











Université du Québec  
à Rimouski

**EFFET DE LA DENSITÉ DE PROIE ET DE LA DEMANDE  
ÉNERGÉTIQUE SUR LES PATRONS DE DÉPLACEMENT  
DU FAUCON PÈLERIN 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

PAR

© MATHIEU TÉTREAULT

MARS 2019



**Composition du jury :**

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

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

**Alastair Franke, codirecteur de recherche, University of Alberta**

**Junior A. Tremblay, examinateur externe, Environnement et Changement climatique  
Canada**

Dépôt initial le 7 septembre 2018

Dépôt final le 12 mars 2019





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.



*To Andy: you've taught me how to ice fish, hunt caribous, harvest mussels, cross rivers on a quad, fix my quad and much more...but your positive attitude towards all situations of life is one of the most precious teachings I've ever received. Thank you old friend!*





## REMERCIEMENTS

Premièrement, un merci tout particulier à mon directeur, Joël, pour son support constant durant mon (long) parcours à l'UQAR. Joël a toujours été présent pour me remettre «sur la *track* » quand mes idées se perdaient, mais aussi pour me remonter le moral au besoin. Son esprit analytique et ses aptitudes à simplifier le message ne cesseront jamais de m'impressionner. J'ai passé beaucoup d'heures avec lui dans son bureau à lancer des idées, à analyser mes propres graphiques (en faisant semblant de les comprendre autant que lui), à reformuler des phrases, à parler de mes choix de vie ou de chasse à la sauvagine. Dans tous les cas, je sortais toujours du bureau plus confiant qu'à l'entrée et prêt à « bûcher » sur mon projet jusqu'à la prochaine rencontre. Joël est un passionné et il réussit à transmettre cette passion à ses étudiants. Peu importe la charge de travail, il trouvait du temps pour moi et attaquait chacune de mes questions avec une importance déconcertante. À notre première rencontre, tu m'as dit que la maîtrise était un parcours enrichissant qui passe vite, et qu'il fallait la prendre une étape à la fois, en gardant en tête qu'il suffisait d' « avoir une histoire simple à raconter ». Trois ans et des poussières plus tard, grâce à ton support, j'ai fini par raconter cette histoire et je t'en serai éternellement reconnaissant.....Merci Docteur !

Je dois ensuite remercier Alastair, qui est véritablement le premier à m'avoir donné ma chance et qui m'a ouvert les portes à la recherche en Arctique. Al est clairement un des hommes les plus patients que j'ai rencontré. J'ai arrêté de compter depuis longtemps les conversations téléphoniques de deux heures ou plus pour régler un problème mineur, que ce soit pour commander une pièce manquante sur le terrain, ou discuter d'un paragraphe d'introduction un dimanche soir après le souper. Al était toujours disponible et répondait toujours avec une sincère bonne humeur. Dès le départ, il m'a traité comme un biologiste à part entière, me demandant mon opinion sur les axes de recherche du projet, me confiant des tâches importantes sur le terrain et en allant même jusqu'à me proposer d'écrire un chapitre de livre ! Merci d'avoir eu confiance en moi d'un bout à l'autre et d'avoir été aussi ouvert et disponible. Merci aussi à Dominique Berteaux et Junior Tremblay d'avoir accepté de faire partie du jury pour l'évaluation du présent mémoire.

Merci à Vicky pour ton support inconditionnel, ton écoute et pour les coups de pied au cul pour m'aider à avancer! Je ne sais pas comment j'aurais fait pour passer au travers de tout ça sans toi ! Merci aussi à mes parents pour leurs encouragements et leur support. Merci à eux de m'avoir, chacun à leur façon, transmis un amour de la nature grandissant.

Un merci tout spécial à Andy Aliyak, qui a été pour moi beaucoup plus qu'un guide de terrain. Je n'oublierai jamais les arrivées matinales d'Andy au *boathouse*, arrivant glorieux, debout sur son VTT, le bras dans les airs. Son sourire contagieux (malgré deux uniques dents chambranlantes), ses histoires rocambolesques (et parfois intelligibles) et les nombreux "Igiok" (prononciation incertaine) faisaient toute la différence sur le terrain. *Thanks Andy-boy!*

Merci à Kevin Hawkshaw pour son aide indispensable pour mettre en place les modèles de densité de proie. Merci d'avoir pris le temps de répondre avec patience à toutes mes questions, même si c'était la 3-4e fois que je te la posais. Merci aux autres avec qui j'ai eu la chance de partager des moments inoubliables sur le terrain à Rankin Inlet: Erik Hedlin, Vincent Lamarre, Pascal Pettigrew, Alex Paiement, Phil Galipeau, Cameron Nordell et Yanick Gagnon. Merci aux membres de la communauté qui ont rendu nos étés beaucoup plus simples: Luc Paquet, Dorothy Tootoo et Matthiew Ayres du Nunavut Arctic College pour nous avoir fourni durant tous ces étés des logements « spacieux ». Johanne Coutu et Daniel Kaludjak du bureau de la faune de Rankin Inlet pour les innombrables services rendus. David et Silu Oolooyuk pour les conseils mécaniques et l'aide sur le terrain, respectivement. Merci également aux gens d'Agnico Eagle Mines pour votre aide à la logistique. Un énorme merci aux autres avec qui je n'ai pas eu la chance de collaborer directement, mais qui ont contribué de près ou de le loin à la récolte des données pour Rankin et Igloolik: Barry Robinson, Vincent L'Hérault, Poisey Alogut, Alexandre Anctil, Hilde Marie Johansen, Marc Prostor, Michael Qrunnut, Matt Fredlund, Kristen Peck, Chris Carli et j'en oublie probablement !

Merci aux étudiants du C-405 avec qui j'ai partagé soit un bureau, une colocation, plusieurs diners, quelques bières, des chasses inoubliables et bien plus encore : Jé, Jo, el'gros Clem, D-J, Fred et Rémi Lesmerises, Flo, Gaboon, Dédé et j'en passe ! Merci à Élise et

Marie-Jeanne pour votre aide inestimable. Merci à Nicholas Casajus et Alain Caron sans qui les analyses statistiques de mon projet se résumeraient à une comparaison de moyenne. Merci à Kimberly Malcolm, Don-Jean Léandri Breton et Camille Bégin Marchand pour leur révision de certaines sections du manuscrit. Merci aussi aux professeurs et chargés de cours croisés durant mon parcours à Sherbrooke qui ont fait naître et grandir mon intérêt pour l'écologie : Pat Bourgault, Marc Bélisle, Ben Lapointe, Marco Festa-Bianchet et les autres.

Finalement, ce projet de recherche a été rendu possible grâce au soutien financier du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), des Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), de Mitacs Canada, de l'association universitaire canadienne des études nordiques (AUCEN) et de la fondation Garfield Weston, du Centre d'études nordiques (CEN), du Centre d'excellence du Canada ArcticNet, du Nunavut Wildlife Management Board, d'Agnico Eagles et de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Merci au FRQNT de m'avoir décerné une bourse de recherche à la maîtrise, au CRSNG pour leur bourse d'études supérieures à la maîtrise, à la fondation Garfield Weston pour leur bourse de recherche en milieu nordique et finalement au SRDI et au FRQ pour leur financement au programme de stage en recherche Mitacs Accélération en partenariat avec Agnico Eagle Mines. Le support financier accordé m'a permis de me concentrer sur mon projet durant ces trois belles années.





## RÉSUMÉ

Durant l'élevage des oisillons, les oiseaux nidicoles doivent faire des allers-retours au nid pour nourrir les jeunes en pleine croissance. En théorie, les déplacements des adultes durant cette période devraient dépendre de la demande énergétique au nid et de la disponibilité des ressources alimentaires. Peu d'études ont tenté de comprendre l'influence combinée de ces deux facteurs sur les patrons de déplacement des oiseaux. Le but de ce projet était de déterminer l'effet de la densité de proie et de la demande énergétique au nid sur les patrons de déplacement du Faucon pèlerin nichant dans l'Arctique. Nos hypothèses étaient les suivantes : 1) les patrons de déplacement des adultes (taille du domaine vital et distances quotidiennes) sont inversement reliés à la densité de proie dans leur domaine vital. 2) Durant l'élevage des jeunes, les patrons de déplacement des adultes sont ajustés en fonction de la demande énergétique des oisillons au nid. À l'aide d'émetteurs satellite-GPS, nous avons estimé les domaines vitaux et les distances quotidiennes moyennes de 16 faucons adultes sur deux aires d'étude. Nous avons ensuite estimé la densité de proie (oiseaux insectivores) dans chacun des domaines vitaux et le poids des jeunes au nid durant leur croissance (un *proxy* de la demande énergétique). La taille des domaines vitaux et les distances parcourues quotidiennement étaient en moyenne de 126 km<sup>2</sup> et 29,8 km, respectivement. Les mâles de l'aire d'étude de Rankin Inlet avaient un domaine vital plus grand et parcouraient de plus grandes distances quotidiennement lorsque la densité d'oiseaux insectivores dans leur domaine vital était relativement faible, ce qui supporte notre hypothèse. Par contre, les femelles de l'aire d'étude d'Igloolik n'ajustaient pas leurs déplacements à la densité de proie. Les individus des deux aires d'étude ajustaient leurs déplacements à la demande énergétique au nid. Tel que prédit, les distances parcourues quotidiennement et la taille des domaines vitaux augmentaient avec le poids total de la nichée. Notre étude jette la lumière sur certaines stratégies adoptées par les animaux en fonction de variations de densité de ressources dans l'environnement et en fonction des besoins énergétiques qu'ils doivent combler.

Mots clés : Domaine vital, élevage des oisillons, demande énergétique, densité de proie, prédateur aviaire, Faucon pèlerin, Arctique, ponts aléatoires biaisés, *distance sampling*.



## ABSTRACT

During the brood-rearing period, nidicolous birds need to make constant foraging trips to and from the nest to feed growing nestlings. In theory, movement of adults during this period should depend on nestling demand and food availability. However, very few studies have attempted to understand the combined effect of these two factors on the movement patterns of birds. The main goal of this project was to investigate the effect of prey density and nestling demand on home range size and daily travel distances of Arctic breeding peregrine falcons. Our hypotheses were as follows: 1) movement patterns of adults (home range size and daily travel distance) are inversely related to the density of prey within their home range. 2) During brood-rearing, adults adjust their movement patterns with nestling demand. Using satellite-GPS transmitters, we characterized the movement patterns of 16 adult falcons from two study areas. We then estimated the density of prey (insectivorous birds) within breeding home range of each individual and the mass of each nestling during growth (as a proxy for nestling demand). Breeding home range size (95% biased random bridge) and daily travel distance averaged 126 km<sup>2</sup> and 29.8 km, respectively. Males from Rankin Inlet study area had larger home ranges and traveled greater distances daily when the density of insectivorous birds in their home range was relatively low, confirming our first hypothesis. In contrast, females from Igloolik study area did not adjust their movement patterns to prey density. As predicted, individuals from both study areas adjusted their movement patterns to nestling demand: daily travel distances and home range size increased with total brood mass. Our study sheds light on some of the strategies adopted by animals in the event of variations in resource availability and in their own needs.

Keywords: Home range, brood-rearing, nestling demand, prey density, avian predator peregrine falcon, Arctic, biased random bridges, distance sampling



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xx
LISTE DES FIGURES.....	xxii
LISTE DES APPENDICES.....	xxiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
MISE EN CONTEXTE.....	1
LE DOMAINE VITAL.....	1
THEORIE DE L'APPROVISIONNEMENT OPTIMAL ET DOMAINE VITAL.....	2
DENSITE DE PROIE ET REPONSE DU PREDATEUR.....	3
UNE CONTRAINTE DE DEPLACEMENT DURANT LA REPRODUCTION.....	5
LE CAS DES OISEAUX DE PROIE.....	6
LA TELEMETRIE ET LA CARACTERISATION DES DEPLACEMENTS DES OISEAUX DE PROIE.....	7
LE FAUCON PELERIN AU NUNAVUT.....	9
OBJECTIFS DE L'ETUDE ET HYPOTHESES DE TRAVAIL.....	10
CHAPITRE 1: EFFET DE LA DENSITÉ DE PROIE ET DE LA DEMANDE ÉNERGÉTIQUE DES OISILLONS SUR LA TAILLE DU DOMAINE VITAL ET LES DISTANCES QUOTIDIENNES D'UN PRÉDATEUR AVIAIRE DANS L'ARCTIQUE.....	13
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	13
1.2 PREY DENSITY AND NESTLING DEMAND AFFECT HOME RANGE SIZE AND DAILY TRAVEL DISTANCE OF AN ARCTIC RAPTOR.....	16
ABSTRACT.....	16

INTRODUCTION .....	17
METHODS .....	18
RESULTS .....	26
DISCUSSION .....	29
DECLARATIONS .....	34
TABLES AND FIGURES. ....	36
APPENDIX .....	45
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	52
MISE EN CONTEXTE.....	52
CONTRIBUTION DE L'ETUDE ET PRINCIPAUX RESULTATS.....	53
LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES FUTURES .....	55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	58



## LISTE DES TABLEAUX

<p>Table 1. Candidate linear mixed effect models used to predict home range size and daily travel distances of peregrine falcons breeding in Nunavut, Canada. Rankin Inlet males (n = 6) and Igloodik females (n = 10) were modeled separately. Random intercept and slope structure (1+Julian   ID) as well as fixed effect of Julian day are not included in the table but are present in every model.....</p>	37
<p>Table 2. Mean values <math>\pm</math> standard error [range] of prey density estimates and proportion of terrestrial habitat within largest home range of peregrine falcons breeding near Rankin Inlet (n = 6 males) and Igloodik (n = 10 females), Nunavut, Canada .....</p>	40
<p>Table 3. Variables, sign of the effect, degree of freedom (df), second-order Akaike's information criterion (AICc), <math>\Delta</math>AICc, AICc weight and evidence ratios of the candidate models explaining home range size of peregrine falcons breeding in (a) Rankin Inlet (n = 6 males) and (b) Igloodik (n = 10 females), Nunavut, Canada. The most parsimonious model is presented underneath each set of candidate models with parameter estimates and standard errors (SE). All mixed effect models accounted for the effect of falcon identity and start date of home range estimation period as random intercept and slope variables, but these variables are not presented here. ***, **, *, and ns represent <math>P &lt; 0.001</math>, <math>P &lt; 0.01</math>, <math>P &lt; 0.05</math>, and <math>P &gt; 0.05</math> (non-significant), respectively. ....</p>	41
<p>Table 4. Variables, sign of the effect, degree of freedom (df), second-order Akaike's information criterion (AICc), <math>\Delta</math>AICc, AICc weight and evidence ratios of the candidate models explaining mean daily travel distance of peregrine falcons breeding in (a) Rankin Inlet (n = 6 males) and (b) Igloodik (n = 10 females), Nunavut, Canada. The most parsimonious model is presented underneath each set of candidate models with parameter estimates and standard errors (SE). All mixed effect models accounted for the effect of falcon identity and start date of home range estimation period as random intercept and slope variables, but these variables are not presented here. ***, **, *, and</p>	



ns represent  $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , and  $P > 0.05$  (non-significant), respectively.

.....42

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Locations of monitored populations of arctic-nesting peregrine falcons near Igloolik and Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Circles indicate active nest sites monitored during reproduction in 2010 and 2011 in Igloolik (n = 14) and in 2008 in Rankin Inlet (n = 24). Red circles represent nest sites where one adult was equipped with a solar-powered GPS-Platform Terminal Transmitter (PTT) to track movement patterns during the brood-rearing period (Igloolik: n = 10 females, Rankin Inlet: n = 6 males). ..... 36
- Figure 2. Home range areas (white lines; 95% biased random bridge) of adult peregrine falcons breeding in (a) Rankin Inlet (average size = 124.9 km<sup>2</sup>; n = 6 males; 2008) and (b) Igloolik (average size = 127.5 km<sup>2</sup>; n = 10 females; 2010-2011). Black dots represent nest sites of each tracked falcon. Home ranges are identified using the sex of the tracked falcons (M for males or F for females) and nest site identity. Different borders are used when home range overlap occurs..... 38
- Figure 3. Distribution maps for songbirds and shorebirds in Rankin Inlet and Igloolik, Nunavut. 240x240m grid cell abundance estimates have been scaled up to density per square kilometer. The map shows estimated densities of (a) shorebirds in 2010 in Igloolik, (b) songbirds in 2011 in Igloolik as well as average densities of (c) shorebirds and (d) songbirds in Rankin Inlet in 2015 and 2016. Abundances were estimated using distance sampling and densities were then predicted over a grid of each study area using density surface modeling. Color scales are different between guilds/study areas. .... 39
- Figure 4. Effect of (a) songbird density on home range size and (b) insectivore density on daily travel distance of male peregrine falcons tracked in Rankin Inlet in 2008 (n = 6). Average home range sizes and daily travel distances (points) and their range (bars) are shown to illustrate the adequacy of the regression model (thick black line). Dotted lines represent the 95% confidence interval..... 43

Figure 5. Effect of total brood mass (i.e., sum of daily brood masses for a period of a given number of days) on home range size (a-b) and daily travel distance (c-d) of peregrine falcons breeding near Rankin Inlet (n = 6 males) and Igloodik (n = 10 females). Different symbols represent different individuals. Each point represent home range size (a-b) or daily travel distance (c-d) of an individual estimated using an 11-day sliding time window. Black symbols represent the period where total brood mass was increasing and red symbols represent the period when total brood mass decreased following the loss of one or more nestlings. To enhance graphical clarity, points with a high level of overlap are not shown. Black lines represent the predicted values (thick line) with 95 % confidence interval (dotted lines) obtained from the best model for each response variable.....44

## LISTE DES APPENDICES

<p>Table A1. List of shorebird and songbird species, along with average mass for each species, observed along transects in Rankin Inlet (R) and Igloolik (I). Transects were surveyed from July 25–September 5 2010–2012 in Igloolik and May 24–August 20 2015–2016 in Rankin Inlet.....</p>	46
<p>Table A2. Details of the AIC analysis used to choose the most appropriate detection function for songbirds and shorebirds in Rankin Inlet and Igloolik study areas. Birds were surveyed near Igloolik from 2010–2012 and near Rankin Inlet from 2015–2016. The <math>\Delta</math>AIC value of the model used for each guild is bolded. If multiple models had a <math>\Delta</math>AIC &lt;3, the model with the least number of parameters was chosen to satisfy the rule of parsimony. P-values of the best model for each guild/study area are presented. P-values were obtained from a Kolmogorov–Smirnov test of the fit of the observation data to the detection function. ....</p>	47
<p>Table A3: Summary of the density surface models used to predict the abundance of shorebirds from Rankin Inlet study area (2015–16). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with Chi squared and Z test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model. ....</p>	48
<p>Table A4: Summary of the density surface models used to predict the abundance of shorebirds from Igloolik study area (2010–12). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model .....</p>	49

Table A5: Summary of the density surface models used to predict the abundance of songbirds from Rankin Inlet study area (2015–16). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.....	50
Table A6: Summary of the density surface models used to predict the abundance of songbirds from Igloolik study area (2010–12). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.....	51
Figure A1. Visual representation of the sliding time window method used for extraction of home range sizes, mean daily travel distances and total brood masses of peregrine falcons breeding in Nunavut. Each time window is 11 days long. The first sliding time window starts one day after the deployment of the PTT for each falcon and subsequent windows are “slid” one day at the time until the last day of a window reach the 40th day of age of the oldest nestling from the brood. Home range and mean daily travel distances are estimated for each window using all GPS locations acquired during the days contained in the window. Total brood mass is calculated by summing up estimated daily brood masses obtained from sex-specific growth curves. ....	45



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### **Mise en contexte**

Le mouvement animal est un processus spatio-temporel complexe qui intrigue les scientifiques depuis l'antiquité (De Groot 2008). Comprendre le déplacement d'un individu dans l'espace permet d'en apprendre sur ses besoins, ses préférences, ses interactions avec les autres espèces et son environnement. Dans la plupart des cas, l'utilisation de l'espace par un individu devrait refléter la distribution de ses ressources dans son habitat (Matthiopoulos 2003). Dans des habitats hétérogènes caractérisés par des variations spatio-temporelles, les animaux devraient s'adapter aux changements de disponibilité des ressources pour en optimiser l'acquisition et répondre à leurs besoins. Caractériser l'utilisation de l'espace par les animaux est un moyen de mieux comprendre comment ils réagissent à des variations de disponibilité des ressources et de leurs propres besoins (Aarts et al. 2008, Nathan et al. 2008). Les décisions prises par les individus pour optimiser l'acquisition des ressources peuvent avoir un fort impact sur leur aptitude phénotypique et ultimement, sur la dynamique d'une population animale (Stephens et Krebs 1986). Il est donc important de s'intéresser aux déplacements des individus dans l'espace et aux mécanismes qui influencent leur utilisation de l'espace pour mieux comprendre la distribution, l'abondance et le rôle des espèces animales dans les écosystèmes (Bowler et Benton 2005, Wang et Grimm 2007, Bauer et Hoyer 2014). De plus, ces informations peuvent être importantes pour améliorer les plans de gestion et de conservation des espèces animales (Galanti et al. 2006, Schofield et al. 2010, Buechley et al. 2018).

### **Le domaine vital**

Au 19<sup>e</sup> siècle, Darwin (1859) observait déjà que les animaux semblaient limiter leurs déplacements à une aire déterminée dans laquelle ils semblaient connaître la localisation des ressources alimentaires, des abris et des principaux corridors de déplacements. Ce n'est que près d'un siècle plus tard que Burt (1943) définissait le domaine vital comme l'aire traversée régulièrement par un individu pour toutes activités liées à la quête alimentaire, à la

reproduction et à l'élevage des jeunes. Le domaine vital constitue probablement la métrique la plus utilisée pour caractériser le déplacement d'un individu au sein de son habitat étant donné qu'il reflète un lien direct entre les besoins d'un individu, les caractéristiques de son environnement et les décisions prises à l'échelle individuelle pour répondre à ses besoins (Powell et Mitchell 2012).

La taille du domaine vital peut donc varier entre espèces, entre individus d'une même espèce et même pour un individu au cours du temps en fonction de multiples facteurs intrinsèques et extrinsèques. Par exemple, la taille corporelle (McNab 1963, Harestad et Bunnell 1979), l'âge et le sexe des individus (Mech 1980, Cederlund et Sand 1994), la densité de population (Kilpatrick et al. 2001, Kjellander et al. 2004), la qualité de l'habitat (Pasinelli 2000, Campioni et al. 2013), la densité des ressources alimentaires (Jones 1990, Larter et Gates 1994), le régime alimentaire (Milton and May 1976, Rigamonti 1993, Peery 2000), les conditions environnementales (Morellet et al. 2013, Kowalczyk et al. 2015) et le statut reproducteur (Vega Rivera et al. 2003, Beltran et al. 2010, van Beest et al. 2011) sont tous des facteurs susceptibles d'influer sur la taille du domaine vital d'un individu.

### **Théorie de l'approvisionnement optimal et domaine vital**

La recherche de nourriture amène des coûts importants directement liés à l'accessibilité de la ressource alimentaire (Mitchell et Powell 2012). Avec la théorie de l'approvisionnement optimal, MacArthur et Pianka (1966) ont été les premiers à modéliser les stratégies employées par les animaux pour acquérir les ressources disponibles dans un environnement hétérogène. Ils ont adopté une approche économique pour déterminer les principaux facteurs qui devraient influencer les comportements de quête alimentaire. La théorie de l'approvisionnement optimal prédit que dans un habitat hétérogène, les individus vont adopter des stratégies de quête alimentaire qui maximisent l'apport énergétique tout en minimisant les coûts liés à la recherche (p. ex. risque de prédation, énergie dépensée durant le déplacement, etc.). Le temps alloué à la recherche, le type d'aliment choisi et les distances parcourues durant la quête alimentaire sont tous des exemples de facteurs pouvant être ajustés



selon la disponibilité des ressources alimentaires du milieu (MacArthur et Pianka 1966, Schoener 1971, Charnov 1976). Selon MacArthur et Pianka (1966) : « L'effort alloué à la quête alimentaire peut-être augmenté pourvu que les gains résultants en temps passé par unité de nourriture dépassent la perte. Dans le cas où augmenter l'effort entraînerait une perte plus grande que les gains, aucune augmentation ne devrait avoir lieu. »

Maintenir un domaine vital engendre des coûts et donc, est avantageux seulement s'il engendre des bénéfices surpassant les coûts (Stamps 1995). Pour limiter les coûts de maintien du domaine vital, les individus devraient donc tenter de minimiser l'aire qui peut suffire à leurs besoins (Mitchell et Powell 2012) en l'agrandissant seulement si cela leur permet d'augmenter les gains. La taille du domaine vital devrait donc varier en fonction de la distribution et de l'abondance des ressources dans le milieu et des besoins énergétiques de l'individu (Schoener 1968, Mace et Harvey 1983) . Cette relation expliquerait par exemple pourquoi le domaine vital des carnivores est généralement plus grand que le domaine vital des herbivores de même taille; les carnivores ayant généralement de plus grands besoins énergétiques, ainsi que des ressources alimentaires moins abondantes et plus dispersées dans l'espace que les herbivores, ils requièrent une surface plus grande pour répondre à leurs besoins (McNab 1963, Harestad et Bunnell 1979, Mace et Harvey 1983) .

### **Densité de proie et réponses du prédateur**

Les espèces vivant dans un écosystème sont organisées dans un réseau dynamique comportant plusieurs niveaux trophiques au sein desquels transite l'énergie (Lindeman 1942). Comprendre les interactions entre chacune des composantes des niveaux trophiques permet de mieux discerner leurs impacts au sein du réseau. En raison de l'importance potentielle de la prédation sur la dynamique et la distribution des proies dans un écosystème, les interactions prédateurs-proies suscitent beaucoup d'intérêt (Solomon 1949, Fretwell 1987, Krebs et al. 2003, Elmhagen et Rushton 2007). Dans le but de comprendre l'impact de ces interactions sur la dynamique de l'écosystème, il est primordial de bien comprendre

comment les prédateurs réagissent à des changements de densité de proie dans l'environnement.

Les prédateurs présentent deux types de réponses relativement aux variations de densité de proie; la réponse numérique (variations du nombre de prédateurs en fonction du nombre de proies) et la réponse fonctionnelle (variations du taux de consommation du prédateur en fonction du nombre de proies; Holling 1959). La densité de proie dans l'habitat est donc un facteur important qui peut influencer le comportement de quête alimentaire des prédateurs (Salt 1974, Holmes et Schultz 1988). Par exemple, durant les années de faible densité de leur proie principale, les prédateurs spécialistes peuvent modifier leur niche alimentaire en sélectionnant des proies alternatives qu'ils ne consomment pas lorsque leur proie principale est abondante (Kjellander et Nordström 2003, Giroux et al. 2012).

La densité de proie peut aussi varier dans l'espace selon la répartition des ressources utilisées par les proies et la pression de prédation (Bell et Westoby 1986, Lima 1998, Holbrook et al. 2000, Sih 2005, Thaker et al. 2011). Lorsque la distribution et la densité de proie varient dans l'espace, les prédateurs peuvent aussi adapter leurs déplacements afin d'acquérir suffisamment de proies pour répondre à leurs besoins (O'brien et al. 1990, Benoit-Bird et Au 2003, Sims et al. 2006). Pour les individus d'une même espèce, on pourrait donc s'attendre à ce que la répartition et la densité de proie dans l'espace constituent un facteur clé influençant la taille du domaine vital. Par exemple, Herfindal et al. (2005) ont démontré une corrélation négative entre la taille du domaine vital du Lynx boréal (*Lynx lynx*) et la densité de chevreuil (*Capreolus capreolus*). Des relations semblables ont aussi été démontrées chez d'autres grands carnivores terrestres (Loveridge et al. 2009, Mattisson et al. 2013, Simcharoen et al. 2014). Ces espèces ont généralement de très grands domaines vitaux et peuvent se déplacer dans l'habitat sans contrainte majeure pour trouver des proies, ce qui n'est pas le cas de tous les prédateurs ou pour toutes les périodes du cycle annuel.

## Une contrainte de déplacement durant la reproduction

Durant la période de reproduction, plusieurs animaux s'alimentent à partir d'un point central (p. ex. un nid, un terrier, une tanière), ce qui constitue une contrainte de déplacement majeure susceptible d'influencer la configuration de leur domaine vital (Orians et Pearson 1979). Cette période exigeante d'un point de vue énergétique requiert une grande quantité de ressources, mais les déplacements des adultes sont particulièrement limités par la nécessité de revenir régulièrement au point central (pour la construction du nid/terrier, l'incubation des œufs, la défense du territoire, l'élevage des jeunes, etc.).

À cause de la contrainte engendrée par l'emplacement du nid, certaines espèces d'oiseaux ajustent leurs déplacements en fonction de la densité des ressources alimentaires autour du nid (Orians et Pearson 1979, Kacelnik 1984). Par exemple, le Bruant vespéral (*Pooecetes gramineus*) s'éloigne plus loin du nid pour chercher des sauterelles lorsque leur densité dans l'habitat est expérimentalement réduite (Adams et al. 1994). Chez le Guillemot marmette (*Uria aalge*), la distance de chasse maximale parcourue augmente de 35 % lorsque le capelan (*Mallotus villosus*) est moins abondant et plus dispersé autour de la colonie (Burke et Montevecchi 2009). L'ajustement des déplacements en réponse à des variations dans la densité des ressources pourrait permettre aux oiseaux de maintenir un taux d'approvisionnement au nid relativement constant. Par exemple, Stauss et al. (2005) ont démontré chez la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) que la distance entre le nid et les parcelles d'alimentation est plus courte quand l'habitat est de meilleure qualité, mais que le taux d'approvisionnement au nid reste constant, peu importe la qualité de l'habitat.

Chez les oiseaux nidicoles, la demande énergétique de la nichée augmente durant l'élevage des oisillons (Drent et Daan 1980). Ces variations peuvent affecter le taux d'approvisionnement au nid et ainsi engendrer des modifications dans les déplacements des parents. Par exemple, dans une étude sur la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*), Kouba et al. (2017) ont démontré que le nombre d'oisillons au nid avait un effet positif sur la taille du domaine vital des mâles, en contrôlant statistiquement pour la densité de proie et les conditions environnementales. Cet ajustement peut aussi refléter la croissance des

oisillons et n'est pas limité aux oiseaux qui élèvent leurs oisillons au nid; Erikstad (1985) a équipé 15 Lagopèdes des saules (*Lagopus lagopus*) femelles avec des radios-émetteurs pour suivre leurs déplacements durant la croissance des oisillons. Il a démontré que la taille des domaines vitaux et les distances parcourues par les nichées augmentaient au fur et à mesure que les oisillons grandissaient. Cet ajustement suggère que les déplacements de quête alimentaire d'un individu ne sont pas seulement liés à sa demande énergétique intrinsèque, mais aussi aux fluctuations de demandes énergétiques induites par la reproduction.

### **Le cas des oiseaux de proie**

Les oiseaux de proie constituent un modèle intéressant pour comprendre les liens entre le déplacement d'un prédateur et la densité de ses proies principales durant l'élevage des oisillons. En tant qu'oiseaux nidicoles, ils devraient ajuster leur stratégie de quête alimentaire selon la demande énergétique des oisillons aux nids (Drent et Daan 1980). L'approvisionnement en nourriture est important pour la croissance et la survie des jeunes oiseaux de proie (Drent et Daan 1980, Thorup et al. 2010) et constitue une demande énergétique accrue pour les parents (Bryant 1988). Les adultes qui recherchent les proies de manière optimale devraient donc ajuster la taille de leur domaine vital à la demande énergétique que leur imposent l'élevage des oisillons et la densité de proie dans l'habitat entourant le nid. Des études sur les oiseaux de proie ont démontré un ajustement du taux d'approvisionnement au nid durant l'élevage en fonction du nombre et de l'âge des oisillons (Dijkstra et al. 1990, Holthuijzen 1990, Steen et al. 2012) et en fonction de la densité de proie dans le milieu (Holthuijzen 1990, Zárbynická et al. 2009). Par contre, peu d'études ont tenté de comprendre l'effet de la demande énergétique au nid sur les patrons de déplacement des adultes et les résultats sont plutôt contrastés (Sokolov et al. 2014, Pfeiffer et Meyburg 2015, Kouba et al. 2017). De plus, les études reliant les déplacements des oiseaux de proie avec la densité de proie dans le milieu se basent généralement sur des variations interannuelles dans la densité de proie (Village 1982, Marzluff et al. 1997, Kouba et al. 2017) ou des indicateurs de qualité d'habitat (Hinam et St. Clair 2008, Staggenborg et al. 2017).

Très peu d'études ont tenté de comprendre l'effet des variations spatiales de densité de proie sur les déplacements des individus nicheurs au sein d'une même population (Zabel et al. 1995, Fernández et al. 2009, Penteriani et al. 2013) et aucune n'a eu lieu en milieu Arctique, probablement dû aux défis logistiques que cela impose (Franke 2017). La courte fenêtre de disponibilité alimentaire associée à la période d'élevage des oiseaux dans l'Arctique (Klaassen 2003) offre un cadre temporel idéal pour étudier l'effet de changements spatio-temporels dans les patrons de déplacement des oiseaux de proie. De plus, la réponse des oiseaux de proie aux variations dans leur environnement peut avoir des impacts sur les autres composantes de l'écosystème terrestre arctique (Ims et Fuglei 2005, Legagneux et al. 2012).

### **La télémétrie et la caractérisation des déplacements des oiseaux de proie**

Notre compréhension des facteurs influençant le déplacement des animaux est due majoritairement aux avancées technologiques récentes dans le domaine de la télémétrie (Millsbaugh et Marzluff 2001, Cagnacci et al. 2010), notamment la mise au point de dispositifs de plus en plus petits et permettant de suivre les déplacements des oiseaux avec un haut niveau de précision (Robinson et al. 2010, Sokolov 2011). Autrefois, acquérir des données sur le déplacement des oiseaux se faisait par le biais des retours de bagues par les chasseurs ou encore via la capture-marquage-recapture/observation des individus (Nichols et Kaiser 1999). Plusieurs dispositifs permettent maintenant d'acquérir un grand nombre de données de localisation avec un minimum d'effort, chacun ayant des avantages et des désavantages (Robinson et al. 2010).

Les émetteurs-radios de très haute fréquence (very high frequency; VHF) et les appareils munis d'un système de positionnement par satellite (GPS ou Argos) ou utilisant le réseau d'antennes cellulaires (GSM) peuvent permettre l'acquisition d'un grand nombre de localisation pour suivre les déplacements. Les émetteurs VHF peuvent être très légers mais nécessitent beaucoup de travail sur le terrain pour localiser l'animal à l'aide d'antennes (Seegar et al. 1996, Thorup et al. 2007). Les systèmes GPS/GSM et Argos ont l'avantage

d'offrir un système de téléchargement des données à distance. Le système Argos a déjà été largement employé notamment grâce à son coût autrefois inférieur par rapport au GPS et au fait que l'acquisition des données est simplifiée par rapport à la technologie VHF (Deutsch et al. 1998, Costa et al. 2010, Hebblewhite et Haydon 2010). Par contre, les données de localisation Argos sont basées sur l'effet Doppler et ont des classes de précision variables, avec une erreur autour des localisations estimée à 250 mètres dans le meilleur des cas (CLS 2016). Certains émetteurs satellites Argos comme les PTTs (Platform Terminal Transmitters) peuvent être munis d'un système GPS. Les unités PTTs-GPS et GPS-GSM munies d'un panneau solaire et d'un système de téléchargement à distance permettent d'acquérir un grand nombre de localisations avec une très grande précision (3–18 m) et leurs poids relativement léger (17 g pour les plus petits émetteurs offerts en 2018, Microwave Telemetry inc., Ecotone Telemetry inc.) en font des outils idéaux pour caractériser les domaines vitaux d'oiseaux de proie nichant en milieu éloigné.

Bien que la définition du domaine vital de Burt (1943) semble claire conceptuellement, elle reste vague quand vient le temps de définir la meilleure méthode pour caractériser le domaine vital. Plusieurs méthodes d'estimation permettent de caractériser les domaines vitaux notamment le polygone minimum convexe (MCP), l'estimateur de densité de kernel (Worton 1989), le local convex hull (LoCoH; Getz et Wilmsers 2004, Getz et al. 2007) et plus récemment, les estimateurs de kernel basés sur le mouvement comme les ponts Browniens et les ponts aléatoires biaisés (Horne et al. 2007, Benhamou 2011). Tous ces estimateurs ont leurs avantages et leurs désavantages (Tétreault et Franke 2017) et le choix du meilleur estimateur devrait être fait en fonction de la question de recherche et des données disponibles étant donné que le choix de l'estimateur peut expliquer autant de variation dans la taille du domaine vital que les facteurs écologiques qui l'affectent (Nilsen et al. 2007). Les ponts aléatoires biaisés (Benhamou et Cornélis 2010, Benhamou 2011) constituent une méthode récente d'estimation des domaines vitaux qui permet d'illustrer les corridors de déplacement utilisés indépendamment de la densité des localisations (Papworth et al. 2012, Ascensão et al. 2014, Campos et al. 2014). Cette méthode est moins sensible à la taille d'échantillon et à la fréquence d'échantillonnage que certains estimateurs fréquemment utilisés (Stark et al.

2017). Elle constitue ainsi un outil adapté pour représenter les mouvements d'un oiseau de proie durant l'élevage des jeunes et nichant dans un habitat hétérogène (Tétreault et Franke 2017).

### **Le Faucon pèlerin au Nunavut**

Le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) est un prédateur aviaire avec une répartition quasi cosmopolite. En Amérique, la sous-espèce *F. p. tundrius* parcourt près de 8200 km pour relier ses aires d'hivernage en Amérique du Sud et en Amérique centrale à ses aires de reproduction en Alaska, au Groenland et dans l'Arctique canadien (Fuller et al. 1998, White et al. 2008). Même s'il est reconnu comme un prédateur généraliste, le régime alimentaire du Faucon pèlerin en Arctique est majoritairement constitué d'oiseaux insectivores terrestres (Passeriformes, Scolopacidae et Charadriidae; Hunter et al. 1988, Rosenfield et al. 1995, Dawson et al. 2011). Très peu d'études se sont penchées sur les déplacements de cette sous-espèce sur ses aires de reproduction et aucune d'entre elles n'a tenté de lier les patrons de déplacement à la densité de proie dans l'habitat (White et Nelson 1991, Ganusevich et al. 2004, Sokolov et al. 2014).

Au Nunavut, l'éclosion des jeunes Faucons pèlerins a lieu aux alentours de la mi-juillet et les oisillons resteront au nid pour une quarantaine de jours durant lesquels ils passeront d'environ 33–40 grammes à 600–650 grammes pour les mâles et 900–950 grammes pour les femelles (Court et al. 1988, White et al. 2008). Chaque nichée peut comporter jusqu'à quatre fauconneaux et leur survie est surtout précaire dans les 21 premiers jours d'élevages où ils dépendent de la femelle adulte pour la thermorégulation et donc, sont très sensibles aux effets directs de la météo (Hovis et al. 1985, Anctil et al. 2014). Durant les premières semaines, le mâle est donc majoritairement responsable de l'approvisionnement et la femelle y participe de façon graduelle. Sokolov et al. (2014) ont d'ailleurs démontré un élargissement du domaine vital des femelles Faucon pèlerin durant l'élevage, sans toutefois conclure si l'effet était lié à l'augmentation de la demande énergétique au nid ou plutôt à l'augmentation des déplacements suivant la période de dépendance des oisillons. Le taux d'approvisionnement de

proies par les adultes étant lié au nombre et à l'âge des jeunes au nid (Olsen et Tucker 2003, Palmer et al. 2004, Robinson et al. 2017), il est probable que les faucons mâles et femelles ajustent leurs déplacements durant l'élevage suite à des changements dans la demande énergétique au nid.

Au Nunavut, sur la côte ouest de la baie d'Hudson près de la communauté inuit de Rankin Inlet (62°49'N, 92°05'W), une population très dense de Faucon pèlerin fait l'objet d'un suivi depuis 1982 (Court et al. 1988). La densité de faucon nicheur y est estimée à un couple par 15 km<sup>2</sup> (Franke et al. 2010). Un peu plus au nord, près de la communauté d'Igloodik (69°53'N, 82°51'W), une autre population de Faucon pèlerin niche en moins grande densité (un couple nicheur par 93 km<sup>2</sup>; Jaffré et al. 2015). Les faucons de ces deux populations nichent le long d'un gradient d'habitats continentaux-marins. Cependant, même les couples nichant en milieu insulaire situé à plusieurs kilomètres de la côte et entouré par le milieu marin sont fortement dépendants des oiseaux insectivores terrestres pour l'alimentation (L'Hérault et al. 2013, Robinson et al. 2015). Leur utilisation de l'espace en période de reproduction devrait donc être fortement influencée par la densité et la répartition spatiale de ces proies principales dans l'habitat.

### **Objectifs de l'étude et Hypothèses de travail**

L'objectif global de cette étude était d'étudier l'effet de la densité de proie et de la demande énergétique des oisillons au nid sur les patrons de déplacement du Faucon pèlerin nichant dans l'Arctique. Nous avons émis les hypothèses suivantes :

**Hypothèse 1:** Les déplacements des individus reproducteurs qui s'alimentent à partir d'un point central sont inversement reliés à la densité des ressources alimentaires autour du point central. Nous avons prédit que les Faucons pèlerins ayant une forte densité d'oiseaux insectivores dans leur domaine vital auraient des domaines vitaux plus petits et parcourraient de plus courtes distances quotidiennement que les faucons utilisant des zones où la densité de proie est moindre.



Hypothèse 2: Durant l'élevage des jeunes, la demande énergétique induite par les oisillons au nid affecte les déplacements des adultes. Nous avons prédit que la taille du domaine vital et les distances parcourues quotidiennement par les faucons adultes seraient positivement liées à la masse totale de la nichée.

Pour tester nos hypothèses, nous avons suivi les déplacements de Faucons pèlerins adultes sur deux aires d'étude distinctes durant l'élevage des oisillons. Des émetteurs PTTs ont été déployés sur 16 faucons adultes. Nous avons estimé les distances parcourues quotidiennement et la taille des domaines vitaux obtenue à l'aide des ponts aléatoires biaisés. Nous avons également estimé la densité d'oiseaux insectivores dans les domaines vitaux des faucons en utilisant des données d'observations de proies le long de transects. Finalement, tout au long de la période d'élevage des oisillons, nous avons suivi la taille des nichées et la masse corporelle des oisillons de façon à estimer quotidiennement la masse de la nichée de chaque adulte suivi avec un émetteur.



## CHAPITRE 1

# EFFET DE LA DENSITÉ DE PROIE ET DE LA DEMANDE ÉNERGÉTIQUE DES OISILLONS SUR LA TAILLE DU DOMAINE VITAL ET LES DISTANCES QUOTIDIENNES D'UN PRÉDATEUR AVIAIRE DANS L'ARCTIQUE

### 1.1. Résumé en français du premier article

Les besoins énergétiques et la densité des ressources alimentaires sont des facteurs importants qui influencent l'utilisation de l'espace par les animaux en milieu naturel. Pour les espèces s'alimentant à partir d'un point central, comme les oiseaux nidicoles, les déplacements sont fonction de l'abondance et la répartition de la nourriture autour du nid. Pendant la période d'élevage, les oiseaux nidicoles doivent également faire face aux variations dans la demande énergétique de la nichée et doivent ajuster les taux d'approvisionnement des proies pour maximiser la croissance des oisillons et prévenir la mortalité. On prévoit donc que les déplacements des oiseaux nidicoles en période de reproduction seront influencés par la densité de proie et la demande énergétique des oisillons au nid. À l'aide d'émetteurs satellite-GPS (moyenne de localisations par jours =  $8,5 \pm 0,6$ ), nous avons suivi 16 faucons pèlerins nichant dans l'Arctique près des communautés de Rankin Inlet ( $n = 6$  mâles) et d'Igloolik ( $n = 10$  femelles) au Nunavut pour déterminer l'effet de la densité de proie et de la demande énergétique des oisillons sur la taille du domaine vital et les distances parcourues quotidiennement par les adultes durant l'élevage de la nichée. Nous avons utilisé l'échantillonnage par la distance (*distance sampling*) suivi de la modélisation de densité de surface (*density surface modelling*) pour estimer la densité d'oiseaux insectivores dans chaque domaine vital et avons estimé la masse totale quotidienne de la nichée comme indicateur de la demande énergétique des oisillons. La taille des domaines vitaux et les distances parcourues quotidiennement étaient en moyenne de  $126 \text{ km}^2$  et  $29,8 \text{ km}$ , respectivement. Les variations spatiales de densité de proie ont affecté les déplacements des mâles adultes de Rankin Inlet; la taille du domaine vital diminuait avec la

densité de passereaux, tandis que la distance parcourue quotidiennement diminuait avec la densité d'insectivores (passereaux et limicoles combinés). Cependant, l'effet était faible et non significatif chez les femelles d'Igloodik. Nous avons également constaté un effet positif de la demande énergétique des oisillons sur les déplacements des faucons des deux aires d'étude. La taille du domaine vital et la distance parcourue quotidiennement étaient plus élevées chez les individus ayant une masse totale de nichée plus élevée. Nos résultats suggèrent fortement que pendant l'élevage de la nichée, les faucons pèlerins nichant dans l'Arctique ajustent leurs déplacements de quête alimentaire afin de répondre aux variations dans la demande énergétique des oisillons et la densité d'oiseaux insectivores dans l'habitat entourant le nid.

Cet article, intitulé «Prey density and nestling demand affect home range size and daily travel distance of an Arctic raptor», est issu d'une collaboration entre moi-même (Mathieu Tétreault), Alastair Franke, codirecteur de thèse et investigateur principal du programme de recherche Arctic Raptors, Kevin Hawshaw, candidat au doctorat à l'Université de l'Alberta et collaborateur au programme de recherche Arctic Raptors et Joël Bêty, superviseur principal et professeur au département de biologie, chimie et géographie à l'Université du Québec à Rimouski. Cet article sera soumis à la revue *Journal of Avian Biology*. En tant que premier auteur de l'article, j'ai contribué à l'élaboration des hypothèses et à une partie de la récolte de données sur le terrain (2015–2016). J'ai également réalisé les analyses statistiques et rédigé le présent article. Alastair Franke a fourni l'entièreté des données archivées (2008, 2010–2012). Il a participé à la récolte de données sur le terrain et à la rédaction de l'article. Kevin Hawkshaw a élaboré le protocole d'estimation de densité de proie dans le cadre de son doctorat. Il a récolté l'entièreté des données de proies pour l'aire d'étude de Rankin Inlet, a chapeauté les analyses statistiques concernant cette partie du projet et donné de judicieux commentaires lors de la rédaction de l'article. Finalement, Joël Bêty a participé à toutes les étapes menant à la production de cet article. Il a aidé à l'élaboration des hypothèses et m'a guidé dans le choix des analyses statistiques. Il a aussi participé activement à la révision de l'article. Une affiche portant sur le contenu méthodologique de ce chapitre a été présentée au congrès annuel de la Société québécoise pour l'étude biologique du comportement (SQEBC)

en novembre 2016 et au colloque annuel du Centre d'études nordiques tenu à Québec en février 2017. Les résultats de cet article ont été partagés lors de la conférence annuelle de la Raptor Research Foundation tenue à Salt Lake City, UT en novembre 2017, en décembre 2017 dans le cadre d'Arctic Change, une réunion scientifique internationale ainsi qu'en septembre 2018, lors du festival des oiseaux migrateurs de la Côte-Nord à Tadoussac.

## 1.2. Prey density and nestling demand affect home range size and daily travel distance of an Arctic raptor

Mathieu Tétreault<sup>1</sup>, Alastair Franke<sup>2</sup>, Kevin Hawkshaw<sup>3</sup> and Joël Bêty<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Département de biologie, chimie et géographie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1.

<sup>2</sup>Arctic Raptor Project, Box 626, Rankin Inlet, NU, Canada, X0C 0G0.

<sup>3</sup>Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9, Canada

### ABSTRACT

Energetic requirements and density of food resources are important drivers of space-use by animal species. Avian predators are obligate central place foragers during the brood rearing period and they are known to adjust food delivery rate to prey density as well as nestling number and size. However, the effect of prey density and food intake required by the nestlings (i.e., nestling demand) on the movement patterns of adults have seldom been studied together in the wild. Using GPS-Platform Terminal Transmitters, we tracked 16 Arctic peregrine falcons (mean number of daily fixes =  $8.5 \pm 0.6$ ), in two regions of Nunavut, Canada, to investigate the effect of prey density and nestling demand on home range size and daily travel distance of adults during the brood-rearing period. We used density surface modeling to estimate prey density within home ranges and used brood mass as a proxy for nestling demand. Home range size and daily travel distance averaged  $126 \text{ km}^2$  and 29.8 km, respectively. Prey density was related to home range size and daily travel distance of Rankin Inlet adult males; home range size decreased with songbird density while daily travel distance decreased with insectivore density (songbirds and shorebirds combined). However, prey density effects were weak and non-significant for Igloodik females. We found a positive effect of brood mass on home range size and daily travel distance of falcons in both study areas. Our results indicate that arctic-nesting peregrine falcons can adjust their movement patterns to accommodate nestling demand and variation in density of insectivore prey surrounding their nest.

## INTRODUCTION

Theory suggests that energetic requirements and density of food resources are important drivers of space-use by free-living animals (Kacelnik and Houston 1984, Mitchell and Powell 2004). Individuals are predicted to adjust their movement patterns, including establishing a home range, in response to changing energetic needs and spatiotemporal variation in resource density. Burt (1943) defined a home range as the area regularly used by animals for feeding and for reproductive activities. It is a fundamental metric of space-use and can be used to investigate how individual animals respond to changing needs and resource availability (Powell and Mitchell 2012).

Birds raising altricial young are obligate central place foragers during the brood-rearing period (Orians and Pearson 1979). They can face highly variable energetic demand due to variation in offspring number and size (Drent and Daan 1980) and must cope with variation in prey density around their nest (Village 1982, Korpimaki and Norrdahl 1991). Energetic costs of foraging adults are predicted to be proportional to food provisioning rates and distance from nesting sites to foraging locations (Martindale 1982, Bryant 1988). Birds foraging optimally should thus maintain the smallest home range that can sustain their energetic requirements (Orians and Pearson 1979, Ford 1983). Movements of altricial birds during the brood-rearing period are expected to be inversely proportional to food density around their nest and directly proportional to nestling demand (i.e., the food intake required by nestlings during growth; Adams et al. 1994, Kouba et al. 2017).

Breeding raptors are known to adjust prey delivery rate with nestling demand or prey density (Simmons 2002, Zárbynická et al. 2009), but the effect of both factors on movement patterns have seldom been studied together. Most studies linking prey density and home range size in raptors are based on variation in annual prey density (Village 1982, Pfeiffer and Meyburg 2015), or habitat composition (Hinam and St. Clair 2008, Staggenborg et al. 2017). Although some studies have investigated the relationship between home range size of raptors and either spatial variation in prey density (Zabel et al. 1995, Fernández et al. 2009) or nestling demand (Kouba et al. 2017), none have yet examined the effect of both factors

simultaneously. Moreover, few studies have investigated how these factors affect home range size of arctic-nesting raptors (but see Sokolov et al. 2014), in part due to the challenges associated with the inaccessibility of breeding locations and low breeding densities (Franke 2017).

The objectives of this study were to investigate the effect of prey density and nestling demand on movement patterns of Arctic peregrine falcons (*Falco peregrinus tundrius*) during the brood-rearing period. We hypothesized that individual home range size and daily travel distances would be inversely proportional to the density of primary prey, and directly proportional to nestling demand. Arctic peregrine falcons are considered generalist predators, but the bulk of their diet consists of avian insectivores (shorebirds and songbirds; Passeriformes, Scolopacidae and Charadriidae; Hunter et al. 1988, Dawson et al. 2011, L'Hérault et al. 2013). Therefore, we predicted that peregrine falcons breeding in habitat associated to relatively high densities of insectivorous birds would have smaller home ranges and would travel shorter distances. We also predicted that home range size and daily travel distance of adult falcons would be directly proportional to brood mass, a proxy for nestling demand.

## **METHODS**

### **Study area and study species**

This research was conducted in two regions of Nunavut, Canada: 1) the western coast of Hudson Bay near the community of Rankin Inlet, Nunavut, Canada (62°49'N, 92°05'W; Fig. 1); and, 2) amongst the Coxe Islands at the northern end of the Melville Peninsula, near the community of Igloolik, Nunavut, Canada (69°53'N, 82°51'W; Fig. 1). Within both study areas, abundant coastal cliffs and rocky islands provide suitable nesting locations for peregrine falcons. Breeding density is higher in the Rankin Inlet study area than in the Igloolik study area (Jaffré et al. 2015). Detailed information on vegetation, summer weather, geology and nesting activities of peregrine falcons for both study areas can be found in Court et al. (1988), Robinson et al. (2014) and Jaffré et al. (2015).



In both study areas, numerous wetland areas, lakes and freshwater ponds scattered throughout the landscape provide habitat for a diverse community of songbirds and shorebirds, namely horned lark (*Eremophila alpestris*), American pipit (*Anthus rubescens*), Lapland longspur (*Calcarius lapponicus*), snow bunting (*Plectrophenax nivalis*), American golden-plover (*Pluvialis dominica*), semi-palmated plover (*Charadrius semi-palmatus*), and various sandpiper species (*Calidris spp.*).

As with other long-distance migrants, the annual cycle of arctic-nesting peregrine falcons is comprised of four distinct periods. The summer breeding season extends approximately from mid-May through mid-September, followed by an outward migration to wintering grounds in throughout South and Central America, and the Caribbean Islands. Birds depart from their wintering territories by mid-April. Arrival on the breeding grounds coincides with the start of the Arctic thaw and onset of summer productivity, which usually occurs in the first weeks of June. The brood-rearing period of peregrine falcons breeding in Nunavut extends from mid-July to late August, and nestling mass increases from 33–40 grams at hatch to approximately 600–650 grams for males, and 900–950 grams for females at fledging age (average 40 days; Court et al. 1988, White et al. 2008). During growth, nestlings have high energetic requirements, and adults increase provisioning rates with increased nestling demand (Robinson et al. 2017). Nestling survival varies with hatch date, hatch order, provisioning rate and weather conditions (Ancil et al. 2014, Lamarre et al. 2017, Robinson et al. 2017).

### **General approach**

We used GPS locations acquired using satellite telemetry (Platform Terminal Transmitters; Microwave Telemetry, Inc., Columbia Minnesota, USA) to estimate home ranges and daily travel distances. To characterise spatial variation in prey density within our study areas, we used distance sampling combined with density surface modelling. In one study area, prey surveys were conducted in years following bird satellite tracking. Hence, to compare prey density within falcon home range, we assumed that prey spatial distribution patterns (i.e., heterogeneity in prey spatial distribution) remain similar among years within

this study area (see below). We also assumed that energetic demand of nestlings was correlated with brood mass during the growing period (Drent and Daan 1980), and applied logistic growth curves to estimate daily brood mass (i.e., sum of the estimated mass of each nestling in a brood on a given day during the brood-rearing period) and total brood mass (i.e., sum of daily brood masses for a period of a given number of days). All analysis were conducted using R statistical software version 3.2.2 (R Development Core Team 2015).

### **Transmitter deployment**

A total of 27 adult falcons were equipped with 22 g solar powered GPS Platform Terminal Transmitters (PTTs) using a backpack-style attachment (Meyburg and Fuller 2007). Seventeen males breeding near Rankin Inlet were equipped with transmitters over three years (2008,  $n = 11$ ; 2009,  $n = 1$ ; 2010,  $n = 5$ ), and 10 females breeding near Igloodik were fitted with transmitters over two years (2010,  $n = 4$ ; 2011,  $n = 6$ ). In order to relate movement patterns to nestling demand, we used PTT data acquired from successful breeding pairs only. A pair was considered successful if at least one nestling from each brood survived to 25 days of age. Six adult males from Rankin Inlet (all breeding in 2008) and all adult females from Igloodik were successful. PTTs on Igloodik females were programmed to acquire GPS locations ( $\pm 18$  m accuracy) every 2 hours (average 10.3 daily fixes), and those deployed on the males from Rankin Inlet were programmed to acquire locations at varying intervals (2–4 hours) during the diurnal activity period only (7AM–10PM; average 5.3 daily fixes). One adult male from Rankin Inlet was captured during the incubation period, while all other captures occurred during the brood-rearing period when nestlings were 5–21 days old (mean = 13,  $n = 15$ ). We defined the tracking period as the number of days from 24 hours post-PTT deployment until the oldest nestling in the brood was predicted to be 40 days of age (see below). Only those locations acquired during the tracking period were used to estimate home range size and daily travel distance.

### **Home range and mean daily travel distance**

We estimated peregrine falcon home ranges using biased random bridge (BRB) analysis (Benhamou 2011), defined as the 95% isopleth of the utilization distribution. We first estimated breeding home range using all locations acquired during brood rearing. We then estimated multiple home ranges for each individual using locations acquired within an 11-day sliding time window (Appendix Fig. A1). A period of eleven days was a good compromise as it allowed us to derive home range estimations from at least 50 locations (Seaman et al. 1999) and still obtain at least 10 home range estimates per individual during their brood rearing period. Similarly, we calculated the total daily distance traveled for each individual, and then calculated the mean daily travel distance for each sliding time window, which represents minimum travel distances considering the time interval between subsequent locations. Home ranges and daily travel distances were estimated using the *adehabitat* package for R (Calenge 2006).

### **Prey density**

We used existing prey abundance data to estimate prey density within home ranges in Igloolik (Robinson et al. 2014) and Rankin Inlet (Hawkshaw et al. in review) areas. We estimated density of shorebirds and songbirds separately (see Appendix Table A1 for a list of all species observed), and together as single prey group (avian insectivores).

In Igloolik, a total of 163 transects were walked from mid-July to late August, which corresponded to the brood-rearing period of all breeding pairs in the study area in 2010, 2011 and 2012. In Rankin Inlet, 144 transects were walked from late May to late August in 2015 and 2016. Each transect in the Rankin Inlet study area was sampled at least twice (total of 346 transect visits) but never less than two weeks apart to reduce temporal autocorrelation. Transects were 1 km in length, start points were randomly generated, and distance sampling data (requiring a distance, bearing, and observer location) was recorded for each observation, in addition to species identification and group size. Further details on the sampling protocol can be found in Robinson et al. (2014) and Hawkshaw et al. (in review).

We used distance sampling (Buckland et al. 2001) to model the relationship between observation distance and probability of detection. We followed Thomas et al. (2010) for detection function formulation, and included all combinations of Julian day, time of day and terrain ruggedness index (TRI) as detection covariates. As recommended by Buckland et al. (2001), we truncated observations at the distance where the probability of detection fell below 15%. For both study areas, TRI was calculated as the standard deviation of elevation estimated from a digital elevation model of 30m resolution (Natural Resources Canada 2015) within a 240x240m roving window. Treating songbirds and shorebirds separately for each study area, we used the R package *Distance* (Miller 2017) and Akaike Information Criterion (AIC; Akaike 1998) to rank 18 candidate models to determine the most parsimonious detection function (Burnham and Anderson 2002) for each guild/study area (see Appendix Table A2 for full list of candidate functions).

We used density surface modelling (Miller et al. 2013) an extension of distance sampling, to model and map spatiotemporal variation in shorebird and songbird density throughout both study areas. This technique incorporates covariates thought to influence abundance and the detection function to model adjusted segment counts in a generalized additive model (GAM) framework. Transects were divided into segments approximately 250 meters in length, representing roughly twice the detection distance at which observations were truncated, thus our sampling units were nearly square. We used the following five habitat characteristics as covariates in the density surface models (DSM): terrain ruggedness index (TRI), normalized difference vegetation index (NDVI), proportion of surrounding area occupied by freshwater, elevation, and distance to the coast. Each habitat index was extracted from a raster with a 30m resolution using ArcMap (10.4.1, ESRI, 2016). NDVI was calculated from a cloud-free Landsat surface reflectance image taken in 2010 on a date that corresponds to the summer green-up (July 10 for Rankin Inlet and July 18 for Igloolik; United States Geological Survey, <http://earthexplorer.usgs.gov>). The proportion of surrounding freshwater was estimated using a water layer (Natural Resources Canada 2017): in a roving window, the number of pixels classified as freshwater were divided by the total number of pixels. Distance to the coast was defined as the distance between the coastline and the center

of each transect segment. All habitat indices (except for distance from the coast) were extracted using 240x240m (8x8 pixels) roving windows, such that they closely approximated the size of our sampling units.

*Elevation* and *distance to the coast* were highly correlated in both study areas (Pearson correlation,  $\rho = 0.84$  in Rankin Inlet and 0.58 in Igloolik); thus, we included only one or the other, selecting the covariate with the greatest influence on explained deviance in each model. Transects in Rankin Inlet were sampled multiple times each summer during sampling periods (*period* 1, 2 and 3) corresponding to peregrine falcon nesting phenology (pre-incubation: May 24–June 7, incubation: June 8–July 12, brood rearing: July 13–August 20). We therefore included *period* in our density surface models as well as the interactions between *period* and all habitat covariates. In Igloolik, all transects were conducted during the brood rearing period (July 12–August 29). Because weather conditions across years can affect temporal variation in absolute prey abundance (Robinson et al. 2014), we included *year* as a factor in each Igloolik DSM and the interactions *year* x *NDVI* and *year* x *freshwater*. We did not include *year* as a factor in the Rankin DSM since there was a gap of five years between home range and prey data collection. Although the absolute density of insectivore birds can vary among years in the Arctic, the spatial distribution pattern (i.e., spatial heterogeneity in relative abundance) is less variable among years (Robinson et al. 2014, Lamarre et al. 2017). Hence, for the analysis conducted here, we assumed that the spatial variation in relative density of shorebirds and songbirds in Rankin Inlet remained constant among years.

We used penalized thin plate regression splines (Wood 2003) with an extra penalty term allowing the zeroing out of weak relationships (Marra and Wood 2011), first derivative smooths and restricted maximum likelihood (REML) to estimate our covariate relationships. Each term was limited to five degrees of freedom to prevent the inclusion of biologically uninterpretable relationships. We decided to use first derivative smooths to reduce the edge behavior of smooths, which can result in runaway predictions in areas of the prediction grid that lie outside the sampling range. We tested three different response distributions for each model: quasi-Poisson, negative binomial, and Tweedie, selecting the best distribution by

inspecting quantile-quantile plot and residual plots. A transect identifier was added as a random effect to account for spatial autocorrelation among segments within the same transect. In order to maximise the deviance explained by the DSMs, we retained all terms in the final model. Using the resulting models, we predicted shorebird and songbird densities over a grid of each study area. To ensure that prey density estimates fitted the year and/or the period during which the falcons were tracked, we predicted Igloolik prey densities separately for 2010 and 2011, and Rankin prey densities during the post-hatch period only. R package *dsm* (Miller et al. 2017) was used for density surface modeling.

As a final step, the predicted grids were used to extract shorebird and songbird densities (birds/km<sup>2</sup>) within the largest home range of each falcon. We also calculated the biomass density of insectivorous birds within home ranges by multiplying shorebird and songbird grids by their abundance-proportional mass average. The average mass of each species present in the study area (Appendix Table A1) was multiplied by its relative abundance to get an average mass for each guild (48 g for shorebirds and 28 g for songbirds). The resulting abundance grids of both guilds were then multiplied by their mass average and summed to create the grid of insectivore biomass density (expressed as kg/km<sup>2</sup>).

### **Total brood mass**

We used a combination of periodic nest visits and motion sensitive trail cameras (PC85 Rapidfire or PC8000 Hyperfire, Reconyx Inc., Holmen, Wisconsin, USA) to monitor nesting phenology (e.g., laying date, hatching date, cause and date of nestling mortalities) throughout the breeding season. During the brood-rearing period, nests were visited every 7–10 days to record the number of nestlings in each brood and the mass of each nestling ( $\pm 1.0$  gram). Nestlings were color-marked according to hatch order and subsequently marked permanently at 25 days using United States Fish and Wildlife Service federal bands. After 25 days, nestlings typically move away from the nest ledge, restricting our ability to document mortality events, which generally occur during the early brood rearing period (Olsen and Olsen 1989, Anctil et al. 2014). We therefore assumed that any nestling that reached a

minimum of 25 days of age when last observed, survived to 40 days unless a carcass was recovered, or mortality was confirmed by the photographic evidence.

We avoided daily visits to nesting sites to reduce disturbance and therefore modeled nestling growth as a means to estimate daily brood mass. Because peregrine falcons exhibit reverse sex dimorphism, we modeled male and female nestling growth separately using three-parameter logistic models (Sofaer et al. 2013) using the *nlme* package for R (Pinheiro et al. 2018):

$$w = \frac{A}{1 + e^{((k)(I-t))}}$$

where  $w$  = mass at time  $t$  (in grams),  $A$  = asymptotic mass (in grams),  $K$  = growth rate constant,  $I$  = inflection point of the growth curve (day), and  $t$  = nestling age (days). The resulting growths curves were then used to estimate expected daily brood mass. To take into account the variation in brood mass during the brood-rearing period, total brood mass per nest was defined for each 11-day sliding time window as the sum of expected daily brood masses.

### **Effect of total brood mass and prey density on movement patterns**

Although home range size is expected to be positively correlated to daily travel distance, it is not always the case in predators (Tuqa et al. 2014). These two metrics can be affected by different factors and hence they reflect different components of space use (Garland Jr 1983, Hailey and Coulson 1996). We thus modelled them separately as dependent variable. In order to account for inherent dependency within the location data (i.e., repeated measures on the same individuals), we used generalized linear mixed effects modeling. *Falcon identity (ID)* and *Julian day* were included as random effects (Zuur et al. 2009), and for each dependant variable, we used second order Akaike's information criterion (AICc) to control for small sample size (Burnham and Anderson 2002). We then ranked our models that differed only in their random structure (no random structure, *ID* or *Julian day* as random intercept, or *Julian day* and *ID* as random slope and intercept), and selected the model with

the lowest  $\Delta\text{AICc}$  score to assess the most parsimonious random effects. For each of our dependant variables, random slope and random intercept ( $1 + \textit{Julian} / \textit{ID}$ ) had the lowest  $\Delta\text{AICc}$  score ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ).

Fixed effects included either brood mass or prey density (expressed either as songbird density, shorebird density or insectivore density), or a combination of both. Because we modeled abundance of only terrestrial prey species, we also included proportion of terrestrial habitat (non-water) contained in the largest home range (%) as a competing covariate for prey density. Ten candidate models were evaluated for each response variable (Table 1). Prey density and proportion of terrestrial habitat were scaled and centered as needed using the *scale* function in R, but were not included in the same model to avoid collinearity. Due to the potential for confounding effect of sex between study areas, we modeled each study area separately. We used *lme4* package for R (Bates et al. 2014) to fit all linear mixed-effects models. Using *lme4* to fit mixed-effects models requires inclusion of the mean of the random slope as fixed effect (Zuur et al. 2009). In our case, this was accomplished by adding *Julian day* as a fixed effect alongside its specification as a random effect. All candidate models were fitted using maximum likelihood (ML) estimation and ranked based on AICc score (Burnham and Anderson 2002). The most parsimonious model of each set of candidate models was then refitted using Restricted Maximum Likelihood estimation (REML) in order to present and interpret our results (Zuur et al. 2009). Model validation was performed prior to interpretation of results to ensure that model assumptions (linearity, homogeneity of variance and normality of residuals) were not violated (Zuur et al. 2009).

## RESULTS

### Home range and daily travel distance

Mean breeding home range size was  $124.9 \text{ km}^2 \pm 27.4$  (95% BRB, range 34–270.3  $\text{km}^2$ , mean number of locations = 289, range 215–351,  $n = 10$ ) for Igloodik females, and  $127.5 \text{ km}^2 \pm 34.6$  (95% BRB, range 41.9–236.4  $\text{km}^2$ , mean number of locations = 166, range 142–213,  $n = 6$ ) for Rankin Inlet males (Fig. 2). There was no significant difference between the mean



home range size of Rankin Inlet males and Igloodik females ( $t = 0.06$ ,  $df = 10.87$ ,  $p = 0.95$ ). Using the 11-day sliding time window, an average of 18 home ranges (range 10–29) were estimated for each falcon during their brood rearing period. The average home range size estimated using the sliding time window was  $98.2 \text{ km}^2 \pm 18.8$  for Igloodik females (mean number of locations = 118, range 86–132) and  $105.9 \text{ km}^2 \pm 26.7$  for Rankin Inlet males (mean number of locations = 64, range 47–66). For each individual, home range size varied over the course of the brood-rearing period. The difference in home range size between last and first home range estimated using the sliding time window averaged  $54.7 \text{ km}^2 \pm 25.8$  for Igloodik females, representing an average increase in home range size of 258%. Among all females, the smallest difference was  $-23.4 \text{ km}^2$  (decrease) and the largest difference was an increase of  $211.2 \text{ km}^2$ . The difference in home range size for Rankin males averaged  $12.6 \text{ km}^2 \pm 13.8$  (range  $-25.7$ – $65.4 \text{ km}^2$ ), representing an average increase of 11%.

Mean daily travel distance recorded during the brood-rearing period was  $29.9 \text{ km} \pm 5.4$  (range 13.7–65 km;  $n = 10$ ) for Igloodik females, and  $29.6 \text{ km} \pm 5.1$  (range 16–42.3 km;  $n = 6$ ) for Rankin Inlet males. We found no significant difference between daily travel distances of Rankin males compared to Igloodik females ( $t = -0.04$ ,  $df = 13.3$ ,  $p = 0.97$ ). Mean daily travel distance estimated within each 11-day sliding time window averaged  $31.4 \text{ km} \pm 5.6$  for Rankin males and  $30.1 \text{ km} \pm 5.3$  for Igloodik females. For each falcon, mean daily travel distance varied over the course of the brood-rearing; difference in mean daily travel distance between last and first sliding time window averaged  $15.5 \text{ km}^2 \pm 9.7$  (range  $-8.9$ – $71.3 \text{ km}$ ) for Igloodik females and  $3.3 \text{ km} \pm 4.8$  (range  $-8.1$ – $25.3 \text{ km}$ ) for Rankin males. This represented an increase of 846% and 17.3% on average for Igloodik females and Rankin Inlet males respectively. Correlation between daily travel distance and home range size calculated for each sliding time window was high (Pearson correlation,  $\rho = 0.89$ ,  $p < 0.0001$ ).

### **Prey density**

Details of the AIC analysis for detection functions are presented as supplementary material (Appendix Table A2). Detection of songbirds in Rankin Inlet was negatively related

to date, terrain ruggedness and time of day, and detection of shorebirds in Rankin Inlet and songbirds in Igloodik was negatively related to date.

We assessed spatiotemporal variation in shorebird and songbird density in both study areas using density surface modeling (Figure 3; See Appendix Table A3–A6). The density of shorebirds in Igloodik decreased with elevation and terrain ruggedness, with higher densities in flat, low-lying areas, probably near the coast. In Rankin Inlet, shorebird density decreased with elevation and remained constant regardless of sampling period (i.e., pre-laying, incubation, brood-rearing). In Igloodik, songbird density increased with proximity to freshwater, but this effect was only significant in 2011. In Rankin Inlet, songbird density increased with terrain ruggedness and showed a significant non-linear relationship with distance to the coast, with lowest densities at approximately 5 km from the coast (Fig. 3d). There was a significant interaction between sampling period and distance to the coast, where songbird density increased with proximity to the coast during the falcon brood-rearing period. The estimated density of insectivores within home range ( $\text{kg}/\text{km}^2$ ) varied 3.8-fold and 1.4-fold between individuals, in Igloodik and Rankin Inlet, respectively (Table 2).

### **Total brood mass**

For successful pairs, the mean number of nestlings per brood was  $3.0 \pm 0.3$  (range 1–4;  $n = 10$  nests) in Igloodik, and  $1.8 \pm 0.3$  (range 1–3,  $n = 6$  nests) in Rankin Inlet. Over the course of the brood-rearing period, most pairs experienced marked changes in total brood mass (i.e., sum of daily brood mass during 11-days sliding window); the maximum difference in total brood mass averaged  $8.2 \text{ kg} \pm 0.9$  (range 3.6–11.8 kg) for Igloodik females and  $5.6 \text{ kg} \pm 1.5$  (range 1.6–10.7 kg) for Rankin Inlet males.

### **Effect of prey density and brood mass on home range and daily travel distance**

In Rankin Inlet, home range size and mean daily travel distance decreased with songbird density (estimate  $\pm$  SE =  $-46.8 \pm 4.6$ ; Table 3a, Fig. 4a) and insectivore density (estimate  $\pm$  SE =  $-491.2 \pm 58.9$ ; Table 4a, Fig. 4b), respectively. On average, an increase of one songbird/ $\text{km}^2$  within home range reduced home range size by  $47 \text{ km}^2$  (95% confidence

interval of slope: 38–56 km<sup>2</sup>), and an increase of ten grams of insectivore/km<sup>2</sup> reduced daily travel distance by 5 km (95% confidence interval of slope: 3.8–6.1 km). At the scale of the average home range size, such increase in prey density would represent an addition of about 125 songbirds and 1.25 kg of insectivores, respectively. Neither prey density nor proportion of terrestrial habitat had a significant effect on home range size and mean daily travel distance of Igloodik females (Table 3b–4b). However, both variables were included in the top model for each response variable. In both study areas, total brood mass was included in the most parsimonious models and positively affected home range size (estimate  $\pm$  SE; Rankin Inlet:  $2.9 \pm 0.3$ , Igloodik:  $4.0 \pm 0.8$ ; Table 3a–4a, Fig. 5a–b) and daily travel distance (Rankin Inlet:  $1.1 \pm 0.1$ , Igloodik:  $1.0 \pm 0.2$ ; Table 3b–4b, Fig. 5c–d). An increase of 10 kilograms in total brood mass increased mean daily travel distance of adults by about 10 km and home range size by 40.7 km<sup>2</sup> and 29.4 km<sup>2</sup> for Igloodik females and Rankin Inlet males respectively.

## DISCUSSION

During the brood-rearing period, prey density and food intake required by nestlings can affect provisioning rates in raptors (Dijkstra et al. 1990, Zárbynická et al. 2009). However, the relative impact of such factors on the movement patterns of adults is not well documented. We found a positive effect of nestling demand on home range size and daily travel distance during the brood rearing period in both adult male and female peregrine falcons. We also found evidence that prey density within the home range, estimated using density surface modeling, was inversely proportional to home range size and daily travel distance of Rankin Inlet males. However, the effect of prey density was weak and non-significant for Igloodik females.

### Effects of Nestling Demand

Our study provide evidence indicating that adult foraging effort (as measured by home range size and daily travel distance) increased with nestling demand per se. Kouba et al. (2017) reported similar results for Tengmalm's owls (*Aegolius funereus*) using brood size rather than brood mass as a proxy of nestling demand. However, other studies on raptors

reported negative relationship between home range size and brood size (Newton 1986, Arlettaz et al. 2010, Pfeiffer and Meyburg 2015). Such inverse relationship could partly result from the confounding effect of prey density, as paucity of food resources can lead to larger home range size but also to smaller broods due to starvation mortality. The link between prey density and nestling mortality typically observed in raptors (Tomback and Murphy 1981, Zárýbnická et al. 2009) highlight the importance of testing the effect of multiple factors simultaneously when studying adult movement patterns.

Total brood mass was used to estimate nestling demand in our study. This parameter alone cannot fully explain the variation in nestling demand during the brood-rearing period. Increased begging from a starving brood can also results in higher foraging effort from the parents, whereas an healthy and well-fed brood might experience lower energetic demand (Bengtsson and Rydén 1983). A small sample size disabled us from including multiple factors (and their interactions) susceptible of affecting nestling demand, such as brood size or body condition and sex of the nestlings (Yasukawa et al. 1990, Anderson et al. 1993). Inclusion of such factors would likely lead to a better estimation of nestling demand and could improve our understanding of individual variation in adult foraging movement patterns.

Stauss et al. (2005) argued that a decrease in brood size resulting from nestling mortality reduced provisioning pressure on adults via reduced nestling demand, and contributed to reductions in foraging effort in falcons. Although falcons with higher total brood mass had larger home range and longer daily travel distances on average, individuals apparently responded differently to within-season variation in brood mass. Of the 16 adults tracked in this study, seven (six males and one female) lost at least one nestling during brood-rearing period. Of those, we documented three cases (two males and one female) in which either individual home range size or daily travel distance decreased concomitantly with the death of one or more nestlings in the brood (see Fig. 5b-c). In accordance with experimental evidence from a brood manipulation study (Olsen and Tucker 2003), these observations

suggest that peregrine falcons can adjust their movement patterns to match abrupt changes in nestling demand, and in doing so, potentially reduce foraging costs.

Low prey density throughout Rankin Inlet study area might explain why home range size and mean daily travel distances of males did not increase much during brood rearing compared to Igloolik females. For most of the incubation and brood-rearing period, male peregrine falcons are feeding themselves, the female and growing nestlings (White et al. 2008). In a patchy environment, males might favour round trips from nest to known prey-dense patches, adjusting foraging effort to characteristic of the patches (i.e. productivity or depletion rate) rather than nestling demand per se.

Increasing foraging distance may be interpreted as a strategic trade-off that ensures adequate rates of nestling provisioning (Stauss et al. 2005, Tremblay et al. 2005), but likely comes with increased foraging costs for breeding adults (Hinam and St. Clair 2008, Staggenborg et al. 2017) and thus has implication for lifetime reproductive success. Raising nestlings and maintaining a home range both involves costs for the parents that should be proportional to brood size and home range size, respectively (Nur 1984, Mitchell and Powell 2012). Therefore, limiting home range size and travelled distances to an area that allow sufficient food provisioning for each nestling could be a way for parents to optimize current reproductive effort while limiting the impact of brood-rearing on current body condition, as well as future survival and reproductive outcome, and hence maximise fitness.

For most raptor species, home range size increases during the course of the breeding season (Rutz 2006, Sokolov et al. 2014, Pfeiffer and Meyburg 2015). This likely reflect changes in nestling food requirements, and potentially seasonal changes in prey abundance and distribution, as well as changes in the amount of time devoted to activities associated with parental care of young nestlings, and/or territory defence (Newton 2010). On average, home range size and mean daily travel distance increased over the course of the brood-rearing period, especially for Igloolik females. Within-season increases in home range size have been described in Arctic peregrine falcons: Sokolov et al. (2014) found a significant difference in the average home range size of female falcons between the early (0–10 days) and the late

nestling stage (11–40 days), during which home range size increased by nearly 300%. This is consistent with our results where the increase in home range size of females during brood-rearing period averaged 258%. Females begin to provision the brood once nestlings reach thermoregulatory independence (10–12 days), and/or when the provisioning rate by their mate is not sufficient to cope with the increasing nestling demand (Ratcliffe 1993, White et al. 2008). In our study, all females but one were tracked after nestlings reached their thermoregulatory dependence period. Hence, the within-season changes in movement patterns of females was likely caused by nestling demand per se and not by changes in thermoregulatory dependence of the nestlings.

### **Effects of Prey density**

Our findings are partly consistent with prediction from central place foraging theory such that predators breeding in an environment with a patchy prey distribution should have smaller home ranges in prey-rich habitat compared to prey-poor habitat (Ford 1983). When prey are abundant, adults should reduce the time spent searching for food, thus allowing a high provisioning rate at relatively low travel costs (Naef-Daenzer and Keller 1999). The inverse relationship between prey density and both home range size and daily travel distances that we found in Rankin Inlet is consistent with previous studies on raptors (Zabel et al. 1995, Fernández et al. 2009, Penteriani et al. 2013). This is likely driven by the need to increase exploratory surveillance in prey-sparse areas in an attempt to increase the likelihood of encountering and catching prey items (Holling 1966). In an heterogeneous environment with a high density of predators such as Rankin Inlet study area, the density of food directly around the nest (i.e. within the territory) probably drives foraging decisions taken by falcons (L'Hérault et al. 2013). For individuals nesting in habitat surrounded by prey-impoverished habitat (i.e. marine habitat), the cost of substantially enlarging home ranges by travelling to distant and undefended prey-dense patches might be less than the cost of foraging in neighbour territories .

Responses of predators to variations in prey density are either functional or numerical (Solomon 1949, Holling 1959). The functional and numerical responses of raptors could

reflect constraints imposed by central place foraging such as the optimal prey size and the need to defend a territory (Sonerud 1992, Korpimäki et al. 1994). Although we did not record reproductive success and provisioning rate of peregrine falcons in this study, we argue that the close relationship between prey density and reproductive success in avian predators (Newton 2010) could be partially explained by the foraging decisions made by the parent during hunting and hence, its home range size and daily travel distance. In prey-poor environments, selection may favour breeders that lighten their foraging efforts at the expense of their reproductive success (Lu et al. 2011) and/or breeders that select alternative prey species (Korpimäki and Norrdahl 1991).

The quality of our prey density estimates within the home range of each falcon is hard to quantify and can be criticised (e.g., some prey survey were performed in years preceding satellite tracking of falcons). Nevertheless, our estimates fell within the range of densities reported in other studies conducted in the Arctic (see Forbes et al. 1992, Andres 2006, Liebezeit et al. 2011) and we are confident that our approach based on density surface modeling provided valuable indication of the spatial variation in prey density. With regard to the lack of a prey density effect on movement patterns in Igloolik, we offer two explanations: 1) the relatively high density of prey and 2) prey type captured by female peregrines.

When prey density rises to a certain threshold throughout the entire study area, variation in prey density within the home range of different individuals can be insufficient to generate changes in home range size and travel distances of avian predators (Campioni et al. 2013). As reproductive success and food availability are strongly linked in raptors (Steenhof and Kochert 1988, Rosenberg et al. 2003), the high reproductive output observed in Igloolik during our study period is consistent with our data indicating that prey density was fairly high throughout the study area (see also Robinson et al. 2014, Robinson et al. 2017). Moreover, like many raptor species, peregrine falcons show reverse sexual dimorphism (White et al. 2008), which allows larger-bodied female peregrines to kill and handle prey much larger than the avian insectivores typically captured by smaller, more agile males (Jenkins 2000, Dawson

et al. 2011, Mills et al. 2019). Hence, the abundance and distribution of large-bodied prey that we did not include in our prey density estimates, such as seabirds and waterfowl, could be important factors affecting movement patterns of females.

Limitations of this study includes a relatively small sample size ( $n = 16$  adults) and a relatively slow GPS sampling rate to track movements of a fast and mobile species such as the peregrine falcon. The inclusion of sampling designs from different study areas on different years also generated a complex structure within the database that could not be fully taken into account due to modelling and sample size limitations. For example, we ignored potential inter-annual variations and interactions between factors, and we modeled each study area separately, as we could not distinguish between the effects of sex and/or study area. Future studies dealing with arctic raptor movements should take advantage of the recent advances in GPS telemetry technologies and modelling approaches (i.e. spatio-temporal models in a Bayesian framework; Blangiardo and Cameletti 2015) to include and/or control for multiple factors susceptible of affecting space use. Systematically monitoring breeding success, foraging behaviors and prey density within the territory of multiple pairs of birds in various study areas would enhance our understanding of the mechanisms shaping space use of avian predators.

## **DECLARATIONS**

## **Acknowledgements**

We thank the field staff that participated in data collection for this project (in alphabetical order): Andy Aliyak, Poisey Alogut, Alexandre Anctil, Chris Carli, Matt Fredlund, Erik Hedlin, Hilde Marie Johansen, Jimmy Kennedy, Vincent L'Hérault, Vincent Lamarre, Laurent Nicholaïchuk, Cameron Nordell, Alexandre Paiement, Kristen Peck, Mark Prostor, Michael Qrunnut, Barry Robinson, and Marie-Hélène Truchon. We are indebted to Agnico Eagle Mines Limited (AEM) and the staff at the Government of Nunavut, Dept. of Environment from Rankin Inlet and Igloolik offices for providing logistical support and for letting us borrow equipment throughout the project. We thank the members of Rankin Inlet



and Igloodik Hunters and Trappers Organizations (HTO) for their approval and ongoing support for this project, Nicolas Casajus and Alain Caron for statistical advice and Kimberly Malcolm for her review of earlier versions of the manuscript.

### **Funding**

This project was funded by ArcticNet, the Government of Nunavut, the Canadian Circumpolar Institute, the Nunavut Wildlife Management Board and the Peregrine Fund (AF). MT was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies (FRQNT), the Garfield Weston Foundation - Association of Canadian Universities for Northern Studies (ACUNS), Mitacs Accelerate, Université du Québec à Rimouski, Centre d'Études Nordiques (CEN) and the Northern Scientific Training Program (NSTP).

### **Conflicts of interest**

None declared

### **Permits**

All work was conducted under the following permits: Government of Nunavut Wildlife Research Permits (2008 – WL2008-1000; 2010 – WL2010-009; 2011 – WL2011-038; 2012 – WL2012-042; 2015 – WL2015-036; 2016 – WL2016-035); Environment and Climate Change Canada Banding Permit (10833); University of Alberta Animal Care Protocols #570805 and AUP00000042.

## TABLES AND FIGURES

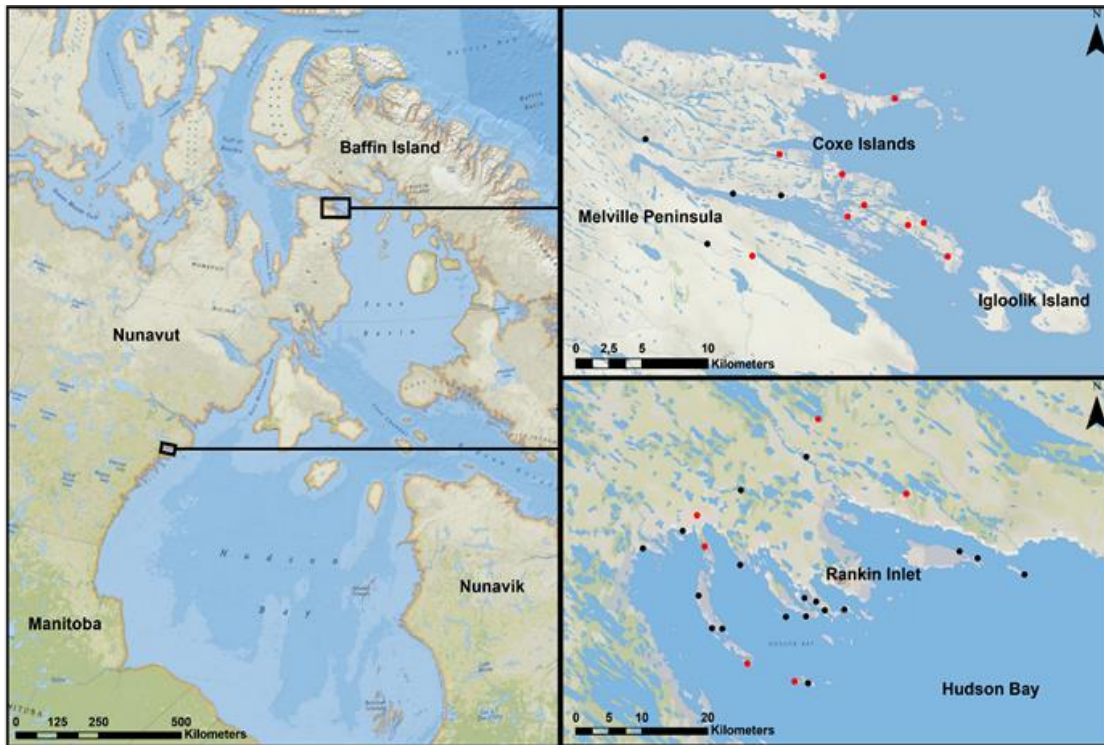
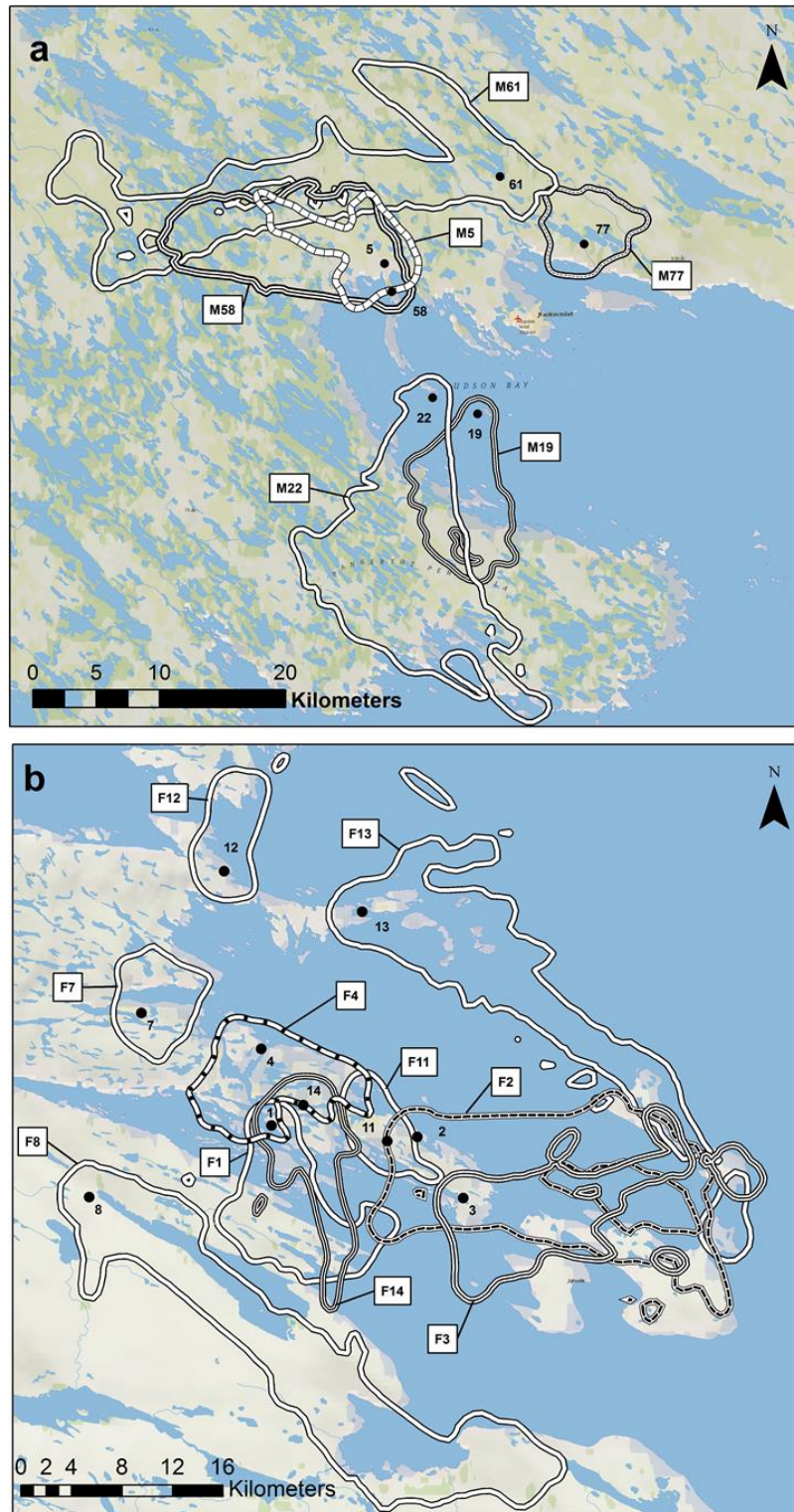


Figure 1. Locations of monitored populations of arctic-nesting peregrine falcons near Igloolik and Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Circles indicate active nest sites monitored during reproduction in 2010 and 2011 in Igloolik ( $n = 14$ ) and in 2008 in Rankin Inlet ( $n = 24$ ). Red circles represent nest sites where one adult was equipped with a solar-powered GPS-Platform Terminal Transmitter (PTT) to track movement patterns during the brood-rearing period (Igloolik:  $n = 10$  females, Rankin Inlet:  $n = 6$  males).

Table 1. Candidate linear mixed effect models used to predict home range size and daily travel distances of peregrine falcons breeding in Nunavut, Canada. Rankin Inlet males (n = 6) and Igloolik females (n = 10) were modeled separately. Random intercept and slope structure (1+Julian | ID) as well as fixed effect of Julian day are not included in the table but are present in every model.

Model #	Model structure
1	Brood mass (kg)
2	Songbird density (birds/km <sup>2</sup> ) + Brood mass (kg)
3	Songbird density (birds/km <sup>2</sup> )
4	Shorebird density (birds/km <sup>2</sup> ) + Brood mass (kg)
5	Shorebird density (birds/km <sup>2</sup> )
6	Insectivore density (kg/km <sup>2</sup> ) + Brood mass (kg)
7	Insectivore density (kg/km <sup>2</sup> )
8	Terrestrial habitat (%) + Brood mass (kg)
9	Terrestrial habitat (%)
10	Null

Figure 2. Home range areas (white lines; 95% biased random bridge) of adult peregrine falcons breeding in (a) Rankin Inlet (average size = 124.9 km<sup>2</sup>; n = 6 males; 2008) and (b) Igloolik (average size = 127.5 km<sup>2</sup>; n = 10 females; 2010-2011). Black dots represent nest sites of each tracked falcon. Home ranges are identified using the sex of the tracked falcons (M for males or F for females) and nest site identity. Different borders are used when home range overlap occurs.





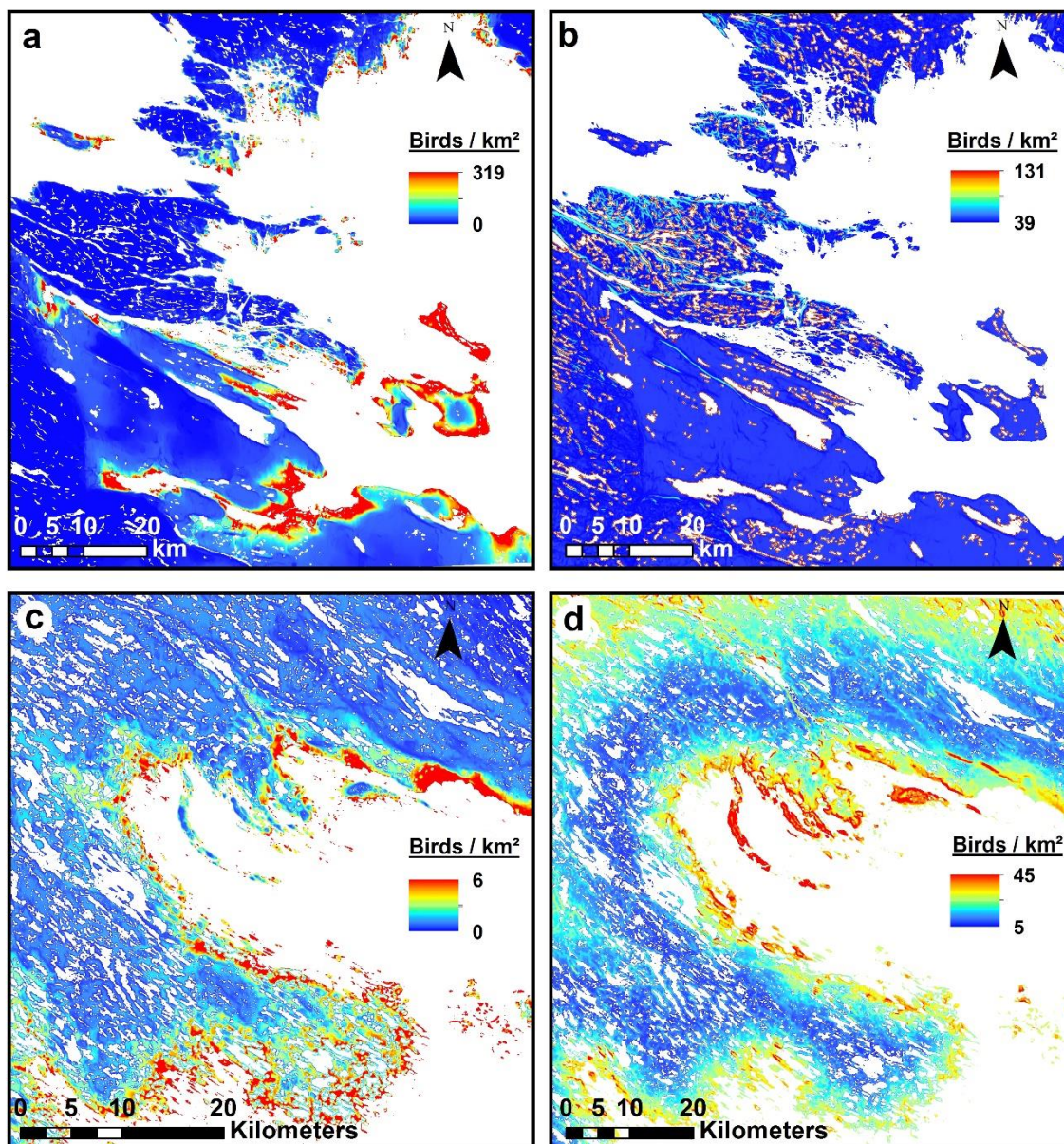


Figure 3. Distribution maps for songbirds and shorebirds in Rankin Inlet and Igloolik, Nunavut. 240x240m grid cell abundance estimates have been scaled up to density per square kilometer. The map shows estimated densities of (a) shorebirds in 2010 in Igloolik, (b) songbirds in 2011 in Igloolik as well as average densities of (c) shorebirds and (d) songbirds in Rankin Inlet in 2015 and 2016. Abundances were estimated using distance sampling and densities were then predicted over a grid of each study area using density surface modeling. Color scales are different between guilds/study areas.

Table 2. Mean values  $\pm$  standard error [range] of prey density estimates and proportion of terrestrial habitat within largest home range of peregrine falcons breeding near Rankin Inlet (n = 6 males) and Igloolik (n = 10 females), Nunavut, Canada.

Prey type	Rankin Inlet	Igloolik
Songbird density (birds/km <sup>2</sup> )	7.7 $\pm$ 0.5 [6.3–9.3]	28.7 $\pm$ 4.6 [11.2–60.5]
Shorebird density (birds/km <sup>2</sup> )	1.0 $\pm$ 0.1 [0.6–1.3]	59.2 $\pm$ 9.0 [26.0–114.5]
Biomass density (kg/km <sup>2</sup> )	0.3 $\pm$ 0.02 [0.22–0.32]	3.7 $\pm$ 0.4 [1.6–5.9]
Terrestrial habitat (%)	84.4 $\pm$ 6.7 [55.9–100]	51.2 $\pm$ 6.9 [15.1–81.4]

Table 3. Variables, sign of the effect, degree of freedom (df), second-order Akaike's information criterion (AICc),  $\Delta$ AICc, AICc weight and evidence ratios of the candidate models explaining home range size of peregrine falcons breeding in (a) Rankin Inlet (n = 6 males) and (b) Igloodik (n = 10 females), Nunavut, Canada. The most parsimonious model is presented underneath each set of candidate models with parameter estimates and standard errors (SE). All mixed effect models accounted for the effect of falcon identity and start date of home range estimation period as random intercept and slope variables, but these variables are not presented here. \*\*\*, \*\*, \*, and ns represent  $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , and  $P > 0.05$  (non-significant), respectively.

(a)					
Variables	df	AICc	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	Evidence ratio
Songbird density, Brood mass	8	853.45	0.00	0.90	1.00
Insectivore density, Brood mass	8	857.75	4.30	0.10	0.12
Brood mass	7	872.27	18.82	0.00	0.00
Terrestrial habitat, Brood mass	8	872.54	19.09	0.00	0.00
Shorebird density, Brood mass	8	873.22	19.77	0.00	0.00
Songbird density	7	892.10	38.65	0.00	0.00
Insectivore density	7	895.74	42.29	0.00	0.00
Shorebird density	7	900.37	46.92	0.00	0.00
Null	6	901.08	47.63	0.00	0.00
Terrestrial habitat	7	903.14	49.69	0.00	0.00
Parameters	Songbird density		Brood mass		Intercept
<i>b</i>	-46.80 (***)		2.94 (***)		398.44 (**)
SE	4.69		0.39		33.02
(b)					
Variables	df	AICc	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	Evidence ratio
Insectivore density, Brood mass	8	1470.35	0.00	0.39	1.00
Shorebird density, Brood mass	8	1471.35	1.01	0.24	0.60
Brood mass	7	1471.57	1.22	0.21	0.54
Songbird density, Brood mass	8	1473.51	3.17	0.08	0.21
Terrestrial habitat, Brood mass	8	1473.71	3.36	0.07	0.19
Insectivore density	7	1492.60	22.25	0.00	0.00
Null	6	1492.60	22.26	0.00	0.00
Shorebird density	7	1493.00	22.66	0.00	0.00
Terrestrial habitat	7	1494.66	24.32	0.00	0.00
Songbird density	7	1494.73	24.39	0.00	0.00
Parameters	Insectivore density		Brood mass		Intercept
<i>b</i>	17.43 (ns)		4.07 (***)		-95.56 (ns)
SE	8.95		0.79		45.82

Table 4. Variables, sign of the effect, degree of freedom (df), second-order Akaike's information criterion (AICc),  $\Delta$ AICc, AICc weight and evidence ratios of the candidate models explaining mean daily travel distance of peregrine falcons breeding in (a) Ran-kin Inlet (n = 6 males) and (b) Igloodik (n = 10 females), Nunavut, Canada. The most parsimonious model is presented underneath each set of candidate models with parameter estimates and standard errors (SE). All mixed effect models accounted for the effect of falcon identity and start date of home range estimation period as random intercept and slope variables, but these variables are not presented here. \*\*\*, \*\*, \*, and ns represent  $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ , and  $P > 0.05$  (non-significant), respectively.

(a)					
Variables	df	AICc	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	Evidence ratio
Insectivore density, Brood mass	8	531.75	0.00	0.96	1.00
Songbird density, Brood mass	8	538.23	6.49	0.04	0.04
Brood mass	7	544.73	12.98	0.00	0.00
Shorebird density, Brood mass	8	545.30	13.55	0.00	0.00
Terrestrial habitat, Brood mass	8	546.96	15.22	0.00	0.00
Shorebird density	7	616.03	84.28	0.00	0.00
Insectivore density	7	616.12	84.38	0.00	0.00
Songbird density	7	617.24	85.49	0.00	0.00
Null	6	618.28	86.53	0.00	0.00
Terrestrial habitat	7	620.46	88.71	0.00	0.00
Parameters	Insectivore density		Brood mass		Intercept
<i>b</i>	-491.20 (***)		1.08 (***)		140.62 (ns)
SE	58.97		0.09		15.30
(b)					
Variables	df	AICc	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	Evidence ratio
Terrestrial habitat, Brood mass	8	985.92	0.00	0.42	1.00
Shorebird density, Brood mass	8	987.62	1.70	0.18	0.43
Songbird density, Brood mass	8	987.99	2.06	0.15	0.36
Brood mass	7	988.09	2.16	0.14	0.34
Insectivore density, Brood mass	8	988.56	2.64	0.11	0.27
Shorebird density	7	1008.13	22.21	0.00	0.00
Terrestrial habitat	7	1008.45	22.53	0.00	0.00
Null	6	1008.74	22.82	0.00	0.00
Songbird density	7	1008.88	22.96	0.00	0.00
Insectivore density	7	1009.01	23.09	0.00	0.00
Parameters	Terrestrial habitat		Brood mass		Intercept
<i>b</i>	-0.33 (ns)		1.01 (***)		12.67 (ns)
SE	0.1555		0.20		12.62



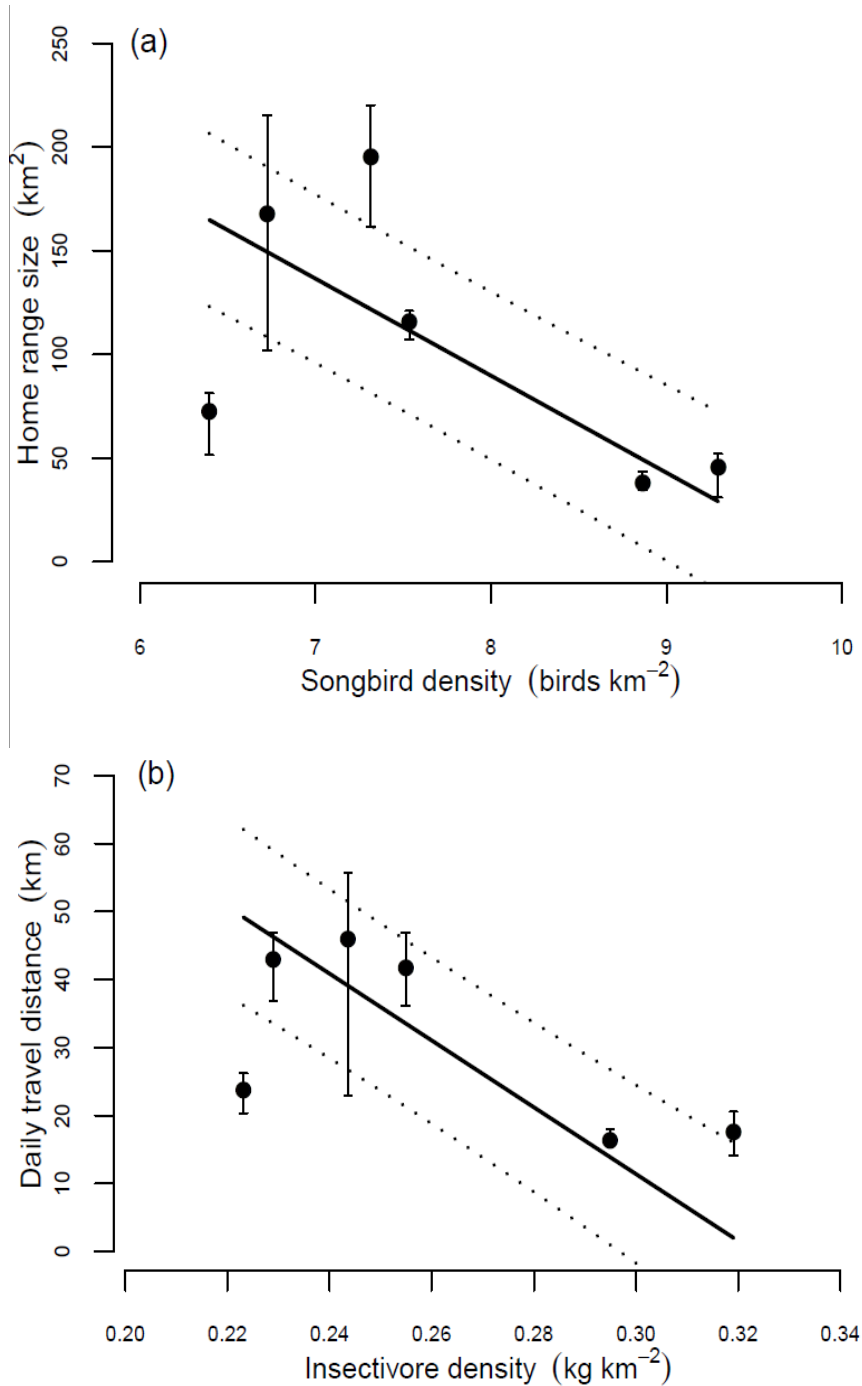


Figure 4. Effect of (a) songbird density on home range size and (b) insectivore density on daily travel distance of male peregrine falcons tracked in Rankin Inlet in 2008 ( $n = 6$ ). Average home range sizes and daily travel distances (points) and their range (bars) are shown to illustrate the adequacy of the regression model (thick black line). Dotted lines represent the 95% confidence interval.

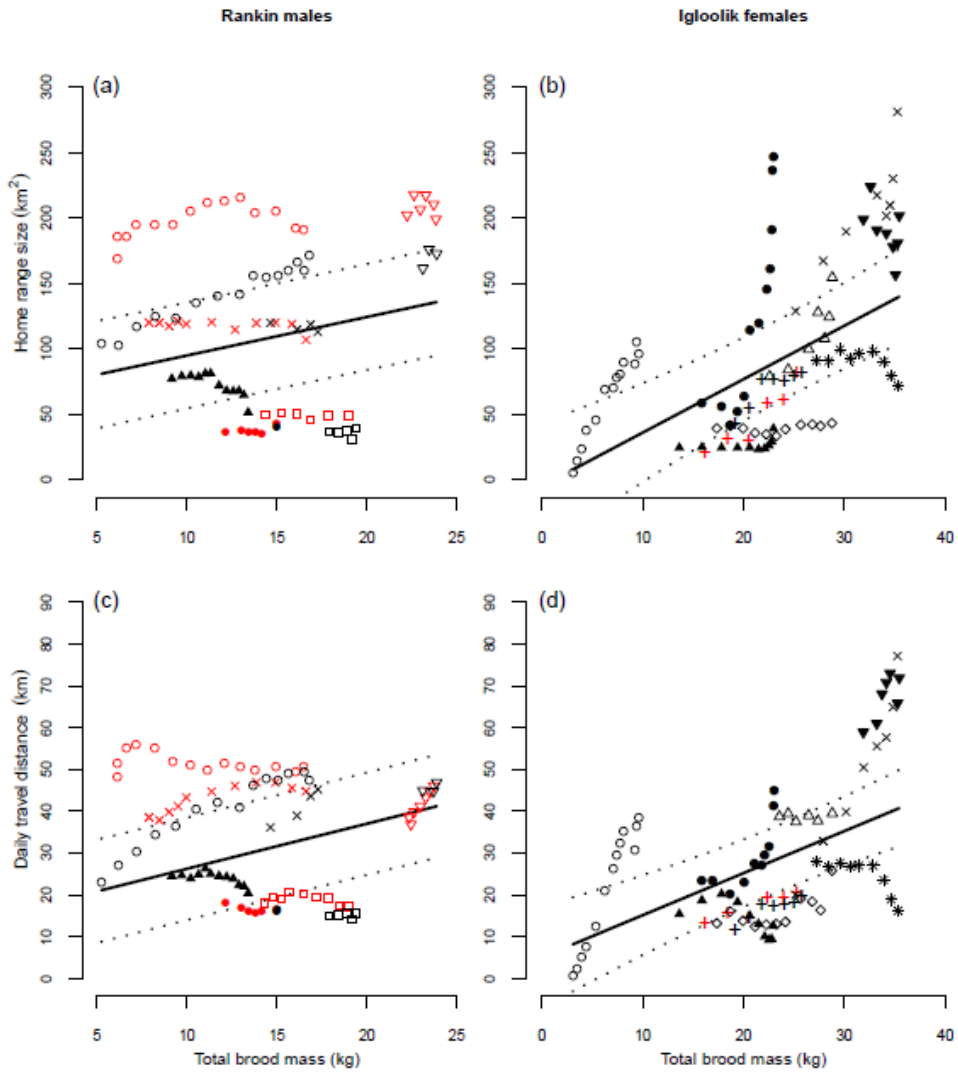


Figure 5. Effect of total brood mass (i.e., sum of daily brood masses for a period of a given number of days) on home range size (a-b) and daily travel distance (c-d) of peregrine falcons breeding near Rankin Inlet ( $n = 6$  males) and Igloodik ( $n = 10$  females). Different symbols represent different individuals. Each point represent home range size (a-b) or daily travel distance (c-d) of an individual estimated using an 11-day sliding time window. Black symbols represent the period where total brood mass was increasing and red symbols represent the period when total brood mass decreased following the loss of one or more nestlings. To enhance graphical clarity, points with a high level of overlap are not shown. Black lines represent the predicted values (thick line) with 95 % confidence interval (dotted lines) obtained from the best model for each response variable.

## APPENDIX

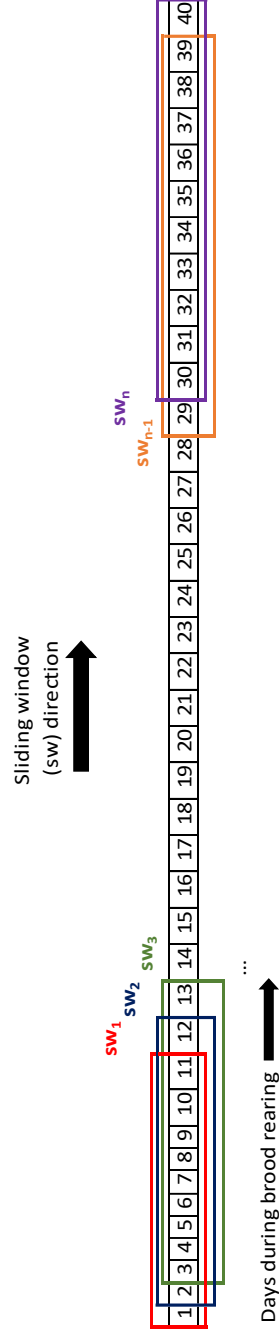


Figure A1. Visual representation of the sliding time window method used for extraction of home range sizes, mean daily travel distances and total brood masses of peregrine falcons breeding in Nunavut. Each time window is 11 days long. The first sliding time window starts one day after the deployment of the PTT for each falcon and subsequent windows are “slid” one day at the time until the last day of a window reach the 40th day of age of the oldest nestling from the brood. Home range and mean daily travel distances are estimated for each window using all GPS locations acquired during the days contained in the window. Total brood mass is calculated by summing up estimated daily brood masses obtained from sex-specific growth curves.

Table A1. List of shorebird and songbird species, along with average mass for each species, observed along transects in Rankin Inlet (R) and Igloolik (I). Transects were surveyed from July 25–September 5 2010–2012 in Igloolik and May 24–August 20 2015–2016 in Rankin Inlet

Avian Guild	Common	Scientific	Average mass (g)*	Study area(s)
Songbirds	Snow Bunting	<i>Plectrophenax nivalis</i>	40	R-I
	Horned Lark	<i>Eremophila alpestris</i>	34	R-I
	Lapland Longspur	<i>Calcarius lapponicus</i>	29	R-I
	American Pipit	<i>Anthus rubescens</i>	26	R-I
	Savannah Sparrow	<i>Passerculus sandwichensis</i>	20	R
	Hoary Redpoll	<i>Acanthis hornemanni</i>	13	R
	Common Redpoll	<i>Acanthis flammea</i>	14	R
	White-crowned Sparrow	<i>Zonotrichia leucophrys</i>	26	R
Shorebirds	Dunlin	<i>Calidris alpina</i>	58	I
	Red Phalarope	<i>Phalaropus fulicarius</i>	23	I
	Red-necked Phalarope	<i>Phalaropus lobatus</i>	35	R-I
	American golden plover	<i>Pluvialis dominica</i>	140	R-I
	Black-bellied Plover	<i>Pluvialis squatarola</i>	210	I
	Semipalmated Plover	<i>Charadrius semipalmatus</i>	46	R-I
	Baird's Sandpiper	<i>Calidris bairdii</i>	38	I
	Buff-breasted Sandpiper	<i>Tryngites subruficollis</i>	71	I
	Purple Sandpiper	<i>Calidris maritima</i>	73	I
	Stilt Sandpiper	<i>Calidris himantopus</i>	54	I
	White-rumped Sandpiper	<i>Calidris fuscicollis</i>	40	I
	Least Sandpiper	<i>Calidris minutilla</i>	23	R
	Pectoral Sandpiper	<i>Calidris melanotos</i>	95	R

\* Average mass where obtained on the Birds of North America database (Rodewald 2015). As a general rule, when multiple masses were available for the same species depending on sex, season and study area, the average mass of adult males during breeding season from closest study area (or similar ecosystem) was selected.

Table A2. Details of the AIC analysis used to choose the most appropriate detection function for songbirds and shorebirds in Rankin Inlet and Igloodik study areas. Birds were surveyed near Igloodik from 2010–2012 and near Rankin Inlet from 2015–2016. The  $\Delta AIC$  value of the model used for each guild is bolded. If multiple models had a  $\Delta AIC < 3$ , the model with the least number of parameters was chosen to satisfy the rule of par-simony. P-values of the best model for each guild/study area are presented. P-values were obtained from a Kolmogorov–Smirnov test of the fit of the observation data to the detection function.

Key function	Series expansion	#Adjustment terms	Covariates	# Parameters	$\Delta AIC$					
					Rankin Inlet			Igloodik		
					Songbirds	Shorebirds	Songbirds	Shorebirds	Songbirds	Shorebirds
Half Normal	Cosine	1	-	2	19.64	10.96	18.18	45.04	-	
Half Normal	Hermite Poly	1	-	2	19.64	10.96	65.40	77.37	-	
Hazard Rate	Simply Poly	1	-	3	18.16	12.40	11.92	<b>0.00</b>	0.19	
Uniform	Cosine	1	-	1	19.05	9.76	19.24	44.91	-	
Half Normal	-	0	Julian	2	11.98	<b>2.73</b>	54.48	79.06	0.08	
Hazard Rate	-	0	Julian	3	12.81	3.81	<b>0.00</b>	2.35	0.80	
Half Normal	-	0	Time	2	14.46	9.38	67.38	78.83	-	
Hazard Rate	-	0	Time	3	9.83	9.60	13.42	4.62	-	
Half Normal	-	0	TRI	2	17.34	11.35	62.30	79.12	-	
Hazard Rate	-	0	TRI	3	14.20	9.54	12.80	12.58	-	
Half Normal	-	0	Julian + Time	3	11.97	0.00	51.95	80.80	-	
Hazard Rate	-	0	Julian + Time	4	10.71	5.09	1.44	4.32	-	
Half Normal	-	0	Time + TRI	3	12.59	11.37	64.28	80.45	-	
Hazard Rate	-	0	Time + TRI	4	3.49	8.07	14.12	6.27	-	
Half Normal	-	0	Julian + TRI	3	5.86	3.77	56.30	80.71	-	
Hazard Rate	-	0	Julian + TRI	4	4.17	2.06	2.54	1.36	-	
Half Normal	-	0	Julian + TRI + Time	4	5.58	1.77	53.81	82.35	-	
Hazard Rate	-	0	Julian + TRI + Time	5	<b>0.00</b>	3.17	3.83	3.03	0.37	

Table A3: Summary of the density surface models used to predict the abundance of shorebirds from Rankin Inlet study area (2015–16). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with Chi squared and Z test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.

Guild - Study area	Distribution	% dev				
Shorebirds- Rankin Inlet	negative binomial	35	Parametric terms	Estimate $\pm$ SE	Z value	p-value
			Intercept	-14.21 $\pm$ 1.43	-9.968	<0.001
			period 2	0.99 $\pm$ 1.45	0.684	0.49
			period 3	0.40 $\pm$ 1.46	0.277	0.78
			Smooth terms	edf	Chi.sq	p-value
			tri	0.00	0.00	0.81
			ndvi	0.00	0.00	1.00
			water	1.37	3.27	0.08
			elevation	2.50	17.74	<0.001 (-)
			tri:period1	0.00	0.00	0.51
			tri:period2	0.02	0.02	0.40
			tri:period3	1.18	2.21	0.13
			ndvi:period1	0.00	0.00	1.00
			ndvi:period2	0.00	0.00	0.83
			ndvi:period3	0.00	0.00	0.51
			water:period1	0.00	0.00	0.76
			water:period2	0.00	0.00	1.00
			water:period3	0.00	0.00	0.51
			elevation:period1	1.30	2.38	0.15
			elevation:period2	0.00	0.00	0.49
			elevation:period3	0.00	0.00	0.46

Table A4: Summary of the density surface models used to predict the abundance of shorebirds from Igloodik study area (2010–12). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.

Guild - Study area	Distribution	% dev					
Shorebirds- Igloodik	Tweedie	74.5	Parametric terms	Estimate ± SE	t value	p-value	
			Intercept	-10.72 ± 0.44	0.44	<0.001	
			Year2011	1.02 ± 0.46	0.46	<0.05	
				Year2012	-0.62 ± 0.52	0.52	0.229
				Covariates	edf	F	p-value
				tri	2.64	24.56	<0.001 (-)
				ndvi	0.00	0.00	0.57
				water	0.00	0.00	0.77
				elevation	3.21	64.76	<0.001 (-)
				ndvi:Year2010	0.00	0.00	0.42
				ndvi:Year2011	0.51	0.46	0.28
				ndvi:Year2012	0.00	0.00	0.57
				water:Year2010	0.00	0.00	0.43
				water:Year2011	0.00	0.00	0.53
				water:Year2012	0.00	0.00	0.64

Table A5: Summary of the density surface models used to predict the abundance of songbirds from Rankin Inlet study area (2015–16). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.

Guild - Study area	Distribution	% dev				
Songbirds- Rankin Inlet	Tweedie	32.6	Parametric terms	Estimate $\pm$ SE	t value	p-value
			Intercept	-10.79 $\pm$ 0.24	-45.39	<0.001
			period 2	0.25 $\pm$ 0.26	0.99	0.325
			period 3	-0.29 $\pm$ 0.26	-1.13	0.258
			Covariates	edf	F	p-value
			tri	2.88	13.58	<0.001 (+)
			ndvi	1.20	0.76	0.15
			water	1.46	0.68	0.25
			coast	2.00	1.34	<0.05 (+/-)
			tri:period1	1.34	0.76	0.24
			tri:period2	0.00	0.00	0.83
			tri:period3	0.00	0.00	0.61
			ndvi:period1	0.00	0.00	0.57
			ndvi:period2	0.00	0.00	0.51
			ndvi:period3	0.00	0.00	0.74
			water:period1	0.00	0.00	0.85
			water:period2	0.00	0.00	0.75
			water:period3	0.00	0.00	0.56
			coast:period1	0.00	0.00	0.39
			coast:period2	0.74	0.30	0.06
			coast:period3	2.12	2.44	<0.05 (-)



Table A6: Summary of the density surface models used to predict the abundance of songbirds from Igloolik study area (2010–12). Included information are the response distribution used and percent of deviance explained. Significance of parametric coefficients and effective degrees of freedom (edf) of smooth terms are presented with t and F test statistics, p-values and overall sign of the effect (+/-) of smooth terms. Random effect (transect ID) is not included in the table but is present in the model.

Guild - Study area	Distribution	% dev					
Songbirds- Igloolik	Tweedie	38	Parametric terms	Estimate ± SE	t value	p-value	
			Intercept	-9.40 ± 0.24	-38.02	<0.001	
			Year2011	-0.51 ± 0.28	-1.84	0.0662	
				Year2012	-0.49 ± 0.29	-1.7	0.0901
				Covariates	edf	F	p-value
				tri	1.36	0.78	0.37
				ndvi	0.00	0.00	0.81
				water	0.00	0.00	0.56
				coast	0.00	0.00	0.54
				ndvi:Year2010	1.84	1.79	0.12
				ndvi:Year2011	0.00	0.00	0.73
				ndvi:Year2012	0.00	0.00	0.65
				water:Year2010	0.00	0.00	0.41
				water:Year2011	1.93	9.26	<0.001 (+)
			water:Year2012	0.00	0.00	0.45	

## CONCLUSION GÉNÉRALE

### Mise en contexte

Dans l'Arctique, les prédateurs aviaires sont sensibles aux variations d'abondance de leurs proies principales ainsi qu'aux effets directs et indirects des intempéries (Gilg et al. 2009, Anctil et al. 2014, Beardsell et al. 2016). Les prédateurs aviaires peuvent fortement limiter les populations de proies et contribuer à leur régulation (Cotter et al. 1992, Nielsen 1999, Gilg et al. 2006, Therrien et al. 2014). Pour être en mesure de comprendre et prédire l'impact des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes arctiques, il est donc primordial de s'intéresser aux stratégies qu'adoptent les espèces situées au sommet du réseau trophique en réponse à des variations dans la densité de leurs proies principales.

Les plus récents modèles climatiques prédisent un réchauffement de la surface de la Terre plus accru pour les écosystèmes arctiques, accompagné d'une hausse des précipitations et de la fonte accélérée des calottes glaciaires (Pachauri et al. 2014). Ces changements anticipés risquent d'influencer les paramètres démographiques de plusieurs espèces qui composent les réseaux trophiques arctiques (Hinzman et al. 2005, Descamps et al. 2017). D'ailleurs, la perte d'habitats accélérée par les changements globaux mène déjà au déclin de certains insectivores arctiques, notamment le Plectrophenax des neiges (*Plectrophenax nivalis*), l'Alouette hausse-col (*Eremophila alpestris*), ainsi que plusieurs espèces de limicoles (Galbraith et al. 2002, Butcher et Niven 2007, Galbraith et al. 2014). L'impact des changements globaux risque d'être exacerbé chez les prédateurs de la toundra arctique qui dépendent des insectivores durant la saison de reproduction, comme le Faucon pèlerin par exemple (Bradley et Oliphant 1991, L'Hérault et al. 2013).

Durant l'élevage des oisillons, les oiseaux de proie effectuent des allers-retours au nid pour nourrir leurs oisillons et doivent ajuster le taux d'approvisionnement à la densité de proie dans le milieu et aux changements dans la demande énergétique au nid (Olsen et Tucker 2003, Zárbynická et al. 2009). Cependant, peu d'études ont tenté de comprendre comment ces deux facteurs combinés influencent les stratégies de déplacement des individus durant la

reproduction. Notre étude est la première à relier à la fois les variations spatiales de densité de proie et la demande énergétique induite par l'élevage des oisillons aux déplacements d'un oiseau de proie.

### **Contribution de l'étude et principaux résultats**

Nous avons mené notre étude dans deux populations de faucons pèlerins nichant dans l'Arctique canadien, près des communautés de Rankin Inlet et d'Igloolik au Nunavut. Nous avons démontré que durant l'élevage des oisillons, les faucons pèlerins adultes ajustent la taille de leur domaine vital et les distances parcourues quotidiennement en fonction de la demande énergétique au nid. À l'aide d'émetteurs satellite-GPS, nous avons caractérisé les déplacements de six mâles de Rankin Inlet en 2008 et dix femelles d'Igloolik en 2010 et 2011 durant la période d'élevage des oisillons. En combinant un suivi télémétrique précis, des estimations de densité de proie dans l'habitat et le poids des oisillons au nid durant leur croissance, nous mettons en lumière certaines stratégies adoptées par les prédateurs en cas de variations dans la densité de proie et dans leurs propres besoins.

Comme prédit, les mâles de Rankin Inlet avaient des domaines vitaux plus grands et parcouraient de plus grandes distances quotidiennement lorsque la densité d'oiseaux insectivores dans leur domaine vital était relativement faible. Contrairement à nos attentes, les déplacements des femelles d'Igloolik ne démontraient pas de réponse significative aux variations de densité de proie aviaires.

Augmenter les distances de déplacement et, conséquemment, agrandir son domaine vital, peut permettre aux adultes d'accéder à des sites d'alimentation distants pour pallier au manque de nourriture à proximité du nid (Fernández et al. 2009). Cependant, augmenter ses déplacements durant la période d'élevage peut avoir un effet néfaste sur le taux de croissance et la condition corporelle des oisillons (Stauss et al. 2005, Michel et al. 2017). En effet, la recherche de proies représente des coûts en termes d'énergie dépensée pour le déplacement. Si ces coûts sont reliés à la répartition et à l'abondance des proies, les modèles théoriques de quête alimentaire (Pyke et al. 1977) prédisent que les prédateurs devraient ajuster leurs

patrons de déplacement pour optimiser l'acquisition de proies. Relier les variations spatiales de densité de proie à l'utilisation de l'espace du prédateur permet de mieux cerner les mécanismes qui expliquent les décisions comportementales prises pour optimiser la quête alimentaire dans un environnement hétérogène.

Pour les oiseaux nidicoles, les coûts liés à la recherche de proies peuvent varier en fonction de la qualité de l'habitat entourant le nid. Dans l'aire d'étude de Rankin Inlet, L'Hérault et al. (2013) ont démontré un lien indirect entre la localisation du nid et le succès reproducteur. Les individus nichant en milieu marin produisaient en moyenne un nombre inférieur de jeunes à l'envol que les individus nichant en milieu terrestre. Tous les individus suivis étant fortement dépendants des milieux terrestres pour l'alimentation, les coûts de déplacements supplémentaires pour les adultes des nichées situées en milieu marin pourraient diminuer les chances de survie des oisillons (L'Hérault et al. 2013). Notre étude supporte en partie cette théorie en démontrant que nicher dans un habitat pauvre en proies principales engendre une augmentation des coûts de déplacements par l'agrandissement du domaine vital et des distances parcourues quotidiennement. Ces coûts peuvent avoir un impact sur le succès reproducteur du prédateur et donc ultimement sur la dynamique de l'écosystème. Des analyses plus poussées seraient nécessaires afin de confirmer les effets directs et indirects de la densité de proie dans l'habitat sur le succès reproducteur des individus.

Tel qu'attendu, les parents dont la nichée avait une masse totale plus élevée avaient des domaines vitaux plus grands et parcouraient de plus longues distances quotidiennement. Au cours de la période d'élevage, plusieurs individus semblaient augmenter leurs déplacements avec la masse totale de la nichée et trois individus (deux mâles et une femelle) ont vraisemblablement réduit leurs déplacements suivant la mort d'un oisillon (diminution de la masse totale de la nichée). Cette relation positive entre la masse totale de la nichée et les déplacements suggère que les adultes tentent de limiter les coûts de déplacements en ajustant leurs déplacements avec la demande énergétique au nid. D'autres études ont cependant démontré une relation négative entre la taille du domaine vital et le nombre d'oisillons chez les oiseaux de proie, en concluant que les grands domaines vitaux reflètent une faible densité

en proie (Newton 1986, Arlettaz et al. 2010, Pfeiffer et Meyburg 2015). Ces résultats soulignent l'importance d'intégrer les effets combinés de la densité de proie et de la demande énergétique au nid pour tenter de comprendre les mécanismes régissant l'utilisation de l'espace des prédateurs aviaires en période de reproduction.

L'étude des domaines vitaux permet de comprendre les mécanismes qui influencent les prises de décision d'un animal dans son environnement (Powell et Mitchell 2012). Bien que les méthodes pour estimer la taille du domaine vital soient purement mathématiques dans leur nature, il est nécessaire de garder à l'esprit que le domaine vital d'un animal reflète ses besoins et les décisions prises dans un habitat hétérogène pour répondre à ces besoins. Dès lors, le choix d'un bon estimateur de domaine vital devrait être dirigé par une compréhension adéquate de la biologie de l'espèce à l'étude. Les Faucons pèlerins, comme la plupart des oiseaux de proie nichant dans l'Arctique, ont des besoins spécifiques en matière de sélection d'habitats de nidification (Peck et al. 2018) et peuvent occuper des habitats hautement hétérogènes. Dès lors, une bonne approche méthodologique pour estimer la taille du domaine vital de cette espèce devrait permettre d'illustrer à la fois les parcelles fréquemment utilisées et les couloirs de circulation entre les parcelles et le nid, sans surestimer l'utilisation des zones peu ou non utilisées. Sur la base de nos estimations de domaines vitaux, il semble que le pont aléatoire biaisé répond bien à ces exigences et constitue un estimateur bien adapté à l'écologie des oiseaux de proie (Singh et al. 2016, Tétreault et Franke 2017). Cette méthode est considérée comme biologiquement réaliste, ce qui en fait un excellent outil pour représenter le mouvement des animaux dans un cadre de gestion et de conservation (Ascensão et al. 2014, Dürr et Ward 2014, Hull et al. 2015).

### **Limites de l'étude et perspectives futures**

Il est important de noter ici que contrairement à Igloolik, les estimations de densité de proie de Rankin Inlet utilisaient des données récoltées sur des années différentes (2015-2016) par rapport à l'année du suivi télémétrique des faucons sur l'aire d'étude (2008). Pour ces raisons, nous avons été contraints ne pas considérer les variations inter-annuelles de densité

de proie de Rankin Inlet. De plus, pour éviter un surparamétrage nos modèles statistiques, nous avons seulement estimé les variations d'abondance des proies principales du Faucon pèlerin et donc, choisi de ne pas inclure la contribution des proies alternatives. Au Nunavut, les faucons pèlerins sont hautement dépendants des oiseaux insectivores (passereaux et limicoles) pour leur alimentation (L'Hérault et al. 2013, Robinson et al. 2017). Cependant, les lemmings (*Lemmus trimucronatus* et *Dicrostonyx groenlandicus*), qui peuvent varier considérablement en abondance d'une année à l'autre (Predavec et al. 2001), constituent également une proie importante durant l'élevage des jeunes lorsqu'ils sont abondants (Bradley et Oliphant 1991).

Pour ajuster le taux d'approvisionnement en réponse à une variation dans la densité de proie (réponse fonctionnelle), les individus peuvent adopter une variété de stratégies menant à l'agrandissement du domaine vital; acquérir plus de proies, de plus grosses proies ou des proies alternatives (Fernández et al. 2009, Lourenço et al. 2015). Le régime alimentaire du prédateur peut contenir des informations cruciales sur les changements dans l'abondance relative des proies principales dans son habitat et sur l'utilisation de proies alternatives (Ben-David et al. 1997, Burger et al. 2012). Un suivi standardisé du régime alimentaire des adultes et des taux d'approvisionnement au nid durant l'élevage des oisillons permettrait de discerner les différentes stratégies de quête alimentaires affectant les patrons de déplacement et donc, de mieux comprendre le lien entre la réponse fonctionnelle du prédateur et l'utilisation de l'espace en cas de variation dans la densité des ressources (Myserud et Ims 1998). En intégrant aussi les variations temporelles de densités de proie durant les différentes étapes du cycle de reproduction du Faucon pèlerin (préincubation, incubation, élevage et postenvol), il serait possible de départager l'importance relative des variations dans la densité de proie et des changements de besoins énergétiques liés aux différentes étapes du cycle reproducteur sur les patrons de déplacement des adultes.

Nous avons démontré un effet positif de la demande énergétique induite par l'élevage des oisillons sur le déplacement des adultes. Cependant, les oiseaux se reproduisant sur la même aire d'étude pour une année donnée font relativement face aux mêmes conditions

environnementales et donc, la variabilité intra-annuelle dans le succès reproducteur est limitée. Les femelles d'Igloodik semblaient réagir fortement à la demande énergétique au nid, mais seulement une parmi les dix suivies a subi une perte d'oisillons. Conséquemment, la masse totale des nichées pour Igloodik était constamment en augmentation et il nous était donc impossible de déterminer si les femelles perdant un oisillon diminuaient systématiquement leurs déplacements. En contraste, les six nichées de Rankin Inlet ont toutes perdu au moins un oisillon durant la période de suivi. Aucune nichée n'a donc connu une augmentation progressive dans la demande énergétique comme c'était le cas à Igloodik.

Chez les oiseaux de proie, les manipulations expérimentales de tailles de nichée permettent de comprendre l'effet d'une augmentation ou d'une diminution dans la demande énergétique au nid sur l'investissement parental et la croissance des oisillons (Dijkstra et al. 1990, Olsen et Tucker 2003, Simmons 2002). Manipuler les tailles des nichées à l'intérieur d'une même population et à différents moments durant l'élevage permettrait de contrôler la variabilité intra- et inter-nichées dans la demande énergétique pour quantifier précisément son effet sur la modification des comportements de quête alimentaire. Aussi, les déplacements durant l'élevage des oisillons varient en fonction du sexe chez les oiseaux de proie (Marquiss et Newton 1982, Sunde et al. 2003, Pfeiffer et Meyburg 2015), mais il nous était impossible de départager l'effet potentiel du sexe et l'effet des différences environnementales entre les deux aires d'étude sur le déplacement du Faucon pèlerin. Dans le futur, il serait intéressant de suivre des individus des deux sexes sur différentes aires d'étude afin de départager l'importance relative de ces deux facteurs sur les différences comportementales en termes de déplacement.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M. and Matthiopoulos, J. 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. - *Ecography* 31: 140-160.
- Adams, J. S., Knight, R. L., McEwen, L. C. and George, T. L. 1994. Survival and growth of nestling vesper sparrows exposed to experimental food reductions. - *Condor* 96: 739-748.
- Akaike, H. 1998. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. - In: Parzen, E., Tanabe, K. and Kitagawa, G. (eds.), *Selected papers of Hirotugu Akaike*. Springer, pp. 199-213.
- Anctil, A., Franke, A. and Bêty, J. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. - *Oecologia* 174: 1033-1043.
- Anderson, D. J., Reeve, J., Gomez, J. E. M., Weathers, W. W., Hutson, S., Cunningham, H. V. and Bird, D. M. 1993. Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. - *Can. J. Zool.* 71: 2541-2545.
- Andres, B. A. 2006. An Arctic-breeding bird survey on the northwestern Ungava Peninsula, Québec, Canada. - *Arctic* 59: 311-318.
- Arlettaz, R., Krähenbühl, M., Almasi, B., Roulin, A. and Schaub, M. 2010. Wildflower areas within revitalized agricultural matrices boost small mammal populations but not breeding barn owls. - *J. Ornithol.* 151: 553-564.
- Ascensão, F., Grilo, C., LaPoint, S., Tracey, J., Clevenger, A. P. and Santos-Reis, M. 2014. Inter-individual variability of stone marten behavioral responses to a highway. - *PLoS One* 9: e103544.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. and Walker, S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. - <<http://CRAN.R-project.org/package=lme4>>.
- Bauer, S. and Hoye, B. J. 2014. Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. - *Science* 344: 1-8.
- Beardsell, A., Gauthier, G., Therrien, J.-F. and Bêty, J. 2016. Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the rough-legged hawk. - *The Auk* 133: 718-732.
- Bell, J. D. and Westoby, M. 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. - *Oecologia* 68: 205-209.
- Beltran, J. W., Wunderle Jr, J. M. and Arendt, W. J. 2010. Changes in home range of breeding and post-breeding male pearly-eyed thrashers in the Luquillo mountains of Puerto Rico. - *Ornitol. Neotrop.* 21: 409-423.
- Ben-David, M., Flynn, R. and Schell, D. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. - *Oecologia* 111: 280-291.
- Bengtsson, H. and Rydén, O. 1983. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 243-251.



- Benhamou, S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. - PLoS One 6: e14592.
- Benhamou, S. and Cornéilis, D. 2010. Incorporating movement behavior and barriers to improve kernel home range space use estimates. - J. Wildl. Manage. 74: 1353-1360.
- Benoit-Bird, K. J. and Au, W. W. 2003. Prey dynamics affect foraging by a pelagic predator (*Stenella longirostris*) over a range of spatial and temporal scales. - Behav. Ecol. Sociobiol. 53: 364-373.
- Blangiardo, M. and Cameletti, M. 2015. Spatial and spatio-temporal Bayesian models with R-INLA. - John Wiley & Sons.
- Bowler, D. E. and Benton, T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. - Biol. Rev. 80: 205-225.
- Bradley, M. and Oliphant, L. W. 1991. The diet of peregrine falcons in Rankin Inlet, Northwest Territories: an unusually high proportion of mammalian prey. - Condor 93: 193-197.
- Bryant, D. 1988. Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds. - Funct. Ecol 2: 23-34.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. and Thomas, L. 2001. Introduction to distance sampling. - Oxford University Press.
- Buechley, E. R., Opper, S., Beatty, W. S., Nikolov, S. C., Dobrev, V., Arkumarev, V., Saravia, V., Bougain, C., Bounas, A. and Kret, E. 2018. Identifying critical migratory bottlenecks and high-use areas for an endangered migratory soaring bird across three continents. - J. Avian Biol. 49: e01629.
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Qvarnström, A., Slagsvold, T., Veen, T. and Visser, M. E. 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. - J. Anim. Ecol. 81: 926-936.
- Burke, C. and Montevecchi, W. 2009. The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. - J. Zool. 278: 354-361.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. - Springer.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. - J. Mammal. 24: 346-352.
- Butcher, G. S. and Niven, D. K. 2007. Combining data from the Christmas Bird Count and the Breeding Bird Survey to determine the continental status and trends of North America birds. - National Audubon Society, New York, NY
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A. and Boyce, M. S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. - Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 365: 2157-2162.
- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. - Ecol. Modell. 197: 516-519.
- Campioni, L., del Mar Delgado, M., Lourenço, R., Bastianelli, G., Fernández, N. and Penteriani, V. 2013. Individual and spatio-temporal variations in the home range behaviour of a long-lived, territorial species. - Oecologia 172: 371-385.

- Campos, F. A., Bergstrom, M. L., Childers, A., Hogan, J. D., Jack, K. M., Melin, A. D., Mosdossy, K. N., Myers, M. S., Parr, N. A. and Sargeant, E. 2014. Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a Neotropical primate, *Cebus capucinus*. - *Anim. Behav.* 91: 93-109.
- Cederlund, G. and Sand, H. 1994. Home-range size in relation to age and sex in moose. - *J. Mammal.* 75: 1005-1012.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. - *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.
- CLS. 2016. Argos user's manual 2007–16. - <<http://www.argos-system.org/manual/>>.
- Costa, D. P., Robinson, P. W., Arnould, J. P., Harrison, A.-L., Simmons, S. E., Hassrick, J. L., Hoskins, A. J., Kirkman, S. P., Oosthuizen, H. and Villegas-Amtmann, S. 2010. Accuracy of ARGOS locations of pinnipeds at-sea estimated using Fastloc GPS. - *PLoS One* 5: e8677.
- Cotter, R., Boag, D. and Shank, C. 1992. Raptor predation on rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the central canadian arctic. - *J. Raptor Res.* 26: 146-151.
- Court, G. S., Gates, C. C. and Boag, D. A. 1988. Natural history of the peregrine falcon in the Keewatin district of the Northwest Territories. - *Arctic* 41: 17-30.
- Darwin, C. 1859. On the origins of species, or, the preservation of favoured races in the struggle for life. - Murray.
- Dawson, R. D., Mossop, D. H. and Boukall, B. 2011. Prey use and selection in relation to reproduction by peregrine falcons breeding along the Yukon river, Canada. - *J. Raptor Res.* 45: 27-37.
- De Groot, J. 2008. Dunamis and the science of mechanics: Aristotle on animal motion. - *J. Hist. Philo.* 46: 43-67.
- Descamps, S., Aars, J., Fuglei, E., Kovacs, K. M., Lydersen, C., Pavlova, O., Pedersen, Å. Ø., Ravolainen, V. and Strøm, H. 2017. Climate change impacts on wildlife in a High Arctic archipelago—Svalbard, Norway. - *Glob. Change. Biol* 23: 490-502.
- Deutsch, C., Bonde, R. and Reid, J. 1998. Radio-tracking manatees from land and space: tag design, implementation, and lessons learned from long-term study. - *Mar. Technol. Soc. J.* 32: 18-29.
- Dewey, S. R. and Kennedy, P. L. 2001. Effects of supplemental food on parental-care strategies and juvenile survival of northern goshawks. - *The Auk* 118: 352-365.
- Dijkstra, C., Bult, A., Bijlsma, S., Daan, S., Meijer, T. and Zijlstra, M. 1990. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. - *J. Anim. Ecol.* 59: 269-285.
- Drent, R. and Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. - *Ardea* 68: 225-252.
- Dürr, S. and Ward, M. P. 2014. Roaming behaviour and home range estimation of domestic dogs in Aboriginal and Torres Strait Islander communities in northern Australia using four different methods. - *Prev. Vet. Med* 117: 340-357.
- Elmhagen, B. and Rushton, S. P. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? - *Ecol. Lett.* 10: 197-206.
- Erikstad, K., Einar. 1985. Growth and survival of willow grouse chicks in relation to home range size, brood movements and habitat selection. - *Ornis. Scand* 16: 181-190.

- Fernández, M., Oria, J., Sánchez, R., Mariano Gonzalez, L. and Margalida, A. 2009. Space use of adult Spanish imperial eagles *Aquila adalberti*. - Acta Ornithol. 44: 17-26.
- Forbes, G., Robertson, K., Ogilvie, C. and Seddon, L. 1992. Breeding densities, biogeography, and nest depredation of birds on Igloodik Island, NWT. - Arctic 45: 295-303.
- Ford, R. G. 1983. Home range in a patchy environment: optimal foraging predictions. - Am. Zool. 23: 315-326.
- Franke, A. 2017. Priorities for Gyrfalcon research: food, weather, and phenology in a changing climate. - In: Anderson, D. L., McClure, C. J. W. and Franke, A. (eds.), Applied raptor ecology: essentials from gyrfalcon research. The Peregrine Fund, pp. 11-32.
- Franke, A., Settingington, M., Court, G. and Birkholz, D. 2010. Long-term trends of persistent organochlorine pollutants, occupancy and reproductive success in peregrine falcons (*Falco peregrinus tundrius*) breeding near Rankin Inlet, Nunavut, Canada. - Arctic 63: 442-450.
- Fretwell, S. D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? - Oikos 50: 291-301.
- Fuller, M. R., Seegar, W. S. and Schueck, L. S. 1998. Routes and travel rates of migrating peregrine falcons *Falco peregrinus* and Swainson's hawks *Buteo swainsoni* in the Western Hemisphere. - J. Avian Biol. 29: 433-440.
- Galanti, V., Preatoni, D., Martinoli, A., Wauters, L. and Tosi, G. 2006. Space and habitat use of the African elephant in the Tarangire–Manyara ecosystem, Tanzania: Implications for conservation. - Mamm. Biol. 71: 99-114.
- Galbraith, H., DesRochers, D. W., Brown, S. and Reed, J. M. 2014. Predicting vulnerabilities of North American shorebirds to climate change. - PLoS One 9: e108899.
- Galbraith, H., Jones, R., Park, R., Clough, J., Herrod-Julius, S., Harrington, B. and Page, G. 2002. Global climate change and sea level rise: potential losses of intertidal habitat for shorebirds. - Waterbirds 25: 173-183.
- Ganusevich, S. A., Maechtle, T. L., Seegar, W. S., Yates, M. A., McGrady, M. J., Fuller, M., Schueck, L., Dayton, J. and Henny, C. J. 2004. Autumn migration and wintering areas of peregrine falcons *Falco peregrinus* nesting on the Kola Peninsula, northern Russia. - Ibis 146: 291-297.
- Garland Jr, T. 1983. Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. - Am. Nat. 121: 571-587.
- Getz, W. M., Fortmann-Roe, S., Cross, P. C., Lyons, A. J., Ryan, S. J. and Wilmers, C. C. 2007. LoCoH: nonparametric kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. - PLoS One 2: e207.
- Getz, W. M. and Wilmers, C. C. 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. - Ecography 27: 489-505.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P. and Hanski, I. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. - Oikos 113: 193-216.
- Gilg, O., Sittler, B. T. and Hanski, I. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. - Glob. Change. Biol 15: 2634-2652.

- Giroux, M. A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G. and Bêty, J. 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. - *J. Anim. Ecol.* 81: 533-542.
- Hailey, A. and Coulson, I. M. 1996. Differential scaling of home-range area to daily movement distance in two African tortoises. - *Can. J. Zool.* 74: 97-102.
- Harestad, A. S. and Bunnell, F. L. 1979. Home range and body weight--A reevaluation. - *Ecology* 60: 389-402.
- Hebblewhite, M. and Haydon, D. T. 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365: 2303-2312.
- Herfindal, I., Linnell, J. D. C., Odden, J., Nilsen, E. B. and Andersen, R. 2005. Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). - *J. Zool.* 265: 63-71.
- Hinam, H. L. and St. Clair, C. C. 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of northern saw-whet owls. - *Biol. Conserv.* 141: 524-535.
- Hinzman, L. D., Bettez, N. D., Bolton, W. R., Chapin, F. S., Dyrgerov, M. B., Fastie, C. L., Griffith, B., Hollister, R. D., Hope, A. and Huntington, H. P. 2005. Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other arctic regions. - *Clim. Change* 72: 251-298.
- Holbrook, S. J., Forrester, G. E. and Schmitt, R. J. 2000. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. - *Oecologia* 122: 109-120.
- Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. - *Can. Entomol.* 91: 293-320.
- Holling, C. S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. - *Mem. Entomol. Soc. Can.* 98: 5-86.
- Holmes, R. T. and Schultz, J. C. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. - *Can. J. Zool.* 66: 720-728.
- Holthuijzen, A. M. A. 1990. Prey delivery, caching, and retrieval rates in nesting prairie falcons. - *Condor* 92: 475-484.
- Horne, J. S., Edward, O., Garton, S., Krone, M. and Lewis, J. 2007. Analyzing animal movement using brownian bridges. - *Ecology* 88: 2354-2363.
- Hovis, J., Snowman, T. D., Cox, V. L., Fay, R. and Bildstein, K. L. 1985. Nesting behavior of peregrine falcons in west Greenland during the nestling period. - *Raptor Research* 19: 15-19.
- Hull, V., Zhang, J., Zhou, S., Huang, J., Li, R., Liu, D., Xu, W., Huang, Y., Ouyang, Z. and Zhang, H. 2015. Space use by endangered giant pandas. - *J. Mammal.* 96: 230-236.
- Hunter, R., Crawford, J. and Ambrose, R. 1988. Prey selection by peregrine falcons during the nestling stage. - *J. Wildl. Manage.* 52: 730-736.
- Ims, R. A. and Fuglei, E. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. - *Bioscience* 55: 311-322.
- Jaffré, M., Franke, A., Anctil, A., Galipeau, P., Hedlin, E., Lamarre, V., L'Hérault, V., Nikolaiczuk, L., Peck, K. and Robinson, B. 2015. Écologie de la reproduction du faucon pèlerin au Nunavut. - *Le Naturaliste canadien* 139: 54-64.

- Jenkins, A. R. 2000. Hunting mode and success of African peregrines *Falco peregrinus minor*, does nesting habitat quality affect foraging efficiency? - *Ibis* 142: 235-246.
- Jones, E. N. 1990. Effects of forage availability on home range and population density of *Microtus pennsylvanicus*. - *J. Mammal.* 71: 382-389.
- Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. - *J. Anim. Ecol.* 53: 283-299.
- Kacelnik, A. and Houston, A. I. 1984. Some effects of energy costs on foraging strategies. - *Anim. Behav.* 32: 609-614.
- Kilpatrick, H. J., Spohr, S. M. and Lima, K. K. 2001. Effects of population reduction on home ranges of female white-tailed deer at high densities. - *Can. J. Zool.* 79: 949-954.
- Kjellander, P., Hewison, A. J., Liberg, O., Angibault, J. M., Bideau, E. and Cargnelutti, B. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (*Capreolus capreolus* L.): a comparison of two long-term studies. - *Oecologia* 139: 478-85.
- Kjellander, P. and Nordström, J. 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics—a test of the alternative prey hypothesis. - *Oikos* 101: 338-344.
- Klaassen, M. 2003. Relationships between migration and breeding strategies in arctic breeding birds. - In: Berthold, P., Gwinner, E. and Sonnenschein, E. (eds.), *Avian migration*. Springer, pp. 237-249.
- Korpimäki, E. and Norrdahl, K. 1991. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. - *Ecology* 72: 814-826.
- Korpimäki, E., Tolonen, P. and Valkama, J. 1994. Functional responses and load-size effect in central place foragers: data from the kestrel and some general comments. - *Oikos*: 504-510.
- Kouba, M., Bartoš, L., Tomášek, V., Popelková, A., Šťastný, K. and Zárbynická, M. 2017. Home range size of Tengmalm's owl during breeding in Central Europe is determined by prey abundance. - *PLoS One* 12: e0177314.
- Kowalczyk, N., D., Reina, R., D., Preston, T., J. and Chiaradia, A. 2015. Environmental variability drives shifts in the foraging behaviour and reproductive success of an inshore seabird. - *Oecologia* 178: 967-979.
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K. A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V. and Fredga, K. 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. - *Can. J. Zool.* 81: 827-843.
- L'Hérault, V., Franke, A., Lecomte, N., Alogut, A. and Bêty, J. 2013. Landscape heterogeneity drives intra-population niche variation and reproduction in an arctic top predator. - *Ecol. Evol.* 3: 2867-2879.
- Lamarre, J. F., Legagneux, P., Gauthier, G., Reed, E. T. and Bêty, J. 2017. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. - *Ecosphere* 8: e01788.
- Larter, N. C. and Gates, C. C. 1994. Home-range size of wood bison: effects of age, sex, and forage availability. - *J. Mammal.* 75: 142-149.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, A. and Therrien, J.-F. 2012. Disentangling trophic

- relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. - Ecology 93: 1707-1716.
- Liebezeit, J., White, G. and Zack, S. 2011. Breeding ecology of birds at Teshekpuk Lake: a key habitat site on the Arctic coastal plain of Alaska. - Arctic 110: 32-44.
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. - Adv. Study Behav. 27: 215-290.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. - Ecology 23: 399-417.
- Lourenço, R., del Mar Delgado, M., Campioni, L., Korpimäki, E. and Penteriani, V. 2015. Evaluating the influence of diet-related variables on breeding performance and home range behaviour of a top predator. - Popul. Ecol 57: 625-636.
- Loveridge, A. J., Valeix, M., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H. and Macdonald, D. W. 2009. Changes in home range size of African lions in relation to pride size and prey biomass in a semi-arid savanna. - Ecography 32: 953-962.
- Lu, X., Yu, T. and Ke, D. 2011. Helped ground tit parents in poor foraging environments reduce provisioning effort despite nestling starvation. - Anim. Behav. 82: 861-867.
- MacArthur, R. H. and Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. - Am. Nat. 100: 603-609.
- Mace, G. M. and Harvey, P. H. 1983. Energetic constraints on home-range size. - Am. Nat. 121: 120-132.
- Marquiss, M. and Newton, I. 1982. A radio-tracking study of the ranging behaviour and dispersion of European sparrowhawks *Accipiter nisus*. - J. Anim. Ecol. 51: 111-133.
- Marra, G. and Wood, S. N. 2011. Practical variable selection for generalized additive models. - Computational Statistics & Data Analysis 55: 2372-2387.
- Martindale, S. 1982. Nest defense and central place foraging: a model and experiment. - Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 85-89.
- Marzluff, J. M., Kimsey, B. A., Schueck, L. S., McFadzen, M. E., Vekasy, M. S. and Bednarz, J. C. 1997. The influence of habitat, prey abundance, sex, and breeding success on the ranging behavior of prairie falcons. - Condor 99: 567-584.
- Matthiopoulos, J. 2003. The use of space by animals as a function of accessibility and preference. - Ecol. Modell. 159: 239-268.
- Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J. D., Rauset, G. R. and Pedersen, H. C. 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. - Oecologia 173: 813-825.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. - Am. Nat. 97: 133-140.
- Mech, L. D. 1980. Age, sex, reproduction, and spatial organization of lynxes colonizing northeastern Minnesota. - J. Mammal. 61: 261-267.
- Meyburg, B.-U. and Fuller, M. R. 2007. Satellite tracking. - In: Bird, D. M. and Bildstein, K. L. (eds.), Raptor research and management techniques. Raptor Research Foundation, pp. 242-248.

- Michel, V. T., Naef-Daenzer, B., Keil, H. and Gruebler, M. U. 2017. Reproductive consequences of farmland heterogeneity in little owls (*Athene noctua*). - *Oecologia* 183: 1019-1029.
- Miller, D., L. 2017. Package 'Distance'; Distance sampling detection function and abundance estimation. - <<https://cran.r-project.org/web/packages/Distance/Distance.pdf>>.
- Miller, D., L., Rexstad, E., Burt, L., Bravington, M. V. and Hedley, Sharon. 2017. Package 'dsm'; Density surface modelling of distance sampling data. - <<https://cran.r-project.org/web/packages/dsm/dsm.pdf>>.
- Miller, D. L., Burt, M. L., Rexstad, E. A. and Thomas, L. 2013. Spatial models for distance sampling data: recent developments and future directions. - *Methods Ecol. Evol.* 4: 1001-1010.
- Mills, R., Taylor, G. K. and Hemelrijk, C. K. 2019. Sexual size dimorphism, prey morphology, and catch success in relation to flight mechanics in the peregrine falcon: a simulation study. - *J. Avian Biol.* (in press): doi: [10.1111/jav.01979].
- Millspaugh, J. J. and Marzluff, J. M. 2001. Radio-tracking and animal populations: past trends and future needs. - In: Millspaugh, J. J. and Marzluff, J. M. (eds.), *Radio tracking and animal populations*. Elsevier, pp. 383-393.
- Milton, K. and May, M. L. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. - *Nature* 259: 459-462.
- Mitchell, M. S. and Powell, R. A. 2004. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. - *Ecol. Modell.* 177: 209-232.
- Mitchell, M. S. and Powell, R. A. 2012. Foraging optimally for home ranges. - *J. Mammal.* 93: 917-928.
- Morellet, N., Bonenfant, C., Börger, L., Ossi, F., Cagnacci, F., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J. D., Nicoloso, S. and Sustr, P. 2013. Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe. - *J. Anim. Ecol.* 82: 1326-1339.
- Mysterud, A. and Ims, R. A. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. - *Ecology* 79: 1435-1441.
- Naef-Daenzer, B. and Keller, L. F. 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. - *J. Anim. Ecol.* 68: 708-718.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. and Smouse, P. E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105: 19052-19059.
- Natural Resources Canada. 2015. Geobase. Canadian Digital Elevation Model. USGS DEM format. - <<http://www.geobase.ca/>>.
- Natural Resources Canada. 2017. Geobase. National Hydro Network (NHN). - <<http://www.geobase.ca/>>.
- Newton, I. 1986. The sparrowhawk. - T & AD Poyser.
- Newton, I. 2010. Population ecology of raptors. - A&C Black.
- Nichols, J. D. and Kaiser, A. 1999. Quantitative studies of bird movement: a methodological review. - *Bird Study* 46: S289-S298.

- Nielsen, O. K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. - *J. Anim. Ecol.* 68: 1034-1050.
- Nilsen, E. B., Pedersen, S. and Linnell, J. D. C. 2007. Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? - *Ecol. Res.* 23: 635-639.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. - *J. Anim. Ecol.* 53: 479-496.
- O'Brien, W. J., Browman, H. I. and Evans, B. I. 1990. Search strategies of foraging animals. - *Am. Sci.* 78: 152-160.
- Olsen, J. and Tucker, A. 2003. A brood-size manipulation experiment with peregrine falcons, *Falco peregrinus*, near Canberra. - *Emu* 103: 127-132.
- Olsen, P. D. and Olsen, J. 1989. Breeding of the peregrine falcon *Falco peregrinus*. III. Weather, nest quality and breeding success. - *Emu* 89: 6-14.
- Orians, G. H. and Pearson, N. E. 1979. On the theory of central place foraging. - In: Horn D. J., Mitchell R. D. and Stairs G. R. (eds.), *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, pp. 155-177.
- Pachauri, R. K., Allen, M. R., Barros, V. R., Broome, J., Cramer, W., Christ, R., Church, J. A., Clarke, L., Dahe, Q., Dasgupta, P., Dubash, N. K., Edenhofer, O., Elgizouli, I., Field, C. B., Forster, P., Friedlingstein, P., Fuglestvedt, J., Gomez-Echeverri, L., Hallegatte, S., Hegerl, G., Howden, M., Jiang, K., Jimenez Cisneroz, B., Kattsov, V., Lee, H., Mach, K. J., Marotzke, J., Mastrandrea, M. D., Meyer, L., Minx, J., Mulugetta, Y., O'Brien, K., Oppenheimer, M., Pereira, J. J., Pichs-Madruga, R., Plattner, G. K., Pörtner, H. O., Power, S. B., Preston, B., Ravindranath, N. H., Reisinger, A., Riahi, K., Rusticucci, M., Scholes, R., Seyboth, K., Sokona, Y., Stavins, R., Stocker, T. F., Tschakert, P., van Vuuren, D. and van Ypserle, J. P. 2014. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. - IPCC, Geneva, Switzerland
- Palmer, A., Nordmeyer, D. and Roby, D. 2004. Nestling provisioning rates of peregrine falcons in interior Alaska. - *J. Raptor Res.* 38: 9-18.
- Papworth, S. K., Bunnefeld, N., Slocombe, K. and Milner-Gulland, E. J. 2012. Movement ecology of human resource users: using net squared displacement, biased random bridges and resource utilization functions to quantify hunter and gatherer behaviour. - *Methods Ecol. Evol.* 3: 584-594.
- Pasinelli, G. 2000. Oaks (*Quercus* sp.) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). - *Biol. Conserv.* 93: 227-235.
- Peck, K., Franke, A., Lecomte, N. and Bêty, J. 2018. Nesting habitat selection and distribution of an avian top predator in the Canadian Arctic. - *Arctic Science* 00: 1-14.
- Peery, M. Z. 2000. Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors. - *The Auk* 117: 511-517.



- Penteriani, V., Rutz, C. and Kenward, R. 2013. Hunting behaviour and breeding performance of northern goshawks *Accipiter gentilis*, in relation to resource availability, sex, age and morphology. - *Naturwissenschaften* 100: 935-942.
- Pfeiffer, T. and Meyburg, B.-U. 2015. GPS tracking of red kites (*Milvus milvus*) reveals fledgling number is negatively correlated with home range size. - *J. Ornithol.* 156: 963-975.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Willigen, B. V. and R-core team. 2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. - <<https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>>.
- Powell, R. A. and Mitchell, M. S. 2012. What is a home range? - *J. Mammal.* 93: 948-958.
- Predavec, M., Krebs, C. J., Danell, K. and Hyndman, R. 2001. Cycles and synchrony in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in Arctic North America. - *Oecologia* 126: 216-224.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R. and Charnov, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. - *Q. Rev. Biol* 52: 137-154.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <<http://www.R-project.org>>.
- Ratcliffe, D. 1993. The peregrine falcon, 2nd edn. - Princeton University Press.
- Rigamonti, M. M. 1993. Home range and diet in red ruffed lemurs (*Varecia variegata rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar. - In: Kappeler, P. M. and Ganzhorn, J. U. (eds.), *Lemur social systems and their ecological basis*. Plenum Press, pp. 25-40.
- Robinson, B. G., Franke, A. and Derocher, A. E. 2014. The influence of weather and lemmings on spatiotemporal variation in the abundance of multiple avian guilds in the Arctic. - *PLoS One* 9: e101495.
- Robinson, B. G., Franke, A. and Derocher, A. E. 2015. Estimating nestling diet with cameras: quantifying uncertainty from unidentified food items. - *Wildl. Biol* 21: 277-282.
- Robinson, B. G., Franke, A. and Derocher, A. E. 2017. Weather-mediated decline in prey delivery rates causes food-limitation in a top avian predator. - *J. Avian Biol.* 48: 748-758.
- Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., Kunz, T. H., Mabey, S. and Winkler, D. W. 2010. Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. - *Front. Ecol. Environ* 8: 354-361.
- Rodewald, P. 2015. *The Birds of North America*. - Cornell Laboratory of Ornithology, <<https://birdsna.org>>.
- Rosenberg, D. K., Swindle, K. A. and Anthony, R. G. 2003. Influence of prey abundance on northern spotted owl reproductive success in western Oregon. - *Can. J. Zool.* 81: 1715-1725.
- Rosenfield, R. N., Schneider, J. W., Papp, J. M. and Seegar, W. S. 1995. Prey of peregrine falcons breeding in west Greenland. - *Condor* 97: 763-770.
- Rutz, C. 2006. Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding northern goshawks *Accipiter gentilis*. - *Ardea* 94: 185-202.

- Salt, G. W. 1974. Predator and prey densities as controls of the rate of capture by the predator *Didinium nasutum*. - Ecology 55: 434-439.
- Schoener, T. W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. - Ecology 49: 123-141.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 369-404.
- Schofield, G., Hobson, V. J., Lilley, M. K., Katselidis, K. A., Bishop, C. M., Brown, P. and Hays, G. C. 2010. Inter-annual variability in the home range of breeding turtles: implications for current and future conservation management. - Biol. Conserv. 143: 722-730.
- Seaman, D. E., Millspaugh, J. J., Kernohan, B. J., Brundige, G. C., Raedeke, K. J. and Gitzen, R. A. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. - J. Wildl. Manage. 63: 739-747.
- Seegar, W. S., Cutchis, P. N., Fuller, M. R., Surer, J. J., Bhatnagar, V. and Wall, J. G. 1996. Fifteen years of satellite tracking development and application to wildlife research and conservation. - Johns Hopkins APL Technical Digest 17: 401-411.
- Sih, A. 2005. Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race. - In: Barbosa, P. and Castellanos, I. (eds.), Ecology of predator-prey interactions. Oxford University Press, pp. 240-255.
- Simcharoen, A., Savini, T., Gale, G. A., Simcharoen, S., Duangchantrasiri, S., Pakpien, S. and Smith, J. L. 2014. Female tiger *Panthera tigris* home range size and prey abundance: important metrics for management. - Oryx 48: 370-377.
- Simmons, R. E. 2002. Siblicide provides food benefits for raptor chicks: re-evaluating brood manipulation studies. - Anim. Behav. 6: F19-F24.
- Sims, D. W., Witt, M. J., Richardson, A. J., Southall, E. J. and Metcalfe, J. D. 2006. Encounter success of free-ranging marine predator movements across a dynamic prey landscape. - Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences 273: 1195-1201.
- Singh, N. J., Moss, E., Hipkiss, T., Ecke, F., Dettki, H., Sandström, P., Bloom, P., Kidd, J., Thomas, S. and Hörnfeldt, B. 2016. Habitat selection by adult golden eagles *Aquila chrysaetos* during the breeding season and implications for wind farm establishment. - Bird Study 63: 233-240.
- Sofaer, H. R., Chapman, P. L., Sillett, T. S. and Ghalambor, C. K. 2013. Advantages of nonlinear mixed models for fitting avian growth curves. - J. Avian Biol. 44: 469-478.
- Sokolov, L. V. 2011. Modern telemetry: New possibilities in ornithology. - Biol. Bull. 38: 885-904.
- Sokolov, V., Lecomte, N., Sokolov, A., Rahman, M. L. and Dixon, A. 2014. Site fidelity and home range variation during the breeding season of peregrine falcons (*Falco peregrinus*) in Yamal, Russia. - Polar Biol. 37: 1621-1631.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. - J. Anim. Ecol. 18: 1-35.
- Sonerud, G. A. 1992. Functional responses of birds of prey: biases due to the load-size effect in central place foragers. - Oikos: 223-232.
- Staggenborg, J., Schaefer, H. M., Stange, C., Naef-Daenzer, B., Gruebler, M. U. and Sanchez-Zapata, J. A. 2017. Time and travelling costs during chick-rearing in relation to habitat quality in little owls *Athene noctua*. - Ibis 159: 519-531.
- Stamps, J. 1995. Motor learning and the value of familiar space. - Am. Nat. 146: 41-58.

- Stark, D. J., Vaughan, I. P., Saldivar, D. A. R., Nathan, S. K. and Goossens, B. 2017. Evaluating methods for estimating home ranges using GPS collars: A comparison using proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*). - PLoS One 12: e0174891.
- Stauss, M. J., Burkhardt, J. F. and Tomiuk, J. 2005. Foraging flight distances as a measure of parental effort in blue tits *Parus caeruleus* differ with environmental conditions. - J. Avian Biol. 36: 47-56.
- Steen, R., Sonerud, G. A. and Slagsvold, T. 2012. Parents adjust feeding effort in relation to nestling age in the Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*). - J. Ornithol. 153: 1087-1099.
- Steenhof, K. and Kochert, M. N. 1988. Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment. - J. Anim. Ecol. 57: 37-48.
- Stephens, D. W. and Krebs, J. R. 1986. Foraging theory. - Princeton University Press.
- Sunde, P., Bølstad, M. S. and Møller, J. D. 2003. Reversed sexual dimorphism in tawny owls, *Strix aluco*, correlates with duty division in breeding effort. - Oikos 101: 265-278.
- Tétreault, M. and Franke, A. 2017. Home range estimation: examples of estimator effects. - In: Anderson, D. L., McClure, C. J. W. and Franke, A. (eds.), Applied raptor ecology: essentials from Gyrfalcon research. The Peregrine Fund, pp. 207-242.
- Thaker, M., Vanak, A. T., Owen, C. R., Ogden, M. B., Niemann, S. M. and Slotow, R. 2011. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: effects on the spatial distribution of African ungulates. - Ecology 92: 398-407.
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Korpimäki, E. and Bêty, J. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. - Ecology 95: 56-67.
- Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R., Marques, T. A. and Burnham, K. P. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. - J. Appl. Ecol. 47: 5-14.
- Thorup, K., Bisson, I. A., Bowlin, M. S., Holland, R. A., Wingfield, J. C., Ramenofsky, M. and Wikelski, M. 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird. - Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 104: 18115-18119.
- Thorup, K., Sunde, P., Jacobsen, L. B. and Rahbek, C. 2010. Breeding season food limitation drives population decline of the little owl *Athene noctua* in Denmark. - Ibis 152: 803-814.
- Tomback, D. F. and Murphy, J. R. 1981. Food deprivation and temperature regulation in nestling ferruginous hawks. - Wilson. Bull 93: 92-97.
- Tremblay, I., Thomas, D., Blondel, J., Perret, P. and Lambrechts, M. M. 2005. The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican blue tits *Parus caeruleus*. - Ibis 147: 17-24.
- Tuqa, J., Funston, P., Musyoki, C., Ojwang, G., Gichuki, N., Bauer, H., Tamis, W., Dolrenry, S., Van't Zelfde, M. and De Snoo, G. 2014. Impact of severe climate variability on lion home range and movement patterns in the Amboseli ecosystem, Kenya. - Glob. Ecol. Conserv 2: 1-10.

- van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M. and Mysterud, A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? - *J Anim Ecol* 80: 771-85.
- Vega Rivera, J. H., McShea, W. J., Rappole, J. H. and Hackett, S. J. 2003. Comparison of breeding and postbreeding movements and habitat requirements for the scarlet tanager (*Piranga olivacea*) in Virginia. - *The Auk* 120: 632-644.
- Village, A. 1982. The home range and density of kestrels in relation to vole abundance. - *J. Anim. Ecol.* 51: 413-428.
- Wang, M. and Grimm, V. 2007. Home range dynamics and population regulation: an individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. - *Ecol. Modell.* 205: 397-409.
- White, C. M., Cade, T. J. and Hunt, W. G. 2008. Peregrine falcon, *Falco peregrinus*. The birds of North America online. - <<https://doi.org/10.2173/bna.660>>.
- White, C. M. and Nelson, R. W. 1991. Hunting range and strategies in a tundra breeding peregrine and gyrfalcon observed from a helicopter. - *J. Raptor Res.* 25: 49-62.
- Wood, S. N. 2003. Thin plate regression splines. - *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 65: 95-114.
- Worton, B., J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. - *Ecology* 70: 164-168.
- Yasukawa, K., McClure, J. L., Boley, R. A. and Zanolco, J. 1990. Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. - *Anim. Behav.* 40: 153-166.
- Zabel, C. J., McKelvey, K. and Ward Jr, J. P. 1995. Influence of primary prey on home-range size and habitat-use patterns of northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*). - *Can. J. Zool.* 73: 433-439.
- Zárybnická, M., Sedláček, O. and Korpimäki, E. 2009. Do Tengmalm's owls alter parental feeding effort under varying conditions of main prey availability? - *J. Ornithol.* 150: 231-237.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. and Smith, G. M. 2009. Mixed effects modelling for nested data. - In: Gail, M., Krickeberg, K., Samet, J. M., Tsiatis, A. and Wong, W. (eds.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, pp. 101-142.