



Université du Québec
à Rimouski

**STRATÉGIES MIGRATOIRES EN PRÉSENCE DE
BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES ET DIFFÉRENCE DE
VULNÉRABILITÉ À LA PRÉDATION CHEZ DES
PLUVIERS NICHANT DANS L'ARCTIQUE**

Mémoire présenté

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

PAR

© **DON-JEAN LÉANDRI-BRETON**

Novembre 2018

Composition du jury :

Martin-Hugues St-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

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

Dépôt initial le 11 juin 2018

Dépôt final le 11 novembre 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

“Why then do we feel this strange attraction for these Polar Regions, a feeling so powerful and lasting, that when we return home we forget the mental and physical hardships, and want nothing more than to return to them?”

— Jean-Baptiste Charcot

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je veux adresser mes plus sincères remerciements à Joël Bêty pour m'avoir offert l'opportunité de découvrir la toundra de l'Île Bylot à ses côtés et d'explorer à travers le regard de la science cet écosystème formidable. Joël a su me transmettre sa passion de l'Arctique, un cadeau précieux. Je le remercie de m'avoir guidé de manière si pertinente à travers toutes les étapes de ma maîtrise et de m'avoir encouragé à suivre mes propres idées et intuitions tout en m'aidant à les structurer et les bonifier. Il m'a donné la latitude requise pour apprendre à me dépasser et se rendait présent et disponible lorsque nécessaire. Sous sa direction, j'ai appris bien au-delà du sujet de mon mémoire et je considère comme un privilège de l'avoir eu comme superviseur.

Je remercie Jean-François Lamarre de m'avoir introduit à la capture des pluviers et de m'avoir fait profiter de son expertise sur ces petits objets si précieux que sont les géolocalisateurs. Je remercie Alain Caron et Nicolas Casajus pour leurs conseils très pertinents en analyse statistiques et leur temps donné généreusement, ainsi que Dominique Gravel, Pierre Legagneux et Sandra Lai pour leurs judicieux conseils scientifiques et les relectures minutieuses des manuscrits. Je suis reconnaissant à Paul Allen Smith et Martin-Hugues St-Laurent d'avoir accepté de faire partie du jury d'évaluation de ce mémoire. Merci à Élise Bolduc, Marie-Christine Cadieux et Marie-Jeanne Rioux pour leur aide logistique indispensable à la longue préparation de ces expéditions arctiques.

Un grand merci à toutes les équipes de terrain de Bylot de 2013 à 2017 qui ont rendu ces expéditions arctiques extraordinaires, notamment à mes compagnons bylotiens de prédilection, Frédéric Letourneau, Maxime Tremblay et Audrey Veillette. Toute ma gratitude aux membres de l'équipe « limicoles » pour leur travail dévoué ainsi que pour la ténacité et la rigueur dont ils ont fait preuve sur le terrain parfois rude de l'Arctique (ordre alphabétique): Andréanne Beardsell, Philippe Bertrand, Aurélie Chagnon-Lafortune, Éliane Duchesne, Dominique Gravel, Éric Reed, Pascal Royer-Boutin, Fanny Senez-Gagnon, Myriam Trottier-Paquet et Catherine Villeneuve. Je tiens aussi à remercier mes collègues et amis des laboratoires de recherche Bêty, Berteaux, St-Laurent et Vézina pour les sorties

ornithologiques, les soirées au Baromètre, les soupers de crabes et tous ces autres moments de détente importants qui ont rendu mon séjour à Rimouski si agréable.

Ce projet de recherche a été rendu possible grâce au soutien logistique et financier (ordre alphabétique) du réseau ArcticNet de centres d'excellence du Canada, du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG, Programme de suppléments aux subventions à la découverte en recherche nordique), d'Environnement Canada, de la Fondation W. Garfield Weston (Subvention pour Recherche Nordique), de l'Initiative des écosystèmes du Nord, de Parcs Canada, du Programme du plateau continental polaire, du Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN, Commission canadienne des affaires polaires), du Programme du gouvernement du Canada pour l'Année polaire internationale, du Programme EnviroNord, de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR) et de l'Université Laval et de Savoir Polaire Canada. Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et au Fonds Québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) pour l'octroi de bourses de recherche de second cycle versées pour mes études de maîtrise (2015-2016).

RÉSUMÉ

Identifier les processus et les facteurs affectant la distribution géographique et les limites de répartition des espèces demeure l'une des questions fondamentales de l'écologie et de la biogéographie. Les barrières écologiques peuvent avoir une influence majeure sur la répartition d'une espèce en limitant la dispersion et l'évolution des routes migratoires. Les facteurs biotiques tels que la prédation peuvent aussi affecter la répartition, mais leurs effets à large échelle sont difficiles à estimer et souvent surpassés par les facteurs abiotiques tels que le climat ou les barrières écologiques. Nous avons étudié les effets des barrières écologiques sur les stratégies migratoires et le rôle potentiel de la prédation des nids sur l'aire de nidification de limicoles arctiques, un groupe d'oiseaux connu pour ses grandes migrations et particulièrement affecté par les variations dans la pression de prédation. Notre premier objectif était d'examiner la stratégie migratoire utilisée par le Pluvier grand-gravelot (*Charadrius hiaticula*) le long de la route migratoire transatlantique caractérisée par la présence de barrières écologiques majeures. Notre second objectif était de i) quantifier la vulnérabilité relative des nids de pluviers à la prédation chez des espèces ayant des aires de nidification contrastées, le Pluvier grand-gravelot et le Pluvier doré (*Pluvialis dominica/apricaria/fulva*), et de ii) déterminer si la différence de vulnérabilité à la prédation pouvait s'expliquer par leur habitat de nidification respectif. À l'Île Bylot dans l'Arctique canadien, nous avons équipé des Pluviers grand-gravelot nicheurs de géolocalisateurs afin de retracer leurs migrations. Nous avons aussi quantifié la survie des nids des Pluviers grand-gravelot et dorés durant trois étés et estimé le risque de prédation dans l'habitat de chacune des espèces à l'aide de nids artificiels. Nos résultats provenant des géolocalisateurs (n=20) ont révélé des stratégies migratoires contrastées entre les saisons. Les résultats ont révélé un patron migratoire contrasté entre les saisons, montrant que les pluviers minimisent les distances de vol au-dessus de l'océan au printemps en faisant un détour pour faire halte en Islande. À l'automne, cependant, la plupart des individus traversent l'océan en un vol direct du sud du Groenland jusqu'en Europe de l'Ouest, aussi loin que le sud de l'Espagne, avant de rejoindre leur aire d'hivernage en Afrique de l'Ouest. Ces résultats soutiennent l'hypothèse que les routes migratoires minimisant les distances de vol au-dessus des barrières écologiques sont favorisées par la sélection naturelle, à moins que les pluviers puissent bénéficier de l'assistance éolienne facilitant une traversée directe. Le suivi de nidification et les nids artificiels ont révélé que i) le Pluvier grand-gravelot, présentant une aire de répartition très large et nichant le long des rives rocailleuses, montre un taux de survie des nids plus élevé que le Pluvier doré qui lui niche en toundra mésique, et que ii) cette différence dans le risque de prédation des nids s'explique, du moins en partie, par le type d'habitat de nidification. Nous suggérons que les espèces adaptées à nicher dans des habitats moins risqués seraient plus aptes à persister dans des régions caractérisées par une pression de prédation élevée, et ainsi maintenir une aire de répartition plus large.

Mots clés : Répartition, Barrières écologiques, Arctique, Migration transatlantique, Risque de prédation, Habitat refuge, Détour migratoire, Limicoles, *Charadrius hiaticula*

ABSTRACT

Identifying processes and factors affecting species distribution remains a fundamental question in ecology and biogeography. Ecological barriers can have a major influence on the distribution of a species by limiting dispersal and constraining migration routes. Biotic factors like predation can also influence distribution, but their effects at broad spatial scales are difficult to assess and often overwhelmed by abiotic factors like ecological barriers and climate. We studied the effect of ecological barriers on migration strategies and the potential role of nest predation on breeding range in arctic shorebirds, known for their long-distance migrations and particularly affected by variations in predation pressure. Our first objective was to investigate the migration strategies of the Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*) along the transatlantic migration route, characterized by significant ecological barriers. The second objective was to i) quantify the relative vulnerability of plover nests to predators in species with contrasting breeding ranges, the Ringed Plover and the Golden Plovers (*Pluvialis dominica/apricaria/fulva*), and ii) examine if differences in vulnerability to predators could be explained by their respective nesting habitat. On Bylot Island, in the Canadian Arctic, we equipped nesting Ringed Plovers with geolocator devices to track their migrations. We also quantified the nest survival of Ringed and Golden Plovers over three summers and conducted artificial nest experiments to quantify predation risk in the nesting habitat used by each species. Our results from geolocators (n=20) showed contrasting seasonal migration strategies, with Ringed Plovers minimizing continuous flight distances over the ocean in spring by making a detour to stop in Iceland. In autumn, however, most individuals crossed the ocean in one direct flight from Southern Greenland to Western Europe, as far as Southern Spain, before reaching their wintering area in West Africa. These results support the hypothesis that migration routes minimizing flight distances over ecological barriers are favored by natural selection, unless plovers can benefit from wind assistance. Nest monitoring and artificial nests also revealed that i) the widely distributed Ringed Plovers nesting along stony riverbanks showed a higher nest survival rate than the Golden Plovers nesting in mesic tundra and ii) the difference in nest predation rate was at least partly driven by nesting habitat type *per se*. We suggest that species adapted to nesting in less risky habitat are more likely to persist in regions characterised by high predation pressure, and hence can have broader distribution.

Keywords: Distribution range, Ecological barriers, Arctic, Transatlantic migration, Predation risk, Refuge habitat, Migration detour, Shorebirds, *Charadrius hiaticula*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	x
RÉSUMÉ.....	xii
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xiv
LISTE DES FIGURES.....	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
FACTEURS HISTORIQUES : COLONISATIONS SUCCESSIVES DE L'ARCTIQUE RYTHMEES PAR LES PERIODES GLACIAIRES	2
BARRIERES GEOGRAPHIQUES ET MIGRATIONS	3
FACTEURS BIOTIQUES ET INTERACTIONS PREDATEURS-PROIES	8
OBJECTIFS ET HYPOTHESES DE L'ETUDE.....	11
CHAPITRE 1 VARIATION SAISONNIÈRE DES STRATÉGIES MIGRATOIRES EN PRÉSENCE DE BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES CHEZ UN MIGRATEUR NÉARCTIQUE HIVERNANT EN AFRIQUE	15
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	15
1.2 SEASONAL VARIATION IN MIGRATION STRATEGIES USED TO CROSS ECOLOGICAL BARRIERS IN A NEARCTIC MIGRANT WINTERING IN AFRICA.....	17
1.3 ABSTRACT	17
1.4 INTRODUCTION.....	18
1.5 MATERIAL AND METHODS	20
1.6 RESULTS.....	23
1.6.1 Autumn migration strategies	23
1.6.2 Spring migration strategies.....	24
1.7 DISCUSSION.....	25
1.8 CONCLUSION	29

1.9	ACKNOWLEDGEMENTS.....	29
1.10	REFERENCES	30
1.11	FIGURES	35
CHAPITRE 2 LA PRÉDATION PEUT-ELLE AFFECTER LA RÉPARTITION DES		
ESPÈCES ? DES PLUVIERS ARCTIQUES AVEC DES AIRES DE		
NIDIFICATION PLUS LARGES NICHENT DANS DES HABITATS MOINS		
RISQUÉS.....		
2.1	RESUME EN FRANÇAIS DU DEUXIEME ARTICLE	36
2.2	CAN PREDATION AFFECT SPECIES DISTRIBUTION? PLOVERS WITH BROADER	
	ARCTIC BREEDING RANGE NEST IN SAFER HABITAT	38
2.3	ABSTRACT	38
2.4	INTRODUCTION	39
2.5	MATERIAL AND METHODS.....	41
2.5.1	Study area and species	41
2.5.2	Shorebirds nest monitoring.....	42
2.5.3	Artificial nest experiments.....	42
2.5.4	Statistical analyses	44
2.6	RESULTS	45
2.7	DISCUSSION	45
2.8	CONCLUSION.....	48
2.9	ACKNOWLEDGEMENTS.....	49
2.10	REFERENCES	50
2.11	FIGURES	56
CONCLUSION GÉNÉRALE.....		
	CONTRIBUTIONS ET LIMITES DE L'ETUDE.....	59
	PERSPECTIVES FUTURES	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		
		68

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1 : Exemples de facteurs pouvant influencer la limite de répartition des espèces (boîtes) et leur positionnement par rapport aux principaux concepts relatifs à la biogéographie (bulles). Seuls les facteurs abordés dans le mémoire sont présentés, notamment les principaux thèmes de chacun des chapitres (boîtes rouges). 14
- Figure 2.1 : Migration paths of Ringed Plovers breeding on Bylot Island (★) and tracked during the autumn migration (upper panels, $n = 20$ individuals) and spring migration (lower panels, $n = 17$ individuals). Dotted lines indicate migration tracks with higher uncertainty due to the equinox or extended daylight periods encountered at high latitudes. Wintering sites (Δ) correspond to averaged winter locations for each individual (see methods). Yellow tracks during autumns 2015 and 2016 are from the same individual. Mapped on an orthographic projection. 35
- Figure 3.1 : Breeding distributions of (a) Ringed and Semipalmated Plovers (*C. hiaticula/semipalmatus*) and (b) Golden Plovers (*P. dominica/fulva/apricaria*) in comparison with distribution ranges of (c) the Arctic Fox (*Vulpes lagopus*) and (d) lemmings (*Lemmus* and *Dicrostonyx*). Note the wide distribution of Ringed Plovers, virtually overlapping the entire Arctic Fox distribution, and the absence of Golden Plovers from some lemming free areas. Data from Cramp and Simmons (1983), IUCN (2016), Mehlum (1990) and Chester (2016). Arctic centered maps based on orthodromic projection. Photo credit: D.-J. Léandri-Breton. 56
- Figure 3.2 : Daily nest survival rates estimated with logistic-exposure method for American Golden Plover (*Pluvialis dominica*) and Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*) monitored on Bylot Island (Nunavut) over three years. Error bars represent mean standard errors and n the number of nests included in the analysis. 57
- Figure 3.3 : Kaplan-Meier survival probabilities for uncovered (a) and covered (b) artificial nests deployed in 2015 (□) and 2016 (▲) in stony shores (solid lines) or mesic tundra habitat (dotted lines) on Bylot Island (Nunavut). Each data point represents the survival estimate at time t (with mean standard error). 58

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Identifier les processus régissant l'abondance et la répartition géographique des espèces, et leurs changements dans le temps, demeure un des principaux défis de l'écologie et de la biogéographie (Brown et al. 1996, Gaston 2009, Wisz et al. 2013, Cox et al. 2016). Mieux comprendre les facteurs limitant la répartition spatiale des espèces est d'autant plus pertinent dans le double contexte de la perte de biodiversité et des changements globaux actuels (ex. changements climatiques, espèces invasives, pertes d'habitat; Davis et al. 1998, Pearson et Dawson 2003, DeRivera et al. 2005, Gaston 2009, Hof et al. 2012).

L'étude de la limite de répartition des espèces, au cœur de la biogéographie, est étroitement liée au concept de niche écologique : l'aire de répartition étant la réalisation à l'échelle spatiale de la niche écologique de l'espèce (Sexton et al. 2009). La niche écologique fondamentale correspond au gradient de facteurs environnementaux permettant à une espèce de persister, c'est-à-dire d'avoir un taux de croissance positif lorsque rare (Hutchinson 1978). Si régulée par des facteurs locaux, la densité d'une espèce à un site donné devrait refléter son niveau d'adaptation aux conditions environnementales locales (Holt and Barfield 2009). Ainsi, à l'extérieur de sa niche fondamentale, les conditions propres à l'espèce ne lui étant pas adéquates, cette espèce devrait décroître en abondance et tendre vers l'extinction locale (Holt and Barfield 2009). À cela s'ajoutent les processus d'immigration et d'émigration pouvant aussi influencer la distribution spatiale, selon la capacité de dispersion propre à l'espèce (Pulliam 1988, Holt 2003). Dans certains cas, l'immigration peut permettre à une espèce d'être présente là où les conditions environnementales ne correspondent pas à sa niche écologique (Holt 1985, Pulliam 1988), alors que les barrières écologiques ou autres contraintes à la dispersion peuvent empêcher une espèce de coloniser une région lui étant pourtant propice (Holt 2003). La niche écologique réalisée (Hutchinson 1957) comprend l'ensemble des environnements où une espèce est présente en considérant les facteurs abiotiques et biotiques, ainsi que les limitations à la dispersion (Pulliam 2000). L'aire de répartition d'une espèce serait donc déterminée par la concordance entre les prérequis de la niche réalisée de l'espèce et le

patron de variabilité spatiale des facteurs environnementaux (Brown 1984, Guisan and Zimmermann 2000, Holt 2003) ainsi que par les interactions de ces facteurs avec les processus de dispersion et les événements historiques ayant façonné les environnements actuels (Wisz et al. 2013, Cox et al. 2016 ; see Figure 1.1).

FACTEURS HISTORIQUES : COLONISATIONS SUCCESSIVES DE L'ARCTIQUE RYTHMEES PAR LES PERIODES GLACIAIRES

L'influence des processus historiques, tels que des événements climatiques ou géologiques antérieurs, est l'un des principaux facteurs qui limite notre capacité à comprendre les processus déterminant la répartition actuelle des organismes (Guisan and Zimmermann 2000, Stevens 2006 ; Figure 1.1). Chez les oiseaux par exemple, certaines routes migratoires en apparence sous-optimales au point de vue d'économie d'énergie ou de temps pourraient refléter les patrons historiques de colonisation et d'expansion des espèces migratrices (Alerstam et al. 2003). L'un des principes en cause est celui des contraintes inhérentes au programme migratoire endogène acquis génétiquement qui pourraient freiner le développement de nouvelles routes migratoires nécessitant des changements trop complexes ou trop rapides de ce programme (Alerstam et al. 2003). Sutherland (1998) a fait la revue des routes migratoires en apparence sous-optimales, dont plusieurs résultent d'une expansion géographique intercontinentale récente dans l'aire de répartition de l'espèce. Par exemple, la route transatlantique empruntée par certaines espèces ou sous-espèces du Néarctique pour rejoindre leurs aires d'hivernage en Europe ou en Afrique pourrait sembler sous-optimale étant donné la présence apparente d'habitats d'hivernage propices en Amérique du Sud, dont l'accès n'implique pas un long vol transocéanique relativement risqué et associé à des coûts énergétiques élevés. L'une des explications de la présence actuelle de telles routes migratoires réside possiblement dans les patrons historiques de colonisation, ces espèces continuant d'utiliser les aires d'hivernage ancestrales (Alerstam et al. 2003, Newton 2008). Dans les régions nordiques, un facteur historique prépondérant est celui des périodes glaciaires successives qui, au cours des dernières 2,5 millions années, ont de manière répétées contraint vers le sud la répartition des espèces animales et végétales

(Hawkins and Porter 2003, Newton 2008). La répartition actuelle des espèces arctiques serait ainsi le résultat d'une recolonisation progressive des régions arctiques suite à la dernière déglaciation (14 000 à 8 000 ans) à partir de « refuges glaciaires » (Ploeger 1968, Hawkins and Porter 2003, Newton 2003). Le Bécasseau variable (*Calidris alpina*) est une espèce circumpolaire pour laquelle cinq lignées génétiques ont été identifiées, chacune d'elles centrées sur des aires de nidification distinctes associées à des refuges glaciaires (Wenink et al. 1993). À la fin de la dernière période glaciaire, le retrait beaucoup plus rapide de l'inlandsis européen par rapport à l'inlandsis laurentien d'Amérique (Denton 1981) a pu favoriser la colonisation des terres nouvellement libérées du Haut Néalctique par des populations en provenance de refuges situés en Europe plutôt qu'en Amérique (Alerstam et al. 1986). Ainsi, le développement des routes migratoires actuelles pourrait être expliqué par la colonisation historique post-glaciaire: les populations ayant colonisé le Néalctique plus récemment continueraient d'utiliser les routes migratoires ancestrales vers les anciennes aires d'hivernage en Europe alors que celles établies depuis plus longtemps auraient développé de nouvelles aires d'hivernage en Amérique (Cox 1968, Newton 2008). Cependant, afin de comprendre pourquoi la route migratoire entre le Néalctique et l'Europe persiste aujourd'hui, il est nécessaire de chercher des réponses dans les conditions écologiques actuelles favorisant le maintien d'une migration transatlantique (Alerstam et al. 1986).

BARRIERES GEOGRAPHIQUES ET MIGRATIONS

Il est largement accepté que l'un des principaux facteurs limitant la répartition des espèces est la présence de barrières écologiques qui freinent la dispersion des individus (Newton 2003, Cox et al. 2016 ; Figure 1.1). Chez les oiseaux, le vol a donné à ce groupe une capacité de dispersion et de colonisation parmi les plus importantes chez les vertébrés, leur permettant d'occuper des habitats et des régions parfois très isolés. Pourtant, les barrières écologiques telles que les chaînes de montagnes, les océans (pour les espèces terrestres), les déserts et les calottes glaciaires ont une influence majeure sur l'évolution des

routes migratoires et la répartition des espèces aviaires (Moreau 1972, Berthold 2001), rendant certaines régions inaccessibles comme sites de nidification ou d'hivernage (Henningsson and Alerstam 2005). Ces barrières constituent des territoires inhospitaliers n'offrant pas aux migrateurs la possibilité de faire des haltes pour reconstituer leurs réserves énergétiques, imposant donc des vols continus de longue durée pour les traverser (Henningsson and Alerstam 2005). Bien que les migrateurs puissent faire preuve d'une grande efficacité métabolique lors des vols de longues distances (Kvist et al. 2001), de tels vols restent coûteux énergétiquement et requièrent des réserves énergétiques importantes (Pennycuick 1975). En plus du coût métabolique du vol, les individus doivent assumer un coût additionnel lié au transport de réserves endogènes, puisque ces réserves augmentent la masse de l'oiseau et réduisent son aérodynamisme (Pennycuick 1975). Cette charge additionnelle peut aussi entraîner un risque de prédation plus élevé en réduisant l'agilité de l'oiseau (Hedenström 1992, Witter and Cuthill 1993). De plus, les longs vols effectués au-dessus des barrières, ou en périphérie pour les contourner, peuvent augmenter le risque de mortalité causée par des conditions climatiques défavorables rencontrées en route (Newton 2008, Shamoun-Baranes et al. 2010).

Dans leur analyse comparative des parcours migratoires chez les oiseaux de rivage de l'Arctique, Henningsson et Alerstam (2005) ont démontré que l'évolution des routes migratoires chez ce groupe est contrainte par la présence de grandes barrières écologiques. Plusieurs oiseaux de rivage de l'Arctique sont capables de très longs vols continus (ex. Pennycuick et Battley 2003, Gill et al. 2005, Alves et al. 2016) demandant un niveau d'effort physique inégalé chez les vertébrés (Piersma 2011). Pour y arriver, ce groupe est connu pour leurs adaptations physiologiques favorisant leur endurance au vol, notamment la modulation saisonnière dans la taille de leurs organes internes (Piersma and Gill, 1998, Battley et al. 2000, Piersma 2011). Ce n'est pas la distance en tant que tel, mais plutôt la distance au-dessus des barrières qui limiterait l'évolution des routes migratoires chez ces oiseaux (Henningsson and Alerstam 2005). Les auteurs soulignent que cet « effet barrière » est généralement plus prononcé dans la portion nord des routes migratoires, près des sites de nidification. Les haltes migratoires les plus nordiques auraient ainsi un rôle prépondérant

dans l'établissement des routes migratoires chez les oiseaux de rivage (Henningsson and Alerstam 2005).

La stratégie utilisée par les migrateurs pour traverser les barrières présentes le long de leur route migratoire semble notamment être influencée par la nature de ces barrières (ex. largeur, orientation) et par la disponibilité de routes alternatives (Alerstam 2001). Puisque les coûts énergétiques associés au transport des réserves augmentent rapidement avec la distance à parcourir, les migrateurs économisent généralement de l'énergie en voyageant par courtes étapes de vols (Alerstam and Lindström 1990). Certains migrateurs effectuent donc des détours pour éviter les barrières écologiques importantes et ce, même si une traversée directe reste dans leur capacité potentielle de vol (Alerstam 2001). Cependant, le comportement migratoire des individus varie généralement selon les pressions de sélection auxquelles ceux-ci doivent faire face (Hedenström and Alerstam 1997, Alerstam 2001), faisant en sorte que les migrateurs opteront le plus souvent pour une stratégie permettant de minimiser soit la durée totale de migration, soit les dépenses énergétiques de vol (Alerstam and Lindström 1990). Par exemple, les migrateurs tendent à minimiser la durée migratoire au printemps afin de bénéficier d'une arrivée hâtive sur le site de reproduction (Hedenström and Alerstam 1997); on peut ainsi s'attendre à ce que les migrateurs soient davantage enclins à traverser directement les barrières écologiques au printemps plutôt qu'à l'automne, même si cela engendre des coûts énergétiques supplémentaires (Alerstam 2001).

Selon la longueur du détour nécessaire, contourner une barrière engendre aussi des coûts, essentiellement en énergie et en temps (Alerstam 2001). Si le détour par rapport à la route la plus courte rallonge de manière importante la longueur ou la durée du parcours, traverser la barrière peut devenir avantageux (Battley et al. 2012). Ainsi, plutôt que d'éviter la barrière entièrement, le détour optimal est généralement un raccourci à travers une partie de la barrière, souvent une portion plus étroite de celle-ci permettant de minimiser la longueur du vol continu (Alerstam 2001).

Les vols permettant de traverser d'importantes barrières écologiques requièrent plusieurs adaptations, soit physiologiques et comportementales pour les longs vols

continus, soit au niveau du programme d'orientation interne afin de les contourner (Gwinner 1996, Alerstam 2001, Berthold 2001, Alerstam et al. 2003, Henningsson and Alerstam 2005). Pourtant, certaines routes migratoires ont évolué en dépit de la présence d'imposantes barrières écologiques rencontrées en chemin.

Le long des routes migratoires Euro-africaines, plus de 2 milliards de migrateurs sont confrontés au désert du Sahara qu'ils doivent traverser sur 1500 à 2000 km avant de rejoindre leur aire d'hivernage en Afrique tropicale (Hahn et al. 2009, Adamík et al. 2016). Une majorité de ces migrateurs doivent se poser en plein désert durant la journée (Schmaljohann et al. 2007), mais des passereaux prolongent régulièrement leur vol au-dessus du désert bien après le lever du soleil, alors qu'ils sont normalement des migrateurs nocturnes (Adamík et al. 2016). De tels vols diurnes ont aussi été rapportés chez des passereaux au-dessus d'autres grandes barrières écologiques, notamment chez la Paruline rayée (*Setophaga striata*) traversant l'Atlantique Ouest (DeLuca et al. 2015). Cette espèce, ainsi que de nombreux autres passereaux et limicoles nichant dans l'Est de l'Amérique du Nord, effectuent un long vol continu au-dessus de l'Atlantique, ce qui permet de raccourcir leur migration automnale jusqu'à leur aire d'hivernage dans les Caraïbes ou en Amérique du Sud (Williams et al. 1977, Richardson 1979, Brown et al. 2017). Chez les oiseaux terrestres, le plus long vol transocéanique connu est accompli par la Barge rousse (*Limosa lapponica baueri*) qui parcourt chaque automne environ 10 000 km en vol continu à travers le Pacifique afin de relier son aire de nidification en Alaska et ses aires d'hivernage en Australie ou en Nouvelle-Zélande (Gill et al. 2009).

Les routes migratoires traversant le Sahara, l'Atlantique Ouest ou le Pacifique coïncident avec des patrons de vents dominants favorables qui peuvent grandement faciliter les vols continus au-dessus des barrières naturelles (Richardson 1979, Stoddard et al. 1983, Erni et al. 2005, Gill et al. 2009, Schmaljohann et al. 2009). Les conditions de vent peuvent ainsi fortement influencer la stratégie migratoire utilisée par les migrateurs pour traverser les barrières géographiques (Alerstam 2001). En effet, la vitesse du vent peut atteindre plusieurs fois celle des oiseaux en migration et, en conséquence, largement affecter la durée

du vol, l'orientation des migrateurs ainsi que les coûts énergétiques de vol (Richardson 1990, Weber et al. 1998, Liechti 2006, Alerstam 2011). Ainsi, les décisions prises par les individus sont souvent influencées par les conditions de vent au moment du départ en migration (ex. Åkesson et Hedenström 2000, Schaub et al. 2004) ou une fois dans les airs, par exemple en ajustant leur altitude de vol (Gauthreaux 1991, Bruderer et al. 1995, Liechti and Bruderer 1998, Schmaljohann et al. 2009). La constance géographique et saisonnière de certains patrons de vents globaux crée des routes optimales pour les migrateurs (Kranstauber et al. 2015) qui, à l'échelle des populations, peuvent agir comme facteur évolutif déterminant (Alerstam 1979, Kemp et al. 2010).

Il a été proposé que la présence récurrente de vents favorables au-dessus de l'Atlantique Nord a pu faciliter l'évolution d'une route migratoire automnale directe entre les régions du Néarctique et l'Europe ou l'Afrique (Salomonsen 1967, Alerstam 1996). Au sud de l'Islande, une zone dépressionnaire se déplace régulièrement vers l'Est et engendre un mouvement antihoraire des vents dominants (Williamson 1958, Alerstam 1996, Summers et al. 2014). À l'automne, les migrateurs néarctiques pourraient ainsi profiter des vents favorables en longeant le sud de la dépression afin de traverser l'Atlantique Nord en un seul vol continu (Williamson 1958, Alerstam 1996). Durant leur vol transocéanique automnal entre le Canada ou le Groenland et les Îles britanniques, les Bécasseaux violets suivis par géolocalisateurs ont rencontré des vents favorables au moins lors de la première partie de leur trajet et certains d'entre eux ont même pu profiter d'une assistance éolienne sur toute la durée de leur vol en longeant le sud de la dépression (Summers et al. 2014). Cependant, les Bécasseaux violets n'ont été suivis qu'au cours d'une seule année; il reste à déterminer si les patrons des vents dominants offrent une assistance éolienne constante d'une année à l'autre et si les migrateurs peuvent profiter d'une telle assistance pour rejoindre de manière directe des points d'arrivée situés plus au sud (ex. Espagne, Afrique de l'Ouest).

FACTEURS BIOTIQUES ET INTERACTIONS PREDATEURS-PROIES

Les facteurs biotiques sont reconnus pour affecter la distribution spatiale des espèces à l'échelle locale (ex. 10 km² ou moins) via différents mécanismes tels que la prédation, la compétition, le mutualisme, les processus de facilitation ou encore les relations hôtes-parasites (Wisz et al. 2013). L'importance de ces facteurs biotiques sur la répartition géographique des espèces est cependant encore largement débattue (Godsoe et al. 2017). En effet, à large échelle leurs effets sont souvent considérés négligeables par rapport aux facteurs abiotiques tels que le climat (Pearson and Dawson 2003, Soberón 2007, Wiens 2011). Des évidences de l'influence des facteurs biotiques sur les patrons de distributions spatiales à large échelle se retrouvent cependant dans plusieurs études paléo-écologiques (ex. Webb 1976, Stanley et Newman 1980, Maas et al. 1988, MacFadden 2006) et contemporaines de la répartition des espèces (ex. Maran et Henttonen 1995, Tompkins et al. 2003, Kissling et al. 2007).

La prédation peut être un facteur biotique déterminant pour la présence ou l'absence d'une espèce dans une communauté locale en créant des populations puits, et ainsi jouer un rôle prépondérant dans la répartition des espèces (Holt and Barfield 2009 ; Figure 1.1). À la marge de l'aire de répartition, la mortalité causée par un prédateur pourrait ainsi se traduire par une coupure nette de l'aire de répartition d'une proie (Holt and Barfield 2009). En effet, la capacité à tolérer les ennemis naturels, en évitant la mortalité ou en maintenant une natalité qui surpasse la mortalité, est un aspect important caractérisant la niche réalisée d'une espèce et donc la capacité de celle-ci à se maintenir à un site donné (Chase and Leibold 2003). La présence de superprédateurs, en particulier, peut avoir une influence importante sur l'abondance et la répartition d'espèces-proies dans les écosystèmes marins, terrestres et d'eau douce (Estes et al. 2011). Un exemple bien connu est celui de la réintroduction des loups (*Canis lupus*) dans le parc de Yellowstone (Wyoming, É-U) qui, en l'espace de 4 ans, a eu un impact positif sur la végétation arbustive de certains secteurs du parc (Ripple et Beschta 2003). La croissance accrue de la végétation est attribuable à un changement dans la distribution spatiale des wapitis (*Cervus canadensis*) qui ont

commencé à éviter les sites associés à un risque de prédation plus élevé (Ripple et Beschta 2003, Halofsky et Ripple 2008).

Il est intéressant de noter qu'un prédateur généraliste est considéré plus susceptible de limiter l'aire de répartition d'une espèce de proie qu'un prédateur spécialiste puisque sa densité peut être maintenue par la présence de proies alternatives (Holt and Barfield 2009). Au contraire, un prédateur spécialiste ayant une forte réponse numérique et fonctionnelle aux changements de densité de sa proie principale, pourra difficilement maintenir une pression de prédation constante susceptible d'entraîner l'extinction locale de la proie aux endroits où celle-ci est rare (ex. à la marge de l'aire de répartition de sa proie; Holt et Barfield 2009). En revanche, un prédateur spécialiste peut entraîner une réduction de la répartition de sa proie si sa dispersion vers des sites de plus faible productivité de proies est importante (Owen and Lewis 2001, Holt and Barfield 2009, Holt et al. 2011).

L'effet relatif des facteurs biotiques sur la distribution spatiale et l'abondance des espèces devrait diminuer avec l'augmentation de la latitude compte tenu des facteurs environnementaux qui deviennent plus contraignants à la marge nordique des aires de répartition dans les hautes latitudes (MacArthur 1972). De plus, le nombre d'interactions entre les espèces étant plus élevé dans les régions méridionales en raison d'une plus grande diversité, les facteurs biotiques y prendraient davantage d'importance, notamment par la compétition et la prédation (Dobzhansky 1950, MacArthur 1972, Brown et al. 1996). Cependant, plus il y a d'espèces interagissant, plus il devient difficile d'isoler les facteurs biotiques pouvant déterminer les patrons globaux de distribution spatiale étant donné la complexité de ces interactions à large échelle. En ce sens, Wisz et al. (2013) spécifient que les écosystèmes simplifiés où moins d'espèces interagissent, tels que les régions arctiques, alpines et les îles, offrent de bons systèmes pour l'étude des effets des facteurs biotiques sur la répartition des espèces.

Dans les régions arctiques, certaines études ont déjà révélé le rôle prépondérant de la prédation sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Dans leur étude à large échelle, McKinnon et al. (2010a) ont démontré que le risque de prédation peut

représenter un facteur majeur expliquant les migrations aviaires vers les régions arctiques. Le long d'un gradient latitudinal de 3350 km culminant au 82° parallèle nord, ils ont déterminé que le risque de prédation, mesuré grâce à des nids artificiels, diminue de 3,6% par degré de latitude, ce qui correspond à une réduction du risque de 65% le long de ce gradient. Il y a ainsi un bénéfice net important en termes de succès reproducteur pour les espèces qui entreprennent les longues et coûteuses migrations vers les régions arctiques. McKinnon et al. (2010a) mettent ainsi en lumière le rôle potentiel de la prédation dans le développement des grandes routes migratoires vers l'Arctique et de la répartition des espèces dans les écosystèmes terrestres nordiques.

Les réseaux trophiques des écosystèmes terrestres arctiques sont généralement moins complexes que ceux des régions plus méridionales (Rohde 1992, Mittelbach et al. 2007, Legagneux et al. 2012). De plus, notre compréhension des interactions interspécifiques dans la toundra arctique bénéficie de résultats cumulés par des études écosystémiques à long terme qui y sont réalisées (Legagneux et al. 2014) et de la possibilité d'observer directement les interactions entre les espèces de vertébrés (ex. Stickney 1991, Bêty et al. 2002, Lecomte et al. 2008). Le Renard arctique (*Vulpes lagopus*) est le prédateur clef de la toundra et est largement distribué dans l'ensemble des régions circumpolaires (Norén et al. 2011). C'est un prédateur généraliste qui s'alimente d'une grande variété de proies, mais qui se spécialise de manière opportuniste sur les lemmings (genres *Lemmus* et *Dicrostonyx*) lorsque ceux-ci sont présents (Elmhagen et al. 2000, Eide et al. 2005, Gauthier et al. 2011). Sur une grande partie de son aire de répartition, le Renard arctique répond de manière numérique et fonctionnelle aux cycles d'abondance des lemmings qui suivent généralement une périodicité de 3-4 ans (Kaikusalo et Angerbjörn 1995, Angerbjörn et al. 1999, Gilg et al. 2006, Gauthier et al. 2013). Cela a des répercussions indirectes sur les proies alternatives telles que les nids d'oiseaux de la toundra. En effet, lors des années de fortes abondances relatives de lemmings, la pression de prédation sur les nids d'oiseaux est typiquement réduite (McKinnon et al. 2014) et le succès reproducteur des oiseaux en est augmenté (Summers et al. 1998, Bêty et al. 2002, Blomqvist et al. 2002, Morrissette et al. 2010).

Gilg et Yoccoz (2010) ont souligné le fait que certaines espèces d'oiseaux de rivage arctiques (ex. Bécasseaux maubèche *Calidris canutus*, Bécasseau sanderling *Calidris alba*, Pluvier doré *Pluvialis dominica/apricaria/fulva*; IUCN 2016) nichent quasi exclusivement à l'intérieur de l'aire de répartition des lemmings, là où la pression de prédation est régulièrement temporisée par la forte abondance de lemmings certaines années. L'absence de lemmings dans de grandes régions, telles que l'Ouest et le Sud du Groenland ou encore le Svalbard, résulterait en une pression de prédation accrue sur les nids d'oiseaux par les prédateurs terrestres comme le renard (Larson 1960, Gilg and Yoccoz 2010). Cela suggère que les espèces d'oiseaux arctiques plus sensibles à la prédation ne peuvent pas maintenir de populations viables à long terme dans les régions où le risque de prédation est élevé (ex. dans les régions où les lemmings sont absents) alors que les espèces nichant sur l'ensemble de l'aire de répartition du Renard arctique seraient moins sensibles à la prédation (Gilg and Yoccoz 2010). En effet, certaines espèces d'oiseaux arctiques (ex. Pluvier grand-gravelot *Charadrius hiaticula*, Bécasseau violet *Calidris maritima* et Phalarope à bec étroit *Phalaropus lobatus*; IUCN 2016) ont une répartition géographique très large comprenant des régions sans lemmings et couvrant l'essentiel de la répartition du Renard arctique. Gilg et Yoccoz (2010) illustrent ainsi un exemple probant d'espèces-proies dont la répartition géographique arctique est limitée par la pression de prédation. Cependant, les auteurs n'ont pas testé la différence de vulnérabilité à la prédation entre des espèces ayant des aires de répartition contrastées et n'ont pas émis d'hypothèses quant aux mécanismes pouvant expliquer cette différence de vulnérabilité.

OBJECTIFS ET HYPOTHESES DE L'ETUDE

Considérant les effets potentiels des barrières écologiques et de la prédation sur la répartition géographique et l'abondance des espèces (Figure 1.1), nous avons étudié ces thématiques chez des oiseaux de rivage (limicoles), un groupe taxonomique connu pour leurs longues migrations et particulièrement affecté par les variations dans la pression de prédation. La description des stratégies utilisées par les limicoles pour traverser les

barrières écologiques est essentielle pour mieux comprendre l'évolution des routes migratoires et la répartition géographique actuelle des espèces. Ainsi, l'**objectif principal du premier chapitre** de l'étude était de définir la stratégie employée pour traverser les barrières écologiques rencontrées le long du parcours migratoire chez un limicole effectuant une migration transatlantique et nichant dans le Haut-Arctique canadien, le Pluvier grand-gravelot (*Charadrius hiaticula*). La route migratoire transatlantique, reliant les aires de nidification du Néarctique aux aires d'hivernage en Europe et en Afrique, est caractérisée par la présence de barrières écologiques majeures, l'Océan Atlantique Nord mais aussi la calotte glaciaire du Groenland. Ce système migratoire est donc particulièrement adéquat pour étudier les stratégies des espèces confrontées à des barrières écologiques. Pour répondre à notre premier objectif, des géolocalisateurs ont été déployés sur des Pluviers grand-gravelot nicheurs à l'Île Bylot (Nunavut, Canada), ce qui a permis d'acquérir des données sur la migration de 20 individus, réparties sur trois années. Selon le concept énoncé par Henningsson et Alerstam (2005), nous prévoyions que les individus fassent des détours afin de minimiser la distance au-dessus des barrières écologiques en faisant escale en Islande pour réduire le vol transocéanique et contourner la calotte glaciaire du Groenland par le sud. À l'automne cependant, étant donné la présence régulière d'une zone dépressionnaire au sud de l'Islande pouvant créer des vents favorables (Salomonsen 1967, Alerstam 1996), nous prévoyions que les individus effectuent un vol transocéanique direct jusqu'en Europe ou en Afrique.

L'**objectif principal du deuxième chapitre** était de démontrer la différence de vulnérabilité à la prédation chez des espèces de limicoles arctiques ayant des aires de répartition contrastées et de vérifier par quel mécanisme cette différence de vulnérabilité pouvait s'opérer. Nous avons émis l'hypothèse qu'une espèce de limicoles nichant sur l'ensemble de l'aire de répartition du Renard arctique, soit le Pluvier grand-gravelot, serait moins vulnérable à la prédation parce qu'elle utilise un habitat de nidification plus sécuritaire, les berges rocailleuses, comparativement à une autre espèce dont l'aire de nidification est plus restreinte et nichant en toundra mésique, soit le Pluvier doré (*Pluvialis dominica/apricaria/fulva*). Nos objectifs spécifiques étaient donc **i)** d'évaluer s'il existe une

différence dans la vulnérabilité à la prédation entre les nids des Pluviers grands-gavelots (*Charadrius hiaticula/semipalmatus*) et doré et **ii**) de vérifier si cette différence peut s'expliquer par le risque de prédation associé aux habitats de nidification sélectionnés par chaque espèce. La répartition géographique du Pluvier grand-gravelot s'étend sur un plus large gradient latitudinal (4500 km, 43° à 83° N) que le Pluvier doré (2800 km, 52° à 77° N) et couvre de grandes régions où ce dernier est absent (IUCN 2016), incluant des régions où la pression de prédation est possiblement plus élevée (ex. régions sans lemmings telles que le Sud et l'Ouest du Groenland et le Svalbard; Larson 1960, Gilg et Yoccoz 2010). Cependant, ces pluviers ont tous deux une distribution circumpolaire, permettant ainsi la comparaison à large échelle de leurs aires de répartition puisque celles-ci ne sont pas restreintes à un seul continent. De plus, chez ces pluviers, les parents alternent pour la couvaison (Bulla et al. 2016) et démontrent des comportements anti-prédateurs similaires pour défendre leur nid (Drury 1961). Pour répondre aux objectifs du deuxième chapitre, nous avons effectué le suivi des nids de Pluviers grand-gravelot et de Pluviers dorés durant trois étés consécutifs à l'Île Bylot afin d'estimer la probabilité de survie des nids. De plus, nous avons utilisé des nids artificiels semblables aux nids de pluviers, afin de comparer le risque de prédation dans l'habitat de nidification utilisé par le Pluvier grand-gravelot, les rives rocailleuses, et celui utilisé par le Pluvier doré, la toundra mésique. Nous nous attendions que, là où les deux pluviers coexistent, ceux nichant le long des berges rocailleuses soient moins vulnérables à la prédation que ceux nichant en toundra mésique et que cette différence se reflète dans le risque de prédation associé à leur habitat de nidification respectif. Si cette prédiction est avérée, cela suggère que les espèces adaptées à nicher dans des habitats moins risqués seraient plus aptes à persister dans des régions caractérisées par une pression de prédation élevée, et ainsi maintenir une aire de répartition plus large.

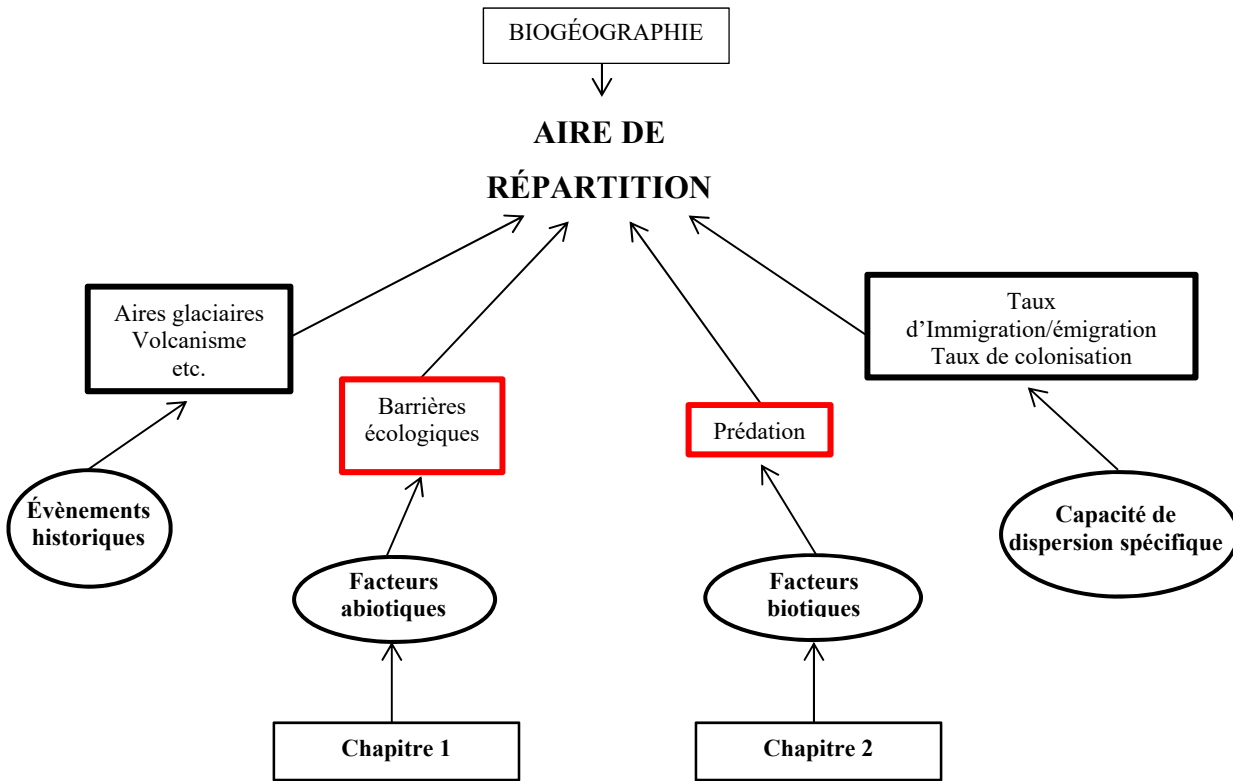


Figure 1.1 : Exemples de facteurs pouvant influencer la limite de répartition des espèces (boîtes) et leur positionnement par rapport aux principaux concepts relatifs à la biogéographie (bulles). Seuls les facteurs abordés dans le mémoire sont présentés, notamment les principaux thèmes de chacun des chapitres (boîtes rouges).

CHAPITRE 1
VARIATION SAISONNIÈRE DES STRATÉGIES MIGRATOIRES EN PRÉSENCE
DE BARRIÈRES ÉCOLOGIQUES CHEZ UN MIGRATEUR NÉARCTIQUE
HIVERNANT EN AFRIQUE

1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les barrières écologiques, telles que les océans, les chaînes de montagnes et les glaciers, peuvent avoir un effet substantiel sur l'évolution des migrations animales. Le long de la route migratoire reliant les sites de nidification de l'Arctique nord-américain et les aires d'hivernage en Europe ou en Afrique, les espèces néarctiques sont confrontées à des barrières majeures, l'Océan Atlantique et la calotte glaciaire du Groenland. À l'aide de géolocalisateurs, nous avons identifié les aires d'hivernage des Pluviers grand-gravelot nichant dans l'Arctique canadien et examiné les stratégies migratoires utilisées par ces migrants néarctiques le long de la route transatlantique. L'aire d'hivernage principale des Pluviers grand-gravelot (n = 20) était localisée en Afrique de l'Ouest. Les résultats ont révélé un patron migratoire contrasté entre les saisons, montrant que les pluviers minimisent les distances de vol au-dessus de l'océan au printemps en faisant un détour pour faire halte en Islande. À l'automne, cependant, la plupart des individus traversent l'océan en un vol direct du sud du Groenland jusqu'en Europe de l'Ouest, aussi loin que le sud de l'Espagne. Ces stratégies sont probablement le résultat des vents antihoraires dominants associés au système dépressionnaire islandais. De plus, les pluviers ont largement contourné la calotte glaciaire groenlandaise à l'automne alors qu'au printemps, certains individus ont apparemment traversé la calotte au nord du 65°N. Notre étude a souligné l'importance de l'Islande comme halte printanière et a démontré que de petits migrants néarctiques peuvent accomplir des vols transatlantiques directs entre le Groenland et le sud de l'Europe.

Cet article intitulé « *Seasonal variation in migration strategies used to cross ecological barriers in a Nearctic migrant wintering in Africa* » est en attente de soumission

dans la revue scientifique *Journal of Avian Biology*. Les coauteurs sont Jean-François Lamarre, agent des sciences à Savoir Polaire Canada, ainsi que mon directeur de recherche Joël Bêty, professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. En tant que premier auteur, ma contribution a été de définir la question de recherche, d'élaborer les hypothèses et objectifs de travail, de récolter les données sur le terrain (2014-2017), d'exécuter les analyses spatiales et de rédiger l'article. Le deuxième auteur, Jean-François Lamarre, a fourni une partie des scripts d'analyse spatiale et aidé à les développer. Joël Bêty, dernier auteur, a été impliqué dans toutes les étapes du processus ayant mené à cet article, de l'élaboration des hypothèses jusqu'à la révision. Cet article a fait l'objet d'une présentation par affiche aux congrès annuels provinciaux du Centre d'Études Nordiques (CEN) le 11 février 2016 à Trois-Rivières et de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQEBC) le 5 novembre 2016 à Rimouski ainsi qu'au congrès national ArcticNet le 11 décembre 2018 à Ottawa. Les résultats ont également fait l'objet d'une présentation publique de vulgarisation scientifique auprès de la communauté nordique de Pond Inlet, au Nunavut, le 1^{er} juin 2016 (financement EnviroNord).

1.2 SEASONAL VARIATION IN MIGRATION STRATEGIES USED TO CROSS ECOLOGICAL BARRIERS IN A NEARCTIC MIGRANT WINTERING IN AFRICA

Don-Jean Léandri-Breton^{1*}, Jean-François Lamarre^{1,2} and Joël Bêty^{1*}

¹ Département de Biologie, Chimie et Géographie et Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L3A1

² Polar Knowledge Canada, 29C Mitik Street, Cambridge Bay, Nunavut, X0B0C0

*corresponding authors: don-jean.leandri-breton@uqar.ca; joel_bety@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

Ecological barriers such as oceans, mountain ranges or glaciers can have a substantial influence on the evolution of animal migration. Along the migration flyway connecting breeding sites in the North American Arctic and wintering grounds in Europe or Africa, Nearctic species are confronted with significant barriers such as the Atlantic Ocean and the Greenland icecap. Using geolocation devices, we identified wintering areas used by Ringed Plovers nesting in the Canadian High-Arctic and investigated migration strategies used by these Nearctic migrants along the transatlantic route. The main wintering area of the Ringed Plovers ($n = 20$) was located in Western Africa. We found contrasting seasonal migration patterns, with Ringed Plovers minimizing continuous flight distances over the ocean in spring by making a detour to stop in Iceland. In autumn, however, most individuals crossed the ocean in one direct flight from Southern Greenland to Western Europe, as far as Southern Spain. This likely resulted from prevailing anti-clockwise winds associated with the Icelandic low-pressure system. Moreover, the plovers we tracked largely circumvented the Greenland icecap in autumn, but in spring, some plovers apparently crossed the icecap above the 65°N. Our study highlighted the importance of Iceland as a stepping-stone during the spring migration and showed that small Nearctic migrants can perform non-stop transatlantic flights from Greenland to Southern Europe.

1.4 INTRODUCTION

Ecological barriers such as mountain ranges, oceans, desert or glaciers can have a substantial influence on the evolution of animal migration routes (Moreau 1972, Berthold 2001, Alerstam et al. 2003). Among birds, crossing large ecological barriers can involve highly demanding non-stop flights, as refuelling along the way is not possible (Alerstam 2001). Although long-distance migrants can display a high level of metabolic efficiency during continuous flights (Kvist et al. 2001), such flights can involve extreme physiological efforts (Piersma 2011) and increase mortality risk due to unpredictable weather encountered *en route* (Newton 2008). Moreover, migrants need additional energy to carry the extra fuel reserves required for long non-stop flights (Pennycuik 1975, Alerstam 2001). Migrants appear to minimize such costs by often making significant detours to reduce distances over ecological barriers (Alerstam 2001), unless wind patterns are favorable for a direct barrier crossing (Erni et al. 2005, Liechti 2006, Alerstam 2011). Such detours are often undertaken even though crossing the barriers is within the migrants' potential flight range capacities (Alerstam 2001).

Although the ability to cross or circumvent barriers requires complex adaptations (Henningson and Alerstam 2005, Corman et al. 2014), some migration routes evolved despite the presence of major barriers along the way (e.g. Gill et al. 2009, Johnson et al. 2011, Klaassen et al. 2011, DeLuca et al. 2015). The migration flyway between breeding grounds in the North American Arctic and wintering quarters in Europe and Africa is indicative of the capacity of some species to cross extensive barriers during migration. Species using this flyway are typically confronted with the Greenland ice cap, which can be circumvented (Wilson 1981), and the North Atlantic Ocean, which cannot be avoided. Although this impressive transatlantic migration has been the subject of investigation for decades (e.g. Snow 1953, Salomonsen 1967, Alerstam 1996, Thorup et al. 2006), the migration strategies of most migrants using this route remain poorly known. At least 9 Nearctic species breeding in Eastern Canada and/or Western Greenland are known to use the transatlantic flyway, including two goose species (Brent Goose *Branta bernicla hrota*

and Greater White-fronted Goose *Anser albifrons flavirostris*; Gudmundsson et al. 1995, Fox et al. 2013), one passerine (Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe leucorhoa*, Bairlein et al. 2012), and six shorebird species (Cramp and Simmons 1983, Delany et al. 2009): Red Knot (*Calidris canutus islandica*), Sanderling (*Calidris alba*), Dunlin (*Calidris alpina schinzii*) Purple Sandpiper (*Calidris maritima*), Ruddy Turnstone (*Arenaria interpres interpres*) and Ringed Plover (*Charadrius hiaticula psammmodromus*).

When confronted with major barriers where alternative routes over suitable habitats are not possible, migrants usually cross where the barrier extent is reduced, thus minimizing long-distance flights (Alerstam 2001). Along the Nearctic-European flyway, Iceland is known to be an important stepping-stone for migrants, significantly reducing the non-stop transatlantic flight (Wilson 1981, Alerstam 1996). In late spring, high numbers of migrants gather in Western Iceland (Wilson 1981, Gudmundsson and Gardarsson 1993), and large flocks have been reported to depart from the West coast towards the Greenland ice cap (Alerstam et al. 1990). Although it has been assumed that Nearctic migrants can also stop in Iceland during the autumn migration (Wilson 1981, Dietz et al. 2010), a non-stop transatlantic flight could have evolved as an adaptation to prevailing winds over the North Atlantic Ocean (Salomonsen 1967, Alerstam 1996). South of Iceland, a low-pressure system is regularly moving eastwards, forming anti-clockwise prevailing winds (Serreze et al. 1997, Summers et al. 2014). In autumn, migrants could thus be able to use favorable winds along the south flank of the depression to cross the ocean in one non-stop flight. For instance, all Nearctic Purple Sandpipers, followed during one year, skipped Iceland during their autumn migration and flew directly from Eastern Canada or Southern Greenland to their wintering grounds in Ireland or Scotland (Summers et al. 2014), a distance of over 2500 km. For Nearctic species wintering further south (e.g. in Africa), stopping in Iceland would represent a much greater detour compared to a direct flight (Alerstam 1996). Aerodynamic models suggested that wind-assisted Nearctic Northern Wheatears would be able to cross the Atlantic Ocean in a direct flight from Southern Greenland or Eastern Canada to West Africa, which represents a 4200 km non-stop journey (Thorup et al. 2006, Delingat et al. 2008).

Along with the Wheatear, the Ringed Plover breeding in the Canadian Arctic migrates along the transatlantic route and thus represents a good model to examine migration strategies used to cross major ecological barriers. Nearctic Ringed Plover population are suspected to migrate to the main wintering sites of the species along the eastern Atlantic coasts (i.e. Africa), but empirical evidence are lacking (Delany et al. 2009, Dunn et al. 2010). Using geolocation devices deployed over three years, we investigated the wintering areas and seasonal variation in migration strategies of Ringed Plovers nesting on Bylot Island in the Canadian High-Arctic. We identified stopover sites and migration routes used by Ringed Plovers to cross the Atlantic Ocean during both autumn and spring migrations. We expected plovers to take a northerly route in spring and use Iceland as a stepping-stone, therefore reducing continuous long-distance flights over the ocean before reaching their breeding grounds in the Canadian High-Arctic. However, because of prevailing anti-clockwise winds associated with the Icelandic low-pressure system (Alerstam 1996, Summers et al. 2014), we expected that birds would take a more southerly route in autumn and perform direct transatlantic flights.

1.5 MATERIAL AND METHODS

Our study site was located on Bylot Island (73°08'N, 80°00'W), Nunavut (Canada), near the North-West limit of the breeding distribution of the Ringed Plover (BirdLife International 2018). Incubating birds were captured on their nest using bownet traps and were marked using unique color-band combinations. From 2014 to 2016, 72 adult Ringed Plovers were fitted with geolocators (38 males and 34 females). We used Intigeo-W65A9 geolocators (MigrateTechnology, Ltd) attached on a leg flag to track individuals. The geolocators with the flag weighted $0.93 \pm 0.03\text{g}$, which represented on average $1.5 \pm 0.1\%$ of an individual's body mass (males = $63.5 \pm 4.0\text{g}$, females = $62.4 \pm 4.8\text{g}$).

Geographic locations of marked birds were calculated using the threshold method (Hill and Braun 2001). Sunset and sunrise were determined with IntiProc software (Migrate Technology Ltd, v1.03) and then processed with R package GeoLight 2.0.0 (Lisovski et al.

2015). Prior to deployment, geolocators were calibrated on a rooftop in Mont-Joli (Québec, Canada), resulting in a sun elevation angle ranging from -6.7° to -7.4° ($-7.0^\circ \pm 0.18$, $n = 18$). Twilight events were identified using a threshold of 5 lux. Stationary periods were separated from movement periods using the ChangeLight function (probability of change = 0.9 quantile) with a minimum staging period set at 2 days (Lisovski and Hahn 2012). The Hill-Ekstrom calibration method was used to refine the location estimate by calculating the sun elevation angle for each stationary period (Hill and Braun 2001, Ekstrom 2004). Discrimination between stationary and movement locations was verified visually using maps and graphs of longitude and latitude against date to identify clear shifts indicating bird movements. Sunrise and sunset data were filtered using the LoessFilter function with two interquartile ranges as thresholds to remove extreme outliers. The precision of locations was calculated using calibration data only and resulted in a mean error of 163 ± 75 km ($n = 20$), which is comparable to other studies (see Lisovski et al. 2012 and references therein).

Around the equinoxes, day length is similar around the globe; therefore the estimation of latitudes is inherently imprecise. However, longitudes can still be reliably known (Lisovski et al. 2012) and can be used to identify stopover sites during predominately east-west migration movements (Porter and Smith 2013). Following visual inspection of data, asymmetric periods associated with the equinoxes (Ekstrom 2004) were defined as 5 days prior to the autumnal equinox to 20 days after, as well as 20 days prior to the vernal equinox to 5 days after. However, equinoxes had very little effects on the estimation of travel routes and only affected the last autumnal migration bouts of 7 individuals (out of 20). Only one staging site fell within the autumnal equinox, so we used longitudes and geographic features (e.g. coastlines) to estimate site location. For the northernmost part of the migration tracks, we repeated the analysis described above using a light threshold of 50 units to account for extensive daylight during polar summer (Porter and Smith 2013). This approach allowed us to detect additional staging sites or to better estimate the migration timeline in these northern regions. We ran a sensitivity analysis using higher light thresholds (up to 200 units), but no other staging sites were detected. We

smoothed movement periods by calculating average position over a 3-position moving window. We use this 3-position average to get more realistic movement tracks (i.e. to include movements away from the shortest route) while excluding erroneous movements caused by noise in light data. Averaging over longer periods, however, can result in the exclusion of real detours taken by birds. For each stationary period, longitude and latitude estimates were averaged to illustrate the stopover site. During stationary periods with predominantly east-west coastlines, locations over open waters more than 150 km offshore were relocated on the coast using longitude only (Porter and Smith 2013). We considered that an individual had reached the wintering site when we could not detect clear shifts in locations for >60 days. Migration tracks were mapped on Azimuthal Orthographic Projection in QGIS 2.10.1.

Exact arrival and departure dates at the breeding site were unknown because of extensive daylight during Arctic summer. Hence, we calculated migration rates (km/day for the overall migration) using the first (in autumn) and last (in spring) date when a bird was located, which typically occurred in Greenland (< 1800 km away from the breeding site). Individuals that did not stop in Greenland during the spring migration (5 out of 17) were excluded from statistical comparison of their migration rates. Distances between two subsequent staging sites were calculated as orthodromic (great circle route) distances using the ellipsoid method (“distVicentyEllipsoid” in R package Geosphere 3.4.3). Reported values are therefore the minimum potential distances and detours traveled by individuals between two sites. Because geolocation gives only two locations per day, we estimated flight duration using departure and arrival times determined as follows: the departure time was set at half of the time interval between the last stationary location and the first subsequent movement location, and the arrival time was set at half of the time interval between the last known movement location and the first subsequent stationary location. Mean duration and distances are reported along with their standard deviations.

1.6 RESULTS

From 2015 to 2017, we recaptured 29% of the individuals previously equipped with a geolocator on Bylot Island ($n = 7$ breeding individuals per year; total of 11 males and 10 females). Overall, we acquired 17 annual migration tracks (from 9 males and 8 females) and 3 incomplete tracks (full autumn migration and wintering grounds only, for 1 male and 2 females). We also obtained one additional incomplete annual track (full autumn migration) from a geolocator that recorded 1.5 years of migration data for one individual. We illustrated this additional migration path in our results (Figure 2.1) but did not use it in our statistical analyses to avoid pseudoreplication.

Ringed Plovers traveled a total round-trip migration distance of 17058 ± 1004 km ($n = 17$) between their breeding site in the Canadian Arctic and their wintering grounds in Africa (Figure 2.1). All but one individual spent the winter in Western Africa (southernmost Western Sahara, Mauritania, Senegal, Gambia and Guinea-Bissau) between $12^{\circ}27'N$ and $22^{\circ}39'N$ of latitude (mean latitude $16^{\circ}23' \pm 2^{\circ}36'$ N in Southern Mauritania, $n = 19$). The remaining individual wintered in Northern Morocco ($32^{\circ}00' N$), with possible site itinerancy between Morocco and Southern Spain.

1.6.1 Autumn migration strategies

All individuals stopped along the Southwest coast of Greenland (Figure 2.1), which represented the first extended stopover detected during the autumn migration (stopover duration: 10.0 ± 5.0 days, range = 3.5-24.5 days, $n = 20$). All but one individual circumvented Greenland by the South and avoided the ice cap or crossed it near the southern tip, where its extent is substantially reduced. Among the 20 individuals, 7 individuals stopped for two days or more near the southernmost tip of Greenland, avoiding the ice cap entirely. Individuals used different strategies to cross the Atlantic Ocean, with 16 plovers (out of 20) skipping Iceland and migrating directly to Western Europe. Among them, 5 individuals flew directly from Southern Greenland to Spain, which represented a

3840 ± 363 km non-stop flight over water performed in 2.5 ± 0.5 days (range: 2.0 to 3.0 days). In contrast, 4 individuals used Iceland as a stepping-stone before reaching Western Europe and crossed the ocean in two shorter bouts of 1530 ± 267 km and 1798 ± 126 km over water. The detour by Iceland significantly increased the distance traveled between Greenland and Spain compared with individuals that skipped Iceland and flew directly to Spain (25.4 ± 13.1% longer; 4816 ± 503 km vs 3840 ± 363 km; $t = -3.26$, $df = 5.33$, $p=0.02$). Overall, Ringed Plovers traveled a total distance of 8508 ± 530 km in autumn, which represented a detour of 1145 ± 322 km (range 582 to 1641 km; 13.4 ± 3.3% longer) compared to a hypothetical direct flight of 7363 ± 404 km between the breeding and wintering sites of individuals ($n = 20$).

1.6.2 Spring migration strategies

During the spring migration, all individuals ($n = 17$) followed the Atlantic coast of Western Europe and stopped in the northern part of the British Isles (Figure 2.1; stopover duration: 11 ± 6.5 days, range = 4.0-29 days). A much higher proportion of individuals stopped in Iceland in spring than in autumn (15 out of 17 individuals spent ≥ 2 days in Iceland vs. 4 out of 20 individuals, respectively; Fisher's exact test, odds ratio=26.2, $p<0.0001$). One individual probably made a very short stopover in Iceland (<2 days), while the other likely skipped Iceland by following a more southerly route, far from the Icelandic coast, before reaching the southernmost tip of Greenland in 2.5 days (Figure 2.1, lower panel 2016, in grey). Plovers that stopped in Iceland ($n = 15$) departed from this stopover site between May 15 and June 3, and among them, 10 individuals made a stopover in Southern Greenland between May 17 and June 8. It was not possible to locate birds above 65° of latitude North because of the extensive daylight. As we were not able to get a single position for 5 individuals following their departure from Iceland, it suggests that they crossed the Greenland ice cap at relatively high latitudes (i.e. above 65°N). The 10 individuals that partly avoided the ice cap and made a stopover in Southern Greenland traveled a distance of at least 3033 ± 238 km between Iceland and their breeding site. This

represented an average detour of 633 ± 238 km ($20.4 \pm 6.2\%$ longer) compared with a direct flight of 2400 km across the Greenland ice cap from Iceland to the breeding site. Overall, Ringed Plovers traveled a total distance of 8645 ± 529 km in spring, which represented a detour of 1320 ± 301 km (range 779 to 1776 km; $15.2 \pm 3.0\%$ longer) compared to a hypothetical direct flight of 7363 ± 404 km between the wintering and breeding sites of individuals ($n = 17$).

Overall, migration rates between the Greenland stopover and the wintering site averaged 210 ± 72 km per day during fall migration (range 61-339 km/day, $n = 20$), which was faster than the spring migration for the same part of the migration route (169 ± 40 km per day, range 60-214 km/day, $n=12$; LMER, $p=0.02$, estimate=36.0, SE=15.8 with “individual” as random effect). This difference was similar between years ($df=1$, F -value=0.3, $p > 0.5$). Spring migration rate for the 5 individuals not detected in Greenland in spring (and therefore excluded for the seasonal comparison) averaged 167 ± 69 km per day (range 107-271 km/day) between the winter site and the last stopover detected (i.e. Iceland).

1.7 DISCUSSION

Our study revealed that Ringed Plovers nesting in the Canadian High-Arctic overwinter mainly in Western Africa and use contrasting seasonal migration strategies along the Nearctic-European Flyway. As expected, individuals followed a more northerly route in spring, largely using the British Isles and Iceland as stepping-stones and minimizing long-distance flights over the ocean. In autumn, however, we found higher intra-population variability in migration routes, with most individuals skipping Iceland. Our results showed that Nearctic migrants can perform a direct transatlantic flight from Greenland to Southwestern Europe and confirmed that the Ringed Plover is one of the Nearctic species with the longest migration along the transatlantic route. Nearctic birds likely use wind assistance for their transatlantic flights (Summers et al. 2014) and we suggest that seasonal variation in migration strategies observed in Ringed Plovers partly

result from prevailing anti-clockwise winds associated with the Icelandic low-pressure system (see below).

Wintering areas of Ringed Plovers

Our data indicate that the main wintering area use by Ringed Plovers nesting on Bylot Island is located south of the wintering grounds used by the southern breeding populations, including the British Isles, the coastal Baltic Sea, North Sea and Southern Scandinavia and the Icelandic breeding populations (Taylor 1980, Wernham 2002, Delany et al. 2009, Thorisson et al. 2012). The Ringed Plover is a well-known example of species migrating according to a “leap-frog pattern”, where populations breeding in the North typically migrate to wintering grounds located further south compared to the southern breeding populations (Salomonsen 1955). Our results are consistent with this general pattern and indicate that Canadian Ringed Plovers spend the winter at similar latitudes to the few Northern Scandinavian breeding plovers tracked so far (see Lislevand et al. 2016). Integrating migration data of several Ringed Plover populations, including those breeding at the northern limit of the species distribution, would likely give new insights into the evolutionary processes behind the leap-frog migration pattern.

Barriers, wind and migration strategies of Nearctic birds

Seasonal variation in migration strategies observed in Ringed Plovers may be common in other transatlantic birds. Nearctic Purple Sandpipers wintering in the British Isles make a detour in spring, with a majority of tracked individuals stopping in Iceland before reaching Greenland or Canada (Summers et al. 2014). Moreover, passages of Nearctic shorebirds in Iceland are typically marked by high peaks in abundance of Red Knots, Ruddy Turnstones and Sanderlings in spring that are much less pronounced in autumn (Wilson 1981), suggesting that some birds use a more northerly route in spring. Based on visual observations (Snow 1953, Williamson 1958), leg-ring recoveries (Alerstam 1996) or departure fuel load at stopover sites (Dierschke et al. 2005), Nearctic Wheatears also appear

to take a more northerly route in spring and a more direct transatlantic flight to Western Europe in the autumn.

Contrasting seasonal migration strategies, with migrants largely avoiding the ocean in spring but making long transoceanic flights in autumn, have been associated with favorable wind patterns in other migration flyways. For instance, selection of favorable winds can greatly facilitate the migration of Bar-tailed Godwits (*Limosa lapponica baueri*), which use distinct seasonal routes with an impressive transoceanic flight in autumn between Alaska and New Zealand, but largely limit their crossing of the Pacific Ocean in spring with a detour in East Asia (Gill et al. 2009, 2014). Similarly, many passerine and shorebird species breeding in eastern North America follow the landmass in spring but undertake a transoceanic flight over the Western Atlantic in autumn to reach the Caribbean or South America (Williams et al. 1977, Richardson 1979, Alerstam 1993). Such a transoceanic flight is also partly attributed to favorable wind patterns in autumn, with migrants taking advantage of northwest winds following strong cold fronts (Richardson 1979).

Seasonal and geographic consistency in prevailing wind patterns can create optimal flyways along which migrants can benefit from wind assistance (Kemp et al. 2010, Kranstauber et al. 2015), acting as a selective factor in the evolution of migration routes (Alerstam 1979, Gauthreaux et al. 2005). Some migratory flyways coincide with general airflows, which appear particularly important in the evolution of migration routes across extensive barriers such as the Sahara (Erni et al. 2005, Schmaljohann et al. 2009), the Western Atlantic Ocean (Richardson 1979) and the Pacific Ocean (Gill et al. 2009, 2014). Unless birds can benefit from wind assistance, migration routes that minimize continuous flight distances over ecological barriers should be favored by natural selection (Alerstam 2001, Henningson and Alerstam 2005).

It is probable that prevailing wind patterns over the North Atlantic Ocean partly explain the seasonal variation in migration strategies used by Nearctic birds (Salomonsen 1967, Alerstam 1996). The Iceland stopover may be of a greater importance in spring by reducing continuous flight distance over the ocean when migrants would face unfavorable

winds altering their ability to make a direct ocean crossing. In autumn, however, Nearctic birds may benefit from the atmospheric pressure system over the North Atlantic Ocean (e.g. Summers et al. 2014). To our knowledge, no studies have yet fully described the consistency of favorable wind patterns over the North Atlantic Ocean and related these patterns to multi-year transatlantic migration datasets. This would be needed to rigorously investigating the effect of wind assistance on migration strategies of Nearctic species.

Seasonal variation in migration routes and the use of stopover sites along the transatlantic migration could also be influenced by the final destination (breeding location), food availability and predation risk (Bauer et al. 2010). Higher food intake rates at stopover sites located closer to the breeding grounds could be an important factor shaping spring migration routes in shorebirds (Piersma et al. 2005), notably by providing favorable pre-breeding foraging conditions required to nest in the Arctic (Henningsson and Alerstam 2005). The use of a more northerly route in spring could allow transatlantic migrants to access good stopover sites and hence bring extra body reserves needed upon arrival on the breeding sites (Morrison et al. 2005, Gill et al. 2009). Transoceanic flights could be selected because open oceans provide routes with reduced risk of predation, particularly in autumn when adult avian raptors are join by juveniles, increasing predator density (Lank et al. 2002)

Most Ringed Plovers we tracked made a stopover in South Greenland, thereby largely avoiding the ice cap in autumn. In spring, however, one third of the individuals that stopped in Iceland could not be located after their departure, suggesting that they crossed the ice cap above 65°N, where extensive daylight did not allow us to obtain a position using geolocators. Direct crossing in spring has previously been supported by visual observations of knots, turnstones and Brent Geese departing from Iceland and heading towards the Greenland ice cap (Alerstam et al. 1990) and confirmed by radar and visual observations of migrants over the ice cap (Alerstam et al. 1986). Moreover, Salomonsen (1950) reported that Ringed Plovers, turnstones and knots, although common passing migrants in West Greenland, were absent in Southwest Greenland in spring, suggesting they cross the ice cap

further north. Satellite telemetry also confirmed that White-fronted Geese (Fox et al. 2013) and Brent Geese (Gudmundsson et al. 1995) departing from Iceland cross the Greenland ice cap near or above 65°N during spring migration, where the ice cap rises >2500m in height.

1.8 CONCLUSION

The transatlantic migration route between Nearctic breeding sites and wintering grounds in Europe and Africa is a classic example of a migratory flyway crossing extensive ecological barriers. Direct flights across the Atlantic Ocean were frequent only in autumn for Ringed Plovers nesting in the Canadian High Arctic and prevailing wind direction is likely a key factor explaining such seasonal variation in migration routes (Salomonsen 1967, Alerstam 1996, Serreze et al. 1997, Summers et al. 2014). The Atlantic Ocean may act as a major barrier for Nearctic migrants in spring because of headwind, but not necessarily in autumn if they can use wind assistance. Such hypotheses still need to be rigorously tested by linking wind conditions and individual migration path.

1.9 ACKNOWLEDGEMENTS

Our study was made possible by funding from the Fonds Québécois de recherche - Nature et technologies (FQRNT), National Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC: Northern Internship Program and Discovery Grant), ArcticNet, Northern Scientific Training Program, Polar Knowledge Canada and Environment Canada. Polar Continental Shelf Project and Parks Canada provided logistical support. We are grateful to M.-C. Cadieux and the Bylot Island field teams, especially A. Beardsell, P. Bertrand, A. Chagnon-Lafortune, É. Duchesne, D. Gravel, E. Reed, P. Royer-Boutin, F. Senez-Gagnon, M. Trottier-Paquet and C. Villeneuve. Special thanks to A. Caron and N. Casajus for advices in statistics. We also thank P. A. Smith and M.-H. St-Laurent for insightful reviews that helped improve the manuscript. Field techniques were approved by Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

1.10 REFERENCES

- Alerstam, T. 1979. Wind as Selective Agent in Bird Migration. *Ornis Scandinavica* 10:76–93.
- Alerstam, T. 1993. *Bird Migration*. Cambridge University Press. 420p.
- Alerstam, T. 1996. The geographical scale factor in orientation of migrating birds. *Journal of Experimental Biology* 199:9–19.
- Alerstam, T. 2001. Detours in bird migration. *Journal of Theoretical Biology* 209:319–331.
- Alerstam, T. 2011. Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology* 152:5–23.
- Alerstam, T., G. A. Gudmundsson, P. E. Jönsson, J. Karlsson, and Å. Lindström. 1990. Orientation, migration routes and flight behaviour of Knots, Turnstones and Brant Geese departing from Iceland in spring. *Arctic* 43:201–214.
- Alerstam, T., A. Hedenström, and S. Åkesson. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103:247–260.
- Alerstam, T., C. Hjort, G. Högstedt, P. E. Jönsson, J. Karlsson, and B. Larsson. 1986. Spring migration of birds across the Greenland Inlandice. *Kommissionen for videnskabelige undersøgelser i Grønland*. 38p.
- Bairlein, F., D. R. Norris, R. Nagel, M. Bulte, C. C. Voigt, J. W. Fox, D. J. T. Hussell, and H. Schmaljohann. 2012. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology letters* 8:505–7.
- Bauer, S., B. J. Ens, and M. Klaassen. 2010. Many routes lead to Rome : migration causes for the multi-route potential system of Red Knots, *Calidris canutus islandica*. *Ecology* 91:1822–1831.
- Berthold, P. 2001. *Bird migration: a general survey*. Second edition. Oxford University Press, Oxford, UK. 253p.
- BirdLife International. 2018. Species: *Charadrius hiaticula*. <http://www.birdlife.org>.
- Corman, A. M., F. Bairlein, and H. Schmaljohann. 2014. The nature of the migration route shapes physiological traits and aerodynamic properties in a migratory songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:391–402.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1983. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic Volume III: Waders to Gulls*. Oxford University Press. 1000p.
- Delany, S., D. Scott, T. Dodman, and D. Stroud. 2009. *The Wader Atlas: an Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia*. Wetlands International, Wageningen, NL. 524p.

- Delingat, J., F. Bairlein, and A. Hedenström. 2008. Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: The case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1069–1078.
- DeLuca, W. V., B. K. Woodworth, C. C. Rimmer, P. P. Marra, P. D. Taylor, K. P. McFarland, S. A. Mackenzie, and D. R. Norris. 2015. Transoceanic migration by a 12 g songbird. *Biology Letters* 11:1–4.
- Dierschke, V., B. Mendel, and H. Schmaljohann. 2005. Differential timing of spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: Hurried males or weak females? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:470–480.
- Dietz, M. W., B. Spaans, A. Dekinga, M. Klaassen, H. Korthals, C. van Leeuwen, and T. Piersma. 2010. Do Red Knot (*Calidris canutus islandica*) Routinely Skip Iceland During Southward Migration? *The Condor* 112:48–55.
- Dunn, E. H., A. D. Brewer, A. W. Diamond, E. J. Woodsworth, and B. T. Collins. 2010. Canadian atlas of bird banding, Vol .4: shorebirds, 1921-1995. Ottawa, Canada. 104p..
- Ekstrom, P. P. 2004. An advance in geolocation by light. *Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue* 58:210–226.
- Erni, B., F. Liechti, and B. Bruderer. 2005. The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behavioral Ecology* 16:732–740.
- Fox, A. D., C. M. Glahder, A. J. Walsh, and D. Fox. 2013. Spring migration routes and timing of Greenland from geese - results satellite telemetry. *Oikos* 2:415–425.
- Gauthreaux, S. A. J., J. E. Michi, and C. G. Belser. 2005. The temporal and spatial structure of the atmosphere and its influence on bird migration strategies. Pages 182–193 *in* *Birds of Two Worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Gill, R. E., D. C. Douglas, C. M. Handel, T. L. Tibbitts, G. Hufford, and T. Piersma. 2014. Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwit circum-migration of the Pacific. *Animal Behaviour* 90:117–130.
- Gill, R. E., T. L. Tibbitts, D. C. Douglas, C. M. Handel, D. M. Mulcahy, J. C. Gottschalck, N. Warnock, B. J. McCaffery, P. F. Battley, and T. Piersma. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:447–457.
- Gudmundsson, G. A., S. Benvenuti, T. Alerstam, F. Papi, K. Lilliendahl, and S. Akesson. 1995. Examining the Limits of Flight and Orientation Performance: Satellite Tracking of Brent Geese Migrating across the Greenland Ice-Cap. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 261:73–79.

- Gudmundsson, G. A., and A. Gardarsson. 1993. Numbers, geographic distribution and habitat utilization of waders (Charadrii) in spring on the shores of Iceland. *Ecography* 16:82–93.
- Henningsson, S. S., and T. Alerstam. 2005. Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272:2251–2258.
- Hill, R. D., and M. J. Braun. 2001. Geolocation by light level. Pages 315–330 *in* Electronic tagging and tracking in marine fisheries. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Johnson, O. W., L. Fielding, J. W. Fox, R. S. Gold, R. H. Goodwill, and P. M. Johnson. 2011. Tracking the migrations of Pacific golden-plovers (*Pluvialis fulva*) between Hawaii and Alaska: new insight on flight performance, breeding ground destinations, and nesting from birds carrying light level geolocators. *Wader Study Group Bulletin* 118:26–31.
- Kemp, M. U., J. Shamoun-Baranes, H. Van Gasteren, W. Bouten, and E. E. Van Loon. 2010. Can wind help explain seasonal differences in avian migration speed? *Journal of Avian Biology* 41:672–677.
- Klaassen, R. H. G., T. Alerstam, P. Carlsson, J. W. Fox, and Å. Lindström. 2011. Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats. *Biology Letters* 7:833–835.
- Kranstauber, B., R. Weinzierl, M. Wikelski, and K. Safi. 2015. Global aerial flyways allow efficient travelling. *Ecology Letters* 18:1338–1345.
- Kvist, A., Å. Lindström, M. Green, T. Piersma, and G. H. Visser. 2001. Carrying large fuel loads during sustained bird flight is cheaper than expected. *Nature* 413:730–732.
- Lank, D. B., R. W. Butler, J. Ireland, and R. C. Ydenberg. 2002. Effects of Predation Danger on Migration Strategies of Sandpipers. April 2002 Lund University Workshop on Migration and Navigation. *Oikos* 103:303–319.
- Liechti, F. 2006. Birds: Blowin’ by the wind? *Journal of Ornithology* 147:202–211.
- Lislevand, T., M. Briedis, O. Heggøy, and S. Hahn. 2016. Seasonal migration strategies of Common Ringed Plovers *Charadrius hiaticula*. *Ibis* 159:225–229.
- Lisovski, S., and S. Hahn. 2012. GeoLight - processing and analysing light-based geolocator data in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3:1055–1059.
- Lisovski, S., C. M. Hewson, R. H. G. Klaassen, F. Korner-Nievergelt, M. W. Kristensen, and S. Hahn. 2012. Geolocation by light: Accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution* 3:603–612.
- Lisovski, S., S. Wotherspoon, M. Sumner, S. Bauer, T. Emmenegger, and M. S. Lisovski. 2015. Package ‘GeoLight.’

- Moreau, R. E. 1972. The Palaearctic-African bird migration systems. Academic Press, New York - London. 384p.
- Morrison, R. I. G., N. C. Davidson, and T. Piersma. 2005. Transformations at High Latitudes: Why Do Red Knots Bring Body Stores to the Breeding Grounds? *The Condor* 107:449–457.
- Newton, I. 2008. The migration ecology of birds. Elsevier Academic Press. 984p.
- Pennycuik, C. J. 1975. Mechanics of flight. Pages 1–75 in J. R. Farner, D. S. & King, editor. *Avian Biology*, vol. 5. Academic Press, New York.
- Piersma, T. 2011. Why marathon migrants get away with high metabolic ceilings: towards an ecology of physiological restraint. *Journal of Experimental Biology* 214:295–302.
- Piersma, T., D. I. Rogers, P. M. González, L. Zwarts, L. J. Niles, I. de Lima do Nascimento, C. D. T. Minton, and A. J. Baker. 2005. Fuel storage rates before northward flights in Red Knots worldwide. Pages 262–273 in *Birds of Two Worlds: the ecology and evolution of migration*. John Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Porter, R., and P. A. Smith. 2013. Techniques to improve the accuracy of location estimation using light-level geolocation to track shorebirds. *Wader Study Group Bulletin* 120:147–158.
- Richardson, W. J. 1979. Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn: a radar study. *Canadian Journal of Zoology* 57:107–124.
- Salomonsen, F. 1950. *Grønlands fugle: The birds of Greenland*. Munksgaard, Copenhagen. 609p.
- Salomonsen, F. 1955. The evolutionary significance of bird migration. *Biologiske Meddelelser* vol. 22. 62p.
- Salomonsen, F. 1967. *Fuglene på Grønland*. Copenhagen. 341p.
- Schmaljohann, H., F. Liechti, and B. Bruderer. 2009. Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1609–1619.
- Serreze, M. C., F. Carse, R. G. Barry, and J. C. Rogers. 1997. Icelandic low cyclone activity: Climatological features, linkages with the NAO, and relationships with recent changes in the Northern Hemisphere circulation. *Journal of Climate* 10:453–464.
- Snow, D. W. 1953. The migration of the Greenland Wheatear. *Ibis* 95:376–378.
- Summers, R. W., H. Boland, K. Colhoun, N. Elkins, B. Etheridge, S. Foster, J. W. Fox, K. Mackie, L. R. Quinn, and R. L. Swann. 2014. Contrasting Trans-Atlantic Migratory Routes of Nearctic Purple Sandpipers *Calidris maritima* Associated with Low Pressure Systems in Spring and Winter. *Ardea* 102:139–152.

- Taylor, R. C. 1980. Migration of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Ornis Scandinavia* 11:30–42.
- Thorisson, B., V. Eyjólfsson, A. Gardarsson, H. B. Albertsdóttir, and T. G. Gunnarsson. 2012. The non-breeding distribution of Icelandic Common Ringed Plovers. *Wader Study Group Bullentin* 119:97–101.
- Thorup, K., T. E. Ortvad, and J. Rabøl. 2006. Do nearctic Northern Wheatears (*Oenanthe Oenanthe Leucorhoa*) migrate nonstop to Africa? *The Condor* 108:446–451.
- Wernham, C. 2002. *The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology. 884p.
- Williams, T. C., J. M. Williams, L. C. Ireland, and J. M. Teal. 1977. Autumnal bird migration over the western North Atlantic Ocean. *American Birds* 31:251–267.
- Williamson, K. 1958. Bergmann's rule and obligatory overseas migration. *British Birds* 51:209–232.
- Wilson, J. R. 1981. The migration of High Arctic shorebirds through Iceland. *Bird Study* 28:21–32.

1.11 FIGURES

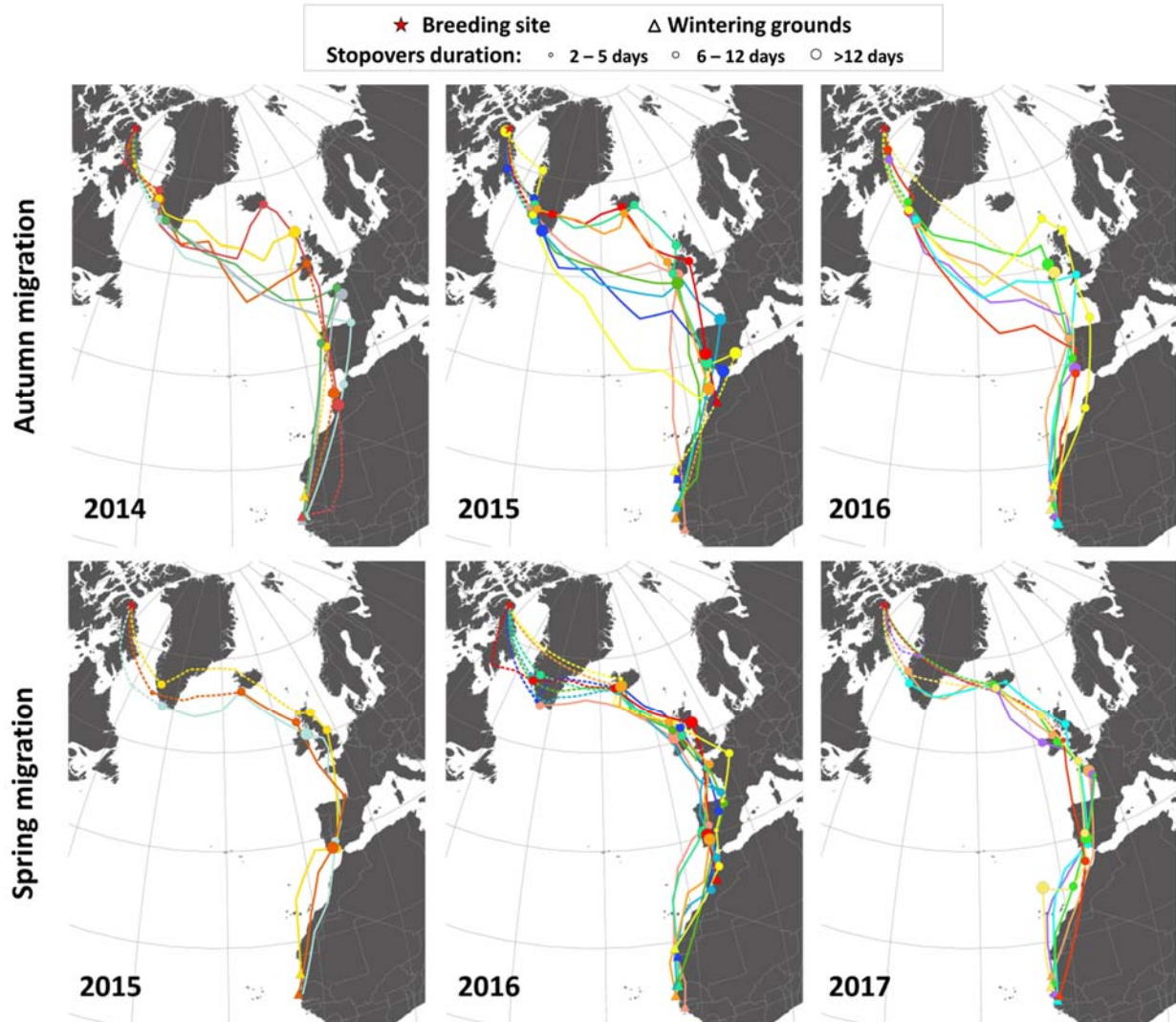


Figure 2.1 : Migration paths of Ringed Plovers breeding on Bylot Island (★) and tracked during the autumn migration (upper panels, $n = 20$ individuals) and spring migration (lower panels, $n = 17$ individuals). Dotted lines indicate migration tracks with higher uncertainty due to the equinox or extended daylight periods encountered at high latitudes. Wintering sites (Δ) correspond to averaged winter locations for each individual (see methods). Yellow tracks during autumns 2015 and 2016 are from the same individual. Mapped on an orthographic projection.

CHAPITRE 2

LA PRÉDATION PEUT-ELLE AFFECTER LA RÉPARTITION DES ESPÈCES ? DES PLUVIERS ARCTIQUES AVEC DES AIRES DE NIDIFICATION PLUS LARGES NICHENT DANS DES HABITATS MOINS RISQUÉS

2.1 RESUME EN FRANÇAIS DU DEUXIEME ARTICLE

L'influence des interactions biotiques sur la répartition géographique des espèces est largement débattue et leurs effets à large échelle sont souvent dépassés par les facteurs abiotiques ou difficiles à estimer à cause de la complexité des interactions interspécifiques. La toundra arctique, cependant, est caractérisée par une diversité relativement faible de vertébrés et la présence d'un prédateur clef des nids d'oiseaux terrestres ayant une large répartition circumpolaire, le Renard arctique (*Vulpes lagopus*). Certaines espèces de limicoles (oiseaux de rivage) sont capables de se reproduire sur l'essentiel de l'aire de répartition du Renard arctique alors que d'autres sont absentes de grandes régions, possiblement à cause d'une pression de prédation plus élevée. Nous avons émis l'hypothèse que les espèces de limicoles arctiques qui persistent sur la majorité de l'aire de répartition du Renard arctique sont moins vulnérables à la prédation. Nous avons aussi émis l'hypothèse que ces espèces sont moins vulnérables à la prédation parce qu'elles utilisent des habitats de nidification moins risqués. Nous avons testé ces hypothèses dans l'Arctique canadien en quantifiant le taux de survie des nids chez deux espèces de limicoles ayant des aires de nidification contrastées et en estimant le risque de prédation associé à l'habitat de nidification de chacune d'elles à l'aide de nids artificiels. Comme attendu, nous avons trouvé que i) là où ils coexistent sur un même site, le Pluvier grand-gravelot présentant une aire de répartition très large et nichant le long des berges rocailleuses montre un taux de survie des nids plus élevé que le Pluvier doré nichant en toundra mésique et que ii) cette différence dans le risque de prédation des nids s'explique, du moins en partie, par l'habitat de nidification en tant que tel, avec un risque de prédation plus faible le long des rives rocailleuses qu'en toundra mésique. Cela suggère que certaines espèces de limicoles sont moins vulnérables à la prédation parce qu'elles nichent dans des habitats plus sécuritaires.

Nous proposons que les espèces adaptées à des habitats de reproduction moins risqués soient plus aptes à persister dans des régions caractérisées par une pression de prédation élevée, ce qui leur permet d'avoir une répartition plus large.

Cet article intitulé «*Can predation affect species distribution? Plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat* » est en attente de soumission dans la revue scientifique *Oecologia*. Comme premier auteur, ma contribution a été de définir la question de recherche, d'élaborer les hypothèses et objectifs de travail, de récolter une grande partie des données sur le terrain (2014-2017), d'exécuter les analyses statistiques et de rédiger l'article. Le dernier auteur, Joël Bêty (mon directeur de recherche), est professeur au département de biologie, chimie et géographie à l'Université du Québec à Rimouski. Il a été impliqué dans toutes les étapes qui ont mené à cet article, notamment à la formulation de la question de recherche et des hypothèses ainsi qu'à la révision de l'article. Les résultats ont été présentés par affiche à la 5^e conférence internationale « *Arctic Fox Biology* » tenue à Rimouski le 13 octobre 2017. Cet article a aussi fait l'objet d'une présentation orale au congrès provincial de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement à Ottawa le 4 novembre 2017 ainsi qu'au congrès international « *ArcticWeb* » à Québec le 14 décembre 2017.

2.2 CAN PREDATION AFFECT SPECIES DISTRIBUTION? PLOVERS WITH BROADER ARCTIC BREEDING RANGE NEST IN SAFER HABITAT

Don-Jean Léandri-Breton^{1*} and Joël Bêty^{1*}

¹ Département de Biologie, Chimie et Géographie et Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L3A1

*corresponding authors: don-jean.leandri-breton@uqar.ca; joel_bety@uqar.ca

2.3 ABSTRACT

The importance of biotic interactions in shaping species' distribution is highly debated and their effects at broad spatial scales are often surpassed by abiotic factors or difficult to assess because of the complexity of interspecific interactions. The Arctic tundra, however, is characterized by relatively few vertebrate species, and nests of terrestrial birds are mainly depredated by one key predator having a circumpolar distribution: the Arctic fox (*Vulpes lagopus*). Some shorebird species are able to breed across most of the Arctic fox's distribution while others are absent from large regions, possibly because of higher predation pressure. We hypothesized that arctic-nesting shorebirds that persist over most of the Arctic fox's distribution range are less vulnerable to predation. We also hypothesized that these species are less vulnerable to predation because they use safer nesting habitat. We tested these hypotheses in the Canadian High-Arctic by quantifying nest survival rates of two shorebird species with contrasting distribution ranges and by conducting field experiments to quantify predation risk in the main nesting habitat used by each species. As predicted, we found that i) when co-existing in the same site, the widely distributed Ringed Plover nesting along stony shores showed a higher nest survival rate than the Golden Plover nesting in mesic tundra, and ii) such differences in nest survival were at least partly driven by the nesting habitat type *per se*, with lower predation risks in stony shores than in adjacent mesic tundra. This study provides evidences that some shorebird species are less vulnerable to predation because they use safer nesting habitat. We suggest that species

adapted to nesting in less risky habitat would have an increased capacity to persist in regions characterised by high predation pressure, and hence can have broader distribution.

2.4 INTRODUCTION

The importance of biotic interactions in shaping a species' distribution and range limits is still highly debated (Godsoe et al. 2017), and their effects at broad spatial scales are often obscured by abiotic factors like climate (Pearson and Dawson 2003, Wiens 2011). Moreover, the effects of biotic factors such as competition, facilitation and predation are difficult to assess because they typically involve complex inter-specific interactions (Wisz et al. 2013). As defined by the niche concept, a species' range should reflect the geographical space where the set of environmental factors (abiotic and biotic) corresponds to the species' niche requirements, permitting persistence over time (Holt 2003). Predation is an important aspect of a species' niche, affecting the capacity to maintain a positive growth rate through additional mortality (Chase and Leibold 2003, Holt and Barfield 2009). In birds, nest predation is the main cause of reproductive failure for most terrestrial species, and can have significant consequences on bird population dynamics and life-history traits (Ricklefs 1969, Martin 1993, Lima 2009).

In the arctic tundra ecosystem, characterised by relatively few vertebrate species, McKinnon et al. (2010a) and Gilg and Yoccoz (2010) provided evidence that predation can be a major factor affecting the breeding distribution of arctic birds. The Arctic Fox (*Vulpes lagopus*) is the key predator in the arctic tundra and has a wide circumpolar distribution (Norén et al. 2011). Over a large portion of its distribution, the Arctic Fox's abundance and behaviour is known to be affected by small mammal population cycles (Angerbjörn et al. 1999, Gilg et al. 2006, Gauthier et al. 2013), hence affecting predation pressure on alternative prey such as tundra birds (Bêty et al. 2002). In years of relatively high lemming density, the predation pressure on bird nests is typically reduced (McKinnon et al. 2014) and the breeding productivity of bird populations is enhanced (Summers et al. 1998, Blomqvist et al. 2002, Morrissette et al. 2010). Some arctic-nesting shorebird species nest

almost exclusively within the distribution range of lemmings (Gilg and Yoccoz 2010), where predation pressure is regularly tempered when lemmings are abundant. Such a clear match in distribution range suggests that i) some shorebird species more vulnerable to predation cannot persist in lemming-free areas and ii) species that can breed within the entire distribution range of the arctic fox are less sensitive to predation (Larson 1960, Gilg and Yoccoz 2010).

We tested the hypothesis that arctic-nesting shorebirds that can persist over larger breeding distribution range, such as Ringed Plovers (*Charadrius hiaticula* and closely related *C. semipalmatus*), are less vulnerable to predation than plovers with more restricted breeding distributions such as the Golden Plovers (*Pluvialis dominica* / *apricaria* / *fulva*; Figure 3.1). We also tested the hypothesis that differences in vulnerability to predation would be partly driven by the main nesting habitat use by each plovers, with Ringed Plovers nesting in safer habitat than Golden Plovers. The distribution of Ringed Plovers extends over a wider latitudinal gradient (4500 km, 43° to 83° N) than that of Golden Plovers (2800 km, 52° to 77° N) and covers large areas where the latter are absent (e.g. lemming-free areas of South and West Greenland or Svalbard; Cramp and Simmons 1983, Mehlum 1990, Chester 2016, IUCN 2016, Figure 3.1). However, tundra nesting Ringed and Golden Plovers are both long-distance migrants with circumpolar distribution and their breeding ranges are not restricted by major ecological barriers. We predicted that when co-existing in the same site, the Ringed Plover nesting mainly in stony shores would be less vulnerable to predation than the Golden Plover nesting mainly in mesic tundra. We quantified nest survival rate of co-existing Ringed and American Golden Plovers in the Canadian High Arctic, and conducted field experiments with artificial nests to quantify predation risk in the main nesting habitat used by each species. A lower predation risk in the main nesting habitat used by Ringed Plovers would increase the capacity of such species to maintain positive growth rate in environments characterised by high predation pressure.

2.5 MATERIAL AND METHODS

2.5.1 Study area and species

This study was conducted over three years (2014-2016) on the southwest plain of Bylot Island, Nunavut, Canada (73° 08' N, 80° 00' W), located in Sirmilik National Park. The landscape is dominated by mesic tundra on the uplands and both mesic tundra and wetlands in the lowlands (Gauthier et al. 2013). The mesic tundra is covered with relatively lush vegetation for this latitude, mainly composed of low shrubs (*Salix*, *Vaccinium*) and forbs (e.g. *Cassiope*, *Dryas*) with grasses and mosses (Gauthier et al. 2013). The American Golden Plover and the Ringed Plover are both common breeding shorebird species within the study area (Lepage et al. 1998). They nest in very distinctive breeding habitat, but often adjacent to one another: the American Golden Plover prefers low vegetation of mesic tundra (Connors et al. 1993), while the Ringed Plover breeds on stony and sandy shores and gravel bars with scarce vegetation along coasts and rivers (Drury 1961, Lepage et al. 1998). This distinction in main nesting habitats between Golden Plovers and Ringed Plovers (including Semipalmated Plover) is largely shared across populations over their circumpolar distribution (Cramp and Simmons 1983, Sale 2006, Nol and Blanken 2014, Chester 2016).

Two species of small mammals are present in the study area: the Collared Lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) and the Brown Lemming (*Lemmus trimucronatus*), which both have cyclic abundances (Gauthier et al. 2013). Live trapping revealed high to moderate abundances of lemmings during the three years of the study (6.48, 3.65 and 2.53 lemmings per hectare, in 2014, 2015 and 2016 respectively; Gauthier et al. 2017, Gauthier 2015). The study area is also characterised by a large colony (about 20 000 pairs) of Greater Snow Geese (*Anser caerulescens*), which increases the predation risk for shorebird nests (Lamarre et al. 2017).

2.5.2 Shorebirds nest monitoring

Each summer, nesting plovers were monitored along a 50-km-long coastline. We found nests either opportunistically or through systematic search from early June to mid-July. Nests were marked with a 10 cm wooden stick (medical tongue depressor) and a natural object (rock or feather) placed 5m and 7m from the nest respectively. We typically visited nests every 3-5 days or every 2-3 days when nearing the estimated hatching date. The incubation stage was estimated for each nest using the flotation method (Liebezeit et al. 2007). Incubation last 26 days for the American Golden Plover (Parmelee et al. 1967) and 24 days for the Ringed Plover (Wallander and Andersson 2003). A nest was considered successful if at least one egg hatched or if one of the following criteria were met: 1) < 5mm of residual egg shell was found in the nest material close to the estimated hatching date 2), the nest was hatching (starred or pipped) on the last visit and was empty on the next visit, and 3) the nest was empty on the last visit and the banded adult was later seen with chicks (McKinnon and Bêty 2009). Shorebirds chicks generally leave the nest within 24h of hatching (Drury 1961). The American Golden Plover and the Ringed Plover are both biparentally incubating species (Bulla et al. 2016) and exhibit similar distraction displays and anti-predator behaviours at their nest (Drury 1961).

2.5.3 Artificial nest experiments

Artificial nests were used to assess predation risk in stony shores and mesic tundra habitat while controlling for the potential sources of heterogeneity associated with real nests (see McKinnon et al. 2010b), such as parental investment in anti-predator strategies (Kis et al. 2000), degree of parental care (Smith et al. 2012) or nest age (Smith and Wilson 2010). Artificial nests experiments were conducted during the plover incubation period in 2015 and 2016. Each year, a total of 60 paired artificial nests were deployed randomly in suitable habitat used by the two selected plover species: 30 artificial nests were placed on stony shores (nesting habitat of the Ringed plover) and 30 nests in mesic tundra (nesting habitat of the American Golden Plover). The two paired nests were separated by 150-200m

and the distance between artificial nests positioned in each habitat was within the range of distances recorded for real nests on Bylot Island (average distance: 877m and 547m, range 341m-1431m, 52m-1845m, for artificial and real nests respectively). Artificial nests were deployed on 12 July 2015 and 10 July 2016 and were visited after 1, 2, 4 and 6 days. Each artificial nest consisted of four quail eggs (*Coturnix japonica*) placed in a shallow depression in the ground; quail eggs are similar to plover eggs in colour and size. The artificial nests were marked as the real nests (see above), but a nail wrapped in fluorescent tape was hidden beneath the eggs so depredated nests could be located easily. To reduce human scent, all eggs and pieces of material used were handled with latex gloves, and researchers used the sole of their rubber boots to make the nest depression.

Although real and artificial shorebird nests are mostly depredated by the Arctic Fox in our study area, artificial nests are more often depredated by avian predators, possibly because of the absence of parental nest defense and because uncovered artificial nests are more easily detectable by avian predators than nests covered by the incubating adult (McKinnon and Bêty 2009, Royer-Boutin 2015). To examine if habitat-driven patterns in predation risk are affected by the exclusion of avian predators, we conducted another experiment using artificial nests covered with a patch of lichen commonly found in the study area (genus *Bryoria* or *Gowardia*). The lichen covers were maintained on top of the eggs using a wooden stick inserted in the ground in the middle of the nest. We deployed 20 paired covered artificial nests on 28 June 2016 (10 nests in stony shores and 10 in mesic tundra), and visited them after 2, 6 and 15 days of exposure. Using motion-triggered cameras (see McKinnon and Bêty 2009), we confirmed that covered artificial nests were only depredated by the Arctic Fox in our study area (Bêty and Léandri-Breton, unpublished data, N = 82 depredated nests monitored with cameras in 2015 and 2016). Covered nests also allowed us to control for potential differences in quail egg crypsis associated with habitat type.

2.5.4 Statistical analyses

For real shorebirds nests, we compared the daily nest survival of the two plover species using the logistic-exposure method (Schaffer 2004). Year was included as a random factor to control for inter-annual variations. The logistic-exposure method is a generalized linear model with a binomial response distribution (1 when the interval nest fate is a success and 0 when depredation occurred) using a logit link function to account for variations in the length of observation intervals (R package “lme4” 1.1-12; Bates et al. 2015). This method is advantageous as it allows the inclusion of random effects (e.g. “year”) and requires no assumptions about when nest losses occur. We assumed a constant daily nest survival during the nesting period. For graphical representation, daily nest survival was estimated through a logistic-exposure model per species and per year. The nest success probability over the entire incubation period was obtained by raising the daily nest survival to the power of the mean incubation period of each species (26 days for the American Golden Plover and 24 for the Ringed Plover).

We used Cox proportional hazard regression (R package “survival” 2.40-1; Therneau 2015) to assess the effect of habitat type on the survival of artificial nests. Cox model tests for a relationship between Kaplan-Meier survival estimates and explanatory variables (Cox 1972). This model is very appropriate for artificial nests because it allows for right-censoring data when nests survive past the end of the experiment. Year was treated as a random variable. The proportion hazards assumption was verified by calculating the correlation between scaled Schoenfeld residuals and survival time (Grambsch and Therneau 1994). For visualization purposes, predation risk was estimated by fitting a Kaplan-Meier survival probabilities curve for each species and year without random effect. All analyses were carried out in R version 3.2.2 (R Core Team 2015).

2.6 RESULTS

Daily nest survival was significantly higher for Ringed Plovers than for American Golden Plovers (likelihood ratio $\chi^2 = 28.6$, estimate coefficient 2.1, SE 0.5, $p < 0.001$; Figure 3.2), and the difference was similar for all years ($df = 2$, deviance = 0.1, $p > 0.5$). Overall, the annual mean daily survival rate was 0.994 (± 0.001 SE) for the Ringed Plover and 0.952 (± 0.005 SE) for the American Golden Plover ($n = 3$ years). Over the entire incubation period, it represented an average success rate of 87% (± 0.03 SE) for the Ringed Plover and 28% (± 0.04 SE) for the American Golden Plover.

Habitat type had a significant effect on the predation rate of uncovered artificial nests (likelihood ratio $\chi^2 = 20.8$, $p < 0.001$), with a survival probability 71% higher in stony shores than in mesic tundra habitat (coefficient -1.2, SE 0.3, $\chi^2 = 18.5$, $p < 0.001$, hazard ratio = 0.29; Figure 3.3a). Predation rate was similar in both years ($\sigma^2 < 0.001$, $p = 0.95$). The same habitat-driven pattern in predation risk was detected using covered artificial nests, with survival probability being 78% higher in stony shores than in mesic tundra habitat (coefficient -1.5, SE 0.4, $z = -3.15$, $p < 0.001$, hazard ratio = 0.22; Figure 3.3b).

2.7 DISCUSSION

We hypothesized that habitat-driven differences in nest predation risk could partly explain differences in predation vulnerability between tundra-nesting bird species with contrasting breeding distribution range. As predicted, plovers nesting in stony shores and having a widespread breeding range showed much higher nest survival rates than plovers with a more restricted breeding distribution nesting in mesic tundra. Using artificial nests, we confirmed that such differences in nest survival were at least partially driven by habitat type *per se*. Moreover, as we found the same habitat-driven predation pattern using uncovered or covered artificial nests, we conclude that reduced predation risk in stony shores was not caused by eggs being harder to find for predators (i.e. egg crypsis; Skrade and Dinsmore 2013) but more likely due to a reduced arctic fox foraging effort in this

specific habitat. The lower predation risk in the main nesting habitat used by Ringed Plovers likely increases the capacity of the species to maintain positive growth rate in areas characterised by high predation pressure.

The safer stony shores are likely less attractive for foxes, and our results showed that such habitat can provide a partial refuge for tundra nesting birds at the local scale. In heterogeneous environments, optimal foraging models predict that predators should spend more time and more foraging efforts in patches with higher prey densities (Krebs et al. 1974). Harsh stony-sandy habitats are typically characterised by scarce vegetation with few potential prey for tundra predators like foxes. In our study area, the Ringed Plover is the only stony shore specialist (Lepage et al. 1998). Conversely, Golden Plovers nest in mesic tundra where several tundra prey can be found, including lemmings and nesting waterfowl (Gauthier et al. 2013, Lamarre et al. 2017). However, there are potential costs associated with nesting along river shores habitat such as a risk of nest flooding following heavy rains and fast snow melt (e.g. Farnsworth et al. 2017). For instance, terns and shorebirds nesting on small low-level islands can benefit from the absence of mammalian predators but face occasional flooding affecting nest success (Rounds et al. 2004).

The Arctic Fox is the main predator of arctic and sub-arctic bird nests; therefore, its fine-scale foraging habits across discrete habitats likely have significant impacts on the distribution and abundance of prey species (Larson 1960, Bailey 1993, Maron et al. 2006). Within an ecological time scale, key predator species can maintain the distribution of other species by continually driving populations of some species extinct while coexisting with others (McPeck 1990). Shorebird species adapted to nesting in less risky habitat such as stony shores can likely persist better in regions characterised by a higher predation pressure, such as waterfowl nesting colonies (Lamarre et al. 2017) and presumably lemming-free areas (Gilg and Yoccoz 2010).

In lemming-free regions such as Southwest Greenland and Svalbard, densely vegetated mesic tundra is widely found in non-glacial lowlands (Walker et al. 2005, Johansen and Tømmervik 2014) and supports large populations of herbivores (i.e. goose

colony and reindeers; Johansen and Tømmervik 2014). This suggests that the absence of some shorebird species in these regions, such as the Golden Plovers, cannot be explained by the availability of mesic tundra *per se*.

Like the Ringed Plover, other shorebird species could benefit from a reduced predation pressure by selecting nesting habitat less attractive for foxes and hence have wider distribution range. For instance, the Purple Sandpiper (*Calidris maritima*), which uses coarse gravel-sand beaches along rivers and barren rocky ridges and plateaus (Cramp and Simmons 1983, Godfrey and Crosby 1986), also breeds in large lemming-free areas (i.e. West and South Greenland, Svalbard and Franz Josef Land). Moreover, the nest predation risk increases with decreasing latitudes in Eastern Canada (McKinnon et al. 2010a). Therefore, we would predict that habitat characterised by a low prey density and acting as partial refuge, like the stony shores, could be crucial for shorebirds nesting in southern regions. Interestingly, the most widespread North American shorebird, the Killdeer (*Charadrius vociferus*), nest on sandbars, barren grounds or graveled fields (Sanzenbacher and Haig 2001, Conway et al. 2005). Also, other Eastern North American plovers such as the Piping (*Charadrius melodus*; Burger 1987), Snowy (*Charadrius nivosus*; Cramp and Simmons 1983, Colwell et al. 2005), Wilson's (*Charadrius wilsonia*; Bergstrom 1986) and Collared Plovers (*Charadrius collaris*; Mellink et al. 2009) are nesting on sandbars, gravel shores and pebble or sandy beaches, which likely represent habitats less attractive to mammalian predators.

Like stony shores, wet meadows may also be less attractive foraging habitat for foxes because prey like lemmings are typically absent or found in lower densities in these habitats (Szor et al. 2008), and because wetland areas can hamper the movement of mammalian predators while searching for prey (Lecomte et al. 2008). Wet sedge meadows are associated with the lowest predation risk of five arctic shorebird nesting habitats as measured with artificial nests, although this pattern was not confirmed with real nests (Smith et al. 2007). The Red-necked Phalarope (*Phalaropus lobatus*) is an example of an arctic shorebird nesting in very wet graminoid meadows (Rodrigues 1994) and it has a

large circumpolar distribution including lemming-free areas (e.g. West and South Greenland; Cramp and Simmons 1983). Interestingly, wet meadows, peats and other wetlands are the main nesting habitat used by shorebirds in temperate regions (Cramp and Simmons 1983). Overall, we suggest that habitat-driven predation risk may have a profound effect on shorebird distribution in temperate, sub-arctic and arctic regions.

This study was conducted during years of moderate to high lemming density (see methods), which typically results in a lower predation pressure on shorebird nests on Bylot Island (McKinnon et al. 2014). Effect of habitat on nest predation rate is typically less pronounced during years of high lemming abundance (e.g. Lecomte et al. 2008). We nonetheless detected a marked difference in nest success between the two selected plover species. On the other hand, the large snow goose colony present at our study site contributes to maintain higher predation rate on bird nests (Lamarre et al. 2017). Although here we use multi-year data at one arctic site, it would be highly relevant to investigate predation risk at other sites to confirm that the habitat-driven differences found in our study are widespread, notably in regions where predation risk is expected to be relatively high, such as lemming-free regions (Larson 1960, Gilg and Yoccoz 2010). It would also be relevant to test if other nesting habitats could be used as partial refuge against predation for other widely distributed bird species.

2.8 CONCLUSION

Spatial heterogeneity in predation risk results in refugia that can have important positive effects on prey persistence over time (Schauber et al. 2009). Because predators tend to aggregate in high prey density patches, habitats associated with little prey availability could provide partial refuge, as they are less attractive to predators (Hassell 1978). Our results showed that habitats characterised by low prey availability such as stony shores can serve as partial refuge against predation at the local scale, and hence species adapted to nest in such habitat would likely have an increased capacity to persist in arctic regions characterised by higher predation pressure. As suggested by Larson (1960) and

Gilg and Yoccoz (2010), the absence of some arctic shorebird species in specific Arctic regions suggests that birds more vulnerable to predation are not able to maintain viable populations in areas characterised by higher predation pressure. Overall, our study provides first evidences indicating that some species with greater breeding ranges can be less vulnerable to predation because they use safer nesting habitat, which is in accordance with the hypothesis that predation can be an important biotic factor affecting species distribution range.

2.9 ACKNOWLEDGEMENTS

Our study was made possible by funding from the Fonds Québécois de recherche - Nature et technologies (FQRNT), National Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC: Northern Internship Program and Discovery Grant), ArcticNet, Northern Scientific Training Program, Polar Knowledge Canada and Environment Canada. Polar Continental Shelf Project and Parks Canada provided logistical support. We are grateful to M.-C. Cadieux and the Bylot Island field teams, especially A. Beardsell, P. Bertrand, A. Chagnon-Lafortune, É. Duchesne, D. Gravel, E. Reed, P. Royer-Boutin, F. Senez-Gagnon, M. Trottier-Paquet and C. Villeneuve. Special thanks to A. Caron and N. Casajus for advices in statistics. We also thank D. Gravel, P. A. Smith and M.-H. St-Laurent for insightful reviews that helped improve the manuscript. Field techniques were approved by Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

2.10 REFERENCES

- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, and S. Erlinge. 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* 68:34–49.
- Bailey, E. P. 1993. Introduction of Foxes to Alaskan Islands — History , Effects on Avifauna, and Eradication. United States Department of the Interior, Washington, D.C. 53p.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. R package version 1.1-12.
- Bergstrom, P. W. 1986. Daylight Incubation Sex Roles in Wilson’s Plover. *The Condor* 88:113–115.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J.-F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: Lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71:88–98.
- Blomqvist, S., N. Holmgren, S. Åkesson, A. Hedenström, and J. Pettersson. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 Years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133:146–158.
- Bulla, M., M. Valcu, A. M. Dokter, A. G. Dondua, A. Kosztolányi, A. Rutten, B. Helm, B. K. Sandercock, B. Casler, B. J. Ens, C. S. Spiegel, C. J. Hassell, C. Küpper, C. Minton, D. Burgas, D. B. Lank, C. David, E. Y. Loktionov, E. Nol, E. Kwon, F. Smith, H. R. Gates, H. Vitnerová, H. Prüter, A. James, J. J. H. S. Clair, J. Lamarre, J. Rausch, J. Reneerkens, J. R. Conklin, J. Burger, J. Bêty, J. T. Coleman, J. Figuerola, J. C. E. W. Hooijmeijer, J. A. Alves, J. A. M. Smith, K. Koivula, K. Gosbell, K. Exo, L. Niles, L. Koloski, L. Mckinnon, L. Praus, M. Giroux, M. Sládeček, M. L. Boldenow, M. I. Goldstein, M. Šálek, N. Senner, N. Rönkä, N. Lecomte, O. Gilg, O. Vincze, O. W. Johnson, P. A. Smith, P. F. Woodard, S. Pavel, P. F. Battley, R. Bentzen, R. B. Lanctot, R. Porter, S. T. Saalfeld, S. Freeman, S. C. Brown, S. Yezerinac, T. Székely, T. Montalvo, T. Piersma, V. Loverti, V. Pakanen, W. Tijssen, and B. Kempnaers. 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature Letters* 540:1–22.
- Burger, J. 1987. Physical and social determinants of nest-site selection in Piping Plover in New Jersey. *Condor* 89:811–818.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago. 224p.
- Chester, S. 2016. *The Arctic Guide: Wildlife of the Far North*. Princeton University Press. 542p.
- Colwell, M. a, C. B. Millett, J. J. Meyer, J. N. Hall, S. J. Hurley, S. E. Mcallister, A. N. Transou, and R. R. Levalley. 2005. Snowy Plover reproductive success in beach and river habitats. *Journal of Field Ornithology* 76:373–382.

- Connors, P. G., B. J. McCaffery, and J. L. Maron. 1993. Speciation in Golden-Plovers, *Pluvialis dominica* and *P. fulva*: Evidence from the Breeding Grounds. *The Auk* 110:9–20.
- Conway, W. C., L. M. Smith, and J. D. Ray. 2005. Shorebird Habitat Use and Nest-Site Selection in the Playa Lakes Region. *Journal of Wildlife Management* 69:174–184.
- Cox, D. R. 1972. Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 34:187–220.
- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic Volume III: Waders to Gulls. Oxford University Press. 1000p.
- Drury, W. H. J. 1961. The Breeding Biology of Shorebirds on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *The Auk* 78:179–219.
- Farnsworth, J. M., D. M. Baasch, C. B. Smith, and K. L. Werbylo. 2017. Reproductive ecology of interior least tern and piping plover in relation to Platte River hydrology and sandbar dynamics. *Ecology and Evolution* 7:3579–3589.
- Gauthier, G. 2015. Lemming monitoring on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.0 (2004-2014). <http://www.cen.ulaval.ca/nordicanad/dpage.aspx?doi=45400AW-9891BD76704C4CE2>.
- Gauthier, G., M.-C. Cadieux, M. Dionne, J. Bêty, and D. Berteaux. 2017. Population study of greater snow geese and its nesting habitat on Bylot Island, Nunavut in 2016: a Progress Report. 40p.
- Gauthier, G., S. Lai, A. Tarroux, M. Doiron, and D. Berteaux. 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* 368:1–12.
- Gilg, O., B. Sittler, B. Sabard, A. Hurstel, R. Sané, P. Delattre, and I. Hanski. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113:193–216.
- Gilg, O., and N. G. Yoccoz. 2010. Explaining Bird Migration. *Science* 327:276–277.
- Godfrey, W. E., and J. A. Crosby. 1986. The birds of Canada. National Museum of Natural Sciences, Ottawa, Canada. 595p.
- Godsoe, W., J. Jankowski, R. D. Holt, and D. Gravel. 2017. Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology and Evolution* 32:488–499.
- Grambsch, P. M., and T. M. Therneau. 1994. Biometrika Trust Proportional Hazards Tests and Diagnostics Based on Weighted Residuals. *Biometrika* 81:515–526.
- Hassell, M. P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton University Press. 248p.

- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5:159–178.
- Holt, R. D., and M. Barfield. 2009. Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1435–1442.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2016. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. <http://maps.iucnredlist.org/map.html>.
- Johansen, B., and H. Tømmervik. 2014. The relationship between phytomass, NDVI and vegetation communities on Svalbard. *International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation* 27:20–30.
- Kis, J., A. Liker, and T. Székely. 2000. Nest defence by lapwings : observations on natural behaviour and an experiment. *Ardea* 88:155–163.
- Krebs, J. R., J. C. Ryan, and E. L. Charnov. 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour* 22:953–964
- Lamarre, J.-F., P. Legagneux, G. Gauthier, E. T. Reed, and J. Bêty. 2017. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere* 8:1–13
- Larson, S. 1960. On the Influence of the Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Distribution of Arctic Birds. *Oikos* 11:276–305.
- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier, and J.-F. Giroux. 2008. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* 77:439–447.
- Lepage, D., D. N. Nettleship, and A. Reed. 1998. Birds of Bylot Island and Adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* 51:125–141.
- Liebezeit, J. R., P. A. Smith, R. B. Lanctot, H. Schekkerman, S. J. Kendall, D. M. Tracy, R. J. Rodrigues, H. Meltofte, J. A. Robinson, C. Gratto-Trevor, B. J. McCaffery, J. Morse, and S. W. Zack. 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *The Condor* 109:32–47.
- Lima, S. L. 2009. Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84:485–513.
- Maron, J. L., J. A. Estes, D. A. Croll, E. M. Danner, S. C. Elmendorf, and S. L. Buckelew. 2006. An introduced predator alters aleutian island plant communities by thwarting nutrient subsidies. *Ecological Monographs* 76:3–24.
- Martin, T. E. 1993. Nest Predation and Nest Sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.

- McKinnon, L., D. Berteaux, and J. Bêty. 2014. Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk* 131:619–628.
- McKinnon, L., and J. Bêty. 2009. Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* 80:280–288.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison, and J. Bêty. 2010a. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* 327:326–327.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison, and J. Bêty. 2010b. Suitability of artificial nests response. *Science* 328:46–47.
- McPeck, M. A. 1990. Determination of species composition in the *Enallagma* Damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology* 71:83–98.
- Mehlum, F. 1990. Birds and Mammals of Svalbard. *Polardhåndbok No. 5*. Norwegian Polar research Institute, Oslo, Norway. 140p.
- Mellink, E., M. Riojas-López, and J. Luévano. 2009. Breeding locations of seven Charadriiformes in coastal Southwestern Mexico. *Waterbirds* 32:44–53.
- Morrisette, M., J. Bêty, G. Gauthier, A. Reed, and J. Lefebvre. 2010. Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* 119:1181–1191.
- Nol, E., and M. S. Blanken. 2014. Semipalmated Plover (*Charadrius semipalmatus*). Page in A. F. Poole, editor. *The Birds of North America*. version 2. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Norén, K., L. Carmichael, L. Dalén, P. Hersteinsson, G. Samelius, E. Fuglei, C. M. O. Kapel, I. Menyushina, C. Strobeck, and A. Angerbjörn. 2011. Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: Circumpolar patterns and processes. *Oikos* 120:873–885.
- Parmelee, D. F., H. A. Stephens, and R. H. Schmidt. 1967. The birds of Southeastern Victoria Island and adjacent small islands. *National Museum of Canada Bulletin* 78.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1–48.

- Rodrigues, R. 1994. Microhabitat variables influencing nest-site selection by tundra birds. *Ecological Applications* 4:110–116.
- Rounds, R. A., R. M. Erwin, and J. H. Porter. 2004. Nest-site selection and hatching success of waterbirds in coastal Virginia: some results of habitat manipulation. *Journal of Field Ornithology* 75:317–329.
- Royer-Boutin, P. 2015. Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement. M.Sc. Thesis. Université du Québec à Rimouski, Canada. 76p.
- Sale, R. 2006. A complete guide to Arctic wildlife. Firefly Books, Buffalo, NY. 464p.
- Sanzenbacher, P. M., and S. M. Haig. 2001. Killdeer population trends in North America. *Journal of Field Ornithology* 72:160–169.
- Schaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121:526–540.
- Schauber, E. M., M. J. Connors, B. J. Goodwin, C. G. Jones, and R. S. Ostfeld. 2009. Quantifying a dynamic risk landscape: Heterogeneous predator activity and implications for prey persistence. *Ecology* 90:240–251.
- Skrade, P. D. B., and S. J. Dinsmore. 2013. Egg crypsis in a ground-nesting shorebird influences nest survival. *Ecosphere* 4:151:1-9.
- Smith, P. A., H. G. Gilchrist, and J. N. . Smith. 2007. Effects of Nest Habitat, Food, and Parental Behavior on Shorebird Nest Success. *The Condor* 109:15–31.
- Smith, P. A., I. Tulp, H. Schekkerman, H. G. Gilchrist, and M. R. Forbes. 2012. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour* 84:835–842.
- Smith, P. A., and S. Wilson. 2010. Intraseasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* 163:613–624.
- Summers, R. W., L. G. Underhill, and E. E. Syroechkovski Jr. 1998. The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21:573–580.
- Szor, G., D. Berteaux, and G. Gauthier. 2008. Finding the right home: Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology* 31:351–362.
- Therneau, T. 2015. A Package for Survival Analysis in S. R package version 2.40-1.
- Walker, D. A., M. K. Raynolds, F. J. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, S. S. Kholod, C. J. Markon, E. S. Melnikov, N. G. Moskalenko, S. S. Talbot, B. A. Yurtsev, and & the other members of the CAVM Team. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* 16:267–282.

- Wallander, J., and M. Andersson. 2003. Reproductive tactics of the ringed plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34:259–266.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 366:2336–2350.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup, and J. C. Svenning. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88:15–30.

2.11 FIGURES

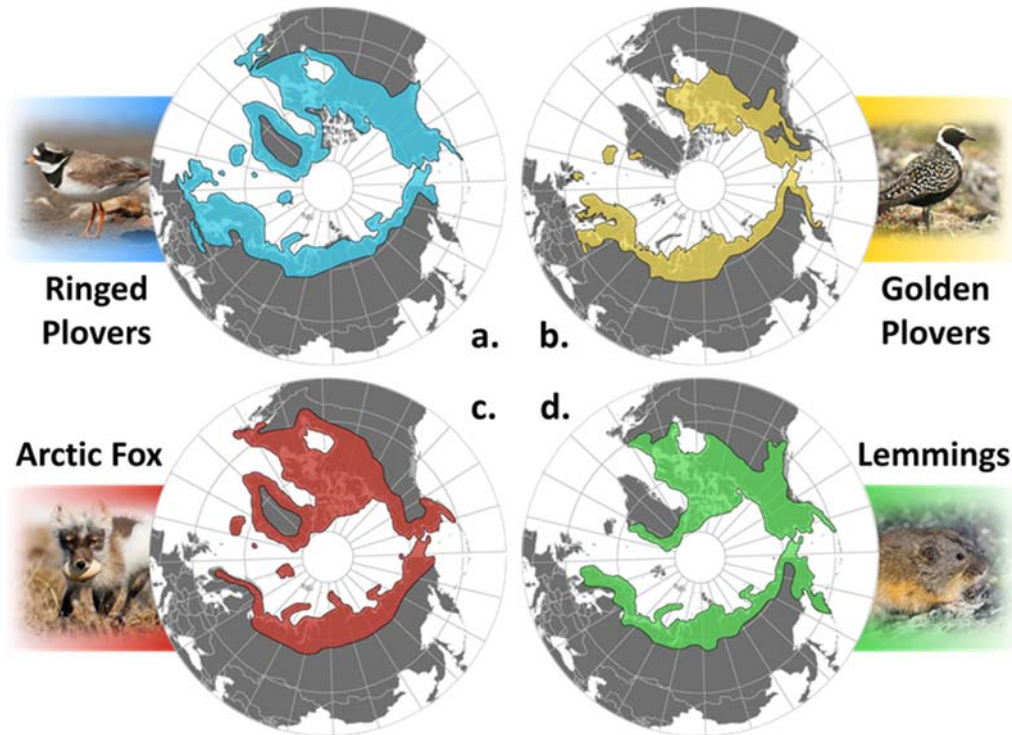


Figure 2.1 : Breeding distributions of (a) Ringed and Semipalmated Plovers (*C. hiaticula/semipalmatus*) and (b) Golden Plovers (*P. dominica/fulva/apricaria*) in comparison with distribution ranges of (c) the Arctic Fox (*Vulpes lagopus*) and (d) lemmings (*Lemmus* and *Dicrostonyx*). Note the wide distribution of Ringed Plovers, virtually overlapping the entire Arctic Fox distribution, and the absence of Golden Plovers from some lemming free areas. Data from Cramp and Simmons (1983), IUCN (2016), Mehlum (1990) and Chester (2016). Arctic centered maps based on orthodromic projection. Photo credit: D.-J. Léandri-Breton.

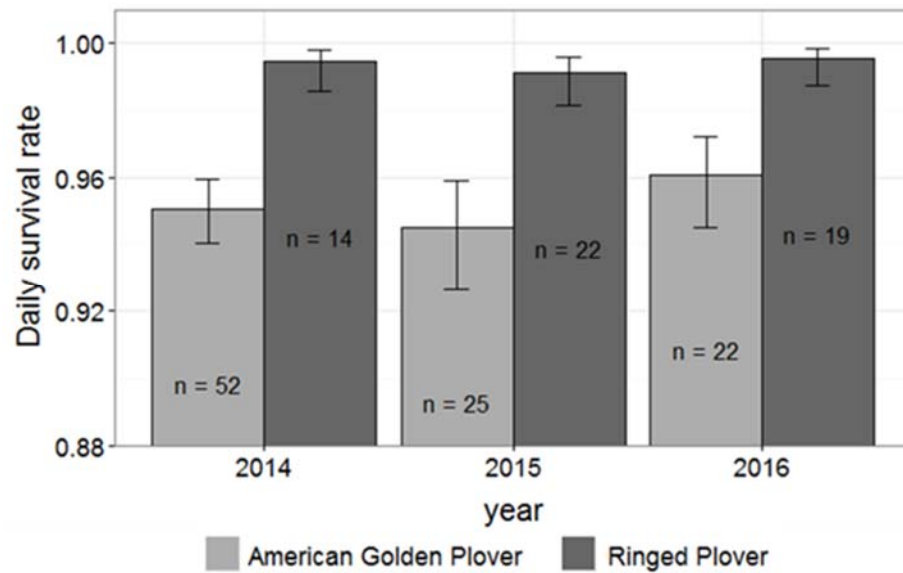


Figure 2.2 : Daily nest survival rates estimated with logistic-exposure method for American Golden Plover (*Pluvialis dominica*) and Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*) monitored on Bylot Island (Nunavut) over three years. Error bars represent mean standard errors and n the number of nests included in the analysis.

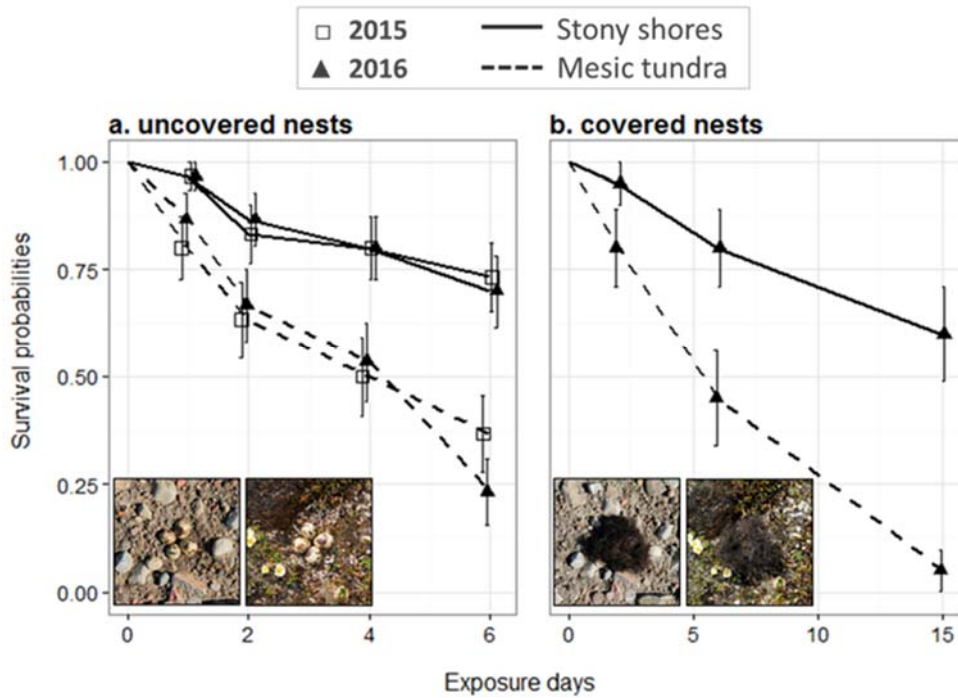


Figure 2.3 : Kaplan-Meier survival probabilities for uncovered (a) and covered (b) artificial nests deployed in 2015 (□) and 2016 (▲) in stony shores (solid lines) or mesic tundra habitat (dotted lines) on Bylot Island (Nunavut). Each data point represents the survival estimate at time t (with mean standard error).

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONTRIBUTIONS ET LIMITES DE L'ETUDE

Les barrières écologiques peuvent avoir une influence majeure sur la répartition géographique des espèces en limitant la dispersion et en influençant l'évolution des grandes routes migratoires (Moreau 1972, Berthold 2001, Henningson and Alerstam 2005). Chez les oiseaux notamment, les barrières peuvent rendre certaines régions inaccessibles comme sites de reproduction ou d'hivernage (Newton 2003, Henningson and Alerstam 2005). Les facteurs biotiques tels que la prédation ou la compétition peuvent aussi influencer la répartition des espèces, mais leurs effets à large échelle restent encore largement débattus et parfois considérés négligeables par rapport aux facteurs abiotiques comme le climat ou les barrières écologiques (Godsoe et al. 2017). Considérant les effets potentiels des barrières écologiques et de la prédation sur la répartition géographique des espèces, nous avons étudié ces facteurs chez les limicoles, un groupe d'oiseaux connus pour leurs très grandes migrations et particulièrement affectés par les variations dans la pression de prédation.

Bien que certaines espèces de limicoles traversent des barrières écologiques majeures au cours de leur migration annuelle (ex. Richardson 1979, Gill et al. 2009, Klaassen et al. 2011), la distance au-dessus des barrières apparaît comme un facteur contraignant l'évolution des routes migratoires chez ce groupe d'oiseaux (Henningson and Alerstam 2005). À l'aide de géolocalisateurs, nous avons étudié les stratégies migratoires automnale et printanière chez le Pluvier grand-gravelot nichant dans l'Arctique canadien (Île Bylot, Nunavut), le long de la route migratoire transatlantique caractérisée par la présence de barrières écologiques majeures, l'Océan Atlantique et la calotte glaciaire du Groenland. La route migratoire transatlantique a fait l'objet de plusieurs études au cours des dernières décennies (ex. Snow 1953, Lee 1963, Salomonsen 1967, Alerstam 1996, Thorup et al. 2006), mais les stratégies migratoires utilisées par la plupart des espèces qui l'empruntent restent encore largement méconnues. Notre étude montre, pour la première fois, des tracés migratoires répétés sur plus d'une année le long de cette route, révélant une certaine

constance dans les stratégies utilisées par les individus pour traverser les barrières écologiques présentes.

Nos résultats démontrent que les Pluviers grand-gravelot utilisent des stratégies migratoires contrastées entre les saisons pour traverser l'Océan Atlantique. Au printemps, les individus effectuent un détour par les îles britanniques et l'Islande, contournant ainsi largement l'Océan Atlantique. Ces résultats soulignent notamment le rôle de l'Islande comme halte migratoire printanière permettant de minimiser le vol continu au-dessus de l'océan. Les longs vols continus au-dessus des barrières sont associés à des coûts énergétiques élevés (Pennycuick 1975, Alerstam 2001, Piersma 2011) et à un risque de mortalité accru relié aux conditions climatiques inattendues rencontrées en route (Newton 2008). Ainsi, les migrateurs effectuent souvent des détours afin de réduire les vols continus au-dessus des barrières et minimiser les coûts qui leur sont associés (Alerstam 2001). Les détours empruntés par les Pluviers grand-gravelot au printemps apparaissent conformes à une stratégie permettant de minimiser les distances au-dessus des barrières. De plus, l'utilisation de l'Islande comme halte printanière par les pluviers vient appuyer les résultats provenant de données de baguage et de recensements aviaires montrant que l'Islande serait une halte migratoire importante pour plusieurs espèces nichant au Groenland et dans l'Arctique canadien (Wilson 1981, Alerstam et al. 1990, Gudmundsson and Gardarsson 1993). Cela suggère que d'autres espèces néarctiques pourraient suivre une stratégie migratoire similaire à celle utilisée par les Pluviers grand-gravelot.

À l'automne, la majorité des Pluviers grand-gravelot ne s'arrêtent pas en Islande mais traversent plutôt l'Océan Atlantique en un long vol continu jusqu'en Europe de l'Ouest, réduisant la distance migratoire totale jusqu'à leur site d'hivernage en Afrique. Il a été suggéré que le patron de vents dominants, associé à la présence régulière d'une dépression atmosphérique au sud de l'Islande, ait pu faciliter l'évolution d'une route migratoire automnale directe à travers l'Atlantique (Salomonsen 1967, Alerstam 1996). Une étude précédente avait démontré que certains Bécasseaux violets néarctiques ne s'arrêtaient pas en Islande pour rejoindre leur site d'hivernage en Irlande et en Écosse (Summers et al.

2014). Cependant, pour les espèces hivernant plus au sud (ex. en Espagne ou en Afrique), une traversée atlantique directe n'avait encore jamais été confirmée. Une telle traversée avait fait l'objet de spéculations chez le Traquet motteux, hivernant en Afrique, sur la base d'observations d'individus au large des côtes européennes (Snow 1953, Williamson 1958), de patrons de distribution d'individus bagués (Alerstam 1996) et de modèles aérodynamiques (Thorup et al. 2006, Delingat et al. 2008, Bulte et al. 2014). Nos résultats avec les pluviers confirment pour la première fois que des migrateurs néarctiques peuvent effectuer une traversée directe de l'Océan Atlantique pour atteindre les côtes européennes au moins aussi loin que le sud de l'Espagne, soit une distance de plus de 3500 km. La grande divergence dans les stratégies migratoires printanière et automnale des Pluviers grand-gravelot néarctiques corroborent l'hypothèse que les routes migratoires minimisant les distances au-dessus des barrières naturelles sont favorisées par la sélection naturelle, à moins que les migrateurs puissent profiter d'une assistance éolienne facilitant un vol direct.

Le Pluvier grand-gravelot ainsi que les autres espèces ou populations utilisant la route migratoire transatlantique, auraient colonisé l'Arctique canadien suite au retrait des glaciers à la fin de la dernière période glaciaire (Ploeger 1968, Hawkins and Porter 2003, Newton 2008). Cette colonisation récente expliquerait l'utilisation des aires d'hivernage ancestrales outre-Atlantique, alors que les populations ayant colonisé le continent nord-américain depuis plus longtemps auraient développé de nouvelles routes migratoires vers des sites d'hivernage en Amérique (Cox 1968, Newton 2008). L'étude des stratégies migratoires utilisées par les migrateurs transatlantiques est fondamentale pour comprendre l'évolution de cette route migratoire et la répartition actuelle des espèces qui l'utilisent. Avec des tracés migratoires de 20 individus répartis sur trois années, notre étude a fourni les données les plus complètes à ce jour pour faire la lumière sur cette route migratoire peu connue.

Nous avons aussi investigué la stratégie migratoire utilisée par les Pluviers grand-gravelot pour traverser la calotte glaciaire du Groenland. Nos résultats indiquent que les Pluviers grand-gravelot contournent largement la calotte glaciaire par le sud du Groenland à l'automne. Au printemps, les individus quittent l'Islande entre la fin mai et le début juin,

période durant laquelle la durée du jour polaire limite notre capacité à localiser les individus au-delà du 65°N environ. Une majorité des pluviers contournent, du moins en partie, la calotte glaciaire au printemps et sont détectés sur la côte sud-ouest du Groenland (au sud du 65°N). Cependant un tiers des individus ne sont détectés à aucun moment entre la halte migratoire islandaise et le site de reproduction, suggérant qu'ils aient pu effectuer une traversée directe de la calotte glaciaire groenlandaise au nord du 65°N, là où elle atteint plus de 2500m d'altitude. Bien que nous ne puissions pas confirmer sans équivoque que ces individus n'ont pas contourné la calotte du Groenland, l'hypothèse d'une traversée directe est notamment étayée par des observations visuelles de groupes de limicoles migrateurs (Bécasseaux maubèches et Tournepierrres à collier) quittant la côte ouest de l'Islande au printemps en direction de la calotte du Groenland (Alerstam et al. 1990), ainsi que par des observations-radar de mouvements migratoires au-dessus de la calotte glaciaire (Alerstam et al. 1986). Compte tenu des limites inhérentes aux géolocalisateurs à détecter la position des individus dans les hautes latitudes, il est probable qu'il soit nécessaire d'attendre que des technologies plus précises (ex. GPS de moins de 5 g) deviennent accessibles afin de suivre les petites espèces dans la portion arctique de leurs routes migratoires.

Il a été proposé antérieurement que les Pluviers grand-gravelot canadiens hivernaient en Afrique, mais cela n'avait été confirmé par aucune ré-observation hivernale d'individus bagués (Dunn et al. 2010). Notre étude a permis de définir pour la première fois l'aire d'hivernage de Pluviers grand-gravelot canadiens en Afrique de l'Ouest (du sud du Sahara Occidental à la Guinée-Bissau). Cette espèce figure donc parmi celles qui parcourent la plus longue migration le long de la route migratoire transatlantique. Le Pluvier grand-gravelot est un exemple bien connu d'espèces migrant selon un patron singulier dit « en saute-mouton » (« *leap-frog migration* ») où les populations nichant le plus au nord hivernent plus au sud que les populations nicheuses plus méridionales (Salomonsen 1955). Nos résultats montrent ainsi que les pluviers canadiens hivernent plus au sud que les populations méridionales des Îles britanniques (Wernham 2002), du littoral des mers du Nord et Baltique et du sud de la Scandinavie (Taylor 1980, Delany et al. 2009) ainsi que celle de l'Islande (Thorisson et al. 2012). Cependant, ils hivernent à des latitudes similaires

que les pluviers nichant dans le nord de la Norvège (Taylor 1980, Lislevand et al. 2016). Une meilleure connaissance de la phénologie de migration et de la localisation des aires d'hivernage de populations moins connues, notamment celles nichant le plus au nord (populations néarctiques et sibériennes), est essentielle pour mieux comprendre les processus évolutifs menant au patron de migration en saute-mouton.

Alors que l'influence des facteurs abiotiques, tels que le climat et les barrières écologiques, sur la répartition géographique des espèces est largement reconnue, le rôle des facteurs biotiques est plus difficile à déterminer, notamment à cause de la complexité des interactions interspécifiques (Wisz et al. 2013, Godsoe et al. 2017). La prédation est l'une des principales causes d'échec de reproduction chez les oiseaux (Ricklefs 1969, Martin 1993, Lima 2009) et peut affecter le taux de croissance à travers une mortalité accrue et ainsi réduire la persistance d'une population à un site donné (Chase and Leibold 2003, Holt and Barfield 2009). Nous avons investigué la vulnérabilité à la prédation chez deux limicoles circumpolaires ayant des aires de reproduction contrastées, soit le Pluvier grand-gravelot (*Charadrius hiaticula/semipalmatus*), présentant une distribution géographique parmi les plus vastes chez les limicoles, et le Pluvier doré (*Pluvialis dominica/apricaria/fulva*), absent de plusieurs grandes régions qui seraient associées à une pression de prédation plus élevée (ex. certaines régions tempérées, régions sans lemmings).

Nos résultats ont démontré que le taux de prédation était plus faible sur les nids du Pluvier grand-gravelot que sur ceux du Pluvier doré. À l'aide de nids artificiels déployés dans l'habitat de nidification de chacun d'eux, nous avons démontré que la différence de vulnérabilité à la prédation s'explique, du moins en partie, par l'habitat de nidification en tant que tel. En effet, le risque de prédation mesuré sur les nids artificiels était nettement plus faible le long des rives rocailleuses où niche le Pluvier grand-gravelot qu'en toundra mésique où niche le Pluvier doré. Ainsi, des habitats séparés par quelques dizaines de mètres seulement sont caractérisés par un risque de prédation très différent.

Cette différence de vulnérabilité pourrait s'expliquer par une difficulté accrue pour les prédateurs de trouver des nids le long des rives rocailleuses, à cause du camouflage des

œufs potentiellement plus important dans cet habitat (voir Skrade et Dinsmore 2013). Afin d'écartier cette possibilité, nous avons répliqué l'expérience des nids artificiels, mais cette fois-ci en couvrant tous les nids d'un capuchon de végétation (lichen genus *Bryoria* or *Gowardia*). Comme nous avons trouvé le même patron de prédation avec les nids artificiels couverts qu'avec les nids artificiels non couverts, nous en concluons que le risque de prédation moindre le long des rives rocailleuses s'expliquerait plutôt par un effort d'alimentation réduit de la part du prédateur principal, le Renard arctique. Cela s'inscrit dans le concept de stratégie optimale de recherche de nourriture stipulant que les prédateurs devraient passer plus de temps et mettre plus d'efforts d'alimentation dans les secteurs où les proies sont plus abondantes (Krebs et al. 1974). Les rives rocailleuses où niche le Pluvier grand-gravelot sont typiquement caractérisées par une végétation absente ou éparse avec très peu de proies potentielles pour les renards, rendant cet habitat moins intéressant à fréquenter lors de leurs déplacements. À l'opposé, plusieurs proies potentielles sont présentes en toundra mésique où niche le Pluvier doré, notamment des lemmings et des oiseaux aquatiques nicheurs (Gauthier et al. 2013, Lamarre et al. 2017).

La notion d'habitat refuge est souvent associée à des habitats caractérisés par leur difficulté d'accès pour les prédateurs tels que les falaises ou les îles (Lima 2009). Nos résultats démontrent que des habitats pourtant accessibles, peuvent offrir un risque de prédation plus faible pour les espèces qui y nichent. Nous qualifions ainsi de « refuges partiels » ces habitats moins attractifs pour les prédateurs. Notre étude ouvre la porte vers l'identification d'autres habitats moins fréquentés par les prédateurs principaux de la toundra et pouvant servir de refuge partiels pour les espèces-proies qui les utilisent.

Au cours des trois années de l'étude, la densité de lemmings a varié de moyenne à élevée à notre site d'étude, ce qui se traduit par une pression de prédation relâchée sur les nids de limicoles à l'Île Bylot (McKinnon et al. 2014). L'effet de l'habitat comme tel sur le risque de prédation des nids est typiquement moins prononcé durant les années de forte densité de lemmings (Lecomte et al. 2008). Nous avons néanmoins démontré une grande différence dans le succès des nids entre les deux espèces de pluviers. En revanche, la

colonie d'oies des neiges présente à notre site d'étude contribue à maintenir une pression de prédation élevée sur les nids d'oiseaux (Lamarre et al. 2017).

Dans l'ensemble, nos résultats démontrent que des habitats caractérisés par une faible disponibilité en proies potentielles pour les renards, tels que les rives rocailleuses, peuvent servir de refuges partiels contre la prédation à l'échelle locale. Les espèces adaptées à ces habitats moins risqués auraient ainsi un meilleur potentiel à maintenir des populations viables dans les régions caractérisées par une pression de prédation plus forte, ce qui pourrait faciliter leur présence sur une aire de répartition plus large.

PERSPECTIVES FUTURES

L'examen des tracés migratoires des Pluviers grand-gravelot a permis de faire la lumière sur des éléments méconnus de la route migratoire transatlantique. Cependant, certaines questions demeurent, et les données de migration déjà cumulées n'attendent qu'à être utilisées pour les explorer plus en profondeur. L'usage par les pluviers de stratégies migratoires contrastées entre les saisons souligne notamment le rôle potentiel des vents dominants au-dessus de l'Atlantique-Nord pour faciliter la traversée transatlantique automnale. Une prochaine étape serait de vérifier l'importance de l'assistance éolienne en comparant les tracés migratoires avec des données météorologiques en accès libre (ex. *National Oceanic & Atmospheric Administration Database*, NOAA). Ceci peut être réalisé en extrayant les vecteurs de vents (vitesse et direction moyennes) pour chacun des segments de migration du vol transatlantique (segments de 12h entre deux localisations ; voir Klaassen et al. 2011, Åkesson et al. 2012, Gill et al. 2014, Alves et al. 2016). Puisque les géolocalisateurs ne donnent pas d'information sur l'altitude de vol des individus, l'analyse devra être répétée à différentes altitudes pour tenir compte des variations potentielles de force et de direction des vents dans la colonne atmosphérique (Alerstam 1979).

Le rôle des vents dominants dans l'évolution des route migratoires dépend de leur constance géographique et saisonnière, c'est-à-dire de la régularité et la prédictibilité des

vents favorables pour les migrateurs (Alerstam 1979, Kemp et al. 2010). Il a été suggéré que la présence régulière au sud de l'Islande d'une dépression atmosphérique se déplaçant vers l'est aurait joué un rôle important dans le développement de la route migratoire transatlantique (Salomonsen 1967, Alerstam 1996). Ainsi, l'analyse des vecteurs de vents et/ou du patron de pression atmosphérique (*sea-level pressure*) sur une longue série temporelle permettrait de mieux comprendre le rôle potentiel des vents associés à la dépression atmosphérique dans l'évolution de cette route migratoire. Ceci serait d'autant plus pertinent que, dans le contexte actuel des changements climatiques, les patrons globaux de circulation éolienne peuvent être appelés à changer, notamment par l'intensification des phénomènes climatiques extrêmes lié à l'Oscillation Atlantique Nord (Serreze et al. 1997).

Bien que nous ayons cumulé plusieurs années de suivis de nidification à notre site d'étude, il serait très pertinent de répéter notre expérience de nids artificiels sur d'autres sites afin de vérifier si le patron de prédation trouvé peut être généralisé à d'autres régions arctiques. Cela pourrait notamment être effectué dans des régions où la pression de prédation serait plus élevée, comme au Svalbard ou dans le sud et l'ouest du Groenland où les lemmings sont absents. Il serait aussi pertinent de vérifier si la différence de vulnérabilité à la prédation entre le Pluvier grand-gravelot et le Pluvier doré varient à travers l'aire de répartition, chez d'autres populations de ces espèces.

En plus du Pluvier doré, d'autres espèces de limicoles sont absentes de grandes régions arctiques caractérisées par l'absence de lemmings. La concordance dans les répartitions des lemmings et de ces espèces de limicoles suggère que celles-ci présenteraient aussi une vulnérabilité accrue à la prédation (Gilg and Yoccoz 2010). C'est notamment le cas des Bécasseaux maubèche (*Calidris canutus*) et sanderling (*Calidris alba*), comme le soulignent Gilg et Yoccoz (2010). Il est intéressant de noter que ces deux espèces partagent le même habitat de nidification que le Pluvier doré, soit la toundra mésique. Il serait ainsi judicieux d'élargir la comparaison interspécifique de vulnérabilité à la prédation en incluant ces espèces.

Finalement, notre étude s'ajoute à celles illustrant le rôle structurant de la prédation dans la biodiversité locale en Arctique. En effet, nos résultats suggèrent que l'utilisation de l'espace par le prédateur principal, le Renard arctique, engendre une hétérogénéité dans le risque de prédation à fine échelle. Cette hétérogénéité spatiale dans la pression de prédation peut résulter en des refuges partiels pouvant influencer positivement la persistance des populations qui y sont adaptées (Schauber et al. 2009). De meilleures connaissances sur les déplacements des renards dans la toundra (ex. collier GPS avec précision de <3m) permettraient de mieux comprendre l'importance des habitats refuges pour les espèces-proies et les mécanismes régissant la distribution de la biodiversité arctique à l'échelle locale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adamík, P., T. Emmenegger, M. Briedis, L. Gustafsson, I. Henshaw, M. Krist, T. Laaksonen, F. Liechti, P. Procházka, V. Salewski, and S. Hahn. 2016. Barrier crossing in small avian migrants: individual tracking reveals prolonged nocturnal flights into the day as a common migratory strategy. *Scientific Reports* 6:21560.
- Åkesson, S., and A. Hedenström. 2000. Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:140–144.
- Åkesson, S., R. H. G. Klaassen, J. Holmgren, J. W. Fox, and A. Hedenström. 2012. Migration routes and strategies in a highly aerial migrant, the common swift *Apus apus*, revealed by light-level geolocators. *PLoS ONE* 7:1–9.
- Alerstam, T. 1979. Wind as Selective Agent in Bird Migration. *Ornis Scandinavica* 10:76–93.
- Alerstam, T. 1993. *Bird Migration*. Cambridge University Press.
- Alerstam, T. 1996. The geographical scale factor in orientation of migrating birds. *Journal of Experimental Biology* 199:9–19.
- Alerstam, T. 2001. Detours in bird migration. *Journal of Theoretical Biology* 209:319–331.
- Alerstam, T. 2011. Optimal bird migration revisited. *Journal of Ornithology* 152:5–23.
- Alerstam, T., G. A. Gudmundsson, P. E. Jönsson, J. Karlsson, and Å. Lindström. 1990. Orientation, migration routes and flight behaviour of Knots, Turnstones and Brant Geese departing from Iceland in spring. *Arctic* 43:201–214.
- Alerstam, T., A. Hedenström, and S. Åkesson. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103:247–260.
- Alerstam, T., C. Hjort, G. Högstedt, P. E. Jönsson, J. Karlsson, and B. Larsson. 1986. Spring migration of birds across the Greenland Inlandice. *Kommissionen for videnskabelige undersøgelser i Grønland*.
- Alerstam, T., and Å. Lindström. 1990. Optimal migration: the relative importance of time, energy and safety. Pages 331–351 *Bird Migration: Physiology and ecophysiology*. First edition. Springer, Berlin Heidelberg.
- Alves, J. A., M. P. Dias, V. Mendez, B. Katrínardóttir, and T. G. Gunnarsson. 2016. Very rapid long-distance sea crossing by a migratory bird. *Scientific Reports*:1–6.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, and S. Erlinge. 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* 68:34–49.
- Bailey, E. P. 1993. *Introduction of Foxes to Alaskan Islands — History , Effects on Avifauna , and Eradication*. United States Department of the Interior, Washington, D.C.

- Bairlein, F., D. R. Norris, R. Nagel, M. Bulte, C. C. Voigt, J. W. Fox, D. J. T. Hussell, and H. Schmaljohann. 2012. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology letters* 8:505–7.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. R package version 1.1-12.
- Battley, P. F., T. Piersma, M. W. Dietz, S. Tang, A. Dekinga, and K. Hulsman. 2000. Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267:191–195.
- Battley, P. F., N. Warnock, T. L. Tibbitts, R. E. Gill, T. Piersma, C. J. Hassell, D. C. Douglas, D. M. Mulcahy, B. D. Gartrell, R. Schuckard, D. S. Melville, and A. C. Riegen. 2012. Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology* 43:21–32.
- Bauer, S., B. J. Ens, and M. Klaassen. 2010. Many routes lead to Rome : migration causes for the multi-route potential system of Red Knots , *Calidris canutus islandica*. *Ecology* 91:1822–1831.
- Bergstrom, P. W. 1986. Daylight Incubation Sex Roles in Wilson’s Plover. *The Condor* 88:113–115.
- Berthold, P. 2001. Bird migration: a general survey. Second edition. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J.-F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: Lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71:88–98.
- BirdLife International. 2018. Species: *Charadrius hiaticula*. <http://www.birdlife.org>.
- Blomqvist, S., N. Holmgren, S. Åkesson, A. Hedenström, and J. Pettersson. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 Years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133:146–158.
- Brown, J. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124:255–279.
- Brown, J. H., G. C. Stevens, and D. M. Kaufman. 1996. The Geographic Range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597–623.
- Brown, S., C. Gratto-Trevor, R. Porter, E. L. Weiser, D. Mizrahi, R. Bentzen, M. Boldenow, R. Clay, S. Freeman, M.-A. Giroux, E. Kwon, D. B. Lank, N. Lecomte, J. Liebezeit, V. Loverti, J. Rausch, B. K. Sandercock, S. Schulte, P. Smith, A. Taylor, B. Winn, S. Yezerinac, and R. B. Lanctot. 2017. Migratory connectivity of Semipalmated Sandpipers and implications for conservation. *The Condor* 119:207–224.
- Bruderer, B., L. G. Underhill, and F. Liechti. 1995. Altitude choice by night migrants in a desert area predicted by meteorological factors. *Ibis* 137:44–55.

- Bulla, M., M. Valcu, A. M. Dokter, A. G. Dondua, A. Kosztolányi, A. Rutten, B. Helm, B. K. Sandercock, B. Casler, B. J. Ens, C. S. Spiegel, C. J. Hassell, C. Küpper, C. Minton, D. Burgas, D. B. Lank, C. David, E. Y. Loktionov, E. Nol, E. Kwon, F. Smith, H. R. Gates, H. Vitnerová, H. Prüter, A. James, J. J. H. S. Clair, J. Lamarre, J. Rausch, J. Reneerkens, J. R. Conklin, J. Burger, J. Bêty, J. T. Coleman, J. Figuerola, J. C. E. W. Hooijmeijer, J. A. Alves, J. A. M. Smith, K. Koivula, K. Gosbell, K. Exo, L. Niles, L. Koloski, L. Mckinnon, L. Praus, M. Giroux, M. Sládeček, M. L. Boldenow, M. I. Goldstein, M. Šálek, N. Senner, N. Rönkä, N. Lecomte, O. Gilg, O. Vincze, O. W. Johnson, P. A. Smith, P. F. Woodard, S. Pavel, P. F. Battley, R. Bentzen, R. B. Lanctot, R. Porter, S. T. Saalfeld, S. Freeman, S. C. Brown, S. Yezerinac, T. Székely, T. Montalvo, T. Piersma, V. Loverti, V. Pakanen, W. Tijssen, and B. Kempnaers. 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature Letters* 540:1–22.
- Bulte, M., J. D. McLaren, F. Bairlein, W. Bouten, H. Schmaljohann, and J. Shamoun-Baranes. 2014. Can wheatears weather the Atlantic? Modeling nonstop trans-Atlantic flights of a small migratory songbird. *The Auk* 131:363–370.
- Burger, J. 1987. Physical and social determinants of nest-site selection in Piping Plover in New Jersey. *Condor* 89:811–818.
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chester, S. 2016. *The Arctic Guide: Wildlife of the Far North*. Princeton University Press.
- Colwell, M. a, C. B. Millett, J. J. Meyer, J. N. Hall, S. J. Hurley, S. E. Mcallister, A. N. Transou, and R. R. Levalley. 2005. Snowy Plover reproductive success in beach and river habitats. *Journal of Field Ornithology* 76:373–382.
- Connors, P. G., B. J. McCaffery, and J. L. Maron. 1993. Speciation in Golden-Plovers , *Pluvialis dominica* and *P. fulva* : Evidence from the Breeding Grounds. *The Auk* 110:9–20.
- Conway, W. C., L. M. Smith, and J. D. Ray. 2005. Shorebird Habitat Use and Nest-Site Selection in the Playa Lakes Region. *Journal of Wildlife Management* 69:174–184.
- Corman, A. M., F. Bairlein, and H. Schmaljohann. 2014. The nature of the migration route shapes physiological traits and aerodynamic properties in a migratory songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:391–402.
- Cox, C. B., D. M. Peter, and R. Ladle. 2016. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. Ninth edition. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Cox, D. R. 1972. Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 34:187–220.
- Cox, G. W. 1968. The Role of Competition in the Evolution of Migration. *Evolution* 22:180–192.

- Cramp, S., and K. E. L. Simmons. 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic Volume III: Waders to Gulls. Oxford University Press.
- Davis, A. J., L. S. Jenkinson, J. H. Lawton, B. Shorrocks, and S. Wood. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 396:482–486.
- Delany, S., D. Scott, T. Dodman, and D. Stroud. 2009. The Wader Atlas: an Atlas of Wader Populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International, Wageningen, NL.
- Delingat, J., F. Bairlein, and A. Hedenström. 2008. Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: The case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1069–1078.
- DeLuca, W. V., B. K. Woodworth, C. C. Rimmer, P. P. Marra, P. D. Taylor, K. P. McFarland, S. A. Mackenzie, and D. R. Norris. 2015. Transoceanic migration by a 12 g songbird. *Biology Letters* 11:1–4.
- Denton, G. H. 1981. The last great ice sheets. Page (J. W. & Sons, Ed.). New York.
- DeRivera, C. E. ., G. M. . Ruiz, A. H. . Hines, and P. Jivoff. 2005. Biotic Resistance to Invasion : Native Predator Limits Abundance and Distribution of an Introduced Crab. *Ecology* 86:3364–3376.
- Dierschke, V., B. Mendel, and H. Schmaljohann. 2005. Differential timing of spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: Hurried males or weak females? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:470–480.
- Dietz, M. W., B. Spaans, A. Dekinga, M. Klaassen, H. Korthals, C. van Leeuwen, and T. Piersma. 2010. Do Red Knot (*Calidris canutus islandica*) Routinely Skip Iceland During Southward Migration? *The Condor* 112:48–55.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38:209–221.
- Drury, W. H. J. 1961. The Breeding Biology of Shorebirds on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *The Auk* 78:179–219.
- Dunn, E. H., A. D. Brewer, A. W. Diamond, E. J. Woodsworth, and B. T. Collins. 2010. Canadian atlas of bird banding, Vol .4: shorebirds, 1921-1995. Ottawa, Canada.
- Eide, N. E., P. M. Eid, P. Prestrud, J. E. Swenson, N. E. Eide, P. M. Eid, P. Prestrud, and J. E. Swenson. 2005. Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology* 11:109–121.
- Ekstrom, P. P. 2004. An advance in geolocation by light. *Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue* 58:210–226.
- Elmhagen, B., M. Tannerfeldt, P. Verucci, and A. Angerbjorn. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunist specialist. *Journal of Zoology* 251:139–149.

- Erni, B., F. Liechti, and B. Bruderer. 2005. The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa. *Behavioral Ecology* 16:732–740.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pickett, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, W. Thomas, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, D. A. Wardle, J. A. Estes, J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, B. Jonathan, B. Shurin, A. R. E. Sinclair, and M. E. Soul. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301–306.
- Farnsworth, J. M., D. M. Baasch, C. B. Smith, and K. L. Werbylo. 2017. Reproductive ecology of interior least tern and piping plover in relation to Platte River hydrology and sandbar dynamics. *Ecology and Evolution* 7:3579–3589.
- Fox, A. D., C. M. Glahder, A. J. Walsh, and D. Fox. 2013. Spring migration routes and timing of Greenland from geese - results satellite telemetry. *Oikos* 2:415–425.
- Gaston, K. J. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B* 276:1395–1406.
- Gauthier, G. 2015. Lemming monitoring on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.0 (2004-2014). <http://www.cen.ulaval.ca/nordicanad/dpage.aspx?doi=45400AW-9891BD76704C4CE2>.
- Gauthier, G., D. Berteaux, J. Bêty, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. McKinnon, P. Legagneux, and M.-C. Cadieux. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience* 18:223–235.
- Gauthier, G., M.-C. Cadieux, M. Dionne, J. Bêty, and D. Berteaux. 2017. Population Study of Greater Snow Geese and Its Nesting Habitat on Bylot Island , Nunavut in 2016 : a Progress Report.
- Gauthier, G., S. Lai, A. Tarroux, M. Doiron, and D. Berteaux. 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* 368:1–12.
- Gauthreaux, S. A. 1991. The Flight Behavior of Migrating Birds in Changing Wind Fields. *American Zoologist* 31:187–204.
- Gauthreaux, S. A. J., J. E. Michi, and C. G. Belser. 2005. The temporal and spatial structure of the atmosphere and its influence on bird migration strategies. Pages 182–193 *Birds of Two Worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Gilg, O., B. Sittler, B. Sabard, A. Hurstel, R. Sané, P. Delattre, and I. Hanski. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113:193–216.

- Gilg, O., and N. G. Yoccoz. 2010. Explaining Bird Migration. *Science* 327:276–277.
- Gill, R. E., D. C. Douglas, C. M. Handel, T. L. Tibbitts, G. Hufford, and T. Piersma. 2014. Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwit circum-migration of the Pacific. *Animal Behaviour* 90:117–130.
- Gill, R. E., T. Piersma, G. Hufford, R. Servranckx, and A. Riegen. 2005. Crossing the ultimate ecological barrier: evidence for an 11 000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and eastern Australia by bar-tailed godwits. *The Condor* 107:1–20.
- Gill, R. E., T. L. Tibbitts, D. C. Douglas, C. M. Handel, D. M. Mulcahy, J. C. Gottschalck, N. Warnock, B. J. McCaffery, P. F. Battley, and T. Piersma. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:447–457.
- Godfrey, W. E., and J. A. Crosby. 1986. *The birds of Canada*. National Museum of Natural Sciences, Ottawa, Canada.
- Godsoe, W., J. Jankowski, R. D. Holt, and D. Gravel. 2017. Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology and Evolution* 32:488–499.
- Grambsch, P. M., and T. M. Therneau. 1994. Biometrika Trust Proportional Hazards Tests and Diagnostics Based on Weighted Residuals. *Biometrika* 81:515–526.
- Gudmundsson, G. A., S. Benvenuti, T. Alerstam, F. Papi, K. Lilliendahl, and S. Akesson. 1995. Examining the Limits of Flight and Orientation Performance: Satellite Tracking of Brent Geese Migrating across the Greenland Ice-Cap. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 261:73–79.
- Gudmundsson, G. A., and A. Gardarsson. 1993. Numbers, geographic distribution and habitat utilization of waders (Charadrii) in spring on the shores of Iceland. *Ecography* 16:82–93.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- Gwinner, E. 1996. Circadian and Circannual Programmes in Avian Migration. *The Journal of Experimental Biology* 199:39–48.
- Hahn, S., S. Bauer, and F. Liechti. 2009. The natural link between Europe and Africa - 2.1 billion birds on migration. *Oikos* 118:624–626.
- Halofsky, J. S., and W. J. Ripple. 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *Oecologia* 155:869–877.
- Hassell, M. P. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press.

- Hawkins, B. A., and E. E. Porter. 2003. Relative influences of current and historical factors on Mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12:475–481.
- Hedenström, A. 1992. Flight performance in relation to fuel load in birds. *Journal of Theoretical Biology* 158:535–537.
- Hedenström, A., and T. Alerstam. 1997. Optimum Fuel Loads in Migratory Birds: Distinguishing Between Time and Energy Minimization. *Journal of Theoretical Biology* 189:227–234.
- Henningsson, S. S., and T. Alerstam. 2005. Barriers and distances as determinants for the evolution of bird migration links: the arctic shorebird system. *Proceedings of the Royal Society B* 272:2251–2258.
- Hill, R. D., and M. J. Braun. 2001. Geolocation by light level. Pages 315–330 *Electronic tagging and tracking in marine fisheries*. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- Hof, A. R., R. Jansson, and C. Nilsson. 2012. How biotic interactions may alter future predictions of species distributions: Future threats to the persistence of the arctic fox in Fennoscandia. *Diversity and Distributions* 18:554–562.
- Holt, R. D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology* 28:181–208.
- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5:159–178.
- Holt, R. D., and M. Barfield. 2009. Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1435–1442.
- Holt, R. D., M. Barfield, I. Filin, and S. Forde. 2011. Predation and the Evolutionary Dynamics of Species Ranges. *The American Naturalist* 178:488–500.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2016. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. <http://maps.iucnredlist.org/map.html>.
- Johansen, B., and H. Tømmervik. 2014. The relationship between phytomass, NDVI and vegetation communities on Svalbard. *International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation* 27:20–30.

- Johnson, O. W., L. Fielding, J. W. Fox, R. S. Gold, R. H. Goodwill, and P. M. Johnson. 2011. Tracking the migrations of Pacific golden-plovers (*Pluvialis fulva*) between Hawaii and Alaska: new insight on flight performance, breeding ground destinations, and nesting from birds carrying light level geolocators. *Wader Study Group Bulletin* 118:26–31.
- Kaikusalo, A., and A. Angerbjörn. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici* 32:69–77.
- Kemp, M. U., J. Shamoun-Baranes, H. Van Gasteren, W. Bouten, and E. E. Van Loon. 2010. Can wind help explain seasonal differences in avian migration speed? *Journal of Avian Biology* 41:672–677.
- Kis, J., A. Liker, and T. Székely. 2000. Nest defence by lapwings : observations on natural behaviour and an experiment. *Ardea* 88:155–163.
- Kissling, W. D., C. Rahbek, and K. Bohning-Gaese. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:799–808.
- Klaassen, R. H. G., T. Alerstam, P. Carlsson, J. W. Fox, and Å. Lindström. 2011. Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats. *Biology Letters* 7:833–835.
- Kranstauber, B., R. Weinzierl, M. Wikelski, and K. Safi. 2015. Global aerial flyways allow efficient travelling. *Ecology Letters* 18:1338–1345.
- Krebs, J. R., J. C. Ryan, and E. L. Charnov. 1974. Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour* 22:953–964.
- Kvist, A., Å. Lindström, M. Green, T. Piersma, and G. H. Visser. 2001. Carrying large fuel loads during sustained bird flight is cheaper than expected. *Nature* 413:730–732.
- Lamarre, J.-F., P. Legagneux, G. Gauthier, E. T. Reed, and J. Bêty. 2017. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere* 8:1–13.
- Lank, D. B., R. W. Butler, J. Ireland, and R. C. Ydenberg. 2002. Effects of Predation Danger on Migration Strategies of Sandpipers. April 2002 Lund University Workshop on Migration and Navigation. *Oikos* 103:303–319.
- Larson, S. 1960. On the Influence of the Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Distribution of Arctic Birds. *Oikos* 11:276–305.
- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier, and J.-F. Giroux. 2008. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* 77:439–447.
- Lee, S. L. B. 1963. Migration in the Outer Hebrides studied by radar. *Ibis* 105:493–515.

- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M. C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, L. Mckinnon, A. Tarroux, J. F. Therrien, L. Morissette, and C. J. Krebs. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93:1707–1716.
- Legagneux, P., G. Gauthier, N. Lecomte, N. M. Schmidt, D. Reid, M. -c. C. Cadieux, D. Berteaux, J. Bêty, C. J. Krebs, R. A. Ims, N. G. Yoccoz, R. I. G. G. Morrison, S. J. Leroux, M. Loreau, and D. Gravel. 2014. Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change* 4:379.
- Lepage, D., D. N. Nettleship, and A. Reed. 1998. Birds of Bylot Island and Adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* 51:125–141.
- Liebezeit, J. R., P. A. Smith, R. B. Lanctot, H. Schekkerman, S. J. Kendall, D. M. Tracy, R. J. Rodrigues, H. Meltofte, J. A. Robinson, C. Gratto-Trevor, B. J. McCaffery, J. Morse, and S. W. Zack. 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *The Condor* 109:32–47.
- Liechti, F. 2006. Birds: Blowin' by the wind? *Journal of Ornithology* 147:202–211.
- Liechti, F., and B. Bruderer. 1998. The Relevance of Wind for Optimal Migration Theory. *Journal of Avian Biology* 29:561–568.
- Lima, S. L. 2009. Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84:485–513.
- Lislevand, T., M. Briedis, O. Heggøy, and S. Hahn. 2016. Seasonal migration strategies of Common Ringed Plovers *Charadrius hiaticula*. *Ibis* 159:225–229.
- Lisovski, S., and S. Hahn. 2012. GeoLight - processing and analysing light-based geolocator data in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3:1055–1059.
- Lisovski, S., C. M. Hewson, R. H. G. Klaassen, F. Korner-Nievergelt, M. W. Kristensen, and S. Hahn. 2012. Geolocation by light: Accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution* 3:603–612.
- Lisovski, S., S. Wotherspoon, M. Sumner, S. Bauer, T. Emmenegger, and M. S. Lisovski. 2015. Package 'GeoLight.'
- Maas, M. C., D. W. Krause, and S. G. Strait. 1988. The Decline and Extinction of Plesiadapiformes (Mammalia: Primates) in North America: Displacement or Replacement. *Paleobiology* 14:410–431.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacFadden, B. J. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 21:157–165.

- Maran, T., and H. Henttonen. 1995. Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing? — A review of the process and hypotheses.
- Maron, J. L., J. A. Estes, D. A. Croll, E. M. Danner, S. C. Elmendorf, and S. L. Buckelew. 2006. An introduced predator alters aleutian island plant communities by thwarting nutrient subsidies. *Ecological Monographs* 76:3–24.
- Martin, T. E. 1993. Nest Predation and Nest Sites: new perspectives on old patterns. *BioScience* 43:523–532.
- McKinnon, L., D. Berteaux, and J. Bêty. 2014. Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk* 131:619–628.
- McKinnon, L., and J. Bêty. 2009. Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* 80:280–288.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison, and J. Bêty. 2010a. Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* 327:326–327.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison, and J. Bêty. 2010b. Suitability of artificial nests response. *Science* 328:46–47.
- McPeck, M. A. 1990. Determination of species composition in the *Enallagma* Damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology* 71:83–98.
- Mehlum, F. 1990. Birds and Mammals of Svalbard. *Polardhåndbok No. 5*. Norwegian Polar research Institute, Oslo, Norway.
- Mellink, E., M. Riojas-López, and J. Luévano. 2009. Breeding locations of seven Charadriiformes in coastal Southwestern Mexico. *Waterbirds* 32:44–53.
- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, C. M. McCain, A. R. McCune, L. A. McDade, M. A. McPeck, T. J. Near, T. D. Price, R. E. Ricklefs, K. Roy, D. F. Sax, D. Schluter, J. M. Sobel, and M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315–331.
- Moreau, R. E. 1972. The Palaearctic-African bird migration systems. Academic Press, New York - London.
- Morrison, R. I. G., N. C. Davidson, and T. Piersma. 2005. Transformations at High Latitudes: Why Do Red Knots Bring Body Stores to the Breeding Grounds? *The Condor* 107:449–457.
- Morrisette, M., J. Bêty, G. Gauthier, A. Reed, and J. Lefebvre. 2010. Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* 119:1181–1191.

- Newton, I. 2003. Speciation and biogeography of birds. Elsevier Academic Press.
- Newton, I. 2008. The migration ecology of birds. Elsevier Academic Press.
- Nol, E., and M. S. Blanken. 2014. Semipalmated Plover (*Charadrius semipalmatus*). Page in A. F. Poole, editor. The Birds of North America. version 2. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Norén, K., L. Carmichael, L. Dalén, P. Hersteinsson, G. Samelius, E. Fuglei, C. M. O. Kapel, I. Menyushina, C. Strobeck, and A. Angerbjörn. 2011. Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: Circumpolar patterns and processes. *Oikos* 120:873–885.
- Owen, M. R., and M. A. Lewis. 2001. How Predation can Slow, Stop or Reverse a Prey Invasion. *Bulletin of mathematical biology* 63:655–684.
- Parmelee, D. F., H. A. Stephens, and R. H. Schmidt. 1967. The birds of Southeastern Victoria Island and adjacent small islands. *National Museum of Canada Bulletin* 78.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.
- Pennycuik, C. J. 1975. Mechanics of flight. Pages 1–75 in J. R. Farner, D. S. & King, editor. *Avian Biology*, vol. 5. Academic Press, New York.
- Pennycuik, C. J., and P. F. Battley. 2003. Burning the engine: A time-marching computation of fat and protein consumption in a 5420-km non-stop flight by great knots, *Calidris tenuirostris*. *Oikos* 103:323–332.
- Piersma, T. 2011. Why marathon migrants get away with high metabolic ceilings: towards an ecology of physiological restraint. *Journal of Experimental Biology* 214:295–302.
- Piersma, T., and R. E. Gill. 1998. Guts Don't Fly: Small Digestive Organs in Obese Bar-Tailed Godwits. *The Auk* 115:196–203.
- Piersma, T., D. I. Rogers, P. M. González, L. Zwarts, L. J. Niles, I. de Lima do Nascimento, C. D. T. Minton, and A. J. Baker. 2005. Fuel storage rates before northward flights in Red Knots worldwide. Pages 262–273 *Birds of Two Worlds: the ecology and evolution of migration*.
- Ploeger, P. L. 1968. Geographical differentiation in Arctic Anatidae as a result of isolation during the last glacial. *Ardea* 56:1–159.
- Porter, R., and P. A. Smith. 2013. Techniques to improve the accuracy of location estimation using light-level geolocation to track shorebirds. *Wader Study Group Bulletin* 120:147–158.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132:652–661.

- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richardson, W. J. 1979. Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn: a radar study. *Canadian Journal of Zoology* 57:107–124.
- Richardson, W. J. 1990. Wind and orientation of migrating birds: A review. *Experientia* 46:416–425.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1–48.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management* 184:299–313.
- Rodrigues, R. 1994. Microhabitat variables influencing nest-site selection by tundra birds. *Ecological Applications* 4:110–116.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65:514–527.
- Rounds, R. A., R. M. Erwin, and J. H. Porter. 2004. Nest-site selection and hatching success of waterbirds in coastal Virginia: some results of habitat manipulation. *Journal of Field Ornithology* 75:317–329.
- Royer-Boutin, P. 2015. Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement. Université du Québec à Rimouski, Canada.
- Sale, R. 2006. A complete guide to Arctic wildlife. Firefly Books, Buffalo, NY.
- Salomonsen, F. 1950. Grønlands fugle: The birds of Greenland. Munksgaard, Copenhagen.
- Salomonsen, F. 1955. The evolutionary significance of bird migration. *Biologiske Meddelelser* 22:62.
- Salomonsen, F. 1967. Fuglene på Grønland. Copenhagen.
- Sanzenbacher, P. M., and S. M. Haig. 2001. Killdeer population trends in North America. *Journal of Field Ornithology* 72:160–169.
- Schaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121:526–540.
- Schaub, M., F. Liechti, and L. Jenni. 2004. Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain. *Animal Behaviour* 67:229–237.

- Schauber, E. M., M. J. Connors, B. J. Goodwin, C. G. Jones, and R. S. Ostfeld. 2009. Quantifying a dynamic risk landscape: Heterogeneous predator activity and implications for prey persistence. *Ecology* 90:240–251.
- Schmaljohann, H., F. Liechti, and B. Bruderer. 2007. Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:735–739.
- Schmaljohann, H., F. Liechti, and B. Bruderer. 2009. Trans-Saharan migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1609–1619.
- Serreze, M. C., F. Carse, R. G. Barry, and J. C. Rogers. 1997. Icelandic low cyclone activity: Climatological features, linkages with the NAO, and relationships with recent changes in the Northern Hemisphere circulation. *Journal of Climate* 10:453–464.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert, and K. J. Rice. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:415–436.
- Shamoun-Baranes, J., J. Leyrer, E. van Loon, P. Bocher, F. Robin, F. Meunier, and T. Piersma. 2010. Stochastic atmospheric assistance and the use of emergency staging sites by migrants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:1505–1511.
- Skrade, P. D. B., and S. J. Dinsmore. 2013. Egg crypsis in a ground-nesting shorebird influences nest survival. *Ecosphere* 4:151:1-9.
- Smith, P. A., H. G. Gilchrist, and J. N. . Smith. 2007. Effects of Nest Habitat, Food, and Parental Behavior on Shorebird Nest Success. *The Condor* 109:15–31.
- Smith, P. A., I. Tulp, H. Schekkerman, H. G. Gilchrist, and M. R. Forbes. 2012. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour* 84:835–842.
- Smith, P. A., and S. Wilson. 2010. Intra-seasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* 163:613–624.
- Snow, D. W. 1953. The migration of the Greenland Wheatear. *Ibis* 95:376–378.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115–1123.
- Stanley, S. M., and W. A. Newman. 1980. Competitive Exclusion in Evolutionary Time : The Case of the Acorn Barnacles. *Paleobiology* 6:173–183.
- Stevens, R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2283–2289.

- Stickney, A. 1991. Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Canadian Journal of Zoology* 69:2853–2859.
- Stoddard, P. K., J. E. Marsden, and T. C. Williams. 1983. Computer simulations of autumnal bird migration over the western North Atlantic. *Animal Behavior* 31:173–180.
- Summers, R. W., H. Boland, K. Colhoun, N. Elkins, B. Etheridge, S. Foster, J. W. Fox, K. Mackie, L. R. Quinn, and R. L. Swann. 2014. Contrasting Trans-Atlantic Migratory Routes of Nearctic Purple Sandpipers *Calidris maritima* Associated with Low Pressure Systems in Spring and Winter. *Ardea* 102:139–152.
- Summers, R. W., L. G. Underhill, and E. E. Syroechkovski Jr. 1998. The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21:573–580.
- Sutherland, W. J. 1998. Evidence for Flexibility and Constraint in Migration Systems. *Journal of Avian Biology* 29:441–446.
- Szor, G., D. Berteaux, and G. Gauthier. 2008. Finding the right home: Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology* 31:351–362.
- Taylor, R. C. 1980. Migration of the Ringed Plover *Charadrius hiaticula*. *Ornis Scandinavia* 11:30–42.
- Therneau, T. 2015. A Package for Survival Analysis in S. R package version 2.40-1.
- Thorisson, B., V. Eyjólfsson, A. Gardarsson, H. B. Albertsdóttir, and T. G. Gunnarsson. 2012. The non-breeding distribution of Icelandic Common Ringed Plovers. *Wader Study Group Bullentin* 119:97–101.
- Thorup, K., T. E. Ortvad, and J. Rabøl. 2006. Do nearctic Northern Wheatears (*Oenanthe Oenanthe Leucorhoa*) migrate nonstop to Africa? *The Condor* 108:446–451.
- Tompkins, D. M., A. R. White, and M. Boots. 2003. Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* 6:189–196.
- Walker, D. A., M. K. Raynolds, F. J. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, S. S. Kholod, C. J. Markon, E. S. Melnikov, N. G. Moskalenko, S. S. Talbot, B. A. Yurtsev, and & the other members of the CAVM Team. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of vegetation Science* 16:267–282.
- Wallander, J., and M. Andersson. 2003. Reproductive tactics of the ringed plover *Charadrius hiaticula*. *Journal of Avian Biology* 34:259–266.
- Webb, S. D. 1976. Mammalian Faunal Dynamics of the Great American Interchange. *Society* 2:220–234.

- Weber, T. P., B. J. Ens, and A. I. Houston. 1998. Optimal avian migration: A dynamic model of fuel stores and site use. *Evolutionary Ecology* 12:377–401.
- Wenink, P. W., A. J. Baker, and M. G. Tilanus. 1993. Hypervariable-control-region sequences reveal global population structuring in a long-distance migrant shorebird, the Dunlin (*Calidris alpina*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90:94–98.
- Wernham, C. 2002. *The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland*. British Trust for Ornithology.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 366:2336–2350.
- Williams, T. C., J. M. Williams, L. C. Ireland, and J. M. Teal. 1977. Autumnal bird migration over the western North Atlantic Ocean. *American Birds* 31:251–267.
- Williamson, K. 1958. Bergmann's rule and obligatory overseas migration. *British Birds* 51:209–232.
- Wilson, J. R. 1981. The migration of High Arctic shorebirds through Iceland. *Bird Study* 28:21–32.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup, and J. C. Svenning. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88:15–30.
- Witter, M. S., and I. C. Cuthill. 1993. The ecological costs of avian fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 340:73–92.