 million birds (Alisauskas *et al.*, 2011). Concurrently, several arctic shorebird species have been undergoing important population declines in recent decades (Deinet *et al.*, 2015 ; Morrison *et al.*, 2006), and it is urgent to evaluate the role of overabundant geese in those declines. An understanding of predator-mediated effects of overabundant geese at larger geographic scales across the North American Arctic would greatly improve our understanding of the impacts of overabundant geese on these ecosystems, to take action and orient conservation measures.

1.7 Acknowledgments

This paper was supported logistically by Sirmilik National Park (Parks Canada) and by the Bylot Island field station. Funding was provided by ArcticNet, Arctic Goose Joint Venture, Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies (FRQNT), Indigenous and Northern Affairs Canada, Natural Resources Canada (Polar Continental Shelf Program), Université du Québec à Rimouski, Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC), W. Garfield Weston Award for Northern Research and EnviroNord (NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences). We are grateful to E. Chalifour, L. Paquette, M. Trudel, P. Royer-Boutin, C. Doucet, and D.-J. Léandri-Breton for their help on the field. M.-C. Cadieux and N. Casajus provided support with data handling and analysis. We also thank J.-P. Eid for providing some illustrations and the external reviewers for their constructive comments on the paper. We acknowledge the use of imagery from the Land, Atmosphere Near real-time Capability for EOS (LANCE) system operated by the NASA/GSFC/Earth Science Data and Information System (ESDIS) with funding provided by NASA/HQ.

CHAPITRE 2
FAIBLE CONNECTIVITÉ MIGRATOIRE ET HALTES MIGRATOIRES
IMPORTANTES CHEZ LES PLUVIERS BRONZÉS SE REPRODUISANT DANS LA
TOUNDRA NÉARCTIQUE

Titre anglais: *Low migratory connectivity and important nonbreeding sites in American Golden-Plovers breeding across the Nearctic tundra*

Jean-François Lamarre ^{1,2*}, Gilles Gauthier ³, Richard Lanctot ⁴, Sarah T. Saalfeld ⁴, Oliver P. Love ⁵, Eric T. Reed ⁶, Oscar W. Johnson ⁷, Joe Liebezeit ⁸, Rebecca McGuire ⁹, Mike Russell ¹⁰, Erica Nol ¹¹, Laura Koloski ¹¹, Felicia Sanders ¹², Laura McKinnon¹³, Paul A. Smith ¹⁴, Scott A. Flemming ¹⁵, Stephen C. Brown ¹⁶, Nicolas Lecomte ¹⁷, Marie-Andrée Giroux ¹⁸, Silke Bauer ¹⁹, Tamara Emmenegger ^{19, 20}, Joël Bêty ².

1. Polar Knowledge Canada, Canadian High Arctic Research Station (CHARS), 1 Uvajuq Place, Cambridge Bay, Nunavut, Canada, X0B 0C0.
2. Département de Biologie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1.
3. Département de Biologie and Centre d'études nordiques, Université Laval, 1045 Avenue de la Médecine, Québec, Québec, G1V 0A6 Canada.
4. Division of Migratory Bird Management, US Fish and Wildlife Service, 1011 East Tudor Road, Anchorage, Alaska, USA, 99503.
5. Department of Integrative Biology, University of Windsor, Windsor, Ontario, N9B 3P4, Canada.
6. Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, 5019 52nd Street, Yellowknife, Northwest Territories, Canada, X1A 2P7.
7. Department of Ecology, Montana State University, Bozeman, Montana, USA, 59717.
8. Portland Audubon, 5151 NW Cornell Road, Portland, Oregon, USA, 97210.
9. Wildlife Conservation Society, Arctic Beringia Program, 3550 Airport Way, Fairbanks, AK, USA, 99709.
10. Alberta Environment and Parks, Box 23, 1601 Provincial Building, Grande Prairie, Alberta, Canada, T8V 2A9.
11. Biology Department, Trent University, Peterborough, Ontario, Canada, K9L 0G2.
12. South Carolina Department of Natural Resources, McClellanville, South Carolina, USA, 29458.
13. Bilingual Biology Program, York University Glendon Campus, 2275 Bayview Avenue, Toronto, Ontario, Canada, M4N 3M6.
14. Wildlife Research Division, Environment and Climate Change Canada, 1125 Colonel By Dr, Ottawa, Ontario, Canada, K1A 0H3.
15. Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, 5421 Robertson Road, Delta, British Columbia, Canada, V4K 3N2.
16. Manomet, Inc., 125 Manomet Point Road, Plymouth, Massachusetts, USA, 02360
17. Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Université de Moncton and Centre d'Études Nordiques, 18 avenue Antonine-Maillet, Moncton, New Brunswick, Canada, E4K 1A6.
18. K.-C.-Irving Research Chair in Environmental Sciences and Sustainable Development, Université de Moncton, 18 avenue Antonine-Maillet, Moncton, New Brunswick, Canada, E4K 1A6.
19. Department of Bird Migration, Swiss Ornithological Institute, Sempach, 6204, Switzerland.
20. Molecular Ecology and Evolution Lab, Department of Biology, Lund University, Ecology Building, SE-22362 Lund, Sweden

Contribution respective des auteurs : Jean-François Lamarre a conçu l'étude et élaboré la méthodologie, récolté les données, analysé des données, produit les résultats et les figures, rédigé l'article, incluant la recherche bibliographique et coordonné les révisions et commentaires des co-auteurs. Gilles Gauthier, Richard Lanctot, Oscar W. Johnson, Silke Bauer et Tamara Emmenegger ont contribué à l'analyse des données et à la production des résultats et des figures, et ont révisé l'article. Sarah T. Saalfeld, Oliver P. Love, Eric T. Reed, Oscar W. Johnson, Joe Liebezeit, Rebecca McGuire, Mike Russell, Erica Nol, Laura Koloski, Felicia Sanders, Laura McKinnon, Paul A. Smith, Scott A. Flemming, Stephen C. Brown, Nicolas Lecomte, Marie-Andrée Giroux ont contribué à la collecte des données et ont révisé l'article. Oscar W. Johnson, Richard Lanctot, Joe Liebezeit, Mike Russell, Erica Nol, Paul A. Smith, Stephen C. Brown, Nicolas Lecomte, Marie-Andrée Giroux et Joël Bêty ont été responsables de coordonner et financer la logistique des travaux de recherche sur le terrain. Joël Bêty a initié le projet et financé les travaux de recherche, contribué à la conception de l'étude et de la méthodologie, récolté les données, contribué à l'analyse des données, à la production des résultats et des figures et a révisé l'article.

2.1 Résumé

De nombreuses populations d'animaux migrants sont actuellement en déclin. Une meilleure connaissance de l'utilisation de l'espace au cours du cycle annuel complet et de la connectivité migratoire (lien géographique entre les populations dans l'espace et dans le temps) peut fortement améliorer notre compréhension des tendances des populations. Les principaux objectifs de notre étude étaient de i) décrire l'utilisation de l'espace pendant la période non reproductrice et ii) quantifier le degré de connectivité migratoire à l'échelle de l'aire de répartition d'une espèce migratrice, le Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*), nichant dans l'Arctique nord-américain. Nous avons utilisé des géolocalisateurs, qui enregistrent l'intensité de la lumière, pour suivre la migration d'individus marqués sur des sites de reproduction répartis sur l'ensemble de l'aire de reproduction de l'espèce. Nous avons identifié 10 et 7 sites utilisés pendant la migration automnale (vers le sud), et la migration printanière (vers le nord), respectivement, et un site utilisé durant la période d'hivernage. Nous avons décrit de nouvelles haltes migratoires qui étaient antérieurement peu ou pas connues et identifié les routes transatlantiques et transpacifiques utilisées pendant la migration. Nous avons quantifié la connectivité migratoire par rapport aux lieux de reproduction des individus à l'aide des tests de Mantel et en tenant compte du temps. Nous avons constaté que les individus

nichant près les uns des autres avaient tendance à être plus près les uns des autres durant la première partie de la migration automnale. Cependant, pendant la période d'hivernage et une partie de la migration printanière, les individus des différentes populations étaient bien mélangés. Dans l'ensemble, nous concluons que la connectivité migratoire des Pluviers bronzés est relativement faible pendant la majeure partie de la période non reproductrice, ce qui suggère que les populations reproductrices éloignées devraient être touchées de façon similaire par des perturbations ou des changements rencontrés sur la plupart des haltes migratoires ainsi que sur leur aire d'hivernage.

2.2 Abstract

Many populations of migratory animals are currently in decline. Better knowledge of the complete annual cycle and of migratory connectivity (i.e. the geographical link between populations in space and time) of individuals and populations can greatly improve our understanding of factors that may limit population size. The main objectives of our study were to i) describe the use of space during the non-breeding period and ii) quantify the degree of migratory connectivity across the range of the American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), breeding in the North American Arctic. We used geolocators, which record ambient light intensity, to track the migration of tagged individuals breeding at sites spread across the species' breeding range. We identified 10 and 7 sites used during the fall (south) and spring (north) migrations, respectively, and one site used during the wintering period. We highlight new stopover areas that were previously unknown or poorly known, and describe the transatlantic and transpacific routes used during migration. We quantified migratory connectivity of individuals in relation to their breeding grounds using Mantel tests while accounting for time. We found that individuals breeding close tended to be closer together during the early part of fall migration. However, during the wintering period and part of the spring migration, individuals from different populations were more mixed. Overall, we conclude that the migratory connectivity of American Golden-Plovers is relatively low for most of the non-breeding period, suggesting that breeding populations separated by large distances are likely similarly affected by disturbances and changes encountered on most migratory stopovers and on the wintering area.

2.3 Introduction

Many migratory animals are currently suffering global declines (Smith *et al.*, 2020, 2023; Wilcove et Wikelski, 2008). Determining the main drivers of those trends is complex, especially in a context where the range of species is wide and in the absence of adequate knowledge on the scale (population or species) at which the main stressors are operating (Cresswell, 2014 ; Knight *et al.*, 2021). For instance, the relative impact of events occurring in one area of a species' distribution range depends on the level of mixing of populations at that given place and time (Esler, 2000). A good knowledge of individual movements among populations during different seasons of the annual cycle is thus critical for predicting the response of migratory species to environmental changes. Understanding such patterns of migratory connectivity, which typically describe how breeding and non-breeding sites are connected via the trajectories of individual migrants (Bauer *et al.*, 2015 ; Boulet et Norris, 2006 ; Webster *et al.*, 2002) is of paramount importance to develop and implement adequate conservation strategies.

Migratory connectivity (Bauer *et al.*, 2015 ; Boulet et Norris, 2006 ; Webster *et al.*, 2002) is typically described along a continuum from low to high (Finch *et al.*, 2017 ; Webster *et al.*, 2002). Under low migratory connectivity, individual migrants from a particular breeding population spread over a shared area during the non-breeding season, mixing with individuals from different breeding populations. Conversely, strong connectivity reflects the use of discrete, population-specific non-breeding areas by individuals from discrete breeding areas (Webster *et al.*, 2002). Although migratory connectivity can apply to all periods of the annual cycle (Boulet et Norris, 2006), most studies contrast the breeding and the wintering locations of individuals (e.g. Ambrosini *et al.*, 2009 ; Finch *et al.*, 2015 ; Trierweiler *et al.*, 2014 ; van Wijk *et al.*, 2018). Yet, describing the level of mixing among individuals migrating and staging over is equally, if not more important, as individual mortality can peak during migration (Newton, 2006). Moreover, time should be considered when describing migratory connectivity as it can have strong implications for conservation of migrants. Indeed, birds from several populations can asynchronously use the same area, and hence may never be together at the same time (Bauer *et al.*, 2015 ; Briedis *et al.*, 2016 ; Knight *et al.*, 2021 ; Lagassé *et al.*, 2022). In such a case, focusing on space only could yield results about the migratory connectivity that would not hold when considering both space and time (Bauer *et al.*, 2015). Finally, the spatial distribution of the studied breeding populations should be as wide

as possible and aim to represent the whole breeding range of a given species to generate solid conclusions on the level of migratory connectivity (Cohen *et al.*, 2018a ; Knight *et al.*, 2021 ; Vickers *et al.*, 2021).

The main objectives of our study were to i) describe non-breeding site use in American Golden-Plovers breeding across the North American Arctic (*Pluvialis dominica*), and ii) quantify the range-wide degree of migratory connectivity while accounting for temporal variation in space use. American Golden-Plovers (hereafter referred to as plovers, Figure 2.1A) are transequatorial migrants with a wide breeding longitudinal distribution across the North American Arctic, from Western Alaska to Eastern Nunavut (Clay *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2020a) (over 3,300,000 km²). American Golden-Plovers follow an elliptical migration pattern, flying over the Atlantic during their southbound migration to reach their wintering grounds in southern South America, and then returning to their northern breeding area by flying along a mid-continental route (Antas, 1983 ; Dinesen *et al.*, 2019 ; Johnson, 2003 ; Lamarre *et al.*, 2021). A better understanding of migratory connectivity is highly relevant for the conservation of American Golden-Plovers, which were found to be declining (Andres *et al.*, 2012 ; Clay *et al.*, 2009 ; Smith *et al.*, 2023) and exposed to various threats during their annual cycle (including exposure to agrochemicals, loss of habitat, hunting and storm severity as during the non-breeding period; Clay *et al.*, 2009 , Stodola *et al.*, 2014, Johnson *et al.*, 2020a) .

2.4 Methods

2.4.1 Capturing and marking plovers

Incubating American Golden-Plovers were captured at eight study sites distributed across the entire breeding range of the species (Figure 2.1B). The studied breeding populations were separated by an average of 1864 km and as much as 3800 km (great-circle distance between Nome and Bylot Island, (Figure 2.1B). Plover nests were located by searching appropriate habitats and individuals were trapped with a 60 cm dome bow-net placed over their nest. Individuals were fitted with metal and plastic bands, along with a light-level geolocator (archival data logger) attached to a leg flag, all placed on the tibiotarsus (Figure 2.1A, Table B.1). Geolocator models deployed included British Antarctic Survey MK10b (weight ~1.1g) and Migrate technology ltd Intigeo geolocators

W65A9RK (weight ~ 0.87g), which represented <0.8% of the minimum weight of plovers (average mass: 142.4g, range 126 to 162g, n=25). Sex was identified using breeding plumage characteristics (Johnson *et al.*, 2020a). A total of 262 geolocators were deployed from 2009 to 2015, and 45 of them (~17%) were retrieved by recapturing plovers 1 to 4 years after their initial capture (Table B.1). Distance between nest locations of marked individuals monitored more than one year was 319 m on average (range 54 m to 1,119 m; n = 22). No effects of geocator on annual survival was detected (Weiser *et al.*, 2016) and the relatively low recovery rate of geolocators reflects, in part, the difficulty of recapturing plovers that return to their breeding territories. Three individuals captured on Bylot island were tracked over more than one year.

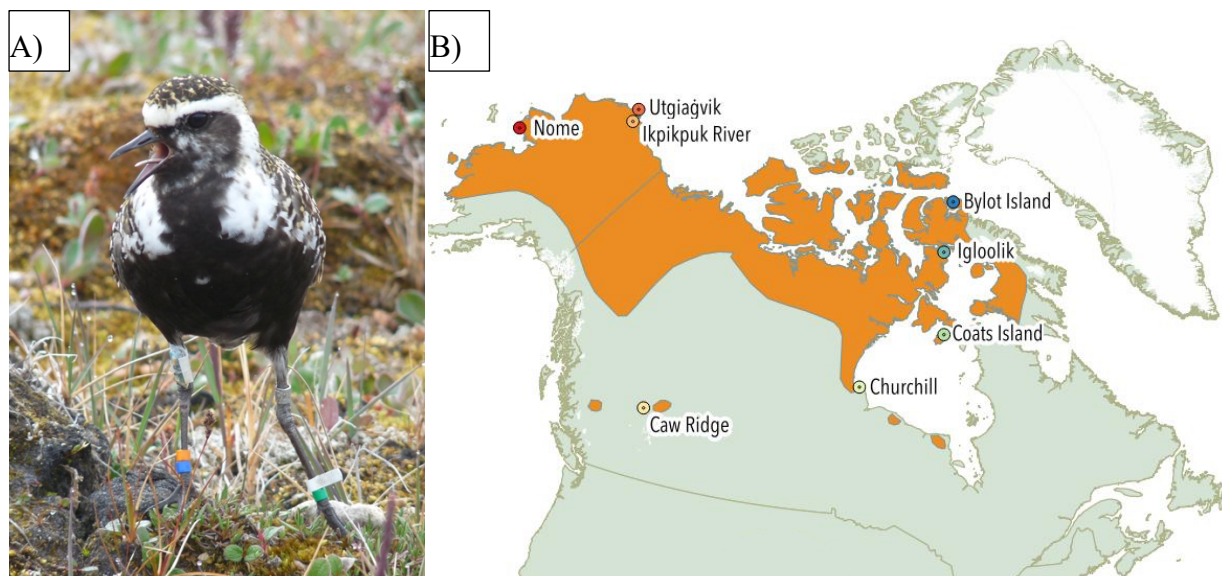


Figure 2.1 A) Picture of a breeding American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) marked with geocator (right tibiotarsus) metal band and other plastic bands. Photo credit Josée-Anne Otis. B) Map of the American Golden-Plover breeding range (orange; based on Johnson *et al.*, 2020a) showing the locations of banding sites (circles) distributed across the breeding range.

2.4.2 Processing Geocator Data

Plovers that were recaptured had their geocator leg flag removed and light data were downloaded using the Communicate program in BAStrack for BAS geocator (Fox, 2010) or Intiproc for Intigeo geolocators (Fox, 2018). We converted light data into two locations (day and night length

/ noon and midnight; in latitude / longitude) per day for each bird for all days between deployment and recovery of the geolocator (unless devices malfunctioned during the nonbreeding season). Following Finch et al. (2015), we used a light threshold of 3 for BAS devices and of 2 for Intigeos, as light data output is different between models of geolocators. Data were processed through GeoLight 2.0 (Lisovski *et al.*, 2015) to convert light-level data to location estimates. For Arctic-breeding birds exposed to full daylight when at high latitude, the dataset was restricted to dates when nights were detected. To reduce light noise during night-time, the lightFilter function in GeoLight 2.0 was used (Lisovski *et al.*, 2015). Most loggers were calibrated using a rooftop method (n=27, 64%) to provide a start angle for the Hill-Eckstrom calibration (mean=-6.63° range [-7.33, -2.73], n=27). Residency periods were identified with the ChangeLight function in GeoLight 2.0 (quantile= 0.9) with a specified minimum residency length of 2 days. For movement periods or if no optimal sun elevation angle could be obtained by either rooftop or Hill-Eckstrom calibration, we used the angle provided by the rooftop calibration, and if unavailable, the civil twilight (i.e., 6°, Lisovski *et al.*, 2015, n = 9). We filtered the estimated locations obtained with a loess filter (k=2) to remove outliers.

Following Hobson & Kardynal (2015), the migration track of each plover was smoothed with a state-space kalman filter and the most probable path was obtained with kfrack (Sibert et Nielsen, 2002) in R. Kalman filtering provides the most probable track from location data and reduces observer bias when dealing with raw location estimates obtained with geolocators (Gow, 2016 ; Hobson et Kardynal, 2015). As the estimated flight speeds of American Golden-Plovers vary widely (see Johnson *et al.*, 2020a), we used a relatively high flight speed estimate (104.6 km/h, Johnson et Morton, 1976), corresponding to a maximum of 2,510 km per day, to set the diffusion component of the model. Kfrack uses an asymmetric error structure peaking on the winter side of the equinoxes, which is typical for geolocator data.

2.4.3 Non-breeding site use

We combined geolocator data obtained from all individuals across years to characterize non-breeding site use. We inspected each individual track and identified clusters when movements lost directionality and became erratic) as a ‘non-breeding site’. All individual locations assigned to a specific non-breeding site were used to define the boundary of each non-breeding site using Kernel

density estimates (75%; (R library ks - function kde, Duong, 2018), but keeping individuals with near-complete migration and only one year per individuals when more than one year was available. As American Golden-Plovers are terrestrial birds unable to land in the water, non-breeding sites were clipped to remove any areas over oceans. The southernmost site used by an individual was designated it's wintering site while stopovers were designated according to the direction of the migratory path (fall stopovers for Southward movement, spring stopovers for Northward movement). Fall and spring stopovers used for short time periods could have been missed because the fall migration takes place close to the equinox when geolocator location estimates are less accurate (Bridge *et al.*, 2013). Departure date was the date of the first location out of a given site when birds initiated unidirectional movement away from the site, and arrival date was the date of the first location within site when movement was reduced, lost directionality and became erratic.

2.4.4 Quantitative measure of migratory connectivity

We measured the migratory connectivity relative to the breeding locations of individuals and quantified connectivity using the Mantel test (Ambrosini *et al.*, 2009 ; Cohen *et al.*, 2018a ; Knight *et al.*, 2021 ; Vickers *et al.*, 2021), which estimates the correlation between two distance matrices. The Mantel correlation coefficient (r_M) can range from -1 to 1 , with 0 indicating complete mixing of individuals between breeding and non-breeding seasons, -1 indicating that individuals from a given breeding population are further apart during the non-breeding season than during the breeding season, and 1 indicating that individuals close to each other during the breeding season stay together during the non-breeding season. During the non-breeding period, distance matrices, measuring distances between all individuals on a given day, were generated for different dates (see below). As geolocators can provide up to two locations per day, we used the centroid of those locations to calculate the great circle distance between two individuals positioned at a given date. To test whether individuals from the same breeding areas were closer to each other at a given date, we calculated the r_M for each distance matrix and used permutation tests (9999 permutations) to calculate p-values (one-tailed test, null hypothesis $r_M \leq 0$) A one-tailed test was used as negative values in the strength of migratory connectivity are generally considered not biologically meaningful (Cohen *et al.*, 2018a ; Fattorini *et al.*, 2023). The r_M thus represents the degree of organisation of individuals at a specific date relative to their breeding distribution. For each distance matrix calculated for different dates, we also extracted the mean great-circle distance

observed among individuals, a proxy for describing non-breeding range spread of individuals at a given date (Finch *et al.*, 2017). This provides an indication of the variation through time in the scale of the spatial structure.

To describe the temporal variation in breeding population spread across the non-breeding period (as recommended by Finch *et al.*, 2017), we used the daily positions obtained during the non-breeding period to measure the mean distance among individuals originating from the same breeding area. For this purpose, we used breeding areas represented by >2 individuals. The Ikpikpuk River and Utqiaġvik study sites were grouped into a single Alaskan breeding population as they are separated by only 111 km. Finally, we measured the great circle distances between locations obtained on two different years but at the same date for a given individual to describe individual consistency in space and time (Figure B.3, Bauer *et al.*, 2015).

Individual locations could not be estimated every day during the non-breeding period (e.g., due to extensive daylight in northern regions or imprecise estimations of latitude around the equinox). Hence, we could not compare the distance among individuals every day of the non-breeding period. We first ran our analyses (variation of r_M and of maximum distance between individuals through time) using a group of 20 individuals that were regularly located at the same dates over most of the non-breeding period (total of 149 days, spread from August 27 to May 14). All studied breeding locations were represented (Nome: n=1, Utqiaġvik: n=1, Ikpikpuk River: n=1, Caw Ridge: n=1, Churchill: n=3, Coat's Island: n=1, Igloolik: n=3, Bylot Island: n=9, Figure B.2). We also re-ran the analyses and compared our main results using a larger sample size (n = 33) and included birds tracked during most of the non-breeding period but located less regularly on the same date (total of 119 days, spread from October 7 to May 3; Nome : n=2, Utqiaġvik: n=1, Ikpikpuk River: n=1, Caw Ridge: n=1, Churchill: n=4, Coat's Island: n=1, Igloolik: n=6, Bylot Island: n=17). Results were similar and only the parameters obtained for the group of 33 individuals are provided in the results section. As geolocators were deployed over different years, the 33 individuals used for the analyses were not tracked over the same annual cycle. We re-ran our analyses separately for each annual cycle in order to make comparisons with results obtained using pooled annual cycles. All distances provided in the results are great-circle distances and all analyses were performed using R version 3.5.3 (R Core Team, 2019).

2.4.5 Ethics statement

All methods including handling and marking were approved by University Committees for Animal Care and all required permits for wildlife research were obtained (Park's Canada, Environment and Climate Change Canada, Bird Banding Office).

2.5 Results

2.5.1 Non-breeding site use

Although 45 geolocators were retrieved (Table B.1), 9 showed partial migration due to equipment failure, which left 36 loggers with paths covering most of the non-breeding period for analysis. Among those 36 tracks, 33 were unique individuals and those were used in the analysis, unless stated otherwise. The inspection of each individual track allowed to identify clusters when movements lost directionality and became erratic) as a 'non-breeding site' with an average distance from the cluster of 292 km (range: 77 to 1654 km, obtained with a sample of 5 individuals from across the breeding range, distance are in or out of 47 clusters). We identified 10 and 7 sites used during the fall (south) and spring (north) migrations, respectively, and one site used during the wintering period. Those 18 sites were used by at least one individual and for at least 5 days (Table 2.1, Figure 2.2). Sites were used for periods ranging from 5 to 168 days (average 43 days, Table 2.1; see Figure 2.2 for timelines describing site use by individuals through time). Individuals shared one common wintering site as well as several stopover sites (Table 2.1, Figure 2.2). The median duration of the Foxe peninsula stopover, North of Kinngait (Nunavut) was 10 days (range: 6 to 17 during the first leg of the fall migration by birds breeding across most of the breeding range (e.g., Ikpikpuk river, Igloodik and Bylot Island). 23 of the 33 tracked birds, except those breeding at Churchill or Caw Ridge, flew over eastern North-America (eastern Canadian provinces) and undertook a transoceanic route to reach South-America between late August and mid-October. After the transatlantic flight, central Brazil was used as a stopover site by birds originating from most breeding populations (7 out of 8 studied breeding populations; Table 2.1, Figure 2.2, Table B.2). All birds wintered in La Plata River Basin, an area encompassing southern Brazil, Uruguay, and northeastern Argentina (Table 2.1, Figure 2.2). The median duration at the wintering area was 134 days (range: 101 to 168) between late September to mid-March (Table 2.1, Figure 2.2).

Table 2.1 Migratory stopover timing of adult American Golden-Plovers (n = 33) originating from 8 breeding populations spread across the entire species breeding range (see Figure 2.2 for locations of stopover sites). Median arrival and departure dates [range: month/day when more than 1 individual] and number of individuals detected at each stopover site are indicated. Temporal ranges are given more than one individual used a non-breeding site. Near-complete annual tracks were used to calculate those descriptive statistics.

Stopover site name	Median arrival date (month/day) [range]	Median departure date (month/day) [range]	Median duration [range]	Total number of individuals (percentage)	Breeding populations represented
1-Southern British Columbia, Canada	07/12	07/27	15	1 (3%)	1
2-Kivalliq, Nunavut, Canada	08/10 [08/09-08/11]	08/20 [08/19-08/25]	10 [9.2-15.2]	3 (9%)	2
3-North Hudson Bay, Nunavut, Canada	08/12 [07/16-08/23]	08/21 [07/31-09/01]	9.3 [9.1-15.1]	3 (9%)	2
4-Foxe peninsula, Nunavut, Canada	08/13 [08/03-08/20]	08/23 [08/14-08/31]	10.1 [6-17.2]	18 (55%)	3
5-Hudson Plains, Ontario, Canada	07/09 [06/27-08/07]	08/22 [08/18-08/25]	44.2 [11.3-56.2]	5 (15%)	2
6-West-Midwest, USA	08/01	08/06	5	1 (3%)	1
7-South-Central USA	09/27	10/09	12.5	1 (3%)	1
8-Northeast USA	09/03	09/10	7	1 (3%)	1
9-Northern South-America	09/19 [09/15-09/25]	10/06 [10/03-10/07]	18 [11-18.5]	3 (9%)	2
10-Central Brazil	09/22 [08/31-10/21]	10/07 [09/09-11/01]	12.3 [5.5-28.5]	14 (42%)	7
11-La Plata River basin	10/10 [09/23-11/10]	02/19 [01/20-03/15]	134 [101-168]	33 (100%)	8
12-Upper Amazon basin	02/15 [02/04-03/09]	03/10 [02/25-04/11]	19 [6.5-38.5]	18 (55%)	6
13-Northern South-America	03/03	03/10	7.5	1 (3%)	1
14-South Mexico	03/16 [03/02-03/31]	04/10 [04/04-04/17]	25.2 [17-33.4]	2 (6%)	2
15-Lower Mississippi Basin, USA	04/10 [03/26-05/04]	05/10 [04/26-05/16]	32.4 [7.4-42.4]	31 (94%)	8
16-Southeastern USA	04/22	05/07	15	1 (3%)	1
17-West-Midwest, USA	05/13 [04/16-05/20]	05/24 [05/03-05/28]	10.5 [5-21.7]	26 (79%)	8
18-East-Midwest, USA	04/03	04/18	15.4	1 (3%)	1

Most plovers initiated northbound migration in late February (median departure date = February 19, range: January 20 to March 15). Plovers originating from six out of eight studied breeding

populations spent some time (Median duration (19 days: range 6.5 to 38.5 days, Table 2.1, Figure 2.2, Table B.2) in the upper Amazon basin (Peru, Western Brazil) before resuming migration. 16 of 33 tracked birds then flew through the western part of South America and over Central America, while 17 flew over the Pacific Ocean to reach North America. Then, 94 % of tracked birds continued their northbound journey northward along the Mississippi basin. Most plovers (27 of the 33 tracked, 82%) spent some time (median duration = 10.5 days, range: 5 to 21.7 days) in the Western Midwest in USA, which was the last shared stopover area (Table 2.1, Figure 2.2).

2.5.2 Migratory connectivity

Non-breeding range spread and population spread (average distance observed between individuals) were highest during the early fall migration, decreased sharply and was lowest in early December (Figure 2.4A). Interestingly, the population spread increased during the early spring migration but decreased sharply in late April/early May (Figure 2.4A) when all plovers were located in USA (see Figure 2.2).

Positive r_M values, indicating that individuals breeding close to each other were nearer to each other, were observed for 26 out of 119 days (22%) of the annual cycle for which all tracked individuals ($n = 33$) were located (Figure 2.4B). During fall migration (October 7 to November 6), a positive r_M was present for 13 out of 22 days (59%). During the few weeks following the arrival of birds on their wintering area (from November 7 to December 21), 9 out of 32 days (28%) were characterised by positive migratory connectivity coefficients. Then, from December 23 to April 15, individuals from different breeding locations were mixed, as no positive r_M values were detected over 51 days spread over the wintering and early spring migration periods. From April 17 to May 1, migratory connectivity coefficients were positive on a few days (3 out of 12 days), indicating that individuals heading to the same breeding areas were sometimes closer to each other during the second half of the spring migration (Figure 2.4B). Analyses that involved birds tracked over the same annual cycle (hence with lower sample sizes) generated similar overall patterns and indicated that plovers from different breeding locations were well mixed during most of the non-breeding period (Figure B.1). When looking at individual consistency in space and time though the comparison of the same individual between years ($n=3$ individuals with 2 years of data), similar patterns emerged and relatively high individual consistency was observed during most of the non-

breeding period (results are only provided in supplementary material due to low sample size: Figure B.3).

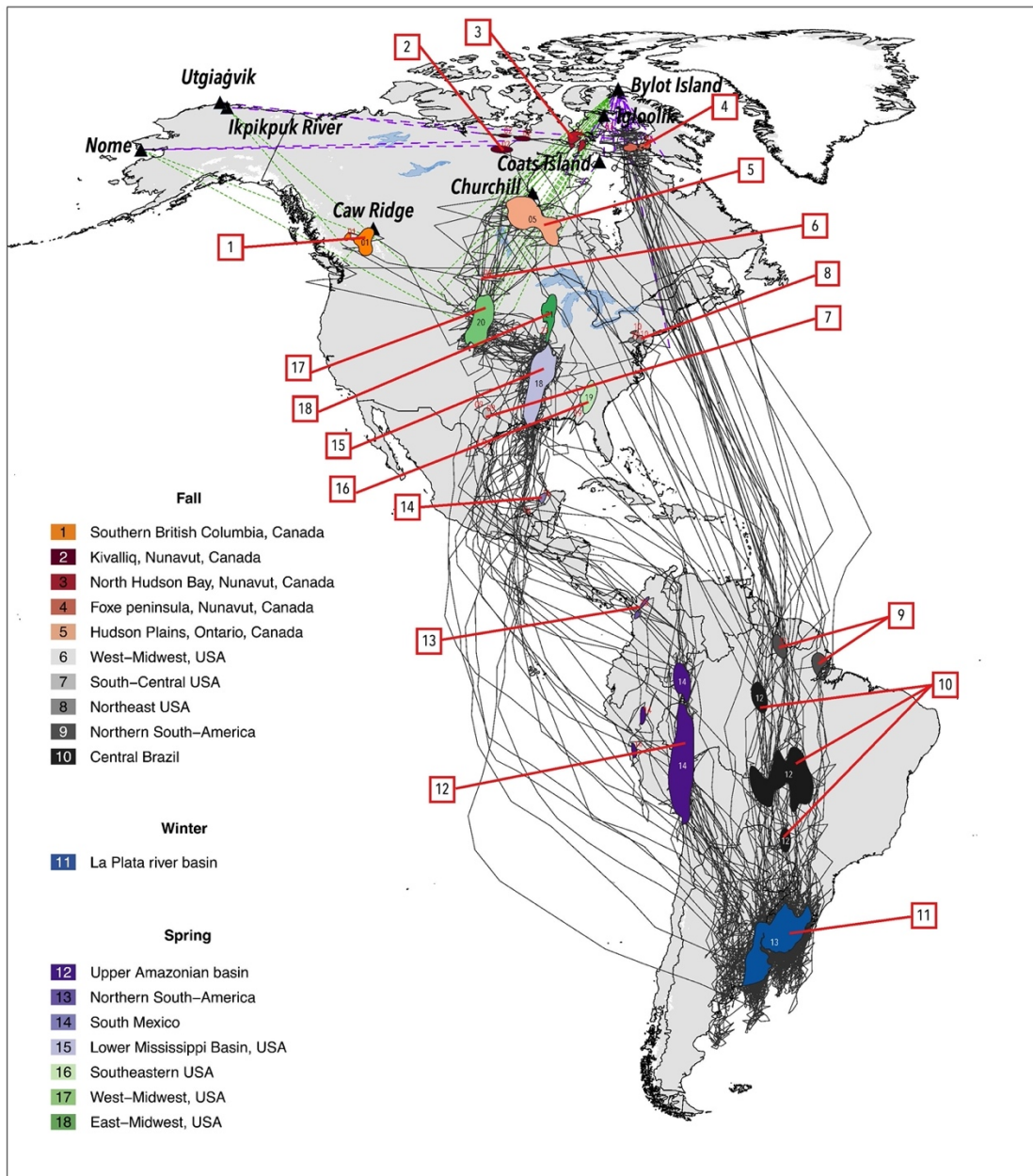


Figure 2.2 Tracklines and kernel density estimate (75%) for non-breeding sites used by American Golden-Plovers tracked with geolocators. Only individuals with near complete tracks (n = 33) were used for the analysis. Kernels were post processed with a land mask to retain terrestrial areas of interest. Individuals were marked at 8 breeding areas (black triangles) spread over the entire breeding range.

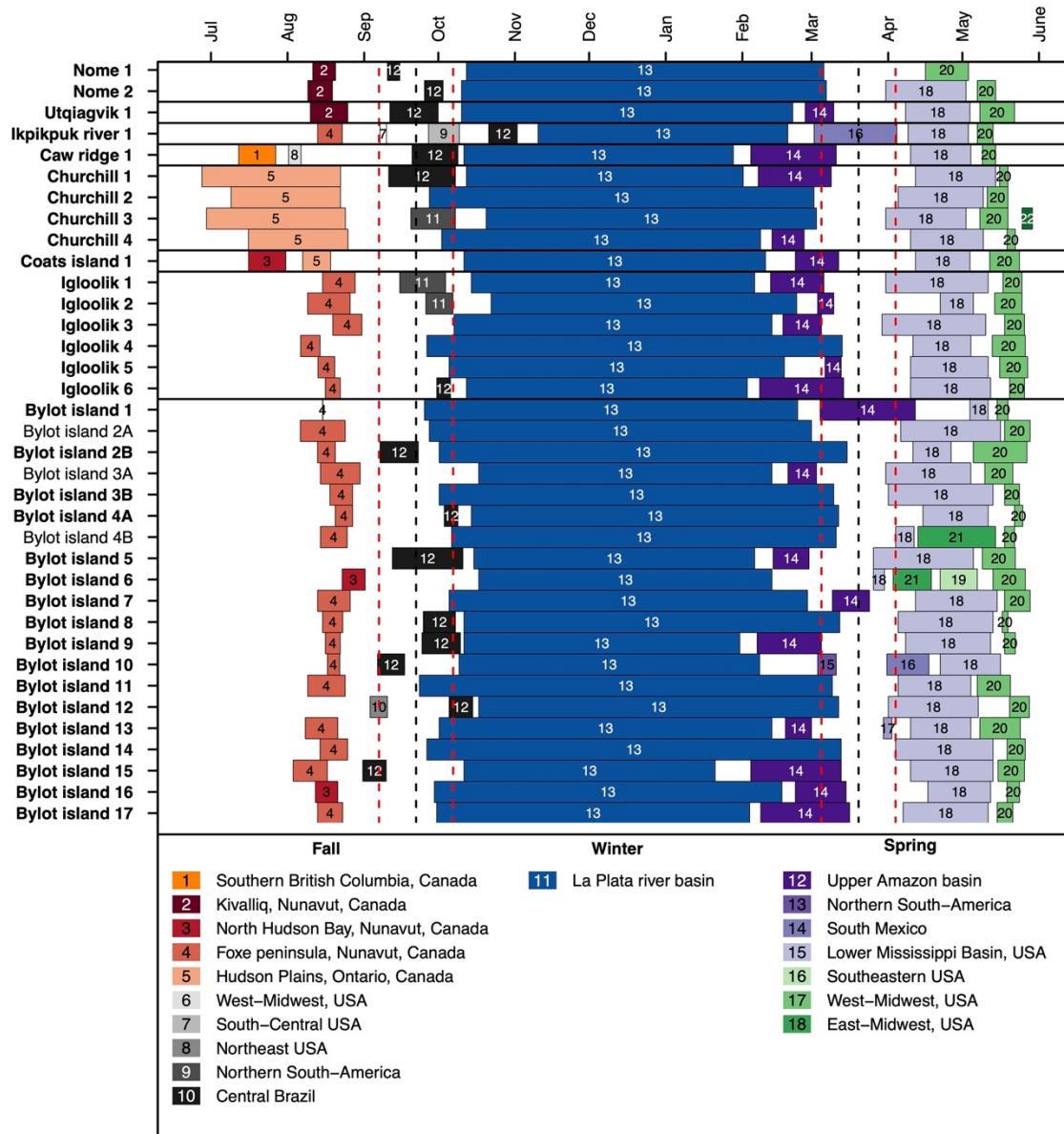


Figure 2.3 Timeline of the non-breeding period for American Golden-Plovers tracked with geolocators and marked in 8 breeding populations (indicated on the y-axis with suffix indicating plover number at given site). Vertical dashed lines indicate the periods associated to less reliable locations (i.e, obtained 15 days before and after the equinoxes). Individuals tracked over more than one annual cycle at Bylot Island are identified with letters (e.g. 1A, 1B). Individuals (n=33) used for descriptive statistics of migration, kernel density estimation and temporal variation in the Mantel coefficient are highlighted in bold.

Table 2.2 Migratory stopover timing of adult American Golden-Plovers (n = 33) originating from 8 breeding populations spread across the entire species breeding range (see Figure 2.2 for locations of stopover sites). Median arrival and departure dates [range: month/day when more than 1 individual] and number of individuals detected at each stopover site are indicated. Temporal ranges are given more than one individual used a non-breeding site. Near-complete annual tracks were used to calculate those descriptive statistics.

Stopover site name	Median arrival date (month/day) [range]	Median departure date (month/day) [range]	Median duration [range]	Total number of individuals (percentage)	Breeding populations represented
1-Southern British Columbia, Canada	07/12	07/27	15	1 (3%)	1
2-Kivalliq, Nunavut, Canada	08/10 [08/09-08/11]	08/20 [08/19-08/25]	10 [9.2-15.2]	3 (9%)	2
3-North Hudson Bay, Nunavut, Canada	08/12 [07/16-08/23]	08/21 [07/31-09/01]	9.3 [9.1-15.1]	3 (9%)	2
4-Foxe peninsula, Nunavut, Canada	08/13 [08/03-08/20]	08/23 [08/14-08/31]	10.1 [6-17.2]	18 (55%)	3
5-Hudson Plains, Ontario, Canada	07/09 [06/27-08/07]	08/22 [08/18-08/25]	44.2 [11.3-56.2]	5 (15%)	2
6-West-Midwest, USA	08/01	08/06	5	1 (3%)	1
7-South-Central USA	09/27	10/09	12.5	1 (3%)	1
8-Northeast USA	09/03	09/10	7	1 (3%)	1
9-Northern South-America	09/19 [09/15-09/25]	10/06 [10/03-10/07]	18 [11-18.5]	3 (9%)	2
10-Central Brazil	09/22 [08/31-10/21]	10/07 [09/09-11/01]	12.3 [5.5-28.5]	14 (42%)	7
11-La Plata River basin	10/10 [09/23-11/10]	02/19 [01/20-03/15]	134 [101-168]	33 (100%)	8
12-Upper Amazon basin	02/15 [02/04-03/09]	03/10 [02/25-04/11]	19 [6.5-38.5]	18 (55%)	6
13-Northern South-America	03/03	03/10	7.5	1 (3%)	1
14-South Mexico	03/16 [03/02-03/31]	04/10 [04/04-04/17]	25.2 [17-33.4]	2 (6%)	2
15-Lower Mississippi Basin, USA	04/10 [03/26-05/04]	05/10 [04/26-05/16]	32.4 [7.4-42.4]	31 (94%)	8
16-Southeastern USA	04/22	05/07	15	1 (3%)	1
17-West-Midwest, USA	05/13 [04/16-05/20]	05/24 [05/03-05/28]	10.5 [5-21.7]	26 (79%)	8
18-East-Midwest, USA	04/03	04/18	15.4	1 (3%)	1

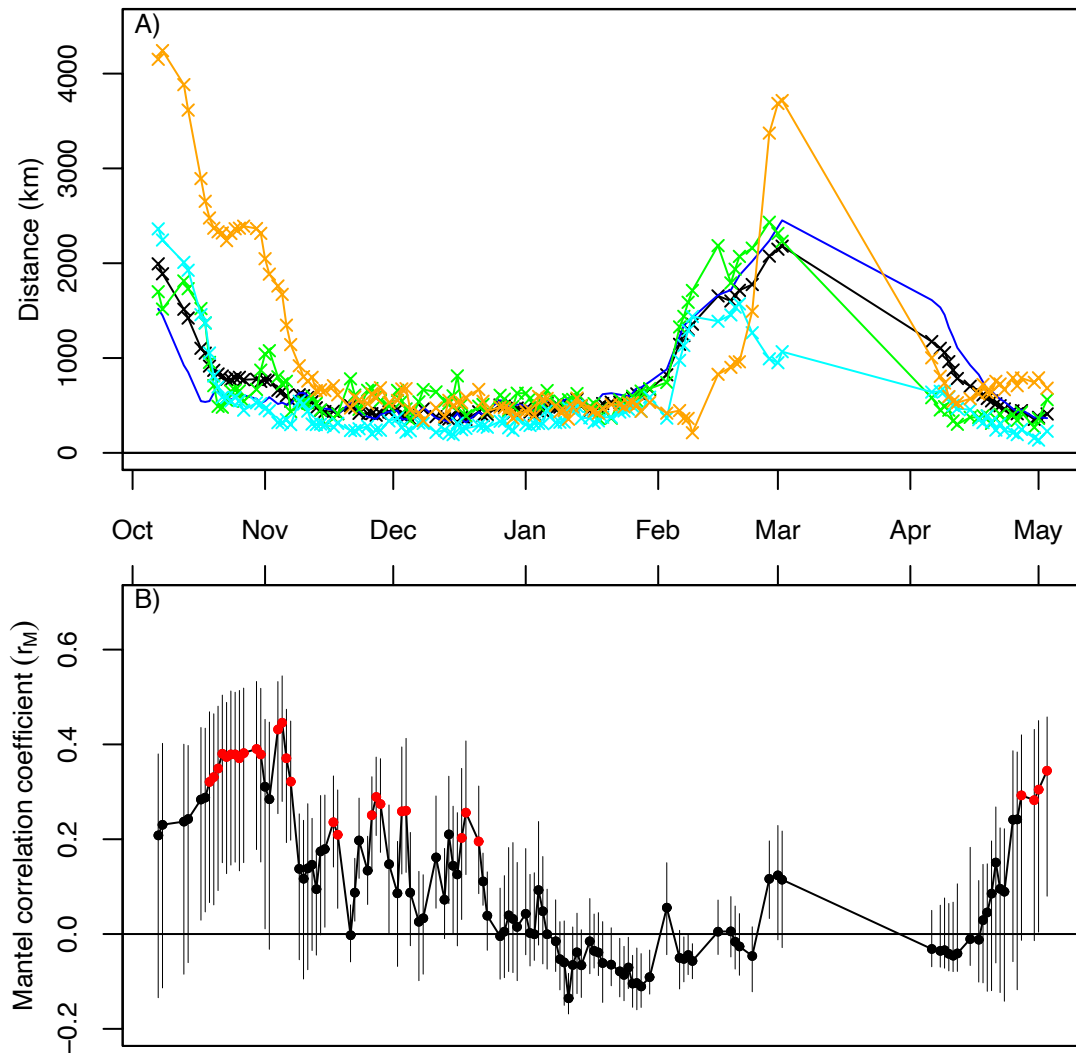


Figure 2.4. Spatial structure of migrating American Golden-Plovers (*Pluvialis dominica*; $n = 33$ individuals) through time. A) Non-breeding range spread and population spread (average distance observed between individuals) through time (black: all populations combined) and population spread for specific breeding populations (dark blue: Bylot Island, light blue: Igloodik, green: Churchill, Orange: Alaskan populations). B) Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with positive r_M are in red (9999 permutations, one-tailed test, $p < 0.05$), indicating that individuals breeding close to each other are nearer on a given day.

2.6 Discussion

Unlike most studies that track only one or a few populations of an breeding species with broad ranges (e.g. Ambrosini *et al.*, 2009 ; Finch *et al.*, 2015 ; Trierweiler *et al.*, 2014 ; van Wijk *et al.*, 2018), our study provides detailed information on the location of non-breeding sites and migratory routes reflective of the entire breeding range of American Golden-Plovers. Our unique database also provides the first range-wide quantification of migratory connectivity and temporal variation in breeding population spread for this species, a critical information that is poorly known in most migratory animals (Vickers *et al.*, 2021) and generally not available for arctic-breeding shorebirds where conducting such studies is logistically difficult and prohibitively expensive. Overall, we showed that individuals originating from widely separated breeding populations are well-mixed during most of the non-breeding period, which corresponds to a low migratory connectivity.

2.6.1 Migratory routes and non-breeding sites

As indicated in a previous study that relied on band recoveries (Byrkjedal et Thompson, 1998), our results confirm the elliptical migratory pattern of American Golden-Plovers. As expected, most plovers tracked in our study appeared to use a transatlantic route during the fall migration, although some locations obtained with geolocators during this period were less accurate due to the equinox. During the northbound migration, plovers used different routes to reach North America, one overland and another offshore route located over the Pacific Ocean. The offshore-Pacific route has not been previously documented (Byrkjedal et Thompson, 1998 ; Johnson *et al.*, 2020a), and might have evolved from plovers benefitting from the use of the strong winds from the South Pacific subtropical high and the equatorward low-level jet stream (Cherchi *et al.*, 2018). A similar migration pattern over the Pacific Ocean has been documented for Buff-breasted Sandpiper (L. Tibbitts and R. Lanctot, unpubl. data), which shares habitats and stopovers with the American Golden-plover during winter and some northward migration sites (Johnson *et al.*, 2020a ; McCarty *et al.*, 2020).

Some non-breeding sites identified in our study were either not known or poorly known prior to our study, including sites used by American Golden-Plovers after breeding, like the Foxe Peninsula situated in the eastern Canadian Arctic. This specific site may represent a critical stopover as it is

used prior to the transatlantic route birds use to reach South America. Additionally, the central Brazil site was unknown previously as a large proportion of the tracked individuals used this area prior to reaching their wintering area in the La Plata River Basin, which was previously documented by Byrkjedal and Thompson (1998).

As expected, plovers moved across the Mississippi basin during the spring migration and, interestingly, all veered westward before stopping at the West Midwest site. It is noteworthy that none of the plovers tracked in our study stopped over in northeastern Indiana and adjacent Illinois, areas where large spring aggregations have been documented (Johnson *et al.*, 2020a). This may partly result or reflect annual variation or temporal changes in space use. Finally, it is important to note that our study is based on migratory tracks of adult plovers that survived at least one full annual cycle and initiated reproduction in at least two subsequent breeding seasons (the latter was necessary so we could capture birds at nests). Therefore, risky migratory paths and low quality non-breeding sites used by adults, and all sites used by juveniles (since no juveniles were tagged in our study), could be missing in our database. As survival is likely low in the first year of life, better knowledge of age-specific migration timing and space use is critically important to identify the drivers of population dynamics (Cheng *et al.*, 2019). Moreover, differences in migration parameters can also occur between sexes (Maness et Anderson, 2013). We did not take sex into account in our analysis due to restricted sample size, although no obvious differences were apparent, and migration patterns are not known to differ between sexes in this species (Byrkjedal et Thompson, 1998 ; Johnson *et al.*, 2020a).

2.6.2 Quantitative measure of migratory connectivity

Our study is among the first to investigate variation in migratory connectivity using Mantel correlation coefficient (r_M) calculated at a fine temporal resolution throughout a species annual cycle (Knight *et al.*, 2021 ; Korpach *et al.*, 2022). During the first part of the non-breeding period, our approach allowed us to document an apparent temporal decrease in the proportion of days for which individuals breeding close to each other were nearer to each other. Although individuals were well-mixed following the fall migration, we showed that non-random spatial structure can emerge again at the end of the non-breeding period. In American Golden-Plovers, it may represent

slight clustering of individuals breeding close to each other and migrating at slightly different pace during the final leg of the spring migration (see Lamarre et al. 2021).

The fact that widely separated breeding populations of American Golden-Plovers were clustered for most of the non-breeding period, suggests that stressors occurring during this period affect all populations equally. Also, as all individuals can occupy the same space during the same period, the species can be at higher risk in face of rapid and strong environmental changes occurring at a shared stopover or wintering site (Briedis et Bauer, 2018). In migratory connectivity studies, sensitivity analyses can be used to assess the generalizability of the results and strength of conclusions derived from Mantel correlation coefficients. For instance, simulations can be used to investigate the effects of uncertainty in bird locations or of sampling intensity (e.g., variation in sample size across breeding populations) on the magnitude of r_M (Knight et al. 2021). Although such simulations could improve our study, we are confident that our main conclusion (i.e., low migratory connectivity relative to the breeding locations of individuals) is robust considering that our breeding populations were spread over the entire breeding range of the species (Cohen *et al.*, 2018a ; Vickers *et al.*, 2021). Overall, our study provides critical information on when and where all or most breeding populations stopped throughout their annual cycle. Sites used prior to long distance, and post- or pre-breeding flights are likely particularly important and need of conservation and additional study (such as the Foxe Basin, Upper Amazon Basin, and the West-Midwest sites, Figure 2.2).

Describing year-round space use and quantifying migratory connectivity can provide important information for identifying key drivers of demographic trends of migrants and populations or species at risk of extinction (Marra *et al.*, 2015). In an era with many rapidly declining migratory bird populations (Runge *et al.*, 2015 ; Smith *et al.*, 2023 ; Wilcove et Wikelski, 2008), studies like ours are strongly needed to make knowledge-based, species-specific conservation decisions to reverse the current trends. In addition to their importance for the implementing conservation measures, our study can improve our ability to identify the origin of subsidies, pathogens and parasites moving between distant communities through migratory birds (Lewis *et al.*, 2014 ; Moisan *et al.*, 2023).

2.7 Funding

Funding was provided by: ArcticNet, Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), Indigenous and Northern Affairs Canada, Natural Resources Canada (Polar Continental Shelf Program), Université du Québec à Rimouski, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), W. Garfield Weston Award for Northern Research and EnviroNord (NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences), U.S. Fish and Wildlife Service, and Arctic Landscape Conservation Cooperative. Funding for the geolocators came notably from an NSERC – Research Tools and Instruments (RTI) award. Funding was also provided by the Liz Claiborne and Art Ortenberg Foundation, Bureau of Land Management, NMBCA U.S. Fish and Wildlife Service (Ikpikpuk River), Manomet Center for Conservation Sciences, NSERC grants to EN, Northern Research Fund, Churchill Northern Studies Centre (Churchill), Environment and Climate Change Canada, NSERC, the W. Garfield Weston Foundation, and the Nunavut Wildlife Management Board National Fish and Wildlife Foundation, US Fish and Wildlife Service, Neotropical Migratory Bird Conservation Act, Manomet Inc. (Coats Island), Canada Research Program, NSERC, EnviroNord (NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences), Canadian Foundation for Innovation, New Brunswick Innovation Foundation, Indigenous and Northern Affairs Canada, and Université de Moncton (Igloolik). This research was supported logistically by: Sirmilik National Park (Parks Canada), and by the Bylot Island Field Station of the Centre d'Études Nordiques (CEN) (Bylot Island), Barrow Arctic Science Commission and the UMIAQ, LLC (Utqiagvik), Bureau of Land Management (Ikpikpuk River), Government of Alberta, Department of Environment and Parks, Fish and Wildlife Division (Caw Ridge), Churchill Northern Studies Centre (Churchill), Aiviit Hunters and Trappers Organization (Coats Island), Government of Nunavut, the Hunters and Trappers Organization of Igloolik (Igloolik).

2.8 Acknowledgements

The Ukpeaġvik Iñupiat Corporation and the North Slope Borough kindly permitted us to conduct this research on their lands (Utqiagvik). Most Canadian sites benefited from logistical support by the Polar Continental Shelf Program. For their help in the field we are extremely grateful particularly to: A. Beardsell, E. Chalifour, J. Otis, L. Paquette, M. Trudel, P. Royer-Boutin, C.

Doucet, D.-J. Léandri-Breton and all that contributed to the Ecological Studies and Environmental Monitoring at Bylot Island, J. Cunningham, A. Doll, R. Dugan, P. Herzog, B. Hill, Y.-H. Hsu, and M. McConnell at Utqiagvik, K. Overdujin, P. Brusseau, N. Brusseau, S. Gold, M. Weber, and R. Goodwill at Nome, K. Pietrzak, M. Mudge, R. Hammond, P. Chilton, and M. Dodds at Ikpikpuk River, D. Stepnisky, S. Robertson, D. Hobson, M. Bacon, D. Albright, R. Arbuckle, S. Stamler, M. Hervieux, and H. McKenzie at Caw Ridge, G. Holmes, A. Veldhoen, N. MacDonald, J. Robinson, J. Perz, C. Anderson, A. Johnson, R. Addley, and additional contributions from researchers based at the Churchill Northern Studies Centre at Churchill, S. Brown, S. Schulte, B. Winn, S. Neima, K. Reishke, M. Boothroyd, and R. James at Coats Island, J. Otis, M. C. Frenette, K. Peck, L. Gauvin, E. Brisson-Curadeau, M. Trottier-Paquet, M. Favreau, N. Uttak, M. Qrunuk, the whole community of Igloolik and all team members contributing to the ecosystem study at Igloolik Island. S. Flemming did a linguistic review of the paper. R. Porter, M.-C. Cadieux, E. Bolduc, and N. Casajus provided support with geolocator preparation, field logistics, data handling, and/or analysis. The Centre Intégré de Santé et de Services Sociaux du Bas-Saint-Laurent assisted with the ground truthing of geolocators. We also thank the external reviewers for their constructive comments on the manuscript.

CHAPITRE 3

LA DISPONIBILITÉ DES SITES DE REPRODUCTION DANS L'ARCTIQUE NORD-AMÉRICAIN DÉTERMINE EN PARTIE LA PHÉNOLOGIE DE LA MIGRATION PRINTANIÈRE CHEZ UN MIGRANT NÉOTROPICAL À LONGUE DISTANCE

Titre anglais: Timing of Breeding Site Availability Across the North-American Arctic Partly Determines Spring Migration Schedule in a Long-Distance Neotropical Migrant

Jean-François Lamarre^{1,2*}, Gilles Gauthier³, Richard Lanctot⁴, Sarah T. Saalfeld⁴, Oliver P. Love⁵, Eric T. Reed⁶, Oscar W. Johnson⁷, Joe Liebezeit⁸, Rebecca McGuire⁹, Mike Russell¹⁰, Erica Nol¹¹, Laura Koloski¹¹, Felicia Sanders¹², Laura McKinnon¹³, Paul A. Smith¹⁴, Scott A. Flemming¹⁵, Nicolas Lecomte¹⁶, Marie-Andrée Giroux¹⁷, Silke Bauer¹⁸, Tamara Emmenegger^{18,19}, Joël Bêty²

1. Département de Biologie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada
2. Polar Knowledge Canada, Canadian High Arctic Research Station (CHARS), Cambridge Bay, Nunavut, Canada
3. Département de Biologie and Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada
4. Division of Migratory Bird Management, US Fish and Wildlife Service, 1011 East Tudor Road, Anchorage, Alaska, USA
5. Department of Integrative Biology, University of Windsor, Windsor, Ontario, Canada.
6. Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, Yellowknife, Northwest Territories, Canada
7. Department of Ecology, Montana State University, Bozeman, Montana, USA
8. Portland Audubon, 5151 NW Cornell Road, Portland, Oregon, USA
9. Wildlife Conservation Society, Arctic Beringia Program, Fairbanks, AK, USA
10. Alberta Environment and Parks, Grande Prairie, Alberta, Canada
11. Biology Department, Trent University, Peterborough, Ontario, Canada
12. South Carolina Department of Natural Resources, McClellanville, South Carolina, USA
13. Bilingual Biology Program, York University, Toronto, Ontario, Canada
14. Wildlife Research Division, Environment and Climate Change Canada, Ottawa, Ontario, Canada
15. Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, Delta, British Columbia, Canada
16. Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Université de Moncton and Centre d'Études Nordiques, Moncton, New Brunswick, Canada
17. K.-C.-Irving Research Chair in Environmental Sciences and Sustainable Development, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada
18. Department of Bird Migration, Swiss Ornithological Institute, Sempach, Switzerland
19. Molecular Ecology and Evolution Lab, Department of Biology, Lund University, Lund, Sweden

Contribution respective des auteurs : Jean-François Lamarre a conçu l'étude et élaboré la méthodologie, récolté les données, analysé des données, produit les résultats et les figures, rédigé l'article, incluant la recherche bibliographique et coordonné les révisions et commentaires des co-

auteurs. Gilles Gauthier, Richard Lanctot, Oscar W. Johnson , Silke Bauer et Tamara Emmenegger ont contribué à l'analyse des données et à la production des résultats et des figures, et ont révisé l'article. Sarah T. Saalfeld, Oliver P. Love, Eric T. Reed, Oscar W. Johnson, Joe Liebezeit, Rebecca McGuire, Mike Russell, Erica Nol, Laura Koloski, Felicia Sanders, Laura McKinnon, Paul A. Smith, Scott A. Flemming, Nicolas Lecomte, Marie-Andrée Giroux ont contribué à la collecte des données et ont révisé l'article. Oscar W. Johnson , Richard Lanctot , Joe Liebezeit, Mike Russell, Erica Nol, Paul A. Smith, Nicolas Lecomte, Marie-Andrée Giroux et Joël Bêty ont été responsables de coordonner et financer la logistique des travaux de recherche sur le terrain. Joël Bêty a initié le projet et financé les travaux de recherche, contribué à la conception de l'étude et de la méthodologie, récolté les données, contribué à l'analyse des données, à la production des résultats et des figures et a révisé l'article.

Publié le 21 octobre 2021 dans *Frontier in Ecology and Evolution*, volume 9, <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.710007>

3.1 Résumé

Les migrateurs longue distance sont soumis à une forte pression de sélection pour arriver sur leurs aires de reproduction à un moment qui maximise leur valeur reproductive. De nombreux oiseaux de l'Arctique commencent à nicher peu de temps après le retrait de la neige de leurs sites de reproduction et le moment de la fonte des neiges peut varier considérablement dans l'aire de reproduction des espèces ayant de grandes aires de reproduction. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la phénologie de la migration des individus coexistant dans les mêmes aires d'arrêt migratoire et d'hivernage sont adaptés aux conditions environnementales locales moyennes rencontrées dans leur site de reproduction distant situé en Arctique. Nous avons prévu que le moment de la disponibilité des sites de reproduction (mesuré ici par la date moyenne de fonte de la neige) devrait expliquer la variation individuelle de la date de départ des aires partagées lors d'arrêts migratoires. Nous avons testé notre prévision en suivant des Pluviers bronzés (*Pluvialis dominica*) nichant dans l'Arctique nord-américain. Ces pluviers utilisent une zone de non-reproduction (hivernage) en Amérique du Sud et partagent une aire d'arrêt migratoire au printemps dans les prairies tempérées néarctiques, située à plus de 1 800 km de leurs lieux de nidification. Étant donné que les pluviers coexistent dans les mêmes zones de non-reproduction mais utilisent

des sites de reproduction séparés en latitude et en longitude, nous pouvons distinguer les effets confondants potentiels de la distance de migration et du moment de la disponibilité des sites de reproduction sur le calendrier de migration individuel. Comme prévu, la date de départ des individus faisant escale en sympatrie était positivement liée à la date moyenne de fonte de la neige à leur lieu de reproduction respectif, laquelle était également liée à la date de l'initiation de l'incubation des individus. La date de départ de la halte migratoire partagée n'a pas été expliquée par la distance entre la halte et le lieu de reproduction, ni par la durée d'arrêt des individus. Cela suggère fortement que le calendrier de migration des pluviers est adapté et dicté par le moment de la disponibilité des sites de reproduction en soi. Le mécanisme immédiat qui est responsable des variations de la phénologie de la migration des individus est inconnu et peut résulter de différences génétiques ou de l'apprentissage individuel. Les températures changent actuellement à des vitesses différentes dans l'Arctique, ce qui génère probablement une hétérogénéité substantielle dans la force de la pression de sélection sur le calendrier migratoire des oiseaux arctiques migrant de manière sympatrique.

Mots clés : phénologie, fonte de la neige, migrateur trans-hémisphérique, oiseau arctique, calendrier de la reproduction, pluvier bronzé.

3.2 Abstract

Long-distance migrants are under strong selection to arrive on their breeding grounds at a time that maximizes fitness. Many arctic birds start nesting shortly after snow recedes from their breeding sites and timing of snowmelt can vary substantially over the breeding range of widespread species. We tested the hypothesis that migration schedules of individuals co-occurring at the same non-breeding areas are adapted to average local environmental conditions encountered at their specific and distant Arctic breeding locations. We predicted that timing of breeding site availability (measured here as the average snow-free date) should explain individual variation in departure time from shared non-breeding areas. We tested our prediction by tracking American Golden-Plovers (*Pluvialis dominica*) nesting across the North-American Arctic. These plovers use a non-breeding (wintering) area in South America and share a spring stopover area in the nearctic temperate grasslands, located >1,800 km away from their nesting locations. As plovers co-occur at the same non-breeding areas but use breeding sites segregated by latitude and longitude, we could

disentangle the potential confounding effects of migration distance and timing of breeding site availability on individual migration schedule. As predicted, departure date of individuals stopping-over in sympatry was positively related to the average snow-free date at their respective breeding location, which was also related to individual onset of incubation. Departure date from the shared stopover area was not explained by the distance between the stopover and the breeding location, nor by the stopover duration of individuals. This strongly suggests that plover migration schedule is adapted to and driven by the timing of breeding site availability *per se*. The proximate mechanism underlying the variable migration schedule of individuals is unknown and may result from genetic differences or individual learning. Temperatures are currently changing at different speeds across the Arctic and this likely generates substantial heterogeneity in the strength of selection pressure on migratory schedule of arctic birds migrating sympatrically.

Keywords: phenology, snowmelt, trans-hemispheric migrant, arctic birds, timing of breeding, American Golden-Plover.

3.3 Introduction

Long-distance migrants should adjust their spring migration schedule to arrive on their stopover areas and breeding grounds at the time that maximizes fitness (Lack, 1968 ; Marra, 1998). Yet, substantial variation exists in the migration timing of individuals, both within and among populations (Briedis *et al.*, 2016 ; Cristol *et al.*, 1999). For species with a broad geographical distribution, spatial variation in temporal availability of breeding habitat could partially explain variation in individual migration schedule, as individuals from different populations should have different optimal timing of migration (Alerstam et Lindström, 1990 ; Buehler et Piersma, 2008 ; Pedersen *et al.*, 2018).

Studies performed on several temperate bird species provided evidence that latitudinally-separated breeding populations vary in their migration schedules (Briedis *et al.*, 2016 ; Loon *et al.*, 2017 ; Stanley *et al.*, 2012). Additionally, tracking data from Arctic-nesting shorebirds showed that breeding latitude is related to the timing of migration for individuals overwintering in sympatry (Conklin et al. 2010). Such relationships between breeding latitudes and migration schedules

support the hypothesis that variation in the temporal availability of breeding habitat drives among and within population variation in timing of migration.

Although breeding latitude is considered a reliable indicator of the temporal availability of breeding habitat, differences in stopover behavior and migration schedule are typically correlated with migration distance (Åkesson *et al.*, 2017 ; Fraser *et al.*, 2013 ; Ketterson *et al.*, 2015 ; Rakhimberdiev *et al.*, 2018). For example, birds breeding at higher latitudes could potentially delay departure from non-breeding (wintering) or stopover areas to increase their body condition, allowing them to cover longer migration distances. Moreover, latitudinally-separated breeding populations can experience variable environmental conditions during their northward migration when using different routes or stopover areas (e.g. Marra, 1998 ; Trierweiler *et al.*, 2014), resulting in different migration schedules (Clausen *et al.*, 2015 ; Ely *et al.*, 2018). We propose that by comparing the migration schedule of sympatrically overwintering and migrating individuals that have breeding locations segregated by latitude and longitude, we may be able to disentangle potential drivers of migration schedule.

In northern ecosystems, most migratory birds start breeding shortly after snow recedes from their breeding sites (Grabowski *et al.*, 2013 ; Liebezeit *et al.*, 2014 ; Rakhimberdiev *et al.*, 2018 ; Saalfeld et Lanctot, 2017 ; van Gils *et al.*, 2016). Because the timing of snowmelt can vary substantially over the breeding range of widespread species (Kwon *et al.*, 2019 ; Niehaus et Ydenberg, 2006), comparing migratory strategies used by a species across its breeding range can offer insight into drivers of migration timing.

Using the American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) as a study model having large breeding range but common overwintering and stopover areas, we tested the hypothesis that migration schedule of individuals is adapted to average local environmental conditions encountered at their breeding locations. American Golden-Plovers are long-distance migrants faithful to their breeding sites located in the arctic and subarctic tundra, and the breeding range of the species is spread from western Alaska (United States) to Eastern Nunavut (Canada) (Johnson *et al.*, 2020a, Figure 3.1). All individuals share a common non-breeding (wintering) area in South America, and migrate north over the Amazon before all using a common stopover area in the nearctic temperate grasslands of

the Midwestern United States (Johnson *et al.*, 2020a). Across the breeding range, the timing of nest initiation varies substantially, ranging from late-May to early July (Weiser *et al.*, 2018) coinciding with the moment when breeding habitats become snow-free (Liebezeit *et al.*, 2014 ; Saalfeld et Lanctot, 2017 ; Smith *et al.*, 2010). When comparing plovers that co-occur at the same wintering and stopover sites, we predicted that individual migration schedule is mainly linked to variation in average snow-free date at the nesting location, and not to migration distance.

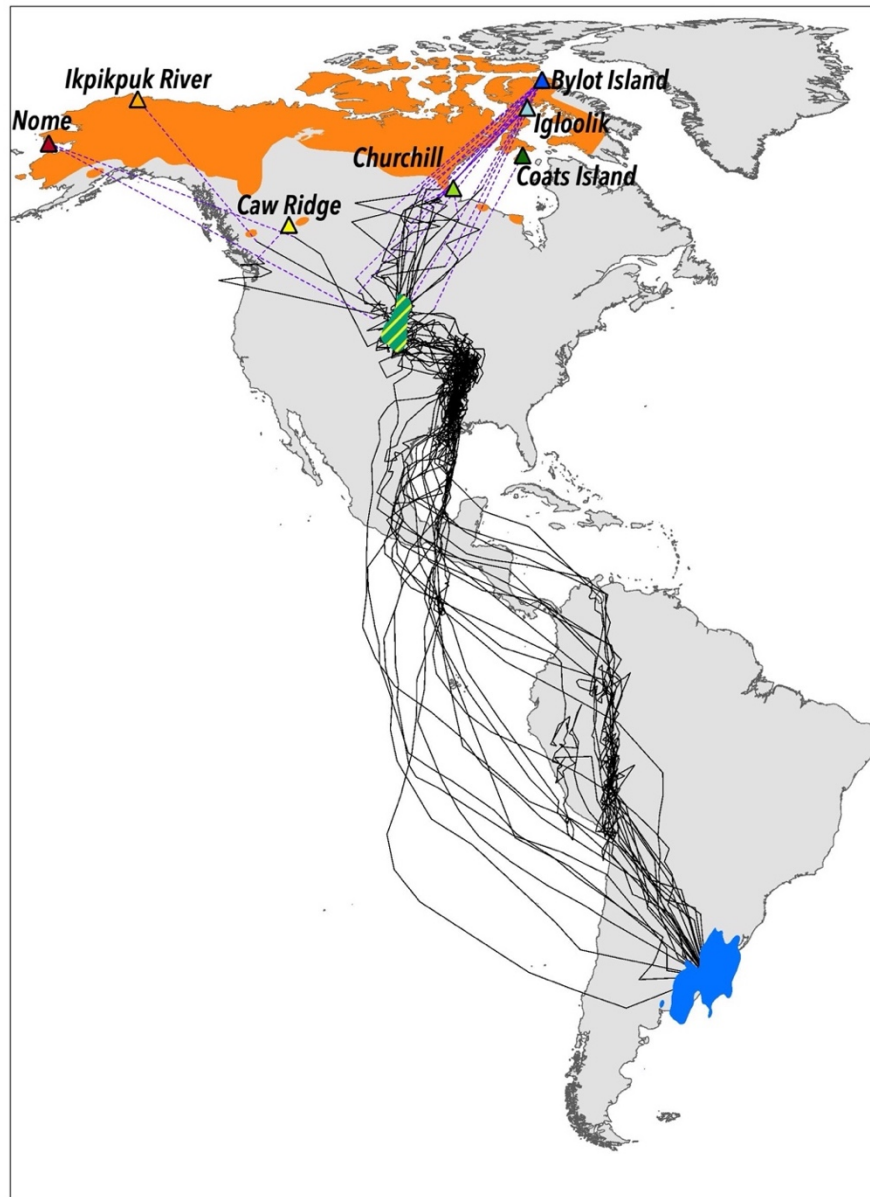


Figure 3.1 American Golden-Plover breeding range (orange; based on Johnson et al., 2020a), non-breeding (wintering) area (blue polygon) and last shared spring stopover area (green polygon with yellow stripes) located in nearctic temperate grasslands of the Midwestern United States (mostly South Dakota, Nebraska, and Kansas). Wintering and shared stopover areas were defined with Kernel density estimation (75%) based on locations of individuals marked with light-level geolocators ($n = 23$; black lines illustrate individual tracks). Purple dashed lines represent straight lines between last location obtained for an individual and its breeding location. Birds were captured and marked at study areas (triangles) distributed across the breeding range.

3.4 Materials and Methods

3.4.1 Capturing and Marking Plovers

Incubating American Golden-Plovers (hereafter referred to as plovers) were trapped at seven study areas distributed across the entire breeding range of the species (Figure 3.1). Nests were located by searching appropriate habitats, and birds were trapped with a bownet (60 cm in diameter) placed over their nest. Each bird was equipped with metal and plastic color bands for individual identification and with an archival light-level geolocator (British Antarctic Survey MK10b, weight ~1.1 g or Migrate Technology Ltd., Intigeo geolocators, W65A9RK, weight ~ 0.87 g; Figure 3.2). The sex of the plovers was identified using breeding plumage characteristics (Johnson *et al.*, 2020a). A total of 262 geolocators were deployed from 2009 to 2015, and 45 of them (~17%) were retrieved by recapturing individuals 1–4 years after their deployment. Plovers are faithful to their breeding sites (Johnson *et al.*, 2020a). We detected marked individuals during subsequent nesting seasons by conducting visual surveys in each study area. Distance between nest locations of marked individuals monitored more than 1 year was 319 m on average (range 54–1,119 m; $n = 22$). Spring migration paths (from “wintering” to breeding sites) were obtained for 23 plovers. A total of 1–11 geolocators were recovered per study area: Alaska: Nome, $n = 2$; Ikpikpuk River, $n = 1$; Alberta: Caw Ridge, $n = 1$; Manitoba, Churchill, $n = 3$; Nunavut: Coats Island, $n = 1$; Igloolik, $n = 4$; Bylot Island, $n = 11$ (Figure 3.1). Sampled individuals were from different breeding pairs. Birds were also equipped with tags at Utqiagvik (Alaska, 71.287 –156.744, ~110 km North-West of Ikpikpuk river – Figure 3.1), but geolocation information for the northbound trip was insufficient to be included in this study.



Figure 3.2 Breeding American Golden-Plover equipped with leg bands and a geolocator (left tibiotarsus). Photos by Andréanne Beardsell (left) and Felicia Sanders (right).

3.4.2 Processing Geolocator Data

Light data were converted into locations (latitude and longitude) using a multi-step approach. As light data output is different between models of geolocators, we used device-specific light thresholds (three for British Antarctic Survey geolocators and two for Intigeo geolocators) to identify sunrise and sunset (after Finch *et al.*, 2015). Light data were analyzed using the R package GeoLight 2.0 (Lisovski *et al.*, 2015). Night-time light noise was reduced using the `lightFilter` function of GeoLight 2.0. We identified residency and movement periods with the `ChangeLight` function of GeoLight 2.0 (quantile = 0.9, minimum residency length = 2 days). We performed a rooftop calibration and used the derived sun elevation angle [mean = -6.76° (range: -7.33 , -4.17), $n = 16$] to initiate the Hill-Eckstrom method to obtain residency site-specific sun elevation angles in order to increase location estimate accuracy. When no sun elevation angle could be obtained by either rooftop or Hill-Eckstrom calibration, civil twilight was used (i.e., -6° , $n = 7$). We applied a loess filter ($k = 2$) using the `loessFilter` function of GeoLight 2.0 to remove outliers.

Following Hobson & Kardynal (2015), each migratory path was smoothed with a state-space Kalman filter and the most probable path was obtained with `kftrack` (Sibert et Nielsen, 2002) in R. Kalman filtering reduces observer bias when dealing with raw location estimates obtained with geolocators and provides the most probable track from location data (Gow, 2016; Hobson et Kardynal, 2015). Estimated flight speeds of American Golden-Plovers vary widely (see Johnson

et al., 2020a). To set the diffusion component of the model, we used a relatively high flight speed estimate (104.6 km/h, Johnson et Morton, 1976), which corresponds to a maximum of 2,510 km per day. Kftrack uses an asymmetric error structure peaking on the winter side of the equinoxes, which is typical for geolocator data.

3.4.3 Migration Parameters

We performed a visual inspection of each animal track to assign a geographic designation to each cluster of points when movements were reduced, became erratic and lost directionality (e.g., staging or stopover site). The wintering area corresponded to the southernmost site used by individuals, while the last shared stopover corresponded to an area in the Midwestern United States in which all individuals showed limited movements before resuming their northward movement. Departure date was the date of the first location out of an area for birds initiating unidirectional northward movement, and arrival date at the last stopover was the date of the first location within the stopover area. Stopover duration was the difference between departure and arrival date at the last shared stopover area. The size of wintering and shared stopover areas were summarized with Kernel Density Estimation (75%) with the `kde` function in the R package `ks` (Duong *et al.*, 2021) by pooling locations obtained from all individuals. Arrival date at the nesting location and migration routes used during the final leg of migration could not be determined for most birds with geolocators because areas above the Arctic Circle receive 24 hour of sunlight in the summer. The distance from the last shared stopover area and the nesting location of each individual was calculated using the geodesic distance (Hijmans *et al.*, 2015) between the last location of a given individual within the stopover area prior to the northward departure and the nest location. Total distance of spring migration was estimated by measuring the sum of geodesic distances from the wintering area to the breeding site via the centroids of all stopover areas.

3.4.4 Breeding Parameters

Nest searching was conducted during egg laying and early incubation. The onset of incubation was estimated using the observed laying or hatching date (Brown *et al.*, 2014), or using egg floatation if necessary (accurate to within ± 4 days; Liebezeit *et al.*, 2007). We also used light data patterns provided by geolocators to confirm the first nesting attempt and to identify onset of incubation for

individuals lacking nest monitoring data ($n = 9$). As an incubating bird shades the leg-mounted geolocator, a dramatic shift toward more dark periods (i.e., geolocators recording shorter day lengths) after a gradual increase in day length (associated with birds' northward migration toward areas of longer day length) indicated the start of incubation (see Bulla et al. 2016). The onset of incubation estimated using light data was highly correlated with estimates based on nest monitoring data ($r = 0.83$, $p < 0.001$, $n = 13$ birds for which estimates were obtained using both methods).

3.4.5 Breeding Site Availability

Plovers are ground nesters and thus require snow-free patches to build their nests and to access their main food source (surface-active arthropods), allowing them to produce and lay eggs (Byrkjedal et Thompson, 1998 ; Hobson et Jehl Jr, 2010). As a proxy of breeding site availability, we used the average snow-free date (from 2001 to 2015) from a 500 m resolution map produced with MODIS for North America (data from O'Leary *et al.*, 2017).

Snow-free date can vary spatially, even within a given breeding area, and hence we used data obtained near each plover's nesting site. Although snowmelt patterns were recorded in the field at some study areas, they were not available for specific nesting locations or were obtained using different protocols. Hence, we used standardized remote sensing data for consistency.

3.4.6 Analysis

We built linear mixed models using the R package lme4 (Bates *et al.*, 2015), in association with the R package blme (Chung *et al.*, 2013), when singularity was detected, to investigate the relationships between timing of spring migration and breeding site availability (explanatory variable: average snow-free date from 2001 to 2015 at nesting location). Our response variables representing timing of spring migration included: (a) departure date from the wintering ground, (b) arrival date at the last shared stopover area, and (c) departure date from the last shared stopover area. Year was included as a random factor. Although migration parameters can differ between sexes in some plover species (Byrkjedal et Thompson, 1998), our limited sample size (12 males, three females and eight individuals with unknown sex) prevented us from adding sex as a covariate in the model. We report on models with all individuals because the model results for the male-only

sample did not differ. Outliers were identified with Grubbs' test ($p < 0.05$, R library outliers; Komsta, 2011). When relevant, we used the methods described by Nagakawa and Schliezeth (2013) to calculate the amount of variance explained by the fixed effects only (Marginal R^2 : R^2_m) and the entire model (Conditional R^2 : R^2_c). All correlations presented are Pearson correlation coefficients (r). All values are presented with 95% confidence intervals (CI) unless specified otherwise and we used the day of year (day 1 = January 1st) to report migration schedules. All analyses respected the assumptions of normality and homoscedasticity of residuals (Zuur, 2009) and were performed using R version 3.5.3 (R Core Team, 2019).

3.5 Results

Plovers departed from their wintering area between late January and mid-March [median day of year – hereafter DOY: 54, range: (28, 74), $n = 23$]. All American Golden-Plovers in this study used a last shared stopover area in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern United States (Figure 3.1). This last shared stopover area was mostly located in South Dakota, Nebraska, and Kansas. Arrival dates to the last shared stopover area were between early April and mid-May [median DOY: 133, range: (106, 142), $n = 23$, Figure 3.3]. Individuals had stopover lengths ranging from 2 to 22 days (median: 8 days, $n = 23$) at the shared stopover area. Departure dates from the last shared stopover area were between early-May and late-May [median DOY: 142, range: (123, 148), $n = 23$]. The average snow-free date at individual nesting locations ranged from late-May to late-June [median DOY: 168, range: (142, 179), $n = 23$]. The onset of egg incubation ranged between late-May and early-July [median DOY: 169, range (148, 183) $n = 23$]. The distance between the last shared stopover area and the nesting location varied from 1,836 km to 4,788 km (mean = 3,263 km, $n = 23$) and was correlated with the latitude of the nesting location ($r = 0.59$, $p < 0.01$, $n = 23$). This distance was not correlated with the average snow-free date at the nesting location ($r = 0.19$, $p = 0.4$, $n = 23$). This remaining distance to reach the breeding ground represented between 14 and 35% (mean: 25%) of the total estimated spring migration, which varied from 11,094 km to 13,956 km (mean: 12,695 km; individual tracks are illustrated in Figure 3.1). The individual's onset of incubation was correlated with the nesting location latitude ($r = 0.77$, $p < 0.001$, $n = 23$) and positively related to the average snow-free date at the nesting location [β 0.56, CI: (0.45, 0.69), $n = 23$, $R^2_m = 0.52$, $R^2_c = 0.92$]. The average number of days between nest initiation date and mean snow-free date at the nesting locations was 5.2 [CI: (1.9, 8.4), $n = 23$].

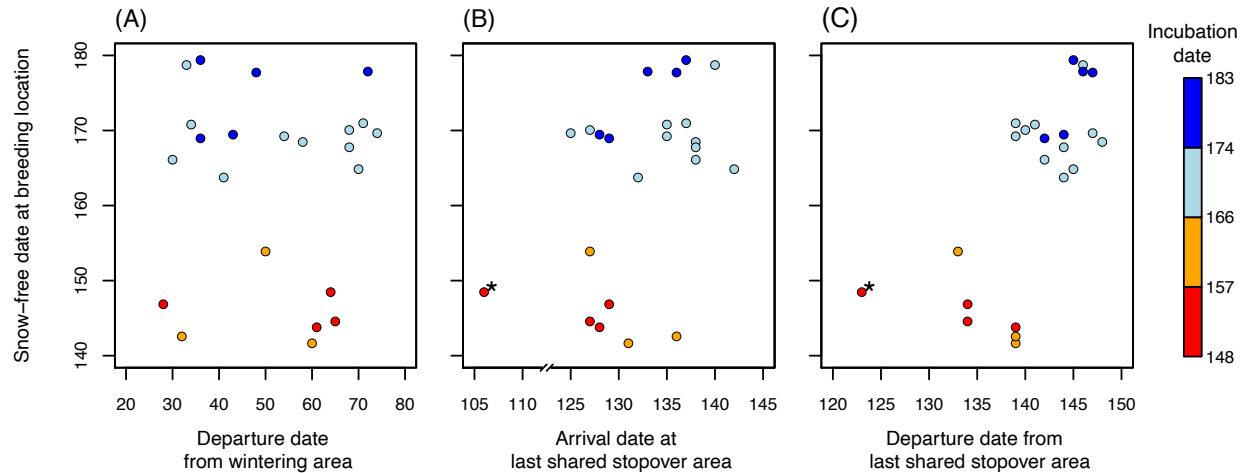


Figure 3.3 Relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date) and (A) departure date from the non-breeding (wintering) area, (B) arrival or (C) departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern United States in tundra nesting American Golden-plover. To help visualize geographical relationships, axes were transposed. Colors indicate the onset of incubation for each individual ($n = 23$). A slight neutral offset was added to overlapping points to facilitate interpretation. Day 1 = January 1st. “*” signifies an outlier (Grubb’s test, $p < 0.05$, see section “Materials and Methods”).

The departure date from the wintering grounds was not related to the average snow-free date at the nesting location of an individual [β : 0.01, CI: (-0.53, 0.55), $n = 23$, Figure 3.3]. The arrival date at the last shared stopover area was positively related to the average snow-free date at the nesting location [β : 0.25, CI: (0.03, 0.50), $n = 23$, $R^2_m = 0.16$, $R^2_c = 0.35$, Figure 3.3]. However, an outlier was identified using Grubb’s test (Figure 3.3). After removing the outlier, we only detected a marginal positive relationship as the confidence interval on the slope overlapped zero [β : 0.18, CI: (-0.001, 0.32), $n = 22$, $R^2_m = 0.15$, $R^2_c = 0.35$, Figure 3.3]. The departure date from the last shared stopover area was positively related to the average snow-free date at the nesting location [β : 0.25, CI: (0.11, 0.40), $n = 23$; $R^2_m = 0.31$, $R^2_c = 0.57$, Figure 3.3]. The relationship remained strong after removing the same individual again identified as an outlier [β : 0.22, CI: (0.11, 0.34), $n = 22$, $R^2_m = 0.37$, $R^2_c = 0.59$]. Sample size was too low to rigorously test for annual variation in the observed relationship. However, analyses performed separately for a few years with more data points yielded to very similar results (see Annexe C).

The stopover duration was longer for individuals arriving earlier at the shared stopover [β : -0.51, CI: (-0.73, -0.29), $n = 23$]. However, it was not related to the distance between the last shared stopover and the nesting location [β : 0.001, CI: (-0.002, 0.003), $n = 23$], nor to snow-free date at

the nesting location [β : 0.04, CI: (-0.14, 0.22), $n = 23$]. The departure date from the last shared stopover area was also independent of the remaining distance to reach the nesting location [β : -0.001, CI: (-0.004, 0.002), $n = 23$], even when removing the outlier [$B = 0.000$, CI: (-0.002, 0.002)]. Finally, the distance between the stopover and nest location was unrelated to the onset of incubation of individuals [β : 50.35, CI: (-26.11, 91.34), $n = 23$].

3.6 Discussion

By tracking individual plovers breeding across a broad geographic range, our study provides strong evidence that the migration schedule of long-distance migrants stopping-over in sympatry is adapted to and driven by the timing of breeding site availability *per se*. Indeed, we found that departure time from the last shared stopover area in the Midwestern United States was positively associated with our index of the temporal availability of breeding sites (average snow-free date at the individual nesting location), but that departure from the non-breeding (wintering) area was not. Thus, individuals nesting in areas available earlier within the species' breeding range departed earliest from the final shared stopover area, which is located 1,836–4,788 km away from their nesting locations. The temporal availability of breeding resources is expected to affect the optimal timing of migration in long-distance migrants (Alerstam et Lindström, 1990 ; Pedersen *et al.*, 2018). Neither stopover duration nor distance from stopover to breeding locations explained individual variation in departure date. Hence, we can exclude the potential confounding effects of migration distance, which is typically correlated with breeding latitude (Briedis *et al.*, 2016 ; Loon *et al.*, 2017 ; Stanley *et al.*, 2012). The proximate mechanism underlying the shifted migration schedule of individuals breeding at nesting locations available earlier is unknown and may result from genetic differences or individual learning (see below; Åkesson et Helm, 2020).

Our study indicates that only the last leg of the spring migration is shifted temporally for individuals using breeding sites available at different times. This result differs from previous studies that documented a shift in the departure date from non-breeding (wintering) areas or differences in stopover duration (Flycatcher: Briedis *et al.*, 2016 ; Godwit: Conklin *et al.*, 2010). Such differences among species could be explained by constraints faced during spring migration. Birds crossing major obstacles with limited possibilities to refuel en route may be more constrained during migration and may have to time their entire spring migration schedule to coincide with breeding

site conditions (Conklin *et al.*, 2010). Species facing fewer resource-constrained environments during migration, like American Golden-Plovers migrating mostly overland, may have the ability to exhibit more flexibility in migration schedules (Cornelius *et al.*, 2013). Indeed, American Golden-Plovers can likely refuel regularly and adjust spring migration speed from the non-breeding areas to their last major stopover area in the nearctic temperate grasslands. Interestingly, the departure time from the non-breeding area seems negatively related to the breeding site latitude in the Pacific Golden-Plover (*P. fulva*), with birds wintering farther south and nesting later at higher latitudes, leaving their wintering areas earlier (Johnson *et al.*, 2020b). Although this species is similar to the American Golden-Plover, it has a different migratory context and constraints, including a section of the migration over the Pacific Ocean, as well as population specific migratory routes and wintering locations (Johnson *et al.*, 2020b).

A key step to unravel processes driving migratory movements involves determining the influence of endogenous control mechanisms that allows for optimal scheduling through the annual cycle (Robinson *et al.*, 2010). Little is known about how migration schedules develop within individuals, and we still need to disentangle the effect of the environmental component from the genetic components (van Noordwijk *et al.*, 2006). Although departure time from the last shared stopover areas could be partly inherited in American Golden-Plovers stopping-over in sympatry, we cannot exclude the possibility that individuals adjust their migration schedule based on their early life experience and past years breeding attempts (Åkesson et Helm, 2020 ; Mueller *et al.*, 2013). Our study does not allow us to disentangle the potential role of such mechanisms. However, there is little support for the idea that individuals can learn from previous experience to better time nest initiation with snowmelt on the breeding grounds in shorebirds (Saalfeld et Lanctot, 2017).

If the timing of migration is inherited and adapted to the average timing of snowmelt at individual nesting locations, we could expect that a relatively high level of philopatry is required for such local adaptation to evolve as high gene flow could prevent local adaptation (Postma et van Noordwijk, 2005). Adult American Golden-Plovers, especially males, are faithful to their breeding area and usually return to the same breeding territory every year (Johnson *et al.*, 2020a). High natal philopatry has been observed in some bird species (Wheelwright et Mauck, 1998) but the information available to date on American Golden-Plovers indicates low rates of natal

philopatry (Saalfeld et Lanctot, 2015) and juvenile dispersal remains poorly documented (Johnson *et al.*, 2020a). Under rapidly warming climatic conditions, if the rate of adjustment of migration schedule is not fast enough to follow environmental changes on the breeding grounds (Berteaux *et al.*, 2004), dispersing individuals could have higher individual fitness if they could track suitable climatic breeding conditions (Visser, 2008).

Temperatures are rising faster in polar regions than anywhere else on earth (Hodgkins, 2014 ; Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018), leading to earlier, warmer, and longer summers (Richter-Menge *et al.*, 2019). Under a warmer climate, snowmelt advances (Eythorsson *et al.*, 2019) with potential cascading effects on the timing of resource availability and reproductive events for arctic-nesting birds (McGuire *et al.*, 2020 ; Saalfeld et Lanctot, 2017). However, the timing of snowmelt is advancing at different rates across the Arctic and a range-wide cline in the level of advancement in breeding resource availability is expected (Kwon *et al.*, 2019). If the variation in the migration schedule of individuals co-occurring at the same non-breeding stopover areas is partly caused by genetic differences, we should expect substantial intraspecific heterogeneity in the strength of selection pressure on timing of migration. Our study helps to identify one critical phenological event that should be under strong selection (i.e., the schedule of the last northward migration segment) for the American Golden-Plover. We expect a stronger selection pressure for an earlier departure in breeding populations located in Alaska and western Canadian Arctic, where a rapid increase in temperature could speed up snowmelt compared to populations breeding in northeastern Canada (Bush et Lemmen, 2019 ; GISTEMP Team, 2021 ; Lenssen *et al.*, 2019). The ability for shorebirds to adapt and cope with rapid environmental changes currently occurring in the Arctic is poorly known. A better knowledge of their ability to learn from previous experiences and of the level of heritability of critical phenological events is needed.

3.7 Data Availability Statement

The datasets (animal tracks and metadata) for this study can be found in the Movebank repository [Movebank ID: 1454359936, Study Name: American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) migration from breeding range wide individuals].

3.8 Ethics Statement

The animal study was reviewed and approved by the Comité de Protection des Animaux de l'Université du Québec à Rimouski. Field methods, including handling and marking were approved by the relevant committees for animal care and all required permits for wildlife research were obtained (Parks Canada, Environment and Climate Change Canada, U.S. Fish and Wildlife Service, Government of Nunavut, Government of Alberta, United States and Canada Bird Banding Office).

3.9 Author Contributions

J-FL and JB conceptualized the study and analyzed the data. J-FL wrote the manuscript. J-FL, GG, JB, and RL contributed significantly to data interpretation and writing with contributions from all authors. All authors approved the final manuscript.

3.10 Funding

Funding was provided by: ArcticNet, Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies (FRQNT), Indigenous and Northern Affairs Canada, Natural Resources Canada (Polar Continental Shelf Program), Université du Québec à Rimouski, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), W. Garfield Weston Award for Northern Research and EnviroNord (NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences), U.S. Fish and Wildlife Service, and Arctic Landscape Conservation Cooperative. Funding for the geolocators came notably from an NSERC – Research Tools and Instruments (RTI) award. Funding was also provided by the Liz Claiborne and Art Ortenberg Foundation, Bureau of Land Management, NMBCA U.S. Fish and Wildlife Service (Ikpikpuk River), Manomet Center for Conservation Sciences, NSERC grants to EN, Northern Research Fund, CNSC (Churchill), Environment and Climate Change Canada, NSERC, the W. Garfield Weston Foundation, and the Nunavut Wildlife Management Board National Fish and Wildlife Foundation, US Fish and Wildlife Service, Neotropical Migratory Bird Conservation Act, Manomet Inc. (Coats Island), Canada Research Program, NSERC, EnviroNord (NSERC CREATE Training Program in Northern Environmental Sciences), Canadian Foundation for Innovation, New Brunswick Innovation Foundation, Indigenous and Northern Affairs Canada, and Université de Moncton (Igloolik). This research was supported logistically by: Sirmilik National Park (Parks Canada), and by the Bylot Island Field

Station of the Centre d'Études Nordiques (CEN) (Bylot Island), Barrow Arctic Science Commission and the UMIAQ, LLC (Utqiagvik), Bureau of Land Management (Ikpikpuk River), Government of Alberta, Department of Environment and Parks, Fish and Wildlife Division (Caw Ridge), Churchill Northern Studies Centre (Churchill), Aiviit Hunters and Trappers Organization (Coats Island), Government of Nunavut, the Hunters and Trappers Organization of Igloolik (Igloolik).

3.11 Conflict of Interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

3.12 Acknowledgments

The Ukpeaġvik Iñupiat Corporation and the North Slope Borough kindly permitted us to conduct this research on their lands (Utqiagvik). Most Canadian sites benefited from logistical support by the Polar Continental Shelf Program. For their help in the field we are extremely grateful particularly to: A. Beardsell, E. Chalifour, J. Otis, L. Paquette, M. Trudel, P. Royer-Boutin, C. Doucet, D.-J. Léandri-Breton and all that contributed to the Ecological Studies and Environmental Monitoring at Bylot Island, J. Cunningham, A. Doll, R. Dugan, P. Herzog, B. Hill, Y.-H. Hsu, and M. McConnell at Utqiagvik, K. Overdujin, P. Brusseau, N. Brusseau, S. Gold, M. Weber, and R. Goodwill at Nome, K. Pietrzak, M. Mudge, R. Hammond, P. Chilton, and M. Dodds at Ikpikpuk River, D. Stepnisky, S. Robertson, D. Hobson, M. Bacon, D. Albright, R. Arbuckle, S. Stamler, M. Hervieux, and H. McKenzie at Caw Ridge, G. Holmes, A. Veldhoen, N. MacDonald, J. Robinson, J. Perz, C. Anderson, A. Johnson, R. Addley, and additional contributions from researchers based at the Churchill Northern Studies Centre at Churchill, S. Brown, S. Schulte, B. Winn, S. Neima, K. Reishke, M. Boothroyd, and S-L. Masson at Coats Island, J. Otis, M. C. Frenette, K. Peck, L. Gauvin, E. Brisson-Curadeau, M. Trottier-Paquet, M. Favreau, N. Uttak, M. Qrunuk, the whole community of Igloodik and all team members contributing to the ecosystem study at Igloodik Island. R. Porter, M.-C. Cadieux, E. Bolduc, and N. Casajus provided support with geolocator preparation, field logistics, data handling, and/or analysis and B. Hill did a linguistic review of the paper. The Centre Intégré de Santé et de Services Sociaux du Bas-Saint-Laurent supported the ground truthing of geolocators. We also thank the external reviewers for their constructive comments on the manuscript.

CHAPITRE 4

CONCLUSION

4.1 Contexte

Les variations dans l'abondance d'une espèce peuvent être expliquées par plusieurs facteurs. La perte ou la fragmentation d'habitat, la surexploitation, la co-extinction, l'introduction d'espèce exotique ou de pathogène, la prédation, la pollution et les changements climatiques peuvent par exemple contribuer à affecter négativement une espèce et entraîner des changements d'effectifs de population (Cardoso *et al.*, 2020 ; Dirzo *et al.*, 2014). Les changements environnementaux engendrent des variations des conditions environnementales inégales à l'échelle de la planète (IPCC, 2022). Le niveau de complexité des études portant sur la dynamique de population augmente donc en fonction de l'espace utilisé par une espèce, ce qui représente un défi lorsqu'on veut comprendre les facteurs influençant la dynamique de population des espèces migratrices (Northrup *et al.*, 2019 ; Wilcove et Wikelski, 2008 ; Woodworth *et al.*, 2017).

4.2 Originalité de l'étude

Le premier chapitre présente des données issues d'observations et d'une expérience réalisées en milieu naturel à l'échelle du paysage. Cette étude représente une rare démonstration expérimentale qui illustre les interactions indirectes entre des espèces de proies migratrices qui partagent des prédateurs communs durant une partie de leur cycle annuel. L'expérience de nids artificiels réalisée dans le cadre de cette étude a permis d'éliminer l'effet de facteurs confondants potentiels typiquement associés au suivi des nids naturels (comme les soins parentaux, l'âge ou la condition des parents). Cette approche est aussi originale puisqu'elle permet d'estimer de façon standardisée le risque de prédation sur les nids d'oiseaux dans différents contextes écologiques, incluant des secteurs où la densité de nids naturels n'est pas suffisante (faible taille d'échantillon) pour obtenir des estimations précises de taux de prédation.

Le deuxième chapitre présente la première quantification de la connectivité migratoire à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce; une information critique qui est peu connue chez la plupart des animaux migrateurs (Vickers *et al.*, 2021). En effet, la plupart des études qui s'intéressent à la

connectivité migratoire utilisent un nombre de sites de reproduction limité, souvent lié à des contraintes logistiques, étant donné la complexité de mener des campagnes de terrain en parallèle à plusieurs sites à la fois. Nous nous sommes appuyés sur l'existence d'un réseau international de sites d'étude qui a été mis en place afin d'étudier les paramètres démographiques des oiseaux de rivage à travers l'Arctique et avons fourni des équipements à déployer sur les pluviers à travers l'aire de répartition de l'espèce. Globalement, la réalisation de cette étude représentait un défi logistique considérable. De plus, notre étude est l'une des premières à évaluer la variation temporelle de la connectivité migratoire à l'aide du coefficient de corrélation de Mantel (r_M) à une résolution fine (Knight *et al.*, 2021 ; Korpach *et al.*, 2022). De telles descriptions de l'utilisation de l'espace tout au long de l'année, couplée à une quantification de la connectivité migratoire à travers le temps, fournissent des informations de grande qualité pour identifier les sites d'importance. De plus, cette approche permet d'identifier à quelle échelle (population, espèce) une perturbation affecte la dynamique des populations.

Dans le cadre du troisième chapitre, nous avons utilisé la date moyenne de la fonte de la neige obtenue à partir de l'imagerie satellitaire afin d'associer la disponibilité de l'habitat de nidification des individus avec la phénologie de leur migration (données provenant de O'Leary *et al.*, 2017). Les données acquises par la télédétection sont de plus en plus utilisées dans les études sur la phénologie des organismes vivants et permettent d'obtenir des informations standardisées à relativement fine résolution spatio-temporelles sur différents paramètres environnementaux (Park *et al.*, 2021). La latitude du lieu de reproduction est généralement considérée comme un indicateur fiable de la disponibilité temporelle de l'habitat de reproduction et a été utilisée dans des études sur la phénologie de la migration des oiseaux (Briedis *et al.*, 2016 ; Conklin *et al.*, 2010 ; Tonra *et al.*, 2019). Cependant, les différences dans la phénologie de la migration sont souvent liées à la distance de migration (Åkesson *et al.*, 2017 ; Fraser *et al.*, 2013 ; Ketterson *et al.*, 2015 ; Rakhimberdiev *et al.*, 2018) ce qui complexifie l'interprétation des résultats. Notre jeu de données offrait une rare opportunité de recherche. En effet, les pluviers suivis étaient retrouvés en sympatrie pendant une partie de la période non reproductrice, mais utilisaient des sites de reproduction répartis à la fois le long d'un gradient latitudinal et longitudinal. Ceci nous a permis de séparer les effets relatifs de la distance de migration et de la phénologie de la disponibilité des sites de reproduction sur la

phénologie de la migration des individus. À notre connaissance, notre étude est la première à départager l'effet de ces variables confondantes typiquement reliées à la latitude.

4.3 Résultats principaux

Les résultats présentés dans le premier chapitre démontrent que pendant la saison de reproduction, les colonies d'oies réduisent l'espace offrant de plus faibles risques de prédation dans la toundra arctique. La prédation joue un rôle très important dans le réseau trophique arctique (Bêty *et al.*, 2002 ; McKinnon *et al.*, 2013 ; Morrissette *et al.*, 2010 ; Nolet *et al.*, 2013) et l'évitement de la prédation a été identifié comme un facteur explicatif potentiel de la répartition de certaines espèces d'oiseaux de rivage nichant dans l'Arctique (Gilg et Yoccoz, 2010 ; Léandri-Breton et Bêty, 2020 ; McKinnon *et al.*, 2010a). Les travaux du premier chapitre fournissent les premières évidences expérimentales que les prédateurs partagés entre les limicoles et d'autres espèces de proies peuvent influencer leur occurrence dans le paysage arctique (voir aussi Duchesne *et al.*, 2021). Ainsi, nos résultats indiquent que le paysage du risque de prédation dans l'Arctique peut être lié par des événements qui surviennent dans des écosystèmes situés à des milliers de kilomètres (accès à des ressources alimentaires qui favorisent la survie hivernale des oies et la croissance de leurs populations aux aires de nidification). Cela reflète une autre dimension complexe de l'effet des changements globaux sur la biodiversité.

Le chapitre 2 présente les résultats des suivis d'individus marqués sur les sites de reproduction répartis dans l'aire de reproduction d'une espèce et fournit des informations détaillées sur l'emplacement des sites d'arrêt migratoire et sur les routes migratoires utilisées par les Pluviers bronzés. En considérant à la fois le temps et l'espace, nous avons démontré que les individus issus de populations reproductrices éloignées sont bien mélangés pendant la majeure partie de la période non reproductrice, ce qui correspond à une faible connectivité migratoire. Durant la première partie de la période de non-reproduction, nous avons pu mettre en évidence une diminution temporelle apparente de la proportion de jours pendant lesquels les individus nichant à proximité les uns des autres étaient plus proches les uns des autres. Bien que les individus étaient bien mélangés après la migration automnale, nous avons également démontré qu'une structure spatiale non aléatoire peut réapparaître à la fin de la période de non-reproduction. Chez le Pluvier bronzé, cela peut représenter un léger regroupement d'individus nichant près les uns des autres et migrant à un rythme légèrement

différent au cours de la dernière étape de la migration printanière. Étant donné que les populations reproductrices distantes de Pluviers bronzés ont été regroupées pendant la majeure partie de la période de non-reproduction, cela suggère que les facteurs de stress survenant au cours de cette période pourraient avoir un impact égal sur toutes les populations. Aussi, comme tous les individus peuvent occuper un même espace restreint durant la même période, l'espèce peut être plus à risque face à des changements environnementaux rapides et intenses survenant au site d'hivernage ou dans les haltes migratoires qui sont partagés par la majorité des individus d'une espèce (Briedis et Bauer, 2018). Ces informations sont absolument critiques pour prioriser des décisions de conservation, tel que la protection de certaines haltes migratoires utilisées par toutes les populations reproductrices et la réduction du dérangement à des moments où la majorité des individus de l'espèce sont regroupés (Rosenberg *et al.*, 2019 ; Somveille *et al.*, 2021 ; Webster *et al.*, 2005).

Finalement, l'étude présentée au chapitre 3 utilise des données de suivi d'individus se reproduisant dans une grande aire de répartition. Les résultats montrent que la phénologie de la migration des oiseaux migrateurs longue distance utilisant des sites d'arrêt migratoire en sympatrie est déterminée par le moment de la disponibilité des sites de reproduction. En effet, nous avons constaté que la date de départ de la dernière halte partagée située dans le Midwest des États-Unis était positivement associée à la disponibilité temporelle des sites de reproduction (date moyenne de fonte de la neige au site de nidification individuel). Toutefois, le départ de la zone d'hivernage ne l'était pas. Ceci indique que seule la phénologie de la dernière étape de la migration printanière est ajustée pour les individus qui utilisent des sites de reproduction disponibles à des moments différents. Ce résultat diffère d'études précédentes qui ont rapporté un changement dans la date de départ des zones d'hivernage ou des différences dans la durée des escales en fonction de la latitude (Moucherule : Briedis *et al.*, 2016 ; Barge : Conklin *et al.*, 2010). De telles différences entre les espèces pourraient entre autres s'expliquer par les contraintes rencontrées lors de la migration printanière. Les oiseaux traversant des obstacles majeurs avec des possibilités limitées de s'alimenter en cours de route peuvent être plus contraints pendant la migration. Toute la phénologie de la migration printanière devrait alors être ajustée pour que l'arrivée au site de reproduction corresponde avec la date de disponibilité des sites ou avec la disponibilité des ressources (Conklin *et al.*, 2010). Les espèces utilisant des environnements aux ressources moins limitées pendant la migration, comme les Pluviers bronzés qui migrent principalement par voie terrestre, peuvent avoir la capacité de faire

preuve de plus de flexibilité dans le calendrier de leur migration, du moins pour une bonne partie du trajet migratoire (Cornelius *et al.*, 2013).

Les travaux issus de cette thèse ont identifié plusieurs facteurs ayant des effets potentiellement négatifs sur les pluviers bronzés. En effet, nos résultats démontrent que les oies surabondantes exacerbent les risques de prédatons sur les nids d'oiseaux de rivage de par le biais de prédateurs partagés. De plus, les pluviers nichant à des sites de reproduction isolés sont bien mélangés durant la majorité de l'année à des sites limités spatialement sujets à des changements locaux. Finalement, la dernière partie de la phénologie de la migration est ajustée avec la disponibilité du site de reproduction. Cette disponibilité est représentée par la date de fonte de la neige qui est sujette à changer avec les changements globaux. Bien que ces résultats semblent démontrer que les pluviers bronzés font face à certains risques, la grande taille de leur population, la grande aire de reproduction, leur utilisation d'habitats terrestres et leur diète généraliste font en sorte que l'espèce est probablement moins vulnérable que certaines autres espèces (Clay *et al.*, 2009 ; Faria *et al.*, 2018 ; Johnson *et al.*, 2020a).

4.4 Limites de la recherche

La diminution du risque de prédation à mesure qu'on s'éloigne de la colonie d'oies démontrée dans notre étude (chapitre 1) est cohérente avec les observations de McKinnon *et al.* (2013) qui montrait une relation positive entre la densité des nids d'oies et le risque de prédation au sein de la colonie d'oies. Une quantification de la variation spatiale du taux de prédation sur les vrais nids d'oiseaux de rivage aurait possiblement renforcé nos principales conclusions. Cependant, les contraintes logistiques sur le terrain, combinées à la faible densité d'oiseaux de rivage nicheurs, nous ont empêchés de surveiller un nombre adéquat de vrais nids à l'intérieur et à l'extérieur de la colonie d'oies. D'autre part, nos expériences de nids artificiels ne se déroulaient que sur une période limitée de 48h alors que les nids réels sont exposés à la prédation sur de plus grandes périodes chez la majorité des oiseaux qui nichent au sol en Arctique. En effet, typiquement, le temps d'incubation chez les espèces nidifuges est de 20 à 26 jours. Il aurait été souhaitable de faire des expériences donnant un temps d'exposition à la prédation plus long. Le temps d'exposition choisi était basé sur des travaux antérieurs (McKinnon *et al.*, 2013) et représentait un compromis permettant de

quantifier rapidement le risque de prédation afin de couvrir en peu de temps un gradient spatial autour de la colonie d'oies.

Les équipements que nous avons utilisés pour obtenir les données de migration des pluviers pour les chapitres 2 et 3 ont une résolution relativement faible (~200km, Lisovski *et al.*, 2020). Considérant l'ampleur du mouvement migratoire des Pluviers bronzés allant d'environ 23 000 km à 30 000 km par année, l'erreur de l'équipement est relativement négligeable, mais pourrait être un enjeu dans les études visant des espèces effectuant des migrations de moindre ampleur. Ces équipements dépendent de la longueur du jour et de la nuit pour estimer les localisations ce qui fait en sorte que les données spatiales sont de faible qualité dans les périodes centrées sur les équinoxes. Bien que l'espèce cible de notre étude migre durant les équinoxes à l'automne et au printemps, il nous a été possible de reconstituer des tracés migratoires relativement complets. Il est toutefois possible que des arrêts migratoires n'aient pas été détectés. L'emploi d'autres technologies de suivi, plus précises et offrant des positions durant les équinoxes, serait à prioriser pour mettre en lumière l'utilisation de l'espace et des habitats à fine résolution spatiale durant la migration et la période d'hivernage. Ce type d'information risque d'être primordial pour préciser les limites des zones à forte valeur écologique.

4.5 Perspectives de recherche

Nos travaux ont révélé un effet négatif d'une colonie d'oies sur des limicoles. Cependant, l'impact global de l'augmentation des colonies d'oies sur la dynamique des populations d'oiseaux de rivage reste à quantifier. Cet effet des colonies d'oies pourrait être important étant donné que les trois populations d'oies des neiges sont désignées comme surabondantes au Canada et que leur population reproductrice dans l'Arctique canadien dépasse actuellement 15 millions d'oiseaux (Alisauskas *et al.*, 2011). Parallèlement, plusieurs espèces d'oiseaux de rivage arctiques ont subi d'importants déclin de population au cours des dernières décennies (Deinet *et al.*, 2015 ; Morrison *et al.*, 2006 ; Smith *et al.*, 2020). Ainsi, il semble critique d'évaluer le rôle spécifique des oies surabondantes sur la biodiversité dans l'Arctique, en considérant à la fois des effets indirects via la prédation et l'effet du broutement sur l'habitat de nidification des autres espèces (Flemming *et al.*, 2019 ; Smith *et al.*, 2020). Bien que la présente étude se soit concentrée sur la présence d'espèces d'oiseaux de rivage, les modèles observés de risque de prédation pourraient être généralisés à

d'autres espèces d'oiseaux vulnérables nichant dans la toundra. D'autres recherches sur la répartition et l'abondance des espèces d'oiseaux et de mammifères de la toundra à l'intérieur et autour de la colonie ont suivi les travaux du premier chapitre et permettent d'évaluer les impacts des oies sur la biodiversité locale (Duchesne *et al.*, 2021). Bien que certains travaux à large échelle sur l'impact des colonies d'oies ont suivi la publication du premier chapitre de cette thèse (Flemming *et al.*, 2019), des protocoles standardisés pour mesurer le risque de prédation (i.e. des expériences de nids artificiels) pourraient être appliqués sur différents sites de terrain dans l'Arctique, à l'intérieur et autour des colonies d'oies pour mieux mesurer le risque de prédation en fonction des différents contextes régionaux. Cela permettrait de raffiner notre compréhension de l'impact des oies à grande échelle spatiale sur la biodiversité.

Les pluviers, lors de leur migration automnale, utilisent presque tous une route transatlantique. Dans le cadre de la thèse, certains sites migratoires et d'hivernage utilisés par des pluviers bronzés n'étaient pas ou peu connus, comme la Péninsule de Foxe située dans l'est de l'Arctique canadien. Ce site pourrait représenter une escale critique, car il est utilisé juste avant de prendre une route transatlantique pour atteindre l'Amérique du Sud. Il serait pertinent d'entreprendre des travaux à cette halte migratoire afin de documenter l'utilisation de l'espace et des habitats à une échelle plus fine, ainsi que le comportement d'alimentation des pluviers, leur condition physiologique et l'abondance de ressources alimentaires.

Il est anticipé que les systèmes atmosphériques vont probablement s'intensifier avec les changements climatiques (Cherchi *et al.*, 2018 ; He *et al.*, 2017). Conséquemment, il serait pertinent d'évaluer comment ces conditions atmosphériques peuvent faciliter ou nuire à la migration et la mortalité des Pluviers bronzés. En effet, la migration se déroule souvent durant la saison des ouragans et des tempêtes tropicales, ce qui permettrait de relier le comportement migratoire et la survie des individus avec les systèmes atmosphériques rencontrés (Guéry *et al.*, 2019). Ces relations pourraient être particulièrement critiques lors des périodes où les individus utilisent des routes transatlantique ou transpacifique.

Nos résultats suggèrent que le Midwest des États-Unis est une escale cruciale pour les pluviers durant la migration printanière. Les groupes de pluviers utilisent des champs agricoles dans le

Midwest des États-Unis où les proies sont abondantes et accessibles en raison des pratiques agricoles actuelles (Stodola *et al.*, 2014). Les changements de pratiques (par exemple, une augmentation du drainage) pendant une période critique du cycle annuel des pluviers pourraient donc induire des effets négatifs sur toutes les populations de l'espèce (Stodola *et al.*, 2014). La thèse met ainsi en lumière la vulnérabilité à des perturbations locales chez une espèce ayant une vaste répartition géographique durant la saison estivale.

Une forte philopatrie natale a été observée chez certaines espèces d'oiseaux (Wheelwright et Mauck, 1998), mais les informations disponibles à ce jour sur les Pluviers bronzés indiquent de faibles taux de philopatrie natale (Saalfeld et Lanctot, 2015). La dispersion des juvéniles pluviers reste à ce jour peu documentée (Johnson *et al.*, 2020a). Dans des conditions de réchauffement climatique rapide, le taux d'ajustement de la phénologie de la migration pourrait ne pas être assez rapide pour suivre les changements environnementaux sur les aires de reproduction. Ainsi, les individus qui se dispersent vers de nouveaux sites de reproduction pourraient avoir une valeur adaptative plus élevée s'ils arrivent à trouver des conditions plus propices à leur survie et reproduction (Visser, 2008). Il semble donc important de mieux documenter les patrons de dispersion des juvéniles par rapport à leur lieu de naissance afin de mieux comprendre leur potentiel d'adaptation au réchauffement.

Si la variation de la phénologie de la migration que nous avons observée chez les pluviers est en partie causée par des différences génétiques, nous devrions nous attendre à une hétérogénéité intraspécifique substantielle dans la force de la pression de sélection sur le moment de la migration. En effet, notre étude a identifié un événement phénologique critique qui devrait faire l'objet d'une forte sélection (c'est-à-dire la date du dernier segment de migration vers le Nord) pour le Pluvier bronzé. L'augmentation rapide de la température devrait accélérer la fonte des neiges de façon plus importante en Alaska et dans l'ouest de l'Arctique canadien (Bush et Lemmen, 2019 ; GISTEMP Team, 2021 ; Lenssen *et al.*, 2019). On s'attend conséquemment à une pression de sélection plus forte pour un départ plus tôt chez les populations reproductrices situées en Alaska et dans l'ouest de l'Arctique canadien par rapport aux populations se reproduisant dans le nord-est du Canada.

Les processus à l'origine des mouvements migratoires pourraient être issus de mécanismes de contrôle endogènes qui permettent une programmation optimale des étapes du cycle annuel des individus (Robinson *et al.*, 2010). Il serait important de définir de quelle manière la phénologie de la migration se développe chez les individus, et essayer de distinguer l'effet de l'environnement et l'effet de différences génétiques (van Noordwijk *et al.*, 2006). Bien que la date de départ des dernières aires de repos partagées puisse être en partie héritée chez les pluviers, nous ne pouvons pas exclure la possibilité que les individus ajustent leur calendrier de migration en fonction de l'expérience acquise lors des migrations précédentes (Åkesson et Helm, 2020 ; Mueller *et al.*, 2013). Notre étude ne permet pas de démêler le rôle potentiel de tels mécanismes. Cependant l'idée que les individus puissent apprendre d'expérience précédente pour mieux synchroniser l'initiation des couvées avec la phénologie de la fonte des neiges sur les aires de reproduction est peu supportée par la littérature chez des oiseaux de rivage jusqu'à ce jour (Saalfeld et Lanctot, 2017).

Les travaux issus de cette thèse contribuent à fournir un peu plus d'informations sur la vulnérabilité des oiseaux de rivage aux changements environnementaux qui se produisent actuellement dans l'Arctique et ailleurs sur la planète, et à leur capacité de s'adapter à ces changements. Il est important de continuer de faire des suivis écosystémiques au site de reproduction et de non-reproduction des migrateurs pour améliorer notre capacité à modéliser les cascades spatiales et leurs effets sur la biodiversité (Moisan *et al.*, 2023).

ANNEXE A
INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 1

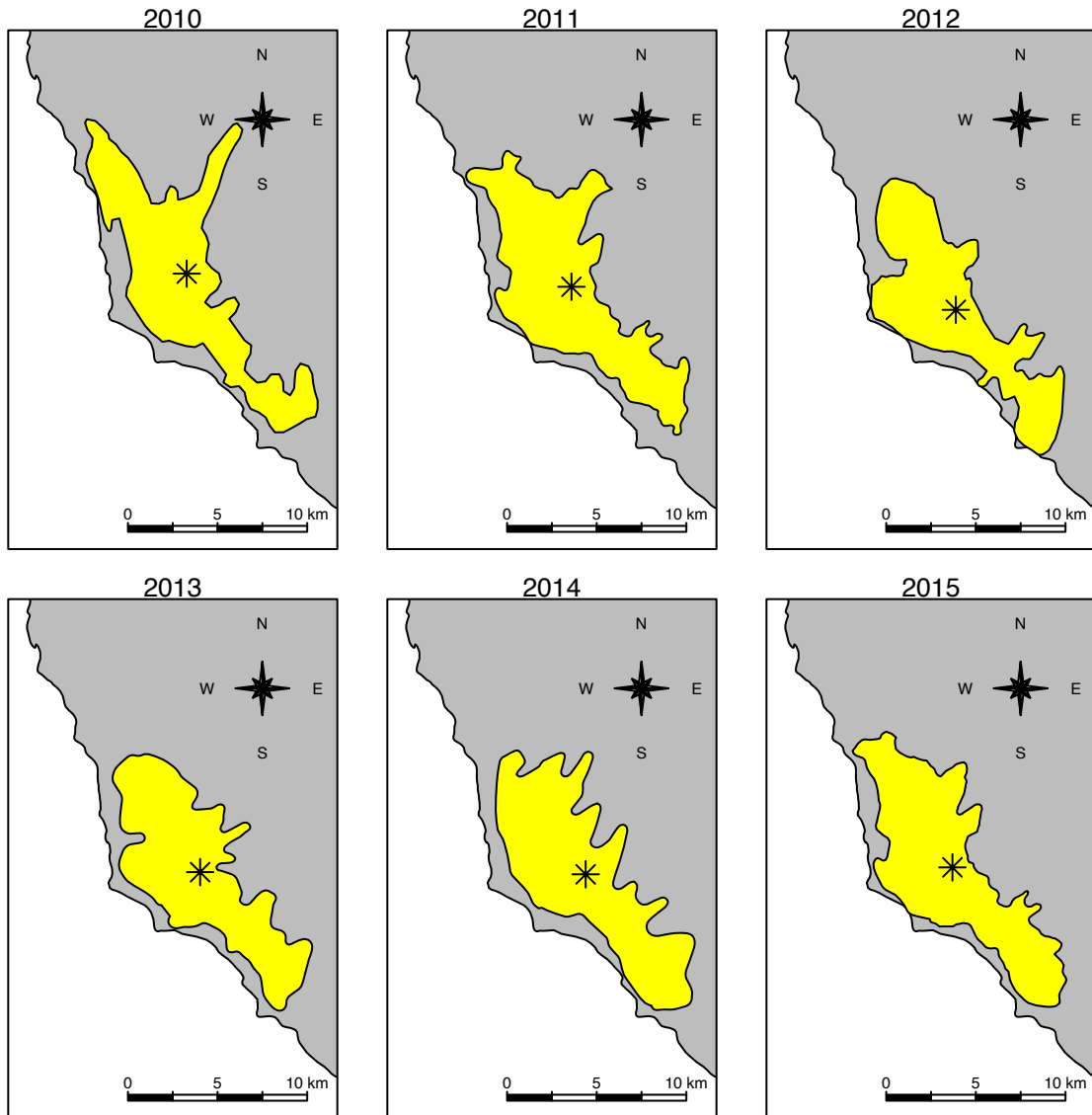


Figure A.0.1 Boundaries of the snow goose colony from 2010 to 2015. The centroid is indicated by the asterisk.

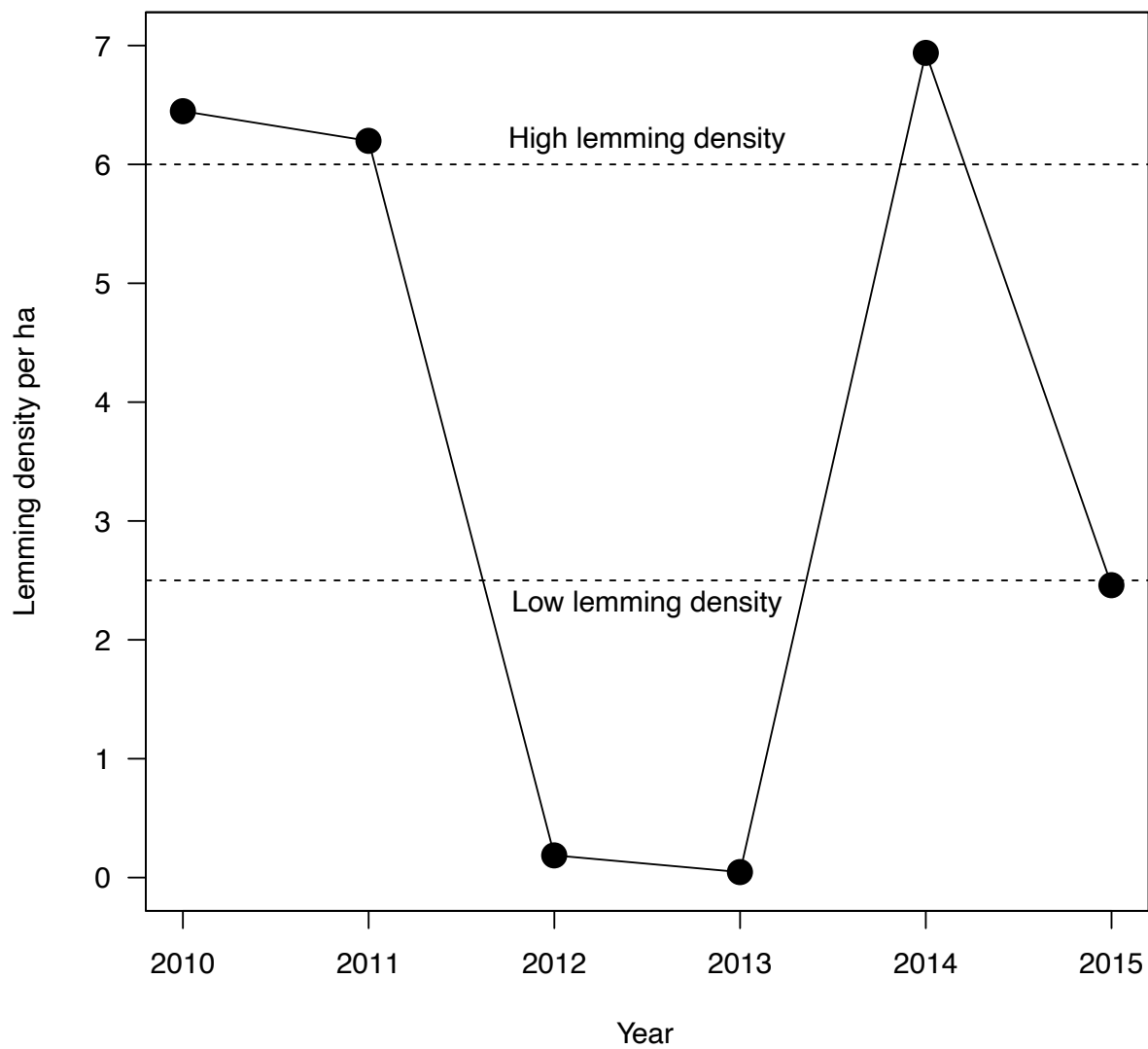


Figure A.0.2 Sum of collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and brown lemmings (*Lemmus sibiricus*) densities per year obtained by mark–recapture and averaged across trapping grid habitat (humid and mesic). Threshold used to categorise the densities are indicated by dotted lines (High lemming abundance > 6 lemming per hectare, Low lemming abundance < 2.5 lemming per hectare).

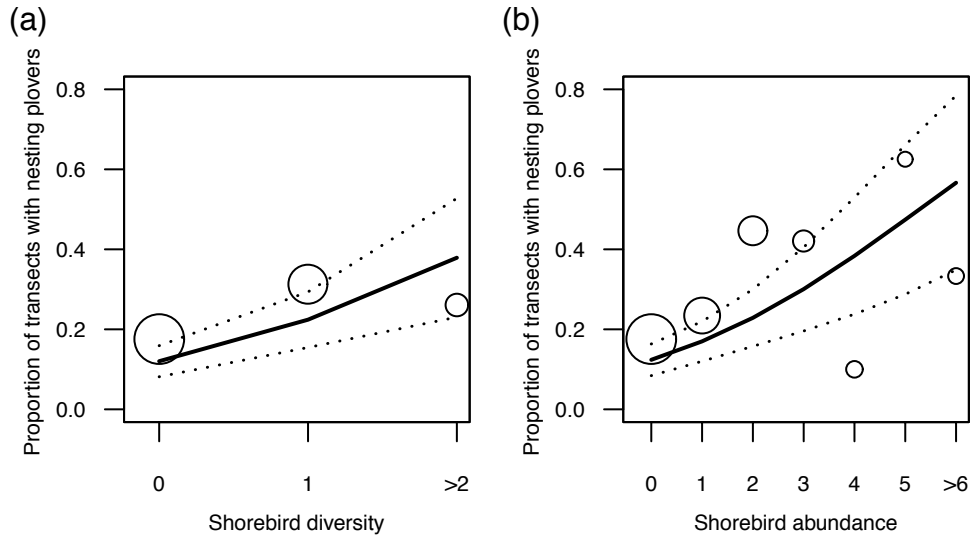


Figure A.0.3 Relationships between the proportion of transect with nesting American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*) on transects with other shorebird species (a) diversity and (b) abundance (excluding American Golden-Plovers). Other shorebird species are mostly represented by the Baird's sandpiper (*Calidris bairdii*), the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*), the black-bellied plover (*Pluvialis squatarola*) and the red phalarope (*Phalaropus fulicarius*) (91% of observation) with few sightings of pectoral sandpipers (*Calidris melanotos*), red knots (*Calidris canutus*), common-ringed plovers (*Charadrius hiaticula*), buff-breasted sandpipers (*Tryngites subruficollis*), and ruddy turnstones (*Arenaria interpres*). The lines represent the fit of the model and dotted lines are 95% CI.

ANNEXE B
INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 2

Table B.1 Number of geolocators deployed on American Golden-Plovers (*Pluvialis dominica*) and retrieved at different field sites between 2009 and 2016.

Field site, Country	Location (Latitude, longitude)	Geolocators retrieved / Geolocators deployed								Total retrieved / Total deployed
		2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
Nome, USA	64.505°N, 165.413°W	-/8	1/9	1/-	-/13	1/15	-/-	-/-	-/-	3/45
Utqiagvik, USA	71.287°N, 156.744°W	-/-	-/15	3/-	-/9	1/-	-/-	-/-	-/-	4/24
Ikpikpuk River, USA	70.555°N, 154.728°W	-/-	-/-	-/-	-/-	-/5	1/-	-/-	-/-	1/5
Caw Ridge, Canada	54.035°N, 119.382°W	-/-	-/-	-/-	-/3	1/-	-/-	-/-	-/-	1/3
Churchill, Canada	58.660°N, 93.820°W	-/-	-/-	-/-	-/5	2/9	2/9	1/-	-/-	5/23
Coats island, Canada	62.896°N, 82.460°W	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/8	-/-	1/-	1/8
Igloolik, Canada	69.376°N, 81.803°W	-/-	-/-	-/-	-/-	-/15	3/15	3/-	-/-	6/30
Bylot island, Canada	73.365°N, 79.015°W	-/-	-/-	-/24	3/22	5/25	6/42	7/11	3/-	24/124
TOTAL		-/8	1/24	4/24	3/52	10/69	12/74	11/11	4/-	45/262

Table B.2 Number of individuals that stopped at 18 nonbreeding sites used by American Golden-Plovers (n= 33) originating from 8 breeding populations spread across the species' breeding range (see Figure 2). Only information from individuals with near-complete annual migratory path are included. Green cells have at least one individual from a breeding area stopping at a given stopover site.

Nonbreeding Stopover site	United States of America			Canada				
	Alaska			Alberta	Manitoba	Nunavut		
	Nome	Utqiagvik	Ikpikpuk river	Caw ridge	Churchill	Coats island	Igloolik	Bylot island
1-Southern British Columbia, Canada	0	0	0	1	0	0	0	0
2-Kivalliq, Nunavut, Canada	2	1	0	0	0	0	0	0
3-North Hudson Bay, Nunavut, Canada	0	0	0	0	0	1	0	2
4-Foxe peninsula, Nunavut, Canada	0	0	1	0	0	0	6	11
5-Hudson Plains, Ontario, Canada	0	0	0	0	4	1	0	0
6-West-Midwest, USA	0	0	0	1	0	0	0	0
7-South-Central USA	0	0	1	0	0	0	0	0
8-Northeast USA	0	0	0	0	0	0	0	1
9-Northern South-America	0	0	0	0	1	0	2	0
10-Central Brazil	1	1	1	1	1	0	1	8
11-La Plata River basin	2	1	1	1	4	1	6	17
12-Upper Amazon basin	0	1	0	1	2	1	5	8
13-Northern South-America	0	0	0	0	0	0	0	1
14-South Mexico	0	0	1	0	0	0	0	1
15-Lower Mississippi Basin, USA	1	1	1	1	4	1	6	16
16-Southeastern USA	0	0	0	0	0	0	0	1
17-West-Midwest, USA	2	1	1	1	2	1	6	12
18-East-Midwest, USA	0	0	0	0	0	0	0	1
Maximum number of individuals per breeding populations	2	1	1	1	4	1	6	17

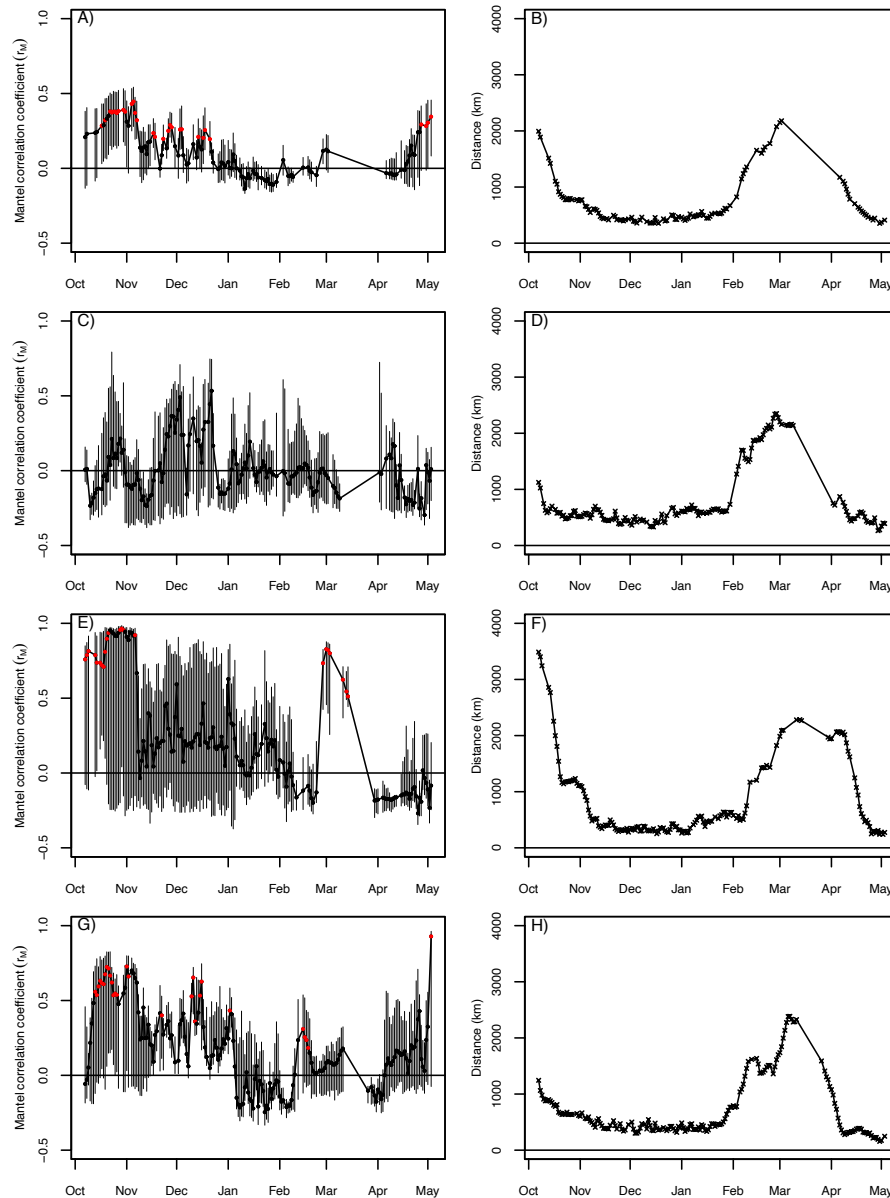


Figure B.1 Inter-annual variation in spatial structure of migrating and wintering American Golden-Plovers through time.. Left column: Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with positive r_M are in red (9999 permutations, one-tailed test, $p < 0.05$). Right column: non-breeding range spread (variation in average distances between individuals through time). A and B: for all years combined ($n=33$ individuals, positive r_M observed for a total of 26 out of 119 days (22%), C and D: for the 2012-2013 non-breeding season ($n=9$ individuals, positive r_M observed for a total of 0 out of 162 days (0%), E and F: for the 2013-2014 non-breeding season ($n=9$ individuals, positive r_M observed for a total of 22 out of 163 days (13%), G and H: for the 2014-2015 non-breeding season ($n=10$ individuals, positive r_M , observed for a total of 28 out of 179 days (16%).

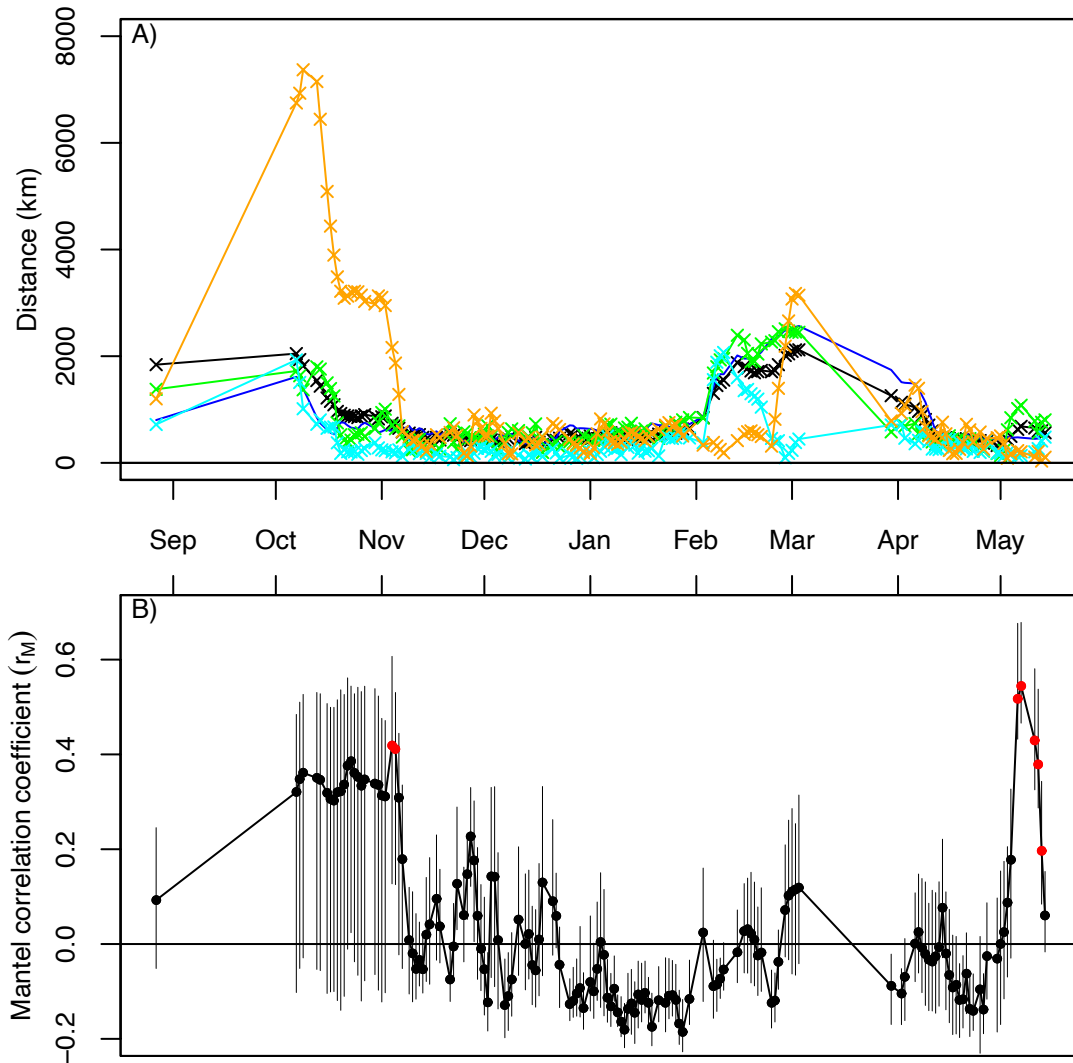


Figure B.2 Spatial structure of migrating and wintering American Golden-Plovers through time using a group of 20 individuals that were regularly located at the same dates over most of the non-breeding period. A) Temporal variation in the Mantel coefficient ($r_M \pm$ Confidence Interval 95%). Dates with significant ($p < 0.05$) r_M are in red (9999 permutations), B) Illustration of the non-breeding range spread (variation in average distances between individuals through time) (black: all populations combined) and population spread for specific breeding populations (dark blue: Bylot Island, light blue: Igloolik, green: Churchill. Orange: Alaskan populations).

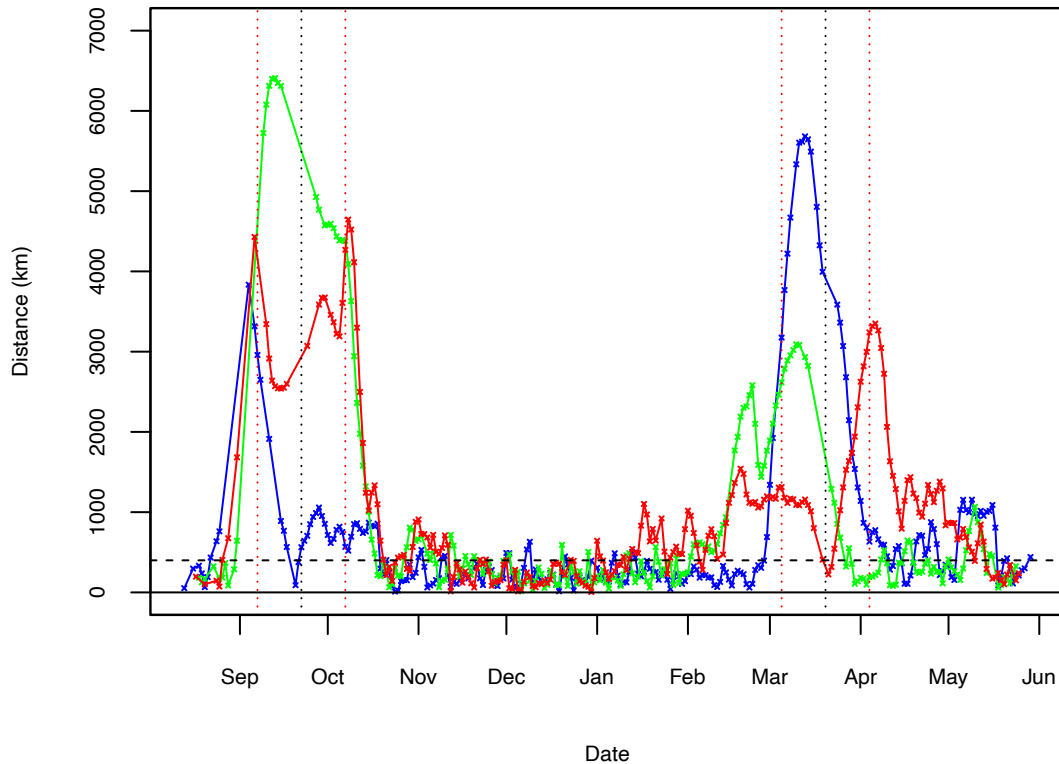


Figure B.3 Consistency in space and time (i.e., how repeatable migration is within one individual) illustrated using great circle distances between locations of individual American Golden-Plovers ($n=3$) obtained during two different annual cycles. Loggers compared are, as named in Figure 2.3: Bylot Island 2A and 2B (257 days, blue line), Bylot Island 3A and 3B (241 days, green line) and Bylot Island 4A and 4C (246 days, red line). Considering a geolocator error of ~ 200 km for each location (Lisovski *et al.*, 2020), respectively $\sim 60\%$ 55% and 32% of the daily locations were below a threshold of 400 km (horizontal dashed line). Individuals were especially consistent in space and time from Mid-November to Mid-January, and greater distances were observed during the fall and early spring migration. Less reliable periods are indicated with vertical dashed lines (red: 15 days before and after the equinoxes-black).

ANNEXE C

INFORMATION SUPPLÉMENTAIRE DU CHAPITRE 3

Methods

We built linear mixed models using the R package lme4 (Bates *et al.*, 2015), in association with the R package blme (Chung *et al.*, 2013) when singularity was detected, to investigate the relationships between timing of spring migration and breeding site availability (explanatory variable: average snow-free date from 2001 to 2015 at nesting location). Our response variable representing timing of spring migration was the departure date from the last shared stopover area. Year was included as a random factor.

Although sample size was too low to fully investigate annual variation in the relationships, we reran the analysis using only the three years with more than five data points (2013, 2014, 2015). We also built a model with YEAR as random slope to examine if the fit was better. We compared models based on their AIC.

Results

The departure date from the last shared stopover area was positively related to the average snow-free date at the nesting location (β : 0.25, CI: [0.11, 0.40], $n = 23$; $R^2_m=0.31$, $R^2_c=0.57$, Figure 3). The relationship remained strong after removing the same individual again identified as an outlier (β : 0.22, CI: [0.11, 0.34], $n = 22$, $R^2_m=0.37$, $R^2_c=0.59$, Figure 4).

By keeping only years with more than 5 individuals (2013, 2014, 2015), we found a similar positive relationships (β : 0.20, CI: [0.11, 0.36], $n = 19$, $R^2_m=0.21$, $R^2_c=0.70$, AIC: 48.27, Figure 4). The model with YEAR as a random slope showed similar positive slopes. However, this was not the best model (AIC of 52.27; Δ AIC: 4.00). Overall, it suggests that slopes and intercepts were similar across years.

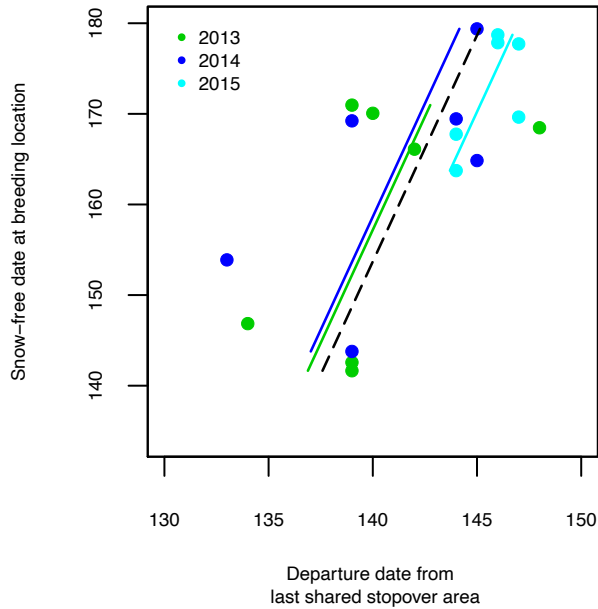


Figure C.0.1 Relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date at individual nesting location between 2001 and 2015) and individual departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern USA in tundra nesting American Golden-Plover. Black dashed line represents the fit of the mixed effect model for all individuals (n=19). Relationship obtained for each year separately (random intercept) are also illustrated (2013: n=7; in green, 2014: n=6; in dark blue, 2015: n=6; in light blue). To help visualize geographical relationships, axes have been transposed. A slight neutral offset was added to overlapping points to facilitate interpretation. Day 1 = January 1st.

Table C.0.1 Intercept (\pm SE) of the relationships between timing of breeding site availability (mean snow-free date at individual nesting location between 2001 and 2015) and individual departure date from the last shared stopover site in the nearctic temperate grasslands of the Midwestern USA in tundra nesting American Golden-plover for years with more than 5 individuals represented. Intercept coefficient (β_0) extracted from the mixed effect model illustrated in Figure C1.

Year	$\beta_0 \pm$ SE
2013	104.6 \pm 1.08
2014	104.8 \pm 1.16
2015	104.4 \pm 1.16

RÉFÉRENCES

- Abraham, K. F., Jefferies, R. L. et Alisauskas, R. T. (2005). The dynamics of landscape change and snow geese in mid-continent North America. *Global Change Biology*, 11(6), 841-855. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00943.x>
- Aharon-Rotman, Y., McEvoy, J. F., Kiat, Y., Raz, T. et Perlman, G. Y. (2022). Time to move on: the role of greenness in Africa and temperatures at a Mediterranean stopover site in migration decision of long-distance migratory passerines. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 834074. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.834074>
- Ahola, M., Laaksonen, T., Sippola, K., Eeva, T., Rainio, K. et Lehikoinen, E. (2004). Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*, 10(9), 1610-1617.
- Åkesson, S. et Helm, B. (2020). Endogenous Programs and Flexibility in Bird Migration. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 1-20. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00078>
- Åkesson, S., Ilieva, M., Karagicheva, J., Rakhimberdiev, E., Tomotani, B. et Helm, B. (2017). Timing avian long-distance migration: from internal clock mechanisms to global flights. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1734), 1-16. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0252>
- Alerstam, T. et Lindström, Å. (1990). Optimal Bird Migration: The Relative Importance of Time, Energy, and Safety. Dans P. D. E. Gwinner (dir.), *Bird Migration* (p. 331-351). Springer Berlin Heidelberg. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-74542-3_22
- Alisauskas, R. T., Rockwell, R. F., Dufour, K. W., Cooch, E. G., Zimmerman, G., Drake, K. L., Leafloor, J. O., Moser, T. J. et Reed, E. T. (2011). Harvest, survival, and abundance of midcontinent lesser snow geese relative to population reduction efforts. *Wildlife Monographs*, 179(1), 1-42.
- Allombert, S., Stockton, S. et Martin, J.-L. (2005). A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology*, 19(6), 1917-1929.
- Ambrosini, R., Møller, A. P. et Saino, N. (2009). A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257(2), 203-211. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.11.019>
- Andres, B. A., Smith, P. A., Morrison, R. G., Gratto-Trevor, C. L., Brown, S. C. et Friis, C. A. (2012). Population estimates of North American shorebirds, 2012. *Wader Study Group Bull*, 119(3), 178-194.
- Angelstam, P., Lindström, E. et Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia*, 62(2), 199-208.

- Antas, P. T. Z. (1983). Migration of Nearctic shorebirds (Charadriidae and Scolopacidae) in Brazil-flyways and their different seasonal use. *Wader Study Group Bulletin*, 39, 52-56.
- Badeck, F., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. et Sitch, S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2), 295-309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L. et Maguire, K. C. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51-57.
- Bartoń, K. (2015). R-Packages MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Batt, B. D. J., editor. (1998). The Greater Snow Goose: report of the Arctic Goose Habitat Working Group. Arctic Goose Joint Venture Special Publication. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario.
- Battley, P. F., Warnock, N., Tibbitts, T. L., Gill Jr, R. E., Piersma, T., Hassell, C. J., Douglas, D. C., Mulcahy, D. M., Gartell, B. D. et Schuckard, R. (2012). Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-048X.2011.05473.x/full>
- Bauer, S. et Hoyer, B. J. (2014). Migratory Animals Couple Biodiversity and Ecosystem Functioning Worldwide. *Science*, 344(6179), 1242552. <https://doi.org/10.1126/science.1242552>
- Bauer, S., Lisovski, S. et Hahn, S. (2015). Timing is crucial for consequences of migratory connectivity. *Oikos*, 125: 605–612. <https://doi.org/10.1111/oik.02706>
- Beardsell, A., Berteaux, D., Dulude-De-Broin, F., Gauthier, G., Clermont, J., Gravel, D. et Bêty, J. (2022a, 3 octobre). Predator-mediated interactions through changes in predator home range size can lead to local prey exclusion [submitted]. <https://doi.org/10.1101/2022.09.30.510100>
- Beardsell, A., Gauthier, G., Therrien, J.-F. et Bêty, J. (2016). Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the Rough-legged Hawk. *The Auk*, 133(4), 718-732.
- Beardsell, A., Gravel, D., Clermont, J., Berteaux, D., Gauthier, G. et Bêty, J. (2022b). A mechanistic model of functional response provides new insights into indirect interactions among arctic tundra prey. *Ecology*, e3734.

- Becciu, P., Menz, M. H. M., Aurbach, A., Cabrera-Cruz, S. A., Wainwright, C. E., Scacco, M., Ciach, M., Pettersson, L. B., Maggini, I., Arroyo, G. M., Buler, J. J., Reynolds, D. R. et Sapir, N. (2019). Environmental effects on flying migrants revealed by radar. *Ecography*, 42(5), 942-955. <https://doi.org/10.1111/ecog.03995>
- Begon, M., Townsend, C. R. et Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A. G. et Boutin, S. (2004). Keeping Pace with Fast Climate Change: Can Arctic Life Count on Evolution? *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 140-151. <https://doi.org/10.1093/icb/44.2.140>
- Bêty, J., Gauthier, G. et Giroux, J. F. (2003). Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *American Naturalist*, 162(1), 110-121.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F. et Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93(3), 388-400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E. et Giroux, J. F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 88-98.
- Bêty, J., Giroux, J.-F. et Gauthier, G. (2004). Individual variation in timing of migration: causes and reproductive consequences in greater snow geese (*Anser caerulescens atlanticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(1), 1-8.
- Bivand, R., Rundel, C., Pebesma, E. et Hufthammer, K. O. (2014). Rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-21. <https://cran.r-project.org/web/packages/rgeos/>
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H. et White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Booms, T. L., Cade, T. J. et Clum, N. J. (2020). Faucon gerfaut (*Falco rusticolus*), version 1.0. *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.gyrfal.01>
- Both, C., Van Turnhout, C. A. M., Bijlsma, R. G., Siepel, H., Van Strien, A. J. et Foppen, R. P. B. (2009). Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1685), 1259-1266. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1525>
- Boulet, M. et Norris, D. R. (2006). Introduction: The Past and Present of Migratory Connectivity. *Ornithological Monographs*, (61), 1-13.

- Bridge, E. S., Kelly, J. F., Contina, A., Gabrielson, R. M., MacCurdy, R. B. et Winkler, D. W. (2013). Advances in tracking small migratory birds: a technical review of light-level geolocation. *Journal of Field Ornithology*, 84(2), 121-137.
<https://doi.org/10.1111/jfo.12011>
- Briedis, M. et Bauer, S. (2018). Migratory connectivity in the context of differential migration. *Biology Letters*, 14(12), 20180679. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0679>
- Briedis, M., Hahn, S., Gustafsson, L., Henshaw, I., Träff, J., Král, M. et Adamík, P. (2016). Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *Journal of Avian Biology*, 47(6), 743-748.
<https://doi.org/10.1111/jav.01002>
- Brown, S., Gates, H. R., Liebezeit, J. R., Smith, Paul. A., Hill, B. L. et Lanctot, R. B. (2014). Arctic Shorebird Demographics Network Breeding Camp Protocol, Version 5. U.S. Fish and Wildlife Service and Manomet Center for Conservation Sciences, 123 p.
- Buehler, D. M. et Piersma, T. (2008). Travelling on a budget: predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 247-266.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2138>
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., Ens, B. J., Spiegel, C. S., Hassell, C. J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D. B., Payer, D. C., Loktionov, E. Y., Nol, E., ... Kempenaers, B. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, 540(7631), 109-113. <https://doi.org/10.1038/nature20563>
- Bush, E. et Lemmen, D. S. (2019). Canada's Changing Climate Report. Government of Canada.
<https://changingclimate.ca/CCCR2019/>
- Byrkjedal, I. (1989). Nest habitat and nesting success of Lesser Golden-Plovers. *The Wilson Bulletin*, 101(1), 93-96.
- Byrkjedal, I. et Thompson, D. B. A. (1998). Tundra plovers: the Eurasian, Pacific and American golden plovers and grey plover. T & AD Poyser Ltd.
- Calenge, C. (2006). The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling*, 197(3), 516-519.
- Calosi, P., De Wit, P., Thor, P. et Dupont, S. (2016). Will life find a way? Evolution of marine species under global change. *Evolutionary Applications*, 9(9), 1035-1042.
<https://doi.org/10.1111/eva.12418>
- Cardoso, P., Barton, P. S., Birkhofer, K., Chichorro, F., Deacon, C., Fartmann, T., Fukushima, C. S., Gaigher, R., Habel, J. C., Hallmann, C. A., Hill, M. J., Hochkirch, A., Kwak, M. L., Mammola, S., Ari Noriega, J., Orfinger, A. B., Pedraza, F., Pryke, J. S., Roque, F. O., ...

- Samways, M. J. (2020). Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biological Conservation*, 242, 108426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426>
- Castro, M., Araújo, A. et Monteiro, P. (2005). Fate of discards from deep water crustacean trawl fishery off the south coast of Portugal. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39(2), 437-446.
- Chaneton, E. J. et Bonsall, M. B. (2000). Enemy - mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos*, 88(2), 380-394. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880217.x>
- Cheng, Y., Fiedler, W., Wikelski, M. et Flack, A. (2019). "Closer - to - home" strategy benefits juvenile survival in a long - distance migratory bird. *Ecology and Evolution*, 9(16), 8945-8952. <https://doi.org/10.1002/ece3.5395>
- Cherchi, A., Ambrizzi, T., Behera, S., Freitas, A. C. V., Morioka, Y. et Zhou, T. (2018). The Response of Subtropical Highs to Climate Change. *Current Climate Change Reports*, 4(4), 371-382. <https://doi.org/10.1007/s40641-018-0114-1>
- Chung, Y., Rabe-Hesketh, S., Dorie, V., Gelman, A. et Liu, J. (2013). A Nondegenerate Penalized Likelihood Estimator for Variance Parameters in Multilevel Models. *Psychometrika*, 78(4), 685-709. <https://doi.org/10.1007/s11336-013-9328-2>
- Clausen, K. K., Madsen, J. et Tombre, I. M. (2015). Carry-Over or Compensation? The Impact of Winter Harshness and Post-Winter Body Condition on Spring-Fattening in a Migratory Goose Species. *PLOS ONE*, 10(7), 1-13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132312>
- Clay, R. P., Lesterhuis, A. J. et Johnson, O. (2009). Conservation Plan for the American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*). Version.
- Cohen, E. B., Hostetler, J. A., Hallworth, M. T., Rushing, C. S., Sillett, T. S. et Marra, P. P. (2018a). Quantifying the strength of migratory connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), 513-524. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12916>
- Cohen, E. B. et Satterfield, D. A. (2020). 'Chancing on a spectacle:' co - occurring animal migrations and interspecific interactions. *Ecography*, 43(11), 1657-1671. <https://doi.org/10.1111/ecog.04958>
- Cohen, J. M., Lajeunesse, M. J. et Rohr, J. R. (2018b). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8(3), 224-228.
- Conklin, J. R., Battley, P. F., Potter, M. A. et Fox, J. W. (2010). Breeding latitude drives individual schedules in a trans-hemispheric migrant bird. *Nature Communications*, 1(6), 1-6. <https://doi.org/10.1038/ncomms1072>
- Connell, J. H. (1990). Apparent versus 'real' competition in plants. *Perspectives on plant competition*, 9-26.

- Connors, P. G., McCaffery, B. J. et Maron, J. L. (1993). Speciation in golden-plovers, *Pluvialis dominica* and *P. fulva*: evidence from the breeding grounds. *The Auk*, 110(1), 9-20.
- Cornelius, J. M., Boswell, T., Jenni-Eiermann, S., Breuner, C. W. et Ramenofsky, M. (2013). Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and Comparative Endocrinology*, 190, 47-60. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.03.027>
- Cresswell, W. (2014). Migratory connectivity of Palaearctic–African migratory birds and their responses to environmental change: the serial residency hypothesis. *Ibis*, 156(3), 493-510. <https://doi.org/10.1111/ibi.12168>
- Cristol, D. A., Baker, M. B. et Carbone, C. (1999). Differential Migration Revisited. Dans V. Nolan, E. D. Ketterson et C. F. Thompson (dir.), *Current Ornithology* (p. 33-88). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4901-4_2
- Deinet, S., Zöckler, C., Jacoby, D., Tresize, E., Marconi, V., McRae, L., Svobods, M. et Barry, T. (2015). The Arctic Species Trend Index: Migratory Birds Index.
- Dickey, M.-H., Gauthier, G. et Cadieux, M.-C. (2008). Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, 14(9), 1973-1985. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01622.x>
- Dinesen, L., Chamorro, A., Fjeldså, J. et Auca, C. (2019). Long-term declines in waterbirds abundance at Lake Junín, Andean Peru. *Bird Conservation International*, 29(1), 83-99. <https://doi.org/10.1017/S0959270918000230>
- Dingle, H. et Drake, V. A. (2007). What Is Migration? *BioScience*, 57(2), 113-121. <https://doi.org/10.1641/B570206>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B. et Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dowdeswell, E. K., Dowdeswell, J. A. et Cawkwell, F. (2007). On The Glaciers of Bylot Island, Nunavut, Arctic Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(3), 402-411. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(05-123\)\[DOWDESWELL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(05-123)[DOWDESWELL]2.0.CO;2)
- Duchesne, É., Lamarre, J., Gauthier, G., Berteaux, D., Gravel, D. et Bêty, J. (2021). Variable strength of predator - mediated effects on species occurrence in an arctic terrestrial vertebrate community. *Ecography*, 44(8), 1236-1248. <https://doi.org/10.1111/ecog.05760>
- Duclos, I. (2002). Milieux mésiques et secs de l'île Bylot, Nunavut (Canada): caractérisation et utilisation par la Grande oie des neiges [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières].
- Dunn, E. H., Hussell, D. J. T., Kren, J. et Zoerb, A. C. (2022). Traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*), version 2.1. *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.norwhe.02.1>

- Duong, T. (2018). ks: Kernel Smoothing (version 1.11.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/ks/index.html>
- Duong, T., Wand, M., Chacon, J. et Gramacki, A. (2021, 7 février). ks: Kernel Smoothing (version 1.12.0). <https://CRAN.R-project.org/package=ks>
- Ely, C. R., McCaffery, B. J. et Gill, R. E. (2018). Shorebirds adjust spring arrival schedules with variable environmental conditions: Four decades of assessment on the Yukon–Kuskokwim Delta, Alaska. Dans W. D. Shuford, R. E. Gill et C. M. Handel (dir.), *Trends and Traditions: Avifaunal Change in Western North America* (p. 296-311). Western Field Ornithologists. <https://doi.org/10.21199/SWB3.16>
- Esler, D. (2000). Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology*, 14(2), 366-372.
- Eythorsson, D., Gardarsson, S. M., Ahmad, S. K., Hossain, F. et Nijssen, B. (2019). Arctic climate and snow cover trends – Comparing Global Circulation Models with remote sensing observations. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 80, 71-81. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2019.04.003>
- Falk, K. et Møller, S. (1997). Breeding ecology of the Fulmar *Fulmarus glacialis* and the Kittiwake *Rissa tridactyla* in high-arctic northeastern Greenland, 1993. *Ibis*, 139(2), 270-281. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1997.tb04625.x>
- Faria, F. A., Albertoni, E. F. et Bugoni, L. (2018). Trophic niches and feeding relationships of shorebirds in southern Brazil. *Aquatic Ecology*, 52(4), 281-296. <https://doi.org/10.1007/s10452-018-9663-6>
- Fattorini, N., Costanzo, A., Romano, A., Rubolini, D., Baillie, S., Bairlein, F., Spina, F. et Ambrosini, R. (2023). Eco-evolutionary drivers of avian migratory connectivity. *Ecology Letters*.
- Fauteux, D., Gauthier, G. et Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1412-1422.
- Finch, T., Butler, S., Franco, A. et Cresswell, W. (2017). Low migratory connectivity is common in long-distance migrant birds. *Journal of Animal Ecology*, 662-673. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12635>
- Finch, T., Saunders, P., Avilés, J. M., Bermejo, A., Catry, I., de la Puente, J., Emmenegger, T., Mardega, I., Mayet, P., Parejo, D., Račinskis, E., Rodríguez-Ruiz, J., Sackl, P., Schwartz, T., Tiefenbach, M., Valera, F., Hewson, C., Franco, A. et Butler, S. J. (2015). A pan-European, multipopulation assessment of migratory connectivity in a near-threatened migrant bird. *Diversity and Distributions*, 21(9), 1051-1062. <https://doi.org/10.1111/ddi.12345>

- Flemming, S. A., Smith, P. A., Rausch, J. et Nol, E. (2019). Broad - scale changes in tundra - nesting bird abundance in response to hyperabundant geese. *Ecosphere*, 10(7).
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2785>
- Fox, A. D., Ebbinge, B. S., Mitchell, C., Heinicke, T., Aarvak, T., Colhoun, K., Clausen, P., Dereliev, S., Faragó, S., Koffijberg, K. et others. (2010). Current estimates of goose population sizes in western Europe, a gap analysis and an assessment of trends. *Ornis Svecica*, 20(3-4), 115-127.
- Fox, A. D., Madsen, J., Boyd, H., Kuijken, E., Norriss, D. W., Tombre, I. M. et Stroud, D. A. (2005). Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Global Change Biology*, 11(6), 881-893.
- Fox, J. W. (2010). *Geolocator Manual, Version 8*. British Antarctic Survey.
- Fox, J. W. (2018). *Intigeo® series geolocator*.
- Fraser, K. C., Silverio, C., Kramer, P., Mickle, N., Aeppli, R. et Stutchbury, B. J. M. (2013). A Trans-Hemispheric Migratory Songbird Does Not Advance Spring Schedules or Increase Migration Rate in Response to Record-Setting Temperatures at Breeding Sites. *PLoS ONE*, 8(5), 1-5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064587>
- García-Callejas, D., Molowny-Horas, R., Araújo, M. B. et Gravel, D. (2019). Spatial trophic cascades in communities connected by dispersal and foraging. *Ecology*, 100(11), e02820.
<https://doi.org/10.1002/ecy.2820>
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. et Berteaux, D. (2013). Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1624), 20120482.
- Gauthier, G., Bety, J., Giroux, J. F. et Rochefort, L. (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and comparative biology*, 44(2), 119-129.
- Gauthier, G., Giroux, J. F., Reed, A., Béchet, A. et Bélanger, L. (2005). Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, 11(6), 856-868.
- Gauthier, G., Legagneux, P., Valiquette, M.-A., Cadieux, M.-C. et Therrien, J.-F. (2015). Diet and reproductive success of an Arctic generalist predator: Interplay between variations in prey abundance, nest site location, and intraguild predation. *The Auk*, 132(3), 735-747.
<https://doi.org/10.1642/AUK-14-273.1>
- Gilg, O. et Yoccoz, N. G. (2010). Explaining bird migration. *Science*, 327(5963), 276-277.

- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G. et Bêty, J. (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 533-542.
- GISTEMP Team. (2021). Data.GISS: GISS Surface Temperature Analysis (v4): Global Maps. https://data.giss.nasa.gov/gistemp/maps/index_v4.html
- Gonzalez, A., Ronce, O., Ferriere, R. et Hochberg, M. E. (2013). Evolutionary rescue: an emerging focus at the intersection between ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1610), 20120404. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0404>
- Gow, E. A. (2016). Analyzing geolocator data for birds that roost in cavities year-round. *Journal of Field Ornithology*, 87(1), 74-83. <https://doi.org/10.1111/jof.12130>
- Grabowski, M. M., Doyle, F. I., Reid, D. G., Mossop, D. et Talarico, D. (2013). Do Arctic-nesting birds respond to earlier snowmelt? A multi-species study in north Yukon, Canada. *Polar Biology*, 36(8), 1097-1105. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1332-6>
- Guéry, L., Descamps, S., Hodges, K. I., Pradel, R., Moe, B., Hanssen, S. A., Erikstad, K. E., Gabrielsen, G. W., Gilchrist, H. G. et Jenouvrier, S. (2019). Winter extratropical cyclone influence on seabird survival: variation between and within common eider *Somateria mollissima* populations. *Marine Ecology Progress Series*, 627, 155-170.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R. et Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 4-18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x>
- He, C., Wu, B., Zou, L. et Zhou, T. (2017). Responses of the Summertime Subtropical Anticyclones to Global Warming. *Journal of Climate*, 30(16), 6465-6479. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0529.1>
- Heckscher, C. M., Taylor, S. M., Fox, J. W. et Afanasyev, V. (2011). Veery (*Catharus fuscescens*) Wintering Locations, Migratory Connectivity, and a Revision of its Winter Range Using Geolocator Technology. *The Auk*, 128(3), 531-542. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10280>
- Hijmans, R. J., Williams, E., Vennes, C. et Hijmans, M. R. J. (2015). Package 'geosphere'. Wien: R Foundation.(R Foundation Rapport) Tillgänglig: <https://cran.rproject.org/web/packages/geosphere/geosphere.pdf> [02-01-2016]. <ftp://sunsite2.icm.edu.pl/site/cran/web/packages/geosphere/geosphere.pdf>
- Hines, J. E., Latour, P. B. et Machtans, C. S. (2010). The effects on lowland habitat, breeding shorebirds and songbirds in the Banks Island Migratory Bird Sanctuary Number 1 by the growing colony of Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*).

- Hobson, K. A. et Jehl Jr, J. R. (2010). Arctic waders and the capital-income continuum: Further tests using isotopic contrasts of egg components. *Journal of Avian Biology*, 41(5), 565-572.
- Hobson, K. A. et Kardynal, K. J. (2015). Western Veeries use an eastern shortest-distance pathway: New insights to migration routes and phenology using light-level geolocators. *The Auk*, 132(3), 540-550. <https://doi.org/10.1642/AUK-14-260.1>
- Hodgkins, R. (2014). The twenty-first-century Arctic environment: accelerating change in the atmospheric, oceanic and terrestrial spheres: Commentary. *The Geographical Journal*, 180(4), 429-436. <https://doi.org/10.1111/geoj.12112>
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197-229.
- Holt, R. D. (1984). Spatial Heterogeneity, Indirect Interactions, and the Coexistence of Prey Species. *The American Naturalist*, 124(3), 377-406.
- Holt, R. D. et Kotler, B. P. (1987). Short-term apparent competition. *The American Naturalist*, 130(3), 412-430.
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Skov, C., Brodersen, J. et Brönmark, C. (2022). Timing and synchrony of migration in a freshwater fish: Consequences for survival. *Journal of Animal Ecology*, 91(10), 2103-2112. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13790>
- Iles, D. T., Rockwell, R. F., Matulonis, P., Robertson, G. J., Abraham, K. F., Davies, J. C. et Koons, David. N. (2013). Predators, alternative prey and climate influence annual breeding success of a long-lived sea duck. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 683-693. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12038>
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (2018). Global warming of 1.5°C. <http://www.ipcc.ch/report/sr15/>
- IPCC. (2022). Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability. IPCC Sixth Assessment Report.
- Jean-Gagnon, F., Legagneux, P., Gilchrist, G., Bélanger, S., Love, O. P. et Bêty, J. (2018). The impact of sea ice conditions on breeding decisions is modulated by body condition in an arctic partial capital breeder. *Oecologia*, 186(1), 1-10.
- Jefferies, R. L., Drent, R. H. et Bakker, J. P. (2006). Connecting Arctic and Temperate Wetlands and Agricultural Landscapes: The Dynamics of Goose Populations in Response to Global Change. Dans P. D. J. T. A. Verhoeven, D. B. Beltman, D. R. Bobbink et D. D. F. Whigham (dir.), *Wetlands and Natural Resource Management* (p. 293-314). Springer Berlin Heidelberg. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-33187-2_13

- Jefferies, R. L. et Rockwell, R. F. (2002). Foraging geese, vegetation loss and soil degradation in an Arctic salt marsh. *Applied Vegetation Science*, 5(1), 7-16.
[https://doi.org/10.1658/1402-2001\(2002\)005\[0007:FGVLAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1402-2001(2002)005[0007:FGVLAS]2.0.CO;2)
- Jefferies, R. L., Rockwell, R. F. et Abraham, K. F. (2004a). Agricultural food subsidies, migratory connectivity and large-scale disturbance in arctic coastal systems: a case study. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 130-139.
- Jefferies, R. L., Rockwell, R. F. et Abraham, K. F. (2004b). The embarrassment of riches: agricultural food subsidies, high goose numbers, and loss of Arctic wetlands-a continuing saga. *Environmental Reviews*, 11(4), 193-232.
- Jehl Jr, J. R. (2007). Disappearance of breeding semipalmated sandpipers from Churchill, Manitoba: more than a local phenomenon. *The Condor*, 109(2), 351-360.
- Johnson, O. W. (2003). Pacific and American Golden-Plovers: reflections on conservation needs. *BULLETIN-WADER STUDY GROUP*, 100, 10-13.
- Johnson, O. W. et Connors, P. G. (2010). American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online:
<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/201>
- Johnson, O. W., Connors, P. G. et Pyle, P. (2020a). American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*). Dans P. G. Rodewald (dir.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology.
<https://doi.org/10.2173/bow.amgplo.01>
- Johnson, O. W., Johnson, P. M., Bruner, P. L., Bruner, A. E., Kienholz, R. J. et Brusseau, P. A. (1997). Male-biased breeding ground fidelity and longevity in American Golden-Plovers. *The Wilson Bulletin*, 109(2), 348-351.
- Johnson, O. W. et Morton, M. L. (1976). Fat content and flight range in shorebirds summering on Enewetak Atoll. *Condor*, 78, 144-145.
- Johnson, O. W., Tibbitts, T. L., Weber, M. F., Bybee, D. R., Goodwill, R. H., Bruner, A. E., Smith, E. J., Buss, E. L., Waddell, T. Q. A., Brooks, D. C., Smith, C. D. et Meyer, J.-Y. (2020b). Tracking the migration of Pacific Golden-Plovers from nonbreeding grounds at Moorea, French Polynesia, using Pinpoint GPS-Argos tags. *Wader Study*, 127(1).
<https://doi.org/10.18194/ws.00172>
- Juillet, C., Choquet, R., Gauthier, G., Lefebvre, J. et Pradel, R. (2012). Carry-over effects of spring hunt and climate on recruitment to the natal colony in a migratory species. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1237-1246.
- Ketterson, E. D., Fudickar, A. M., Atwell, J. W. et Greives, T. J. (2015). Seasonal timing and population divergence: when to breed, when to migrate. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 6, 50-58. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.09.001>

- Klassen, R. A. (1993). Quaternary geology and glacial history of Bylot Island, Northwest Territories (vol. 429). Geological Survey of Canada.
- Knight, E. C., Harrison, A., Scarpignato, A. L., Van Wilgenburg, S. L., Bayne, E. M., Ng, J. W., Angell, E., Bowman, R., Brigham, R. M., Drolet, B., Easton, W. E., Forrester, T. R., Foster, J. T., Haché, S., Hannah, K. C., Hick, K. G., Ibarzabal, J., Imlay, T. L., Mackenzie, S. A., ... Marra, P. P. (2021). Comprehensive estimation of spatial and temporal migratory connectivity across the annual cycle to direct conservation efforts. *Ecography*, *ecog.05111*. <https://doi.org/10.1111/ecog.05111>
- Komsta, L. (2011). outliers: Tests for outliers (version 0.14). <https://CRAN.R-project.org/package=outliers>
- Korpach, A. M., Davy, C. M., Mills, A. et Fraser, K. C. (2022). Migratory connectivity and timing for an at-risk Canadian landbird, Eastern Whip-poor-will (*Antrostomus vociferus*), from two geographically distant breeding areas. *Canadian Journal of Zoology*, *100*(10), 660-668. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0175>
- Krapu, G. L., Brandt, D. A., Jones, K. L. et Johnson, D. H. (2011). Geographic distribution of the mid-continent population of sandhill cranes and related management applications. *Wildlife Monographs*, *175*(1), 1-38.
- Krebs, C. J. (2009). *Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance* (6th ed.). Pearson Benjamin Cummings.
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Braathen, K. A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V. et Fredga, K. (2003). Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(5), 827-843.
- Kwon, E., Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Gilchrist, G., Kendall, S. J., Lank, D. B., Liebezeit, J. R., McKinnon, L., Nol, E., Payer, D. C., Rausch, J., Rinella, D. J., Saalfeld, S. T., Senner, N. R., Smith, P. A., Ward, D., Wisseman, R. W. et Sandercock, B. K. (2019). Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecological Monographs*, 1-20. <https://doi.org/10.1002/ecm.1383>
- Lack, D. (1968). Bird migration and natural selection. *Oikos*, 1-9.
- Lagassé, B. J., Lanctot, R. B., Brown, S., Dondua, A. G., Kendall, S., Latty, C. J., Liebezeit, J. R., Loktionov, E. Y., Maslovsky, K. S., Matsyna, A. I., Matsyna, E. L., McGuire, R. L., Payer, D. C., Saalfeld, S. T., Slaght, J. C., Solovyeva, D. V., Tomkovich, P. S., Valchuk, O. P. et Wunder, M. B. (2022). Migratory network reveals unique spatial-temporal migration dynamics of Dunlin subspecies along the East Asian-Australasian Flyway. *PLOS ONE*, *17*(8), e0270957. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270957>
- Lamarre, J.-F., Gauthier, G., Lanctot, R. B., Saalfeld, S. T., Love, O. P., Reed, E., Johnson, O. W., Liebezeit, J., McGuire, R., Russell, M., Nol, E., Koloski, L., Sanders, F., McKinnon, L., Smith, P. A., Flemming, S. A., Lecomte, N., Giroux, M.-A., Bauer, S., ... Bêty, J.

- (2021). Timing of Breeding Site Availability Across the North-American Arctic Partly Determines Spring Migration Schedule in a Long-Distance Neotropical Migrant. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 710007. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.710007>
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., Mccutchen, N. A. et Boutin, S. (2011). Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 75, 204-212. <https://doi.org/10.1002/jwmg.28>
- Lavielle, M. (1999). Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications*, 83(1), 79-102.
- Lavielle, M. (2005). Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal processing*, 85(8), 1501-1510.
- Léandri-Breton, D.-J. et Bêty, J. (2020). Vulnerability to predation may affect species distribution: plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Scientific Reports*, 10(1), 1-8.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, A., Therrien, J.-F., Morissette, L. et Krebs, C. J. (2012). Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93(7), 1707-1716. <https://doi.org/10.1890/11-1973.1>
- Legagneux, P., Gauthier, G., Lecomte, N., Schmidt, N. M., Reid, D., Cadieux, M. C., Berteaux, D., Bêty, J., Krebs, C. J., Ims, R. A. et others. (2014). Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change*, 4(5), 379-383.
- Lenssen, N. J., Schmidt, G. A., Hansen, J. E., Menne, M. J., Persin, A., Ruedy, R. et Zyss, D. (2019). Improvements in the GISTEMP uncertainty model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 124(12), 6307-6326.
- Lepage, D., Gauthier, G. et Menu, S. (2000). Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, 69(3), 414-427.
- Lepage, D., Nettleship, D. N. et Reed, A. (1998). Birds of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic*, 51(2), 125-141.
- Lewis, L. R., Behling, E., Gousse, H., Qian, E., Elphick, C. S., Lamarre, J.-F., Bêty, J., Liebezeit, J., Rozzi, R. et Goffinet, B. (2014). First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant birds. *PeerJ*, 2, e424.
- Liebezeit, J. R., Gurney, K. E. B., Budde, M., Zack, S. et Ward, D. (2014). Phenological advancement in arctic bird species: relative importance of snow melt and ecological factors. *Polar Biology*, 37(9), 1309-1320. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1522-x>
- Liebezeit, J. R., Smith, P. A., Lanctot, R. B., Schekkerman, H., Tulp, I., Kendall, S. J., Tracy, D. M., Rodrigues, R. J., Meltofte, H., Robinson, J. A., Gratto-Trevor, C., Mccaffery, B. J.,

- Morse, J. et Zack, S. W. (2007). Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *The Condor*, 109(1), 32. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2007\)109\[32:ATDOSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2007)109[32:ATDOSE]2.0.CO;2)
- Liebezeit, J. R. et Zack, S. (2008). Point counts underestimate the importance of Arctic foxes as avian nest predators: evidence from remote video cameras in Arctic Alaskan oil fields. *Arctic*, 61(2), 153-161.
- Lisovski, S., Bauer, S., Briedis, M., Davidson, S. C., Dhanjal - Adams, K. L., Hallworth, M. T., Karagicheva, J., Meier, C. M., Merkel, B., Ouwehand, J., Pedersen, L., Rakhimberdiev, E., Roberto - Charron, A., Seavy, N. E., Sumner, M. D., Taylor, C. M., Wotherspoon, S. J. et Bridge, E. S. (2020). Light - level geolocator analyses: A user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 221-236. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13036>
- Lisovski, S., Hewson, C. M., Klaassen, R. H. G., Korner-Nievergelt, F., Kristensen, M. W. et Hahn, S. (2012). Geolocation by light: accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Lisovski, S., Wotherspoon, S., Sumner, M., Bauer, S. et Emmenegger, T. (2015). GeoLight: Analysis of Light Based Geolocator Data (version 2.0.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/GeoLight/index.html>
- Loon, A. V., Ray, J. D., Savage, A., Mejeur, J., Moscar, L., Pearson, M., Pearman, M., Hvenegaard, G. T., Mickle, N., Applegate, K. et Fraser, K. C. (2017). Migratory stopover timing is predicted by breeding latitude, not habitat quality, in a long-distance migratory songbird. *Journal of Ornithology*, 158(3), 745-752. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1435-x>
- Madsen, J., Cracknell, G. et Fox, A. D. (1999). Goose populations of the Western Palearctic: a review of status and distribution. National Environmental Research Institute, Denmark and Wetlands International, Wageningen, The Netherlands.
- Maness, T. J. et Anderson, D. J. (2013). Predictors of Juvenile Survival in Birds. *Ornithological Monographs*, 78(1), 1-55. <https://doi.org/10.1525/om.2013.78.1.1>
- Marra, P. P. (1998). Linking Winter and Summer Events in a Migratory Bird by Using Stable-Carbon Isotopes. *Science*, 282(5395), 1884-1886. <https://doi.org/10.1126/science.282.5395.1884>
- Marra, P. P., Cohen, E. B., Loss, S. R., Rutter, J. E. et Tonra, C. M. (2015). A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology Letters*, 11(8), 20150552. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0552>
- Martin, J.-L., Smith, P. A., Béchet, A. et Daufresne, T. (2018). Late snowmelt can result in smaller eggs in Arctic shorebirds. *Polar Biology*, 41(11), 2289-2295. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2365-7>

- McCarty, J. P., Wolfenbarger, L. L., Laredo, C. D., Pyle, P. et Lanctot, R. B. (2020). Buff-breasted Sandpiper (*Calidris subruficollis*), version 1.0. Birds of the World. <https://doi.org/10.2173/bow.bubsan.01>
- McGuire, R. L., Lanctot, R. B., Saalfeld, S. T., Ruthrauff, D. R. et Liebezeit, J. R. (2020). Shorebird Reproductive Response to Exceptionally Early and Late Springs Varies Across Sites in Arctic Alaska. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.577652>
- McKinnon, L., Berteaux, D. et Bêty, J. (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk*, 131(4), 619-628. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-154.1>
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G. et Bêty, J. (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, 122(7), 1042-1048.
- McKinnon, L. et Bêty, J. (2009). Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology*, 80(3), 280-288.
- McKinnon, L., Smith, P. A., Nol, E., Martin, J. L., Doyle, F. I., Abraham, K. F., Gilchrist, H. G., Morrison, R. I. G. et Bety, J. (2010a). Lower Predation Risk for Migratory Birds at High Latitudes. *Science*, 327(5963), 326-327. <https://doi.org/10.1126/science.1183010>
- McKinnon, L., Smith, P. A., Nol, E., Martin, J. L., Doyle, F. I., Abraham, K. F., Gilchrist, H. G., Morrison, R. I. G. et Bêty, J. (2010b). Suitability of Artificial Nests—Response. *Science*, 328(5974), 46-47. <https://doi.org/10.1126/science.328.5974.46-b>
- Menu, S., Gauthier, G. et Reed, A. (2002). Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations. *Journal of Applied Ecology*, 39(1), 91-102.
- Modernel, P., Rossing, W. A. H., Corbeels, M., Dogliotti, S., Picasso, V. et Tittonell, P. (2016). Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters*, 11(11), 113002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/113002>
- Moisan, L., Gravel, D., Legagneux, P., Gauthier, G., Léandri-Breton, D.-J., Somveille, M., Therrien, J.-F., Lamarre, J.-F. et Bêty, J. (2023). Scaling migrations to communities: an empirical case of migration network in the Arctic. *Frontiers in Ecology and Evolution*, (Patterns and Processes in Ecological Networks over Space). <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1077260>
- Morrison, R. I. G., Aubry, Y., Butler, R. W., Beyersbergen, G. W., Donaldson, G. M., Gratto-Trevor, C. L., Hicklin, P. W., Johnston, V. H. et Ross, R. K. (2001). Declines in North American shorebird populations. *Wader Study Group Bulletin*, 94, 34-38.

- Morrison, R. I. G., McCaffery, B. J., Gill, R. E., Skagen, S. K., Jones, S. L., Page, G. W., Gratto-Trevor, C. L. et Andres, B. A. (2006). Population estimates of North American shorebirds, 2006. *Wader Study Group Bulletin*, 111, 66-84.
- Morrissette, M., Bêty, J., Gauthier, G., Reed, A. et Lefebvre, J. (2010). Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, 119(7), 1181-1191. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18079.x>
- Mueller, T., O'Hara, R. B., Converse, S. J., Urbanek, R. P. et Fagan, W. F. (2013). Social Learning of Migratory Performance. *Science*, 341(6149), 999-1002. <https://doi.org/10.1126/science.1237139>
- Nakagawa, S. et Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in ecology and evolution*, 4(2), 133-142.
- Newsome, T. M., Dellinger, J. A., Pavey, C. R., Ripple, W. J., Shores, C. R., Wirsing, A. J. et Dickman, C. R. (2015). The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 1-11. <https://doi.org/10.1111/geb.12236>
- Newton, I. (2006). Can conditions experienced during migration limit the population levels of birds? *Journal of Ornithology*, 147(2), 146-166. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0058-4>
- Niehaus, A. C. et Ydenberg, R. C. (2006). Ecological factors associated with the breeding and migratory phenology of high-latitude breeding western sandpipers. *Polar Biology*, 30(1), 11-17. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0154-1>
- Nolet, B. A., Bauer, S., Feige, N., Kokorev, Y. I., Popov, I. Yu. et Ebbinge, B. S. (2013). Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species. *Journal of Animal Ecology*, 82(4), 804-813. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12060>
- Norevik, G., Åkesson, S., Artois, T., Beenaerts, N., Conway, G., Cresswell, B., Evens, R., Henderson, I., Jiguet, F. et Hedenström, A. (2020). Wind-associated detours promote seasonal migratory connectivity in a flapping flying long-distance avian migrant. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 635-646.
- Norris, D. R. (2005). Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, 109(1), 178-186.
- Norris, D. R. et Marra, P. P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 109(3), 535-547.

- Northrup, J. M., Rivers, J. W., Yang, Z. et Betts, M. G. (2019). Synergistic effects of climate and land - use change influence broad - scale avian population declines. *Global Change Biology*, 25(5), 1561-1575. <https://doi.org/10.1111/gcb.14571>
- O’Leary, D., Hall, D. K., Medler, M., Matthews, R. et Flower, A. Snowmelt Timing Maps Derived from MODIS for North America, 2001-2015. ORNL Distributed Active Archive Center. <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAAC/1504> 2017.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S. et Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology letters*, 16(12), 1501-1514.
- Park, D. S., Newman, E. A. et Breckheimer, I. K. (2021). Scale gaps in landscape phenology: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(8), 709-721. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.04.008>
- Pedersen, L., Jackson, K., Thorup, K. et Tøttrup, A. P. (2018). Full-year tracking suggests endogenous control of migration timing in a long-distance migratory songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8). <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2553-z>
- Peterson, S. L., Rockwell, R. F., Witte, C. R. et Koons, D. N. (2014). Legacy effects of habitat degradation by Lesser Snow Geese on nesting Savannah Sparrows. *The Condor*, 116(4), 527-537.
- Philips, R. A., Catry, P., Silk, J. R. D., Bearhop, S., McGill, R., Afanasyev, V. et Strange, I. J. (2007). Movements, winter distribution and activity patterns of Falkland and brown skuas: insights from loggers and isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 345: 281–291. <https://doi.org/10.3354/meps06991>
- Postma, E. et van Noordwijk, A. J. (2005). Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature*, 433(7021), 65-68. <https://doi.org/10.1038/nature03083>
- Pyhälä, A., Fernández-Llamazares, Á., Lehvävirta, H., Byg, A., Ruiz-Mallén, I., Salpeteur, M. et Thornton, T. (2016). Global environmental change: local perceptions, understandings, and explanations. *Ecology and Society*, 21(3). <https://doi.org/10.5751/ES-08482-210325>
- R Core Team. (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rakhimberdiev, E., Duijns, S., Karagicheva, J., Camphuysen, C. J., VRS Castricum, Dekinga, A., Dekker, R., Gavrilov, A., ten Horn, J., Jukema, J., Saveliev, A., Soloviev, M., Tibbitts, T. L., van Gils, J. A. et Piersma, T. (2018). Fuelling conditions at staging sites can mitigate Arctic warming effects in a migratory bird. *Nature Communications*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06673-5>

- Ramenofsky, M. et Wingfield, J. C. (2007). Regulation of Migration. *BioScience*, 57(2), 135-143. <https://doi.org/10.1641/B570208>
- Reed, T. E., Warzybok, P., Wilson, A. J., Bradley, R. W., Wanless, S. et Sydeyman, W. J. (2009). Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 376-387.
- Richter-Menge, J., Druckenmiller, M. L. et Jeffries, M. (dir.). (2019). Arctic Report Card 2019, www.arctic.noaa.gov/Report-Card, 100.
- Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., Kunz, T. H., Mabey, S. et Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(7), 354-361. <https://doi.org/10.1890/080179>
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L. et Parr, M. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120-124.
- Rotem, G., Berger, H., King, R., (Kutiel), P. B. et Saltz, D. (2011). The effect of anthropogenic resources on the space-use patterns of golden jackals. *The Journal of Wildlife Management*, 75(1), 132-136. <https://doi.org/10.1002/jwmg.9>
- Royer-Boutin. (2015). Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski].
- Rudolf, V. H. (2019). The role of seasonal timing and phenological shifts for species coexistence. *Ecology letters*, 22(8), 1324-1338.
- Runge, C. A., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Hanson, J. O., Possingham, H. P. et Fuller, R. A. (2015). Protected areas and global conservation of migratory birds. *Science*, 350(6265), 1255-1258. <https://doi.org/10.1126/science.aac9180>
- Saalfeld, S. T. et Lanctot, R. B. (2015). Conservative and opportunistic settlement strategies in Arctic-breeding shorebirds. *The Auk*, 132(1), 212-234. <https://doi.org/10.1642/AUK-13-193.1>
- Saalfeld, S. T. et Lanctot, R. B. (2017). Multispecies comparisons of adaptability to climate change: A role for life-history characteristics? *Ecology and Evolution*, 7(24), 10492-10502. <https://doi.org/10.1002/ece3.3517>
- Sage, R. F. (2020). Global change biology: A primer. *Global Change Biology*, 26(1), 3-30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>
- Sammler, J. E., Andersen, D. E. et Skagen, S. K. (2008). Population trends of tundra-nesting birds at Cape Churchill, Manitoba, in relation to increasing goose populations. *The Condor*, 110(2), 325-334.

- Shochat, E., Nilsson, C., Lisovski, S. et Chernetsov, N. (2022). Editorial: Optimal bird migration: Implications for navigation, physiology, and stopover ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2022.1029958>
- Sibert, J. et Nielsen, A. (2002). kfrack: An add-on package for the statistical environment R to estimate most probable track from archival tagged individuals. Pelagic Fisheries Research Program, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, Hawaii, USA.
- Simonsen, C. E., Madsen, J., Tombre, I. M. et Nabe-Nielsen, J. (2016). Is it worthwhile scaring geese to alleviate damage to crops? - An experimental study. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 916-924. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12604>
- Skinner, A. A., Ward, M. P., Souza-Cole, I., Wright, J. R., Thompson III, F. R., Benson, T. J., Matthews, S. N. et Tonra, C. M. (2022). High spatiotemporal overlap in the non-breeding season despite geographically dispersed breeding locations in the eastern whip-poor-will (*Antrostomus vociferus*). *Diversity and Distributions*, 28(4), 712-726. <https://doi.org/10.1111/ddi.13477>
- Smith, P. A., Gilchrist, H. G., Forbes, M. R., Martin, J.-L. et Allard, K. (2010). Inter-annual variation in the breeding chronology of arctic shorebirds: effects of weather, snow melt and predators. *Journal of Avian Biology*, 41(3), 292-304. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04815.x>
- Smith, P. A., McKinnon, L., Møltøfte, H., Lanctot, R. B., Fox, A. D., Leafloor, J. O., Soloviev, M., Franke, A., Falk, K., Golovatin, M., Sokolov, V., Sokolov, A. et Smith, A. C. (2020). Status and trends of tundra birds across the circumpolar Arctic. *Ambio*, 49(3), 732-748. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01308-5>
- Smith, P. A., Smith, A. C., Andres, B., Francis, C. M., Harrington, B., Friis, C., Morrison, R. I. G., Paquet, J., Winn, B. et Brown, S. (2023). Accelerating declines of North America's shorebirds signal the need for urgent conservation action. *Ornithological Applications*, 125(2), duad003. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duad003>
- Smith, R. L. (2001). *Ecology & field biology* (6th ed.). B. Cummings.
- Somveille, M., Bay, R. A., Smith, T. B., Marra, P. P. et Ruegg, K. C. (2021). A general theory of avian migratory connectivity. *Ecology Letters*, 24(9), 1848-1858. <https://doi.org/10.1111/ele.13817>
- Stanley, C. Q., MacPherson, M., Fraser, K. C., McKinnon, E. A. et Stutchbury, B. J. M. (2012). Repeat Tracking of Individual Songbirds Reveals Consistent Migration Timing but Flexibility in Route. *PLoS ONE*, 7(7), 1-6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040688>
- Stodola, K. W., O'Neal, B. J., Alessi, M. G., Deppe, J. L., Dallas, T. R., Beveroth, T. A., Benson, T. J. et Ward, M. P. (2014). Stopover ecology of American Golden-Plovers (*Pluvialis dominica*) in Midwestern agricultural fields. *The Condor*, 116(2), 162-172. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-13-114.1>

- Tack, A. J. M., Gripenberg, S. et Roslin, T. (2011). Can we predict indirect interactions from quantitative food webs? - An experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 108-118.
- Tonra, C. M., Hallworth, M. T., Boves, T. J., Reese, J., Bulluck, L. P., Johnson, M., Viverette, C., Percy, K., Ames, E. M., Matthews, A., Slevin, M. C., Wilson, R. R. et Johnson, E. I. (2019). Concentration of a widespread breeding population in a few critically important nonbreeding areas: Migratory connectivity in the Prothonotary Warbler. *The Condor*, 121(2). <https://doi.org/10.1093/condor/duz019>
- Trierweiler, C., Klaassen, R. H., Drent, R. H., Exo, K.-M., Komdeur, J., Bairlein, F. et Koks, B. J. (2014). Migratory connectivity and population-specific migration routes in a long-distance migratory bird. <http://cees.eldoc.ub.rug.nl/FILES/root/2014/ProcRSocBTrierweiler/2014ProcRSocBTrierweiler.pdf>
- Valéry, L., Cadieux, M.-C. et Gauthier, G. (2010). Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding greater snow goose colony. *Ecoscience*, 17(1), 9-19.
- van Gils, J. A., Lisovski, S., Lok, T., Meissner, W., Ozarowska, A., de Fouw, J., Rakhimberdiev, E., Soloviev, M. Y., Piersma, T. et Klaassen, M. (2016). Body shrinkage due to Arctic warming reduces red knot fitness in tropical wintering range. *Science*, 352(6287), 819-821. <https://doi.org/10.1126/science.aad6351>
- van Noordwijk, A. J., Pulido, F., Helm, B., Coppack, T., Delingat, J., Dingle, H., Hedenström, A., van der Jeugd, H., Marchetti, C., Nilsson, A. et Pérez-Tris, J. (2006). A framework for the study of genetic variation in migratory behaviour. *Journal of Ornithology*, 147(2), 221-233. <https://doi.org/10.1007/s10336-005-0047-z>
- van Wijk, R. E., Schaub, M., Hahn, S., Juárez-García-Pelayo, N., Schäfer, B., Viktora, L., Martín-Vivaldi, M., Zischewski, M. et Bauer, S. (2018). Diverse migration strategies in hoopoes (*Upupa epops*) lead to weak spatial but strong temporal connectivity. *The Science of Nature*, 105(7-8). <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1566-9>
- Vickers, S. H., Franco, A. M. A. et Gilroy, J. J. (2021). Sensitivity of migratory connectivity estimates to spatial sampling design. *Movement Ecology*, 9(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00254-w>
- Visser, M. E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1635), 649-659. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0997>
- Visser, M. E. et Gienapp, P. (2019). Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6), 879-885. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0880-8>

- Vitousek, P. M. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1861-1876. <https://doi.org/10.2307/1941591>
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. et Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Webster, M. S., Marra, P. P., Greenberg, R. et Marra, P. (2005). The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. *Birds of Two Worlds: The Ecology and Evolution of Migration* (R. Greenberg and PP Marra, Eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 199-209.
- Webster, M. S., Marra, P. P., Haig, S. M., Bensch, S. et Holmes, R. T. (2002). Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(2), 76-83.
- Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Alves, J. A., Battley, P. F., Bentzen, R., Bêty, J., Bishop, M. A., Boldenow, M., Bollache, L., Casler, B., Christie, M., Coleman, J. T., Conklin, J. R., English, W. B., Gates, H. R., Gilg, O., Giroux, M.-A., Gosbell, K., ... Sandercock, B. K. (2016). Effects of geolocators on hatching success, return rates, breeding movements, and change in body mass in 16 species of Arctic-breeding shorebirds. *Movement Ecology*, 4, 12. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0077-6>
- Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Bentzen, R. L., Bêty, J., Boldenow, M. L., English, W. B., Franks, S. E., Koloski, L., Kwon, E., Lamarre, J.-F., Lank, D. B., Liebezeit, J. R., McKinnon, L., Nol, E., Rausch, J., Saalfeld, S. T., Senner, N. R., ... Sandercock, B. K. (2018). Environmental and ecological conditions at Arctic breeding sites have limited effects on true survival rates of adult shorebirds. *The Auk*, 135(1), 29-43. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-107.1>
- Wheelwright, N. T. et Mauck, R. A. (1998). Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of savannah sparrows. *Ecology*, 79(3), 755-767. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0755:PNDAlA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0755:PNDAlA]2.0.CO;2)
- Wilcove, D. S. et Wikelski, M. (2008). Going, going, gone: is animal migration disappearing. *PLoS Biol*, 6(7), e188. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060188>
- Woodworth, B. K., Wheelwright, N. T., Newman, A. E., Schaub, M. et Norris, D. R. (2017). Winter temperatures limit population growth rate of a migratory songbird. *Nature Communications*, 8(1), 14812. <https://doi.org/10.1038/ncomms14812>
- Wootton, J. T. (1994). Predicting Direct and Indirect Effects: An Integrated Approach Using Experiments and Path Analysis. *Ecology*, 75(1), 151-165. <https://doi.org/10.2307/1939391>
- Worm, B. et Paine, R. T. (2016). Humans as a Hyperkeystone Species. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(8), 600-607. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.008>

Zinßmeister, D., Troupin, D. et Sapir, N. (2022). Autumn migrating passerines at a desert edge: Do birds depart for migration after reaching a threshold fuel load or vary it according to the rate of fuel deposition? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 874923.

Zuur, A. F. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.