



IMPACT DES ÎLOTS-REFUGES ET DES PROIES DISPONIBLES SUR LE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS PAR LE RENARD ARCTIQUE

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

PAR

© MARYLOU BEAUDOIN

septembre 2025

Composition du jury :

François Vézina, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Berteaux, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

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

Pierre Legagneux, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 22 avril 2025

Dépôt final le 8 septembre 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Toundra, tu me gâtes.

Joséphine Bacon

Un thé dans la toundra

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d’abord à remercier mon directeur de maîtrise, Dominique Berteaux, qui m’a offert l’incroyable opportunité de m’immerger dans le monde de la recherche nordique. Merci de m’avoir fait confiance et de m’avoir donné la liberté d’évoluer, tant comme scientifique que comme personne, au sein de ton merveilleux laboratoire de recherche. J’apprécie particulièrement ta sérénité et ton approche terre-à-terre qui m’ont souvent aidée à mieux identifier les priorités à aborder. J’aimerais par le fait même remercier mon co-directeur, Joël Bêty, dont le cerveau en constante réflexion n’a jamais cessé de m’impressionner. Je te remercie pour le temps que tu as pris pour me guider et m’épauler dans chacune des étapes de ma maîtrise. Ces apprentissages acquis à vos côtés me suivront sans aucun doute tout au long de mon parcours. Merci d’avoir partagé avec moi votre passion pour le Nord.

Merci à Andréanne Beardsell, précieuse collaboratrice dans ce projet. Merci pour tous tes bouts de code, tes excellentes suggestions, ton aide sur le terrain et surtout pour ton soutien lors de mes bien nombreuses interrogations. Je te suis extrêmement reconnaissante pour toute l’aide que tu m’as offerte, parfois même avant que je la sollicite. Merci pour ta bienveillance et ta douceur.

Merci à Éliane Duchesne, autre inestimable collaboratrice. Éliane, j’admire tes multiples talents et ton esprit unique. Merci pour tout ton soutien et ton temps, en particulier pour tes précieux conseils statistiques qui m’ont souvent sauvée, mais aussi pour ton côté ludique. Tu pourrais probablement transformer n’importe quelle tâche en un jeu amusant. Je tâcherai de me rappeler de cette importance du plaisir, même au travail ou au minimum durant les pauses (clin d’œil aux *Pomodori cirque* au Camp 1).

Merci à Madeleine-Zoé Corbeil-Robitaille, collaboratrice dont la couleur ne peut laisser personne indifférent. Ce fut un réel plaisir de poursuivre l’histoire de ton projet de maîtrise. Je te suis profondément reconnaissante pour l’élaboration du protocole *omelette* avec Joël, ainsi que pour le ratissage des centaines d’îlots dans les étangs de Bylot avec

Éliane. Tes conseils graphiques auront grandement rehaussé l'esthétique de mes présentations et affiches. Merci pour ton authenticité et ta créativité sans limite.

Je tiens évidemment à souligner toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à ce projet. Un grand merci tout particulièrement aux membres des équipes de terrain « limicoles », « oies » et « lemmings » : Andréanne, Éliane, Madeleine-Zoé, Joël, Louis, Laurence, Thierry, Frédéric, Sandrine, Éléonore (mention spéciale pour la pose d'un nombre incroyable de nids artificiels), Matthieu, Jonathan, Dominic, Louis-Pierre, Mathieu, Ludovic, Gabriel, Mathilde, Anne-Marie, David, Camille, Ilona et tous les autres pour votre travail colossal. Ce projet n'aurait tout simplement pas été possible sans vous !

Merci également à mes précieux acolytes de l'équipe « renard » : Laurianne, Véronique, Louis-Pierre, Jeanne, Frédéric et Mathieu. Je n'aurais pu me sentir plus en confiance qu'avec vous. Quelle chance d'avoir découvert avec vous les recoins les plus époustouflants les uns que les autres de Bylot et d'avoir partagé ces incroyables aventures !

Jeanne, je me devais de souligner ton incroyable leadership. Ce fut un véritable plaisir d'être initiée au travail de terrain à tes côtés, même coincée avec toi dans une tente au cœur d'une tempête de neige (sinon plus). Merci d'avoir été ma mentore de terrain.

Laurianne et Véronique, vos personnalités pétillantes et rieuses ont constamment égayé mon quotidien. Merci pour tout votre support et d'être les merveilleuses amies que vous êtes. J'ai vraiment très hâte de voir où les prochaines aventures nous mèneront.

C'est toujours un immense plaisir de retrouver cette famille bylotienne lors de divers événements qui nous rassemblent. Le terrain sur l'Île Bylot m'aura apporté bien plus qu'une expérience de recherche : un sentiment d'appartenance à un groupe de fabuleux humains.

Je tiens à remercier chaleureusement la communauté de Mittimatalik pour son accueil généreux année après année. Merci de nous accorder le privilège d’être témoin de la richesse et de la beauté de votre territoire.

Un grand merci à toutes les personnes dont le travail phénoménal permet la coordination de cette grande équipe de recherche multidisciplinaire à l’Île Bylot : Marie-Christine Cadieux, Pierre Legagneux, Gilles Gauthier et Marie-Jeanne Rioux. Merci au Centre d’études nordiques pour la gestion de la station de recherche, essentiel au bon déroulement de nos projets.

Merci au Fonds de recherche du Québec–Nature et technologie (FRQNT), au Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG), ainsi que la Fondation de l’UQAR pour leurs généreux soutiens financiers qui m’ont donné la liberté de me concentrer sur mon projet de maîtrise.

Je me considère extrêmement choyée d’avoir pu joindre les laboratoires fusionnels Berteaux et Bêty desquels je retire bonté, humanité, intellect et bien des éclats de rire. Laurianne, Rachel, Éloi, Madeleine-Zoé, Ludovic, Véronique, Louis-Pierre, Émilie, Andréanne, Louis, Gabrielle, Étienne, Mathieu, Jeanne, Éléonore et Emmanuelle, ce fut un réel plaisir d’être en votre compagnie. Je me sens privilégiée d’avoir pu travailler (et m’amuser) à vos côtés ! Merci pour tous vos précieux conseils et belles réflexions que vous m’avez apportés.

Une mention spéciale également à Alain Caron, spécialiste des statistiques et de *R* à l’UQAR. Merci, Alain, d’avoir été aussi patient avec moi et m’avoir accueillie dans ton bureau à chaque fois que je me butais à de nouvelles (et nombreuses) embûches.

Rachel et Émilie, merci pour toutes ces séances café-étude au niveau de productivité variable, mais où le sentiment de bien-être à vos côtés était toujours au rendez-vous. À mes autres compagnes de route, Léa Blanchette, Ariane Langlois, Frédérique Bergeron et Jessica Bao, quel plaisir d’avoir débuté et partagé cette aventure des cycles supérieurs avec vous. Merci pour votre soutien tout au long de celle-ci.

Merci à mes ami.e.s et colocs, Rosalie, Léo et Juliane qui ont rendu mon quotidien à Rimouski des plus doux. Je vous remercie de m'avoir parfois forcée hors de ma petite bulle scolaire dans les moments plus difficiles, me permettant de me ressourcer pour revenir encore plus déterminée. Merci d'être ces perles.

Enfin, merci à mes parents, mom et dad, de m'avoir transmis votre amour inconditionnel des animaux et cette constante envie d'apprendre, mais aussi de se lancer dans de grands projets. Merci à mon frère, Jé, de m'avoir donné des coups de pouce de codage dans *R* dans mes moments de défis informatiques. À vous trois, merci de m'avoir toujours supportée et encouragée à travers les embûches, mais aussi dans les défis, parfois un peu fous, dans lesquels je choisis de me lancer. Je vous aime !

RÉSUMÉ

La structure du paysage peut influencer l'occurrence et l'intensité des interactions prédateurs-proies en modulant le risque de prédation et la distribution des proies. Dans le Haut-Arctique, certaines espèces d'oiseaux nichent sur des îlots d'étangs. Ces microhabitats offrent des barrières physiques naturelles qui complexifient les déplacements de leur principal prédateur terrestre, le renard arctique. Afin de mieux comprendre le rôle des îlots dans les communautés écologiques de la toundra, nous avons examiné l'influence du microhabitat, de ses caractéristiques physiques, ainsi que de la densité de proies du renard sur la survie des nids. Nous avons suivi 132 nids de bernaches de Hutchins et 55 nids de goélands bourgmestres sur quatre saisons de reproduction, dans une zone de 150 km² abritant une importante colonie d'oies des neiges, sur l'île Bylot (Nunavut, Canada). Parallèlement, nous avons déployé 537 nids artificiels sur trois étés. Nos résultats indiquent que les îlots offraient un refuge partiel contre la prédation par le renard arctique : le taux de survie des nids y était plus élevé que sur les berges. La survie des nids augmentait généralement avec la distance à la berge, mais cet effet était faible pour les nids naturels, et aucun effet de la profondeur de l'eau n'a été détecté. Quel que soit le microhabitat, la survie des nids était particulièrement faible lors d'une année caractérisée par une faible disponibilité de proies pour les renards, notamment une faible densité de nids d'oies des neiges, suggérant un effet indirect bénéfique de cette espèce coloniale sur les proies alternatives nichant sur les îlots. Puisque le renard arctique était le principal prédateur des nids artificiels, nos résultats indiquent que les variations annuelles de survie étaient surtout liées à des changements dans son comportement de quête alimentaire, en réponse aux fluctuations de la disponibilité de ses proies dans le paysage. Grâce à la combinaison d'un suivi observationnel pluriannuel et d'expériences de terrain, nous avons mis en évidence l'importance d'intégrer la dynamique prédateur-multiproies pour comprendre l'effet de la structure d'habitat sur les risques de prédation à fine échelle spatiale.

Mots clés : Oiseaux nicheurs, îlots, risque de prédation, refuges anti-prédation, communauté multiproies, interactions indirectes, coûts de la prédation, nids artificiels

ABSTRACT

Landscape structure can influence the occurrence and intensity of predator-prey interactions, modulating predation risk and prey distribution. In the High Arctic, some bird species nest on pond islets. These microhabitats offer natural physical barriers that complicate the movements of their main terrestrial predator, the arctic fox. To better understand the role of pond islets in tundra ecological communities, we examined the influence of microhabitat, its physical characteristics, and fox prey density on nest survival. We monitored 132 cackling goose nests and 55 glaucous gull nests over four breeding seasons in a 150 km² area hosting a large snow goose colony on Bylot Island (Nunavut, Canada). We also deployed 537 artificial nests over three summers. Our results indicate that islets provided a partial refuge from arctic fox depredation: nest survival was higher on islets than on the shore. Survival generally increased with distance from the shore, although there was little evidence of this effect for natural nests, and no effect of water depth was detected. Regardless of microhabitat, nest survival was particularly low in a year characterized by low prey availability for foxes, notably a reduced density of snow goose nests, suggesting an indirect beneficial effect of this colonial species on alternative prey nesting on islets. As the arctic fox was the main predator of artificial nests, our results suggest that annual variation in survival was primarily driven by changes in fox foraging behavior in response to fluctuations in prey availability. Through a combination of multi-year observational monitoring and field experiments, we have highlighted the importance of integrating predator-multiprey dynamics to understand how habitat structure influences predation risk at fine spatial scales.

Keywords: Breeding birds, islets, predation risk, prey refuges, multi-prey community, indirect interactions, foraging costs and artificial nests

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ	xiv
ABSTRACT	xvi
TABLE DES MATIÈRES	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxi
LISTE DES FIGURES	xxvi
LISTE DES ANNEXES	xxix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
La prédation	1
Les choix des prédateurs	1
Sources abiotiques et biotiques de variation du risque de prédation	3
Les réponses des proies	5
Problématique	9
Objectifs, hypothèses et prédictions.....	10
Site d'étude	10
Résumé méthodologique.....	14
Principaux résultats	14
CHAPITRE 1	17
IMPACTS DES ÎLOTS-REFUGES ET DES PROIES DISPONIBLES SUR LE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS PAR LE RENARD ARCTIQUE	17
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	17
1.2 PREY AVAILABILITY AND POND ISLETS SHAPE NEST PREDATION BY ARCTIC FOXES	20
1.3 ABSTRACT	20
1.4 INTRODUCTION	21
1.5 MATERIAL AND METHODS	24
1.6 RESULTS	33
1.7 DISCUSSION	40
1.8 CONCLUSION	46

1.9 ACKNOWLEDGMENTS	47
1.10 SUPPLEMENTARY MATERIAL	49
CONCLUSION GÉNÉRALE	66
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	75

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Exemples de coûts potentiels pour un prédateur lors de sa quête alimentaire, liés à des facteurs physiques, comportementaux ou environnementaux.	2
Table 2. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemming (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on probability of nest survival for cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023) and artificial nests (2022-2024). Left panel reports null and competitive models ($\Delta AICc \leq 2$), with number of parameters (K), change in AICc from best-supported model ($\Delta AICc$) and Akaike weights (W). The right panel reports estimated coefficients (β) with their 95% confidence interval (CI) of the model with the smallest AICc. Full model selection is presented in Appendix D.	34
Table 3. Generalized linear model selection of the effects of islet physical characteristics (distance to shore (Dist) and water depth (Depth)), and annual main prey densities (lemming and snow goose nests (SnowG)) or year, on the probability of nest survival for cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023), glaucous gull nests (2018, 2019, 2022, 2023) and artificial nests (2022-2024). Star «*» indicates that a distance weighted function was used (see Methods). Left panel reports null and competitive models ($\Delta AICc \leq 2$), with number of parameters (K), change in AICc from best-supported model ($\Delta AICc$), Akaike weights (W). The right panel reports estimated coefficients (β) with their 95% confidence interval (CI) of the model with the smallest AICc. Full model selection is presented in Appendix F.	37
Table A1. Number of natural nests monitored, and artificial nests deployed, in different microhabitats (islet or shore), along annual summer lemming densities and snow goose nest densities in the study area, on Bylot Island, Canada (2018-2019, 2022-2024).	49
Table A2. Annual snow goose nest density in the core of the study area, along July lemming density in the study area, on Bylot Island, Canada (2022-2024).	49
Table A3. Sample size for categorical physical characteristics of islets used for artificial nests experiments performed in the study area, on Bylot Island, Canada (2022-2024)	49

Table D1. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 132). All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	53
Table D2. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 132). Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.	53
Table D3. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and year on nest survival for artificial nests (2022-2024) on Bylot Island (N = 358). All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	54
Table D4. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and year on nest survival for artificial nests (2022-2024) on Bylot Island (N = 358). Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.	54
Table E1. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for cackling geese nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	55

Table E2. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for cackling geese nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	55
Table E3. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.....	56
Table E4. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	56
Table E5. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.	57

Table E6. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.....57

Table E7. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.....58

Table E8. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.58

Table F1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for cackling goose nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.....59

Table F2. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist) and main prey densities (lemmings and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.....59

Table F3. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model ($\Delta AICc$), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta AICc < 2$) are illustrated in bold. 60

Table F4. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and main prey densities (lemmings and snow goose nests (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets. 61

Table F5. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model ($\Delta AICc$), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta AICc < 2$) are illustrated in bold. 62

Table F6. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are presented between square brackets. 63

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Localisation de l'Île Bylot (Nunavut, Canada) (a). La ligne pointillée bleue délimite la zone d'étude et le polygone orange illustre l'aire occupée par la colonie de la grande oie des neiges (b). 11
- Figure 2. Les milieux humides complexes de l'aire d'étude comprennent de multiples étangs (a). Ces plans d'eau sont parsemés d'îlots (b), qui servent de sites de nidification pour certaines espèces aviaires, dont la bernache de Hutchins (c). Les renards arctiques peuvent accéder à ces îlots en nageant (d), ou en sautant lorsque l'îlot est situé à proximité de la berge. Crédits photos : a) Frédéric Dulude-de Broin, b) Jeanne Clermont, c) Yannick Seyer, d) Louis-Pierre Ouellet. 13
- Figure 3. Top panels (a,b) show the study location on Bylot Island, Nunavut, Canada. Bottom panels show the study area (outlined by dashed lines; ~150 km²), including the nesting snow goose colony (orange polygon) and the spatial distribution of nests (hollow circles) used in survival analyses: (c) cackling goose nests (n = 132), (d) glaucous gull nests (n = 55) and (e) artificial nest experimental units (n = 179), each consisting of a triad of artificial nests (see Methods).....24
- Figure 4. Design for assessing nest survival of natural and artificial nests in relation to nest microhabitat (a-b: islet vs. shore), or islet characteristics (c-e: distance to shore and water depth), and annual main prey densities (a,c,d: lemmings and snow goose nests) or interannual variation (e: year) in Bylot Island, Nunavut, Canada. Microhabitat effect could not be tested for glaucous gulls due to low sample size.26
- Figure 5. A) Effect of nest microhabitat (islet vs. shore) and annual snow goose nest density on the survival rate of cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023; N= 132). B) Interannual variation in the survival rate of artificial nests across both microhabitats (2022-2024; N = 358). Year 2022 was characterized by exceptionally low snow goose nest density (see Methods). In both panels, solid lines (A) and dots (B) show mean model predictions over the average nest monitoring period (16 days in A; 29 hours in B), with 95% confidence intervals. Color denotes nest microhabitat. Circles sizes are proportional to the number of observed nests contributing to each survival estimate.....35
- Figure 6. Proportion of nests that survived the monitoring interval, for (A) cackling geese and (B) glaucous gulls, on islets of varying distance from shore and water depth, presented by year (2018, 2019, 2022, and 2023). Points represent observed data, with size relative to the number of observations. Dashed lines indicate yearly observed mean nest survival.....38

Figure 7. Interannual variation in the effect of distance to shore on nest survival rate of artificial nests located on islets (2022-2024). Circles represent observed data, with size proportional to the number of observations (N = 179). The full lines are the mean model prediction over the average nest monitoring period (29 hours) and are presented with their 95% confidence intervals.	39
Figure 8. Schematic representation showing differences in the strength of evidence (solid vs. dashed lines) for biotic and abiotic drivers affecting natural (black) and artificial (grey) nest survival on pond islets located within a snow goose colony on Bylot Island, Nunavut, Canada. Predictions are shown alongside the drivers (see Introduction).....	41
Figure B1. Layout of the experimental design: three paired covered artificial nests were deployed in triads in wetland habitats within the study area. The artificial nests were spaced 20 meters apart, with one nest located on an islet and the other two positioned on the nearest shore. We measured the shortest distance from the islet to the shore, as well as the maximum water depth along this distance. This design allowed us to test microhabitat effects knowing that a fox came at $\leq 20\text{m}$ from each artificial nest.	50
Figure G1. In years with a late spring breakup, a few islets in ponds are still surrounded by significant ice sheet when egg-laying is initiated. Photos taken on a) June 13 th 2023 and b) June 30 th 2023.....	64
Figure H1. Snow goose nest densities (nests/km ²) in the 150 km ² study area in Bylot Island over the past decade. Orange points indicate data used in this study. No data are available for 2020-2021 due to COVID-19 pandemic.....	65

LISTE DES ANNEXES

Appendix A. Nests sample size and annual main prey densities.....	49
Appendix B. Design for covered artificial nest experiments.....	50
Appendix C. Distance-weighted functions	51
Appendix D. Full model selection for microhabitat and main prey densities, or year, effects on nest survival of cackling goose and artificial nests.....	53
Appendix E. Model selection for choice of decay physical characteristics variables for cackling goose, glaucous gull and artificial nests survival analysis.....	55
Appendix F. Full model selection for islet physical characteristics and main prey densities, or year, on nest survival of cackling goose, glaucous gull and artificial nests.....	59
Appendix G. Islets surrounded by ice.....	64
Appendix H. Snow goose nest densities from 2012-2023.....	65

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La prédation

Les interactions prédateur-proie sont au cœur de nombreuses théories et questions de recherche en écologie, en raison du rôle fondamental de la prédation à la fois comme force sélective modulant les traits des individus, et comme pression démographique agissant sur la dynamique des populations, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Menge and Sutherland 1976; Gaynor et al. 2019; Cherif et al. 2024). Les effets directs de la prédation sont intuitifs puisqu'ils concernent la capture d'une proie par un prédateur. La consommation, qui suit généralement la capture, constitue le point culminant d'une séquence d'événements reliant spatialement et temporellement les proies aux prédateurs. Le prédateur doit chercher une proie, la détecter lorsqu'elle entre dans son champ sensoriel, décider de l'attaquer, puis la poursuivre et la capturer avant de la consommer (Wootton et al. 2023). La probabilité qu'une de ces étapes se réalise et que la séquence progresse dépend étroitement de compromis et contraintes agissant sur le comportement du prédateur. Par ailleurs, ces derniers influencent également si la consommation est immédiate ou ultérieure, ou alors si la proie est plutôt partagée avec un congénère ou une progéniture.

Les choix des prédateurs

Un prédateur peut adopter diverses stratégies de quête alimentaire. À chaque étape de la séquence prédation, il doit faire des choix à très court terme qui, lorsqu'ils sont intégrés dans le temps, devraient maximiser son aptitude phénotypique en balançant le rapport des coûts et des bénéfices associés à chaque stratégie (MacArthur and Pianka 1966; Charnov 1976; Krebs et al. 1977). Ces coûts peuvent varier considérablement (Table 1), allant d'un coût moindre à court terme, tel qu'une faible dépense en énergie et en temps (Norberg 1977), jusqu'à des coûts majeurs à plus long terme, notamment un risque accru de blessure ou de mortalité (Perlman and Tsurim 2008; Berger-Tal et al. 2009; Mukherjee and Heithaus 2013).

Table 1. Exemples de coûts potentiels pour un prédateur lors de sa quête alimentaire, liés à des facteurs physiques, comportementaux ou environnementaux.

Coûts	Facteurs	Exemples de coûts
Perte d'énergie	Physique	Nager consomme plus d'énergie par unité de distance que marcher chez les mammifères non aquatiques (Alexander 2002).
Perte de temps	Comportemental	Le temps investi par le goéland brun (<i>Larus fuscus</i>) à la recherche de nourriture réduit celui qu'il peut allouer à la défense de son territoire pendant la période précédant la ponte (Salas et al. 2022).
Risque de blessure ou mortalité	Environnemental	L'exposition aux fortes vagues est une source de mortalité chez les pourpres (<i>Nucella lapillus</i>) chassant en zone intertidale moyenne (Menge 1978).

Les proies ont coévolué avec leurs prédateurs et développé une grande variété d'adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales réduisant leur vulnérabilité et leur profitabilité pour les prédateurs (Lima and Dill 1990; Tollrian and Harvell 1999; Werner and Peacor 2003; Creel and Christianson 2008). Certaines de ces adaptations sont passives, comme l'adoption d'une coloration cryptique réduisant la détection (Schaefer and Stobbe 2006), tandis que d'autres sont plus actives, telles que l'usage de défenses physiques (p. ex. aiguilles; Mori, Maggini, and Menchetti 2014), chimiques (p. ex. liquide irritant; Eisner and Aneshansley 1999) ou encore comportementales (p. ex. contre-attaquer; Garner and Morrison 1980), pouvant représenter un réel danger pour le prédateur (Mukherjee and Heithaus 2013). Ainsi, face à une proie risquée, le prédateur court le risque de subir des dommages lors d'une interaction. Il doit donc faire des compromis, en évaluant l'éventail des coûts et des bénéfices immédiats de la consommation d'une proie. Ces compromis peuvent, à plus long terme, favoriser ses chances de survie et, potentiellement, de reproduction, influençant ainsi son aptitude phénotypique (MacArthur and Pianka 1966; Charnov 1976; Krebs et al. 1977).

Les décisions comportementales d'un prédateur peuvent grandement varier selon le contexte, en fonction de facteurs intrinsèques et extrinsèques qui influencent les bénéfices nets de différentes actions (MacArthur and Pianka 1966; Brown and Kotler 2004; Mukherjee and Heithaus 2013). À titre d'exemple, au niveau intrinsèque, un

individu en déficit énergétique pourrait adopter un comportement de quête alimentaire plus risqué qu'un individu en bon état physique, puisque l'acquisition de nourriture est susceptible de lui procurer davantage de bénéfices (Perlman and Tsurim 2008; Berger-Tal et al. 2009). Au niveau extrinsèque, certaines conditions environnementales et contraintes (p. ex. l'abondance et la distribution des proies, la luminosité et la topographie) pourraient moduler l'efficacité et la diversité des stratégies de quête alimentaire des prédateurs (MacArthur and Pianka 1966).

Sources abiotiques et biotiques de variation du risque de prédation

Un paysage est généralement composé d'un ensemble d'habitats et de structures physiques hétérogènes (p. ex. couvert forestier, cours d'eau) qui modulent la variation spatiale du risque de prédation pour les proies (Laundré, Hernández, and Ripple 2010; Cherif et al. 2024). En effet, les caractéristiques physiques du paysage interagissent avec la distribution et les traits (p. ex. mode de chasse, taille corporelle) des prédateurs et des proies (Longland and Price 1991; Gaynor et al. 2019), façonnant ainsi le taux de rencontre (Kalinkat, Brose, and Rall 2013), la détection (Finelli et al. 2000), les capacités de mouvement (Lecomte et al. 2008), ainsi que la probabilité d'attaque par un prédateur et son succès (Beardsell et al. 2024). Par exemple, la probabilité d'attaque d'une proie se déplaçant à flanc de montagne pourrait être faible pour certains prédateurs terrestres en raison de coûts énergétiques et temporels, et de risques disproportionnés, alors qu'une attaque en milieu ouvert au pied d'une montagne pourrait être bien plus probable. Cette combinaison de facteurs peut influencer l'occurrence et la force des interactions prédateurs-proies (Cherif et al. 2024) et façonne le paysage du risque de prédation (Laundré, Hernández, and Ripple 2010; Atuo and O'Connell 2017; Papastamatiou et al. 2024). Elle peut, ultimement, affecter la composition et la biodiversité des communautés écologiques (Gaynor et al. 2019).

Certaines caractéristiques des habitats, en interaction avec la biologie des prédateurs, peuvent même générer des refuges contre la prédation (Hixon and Beets 1993; Toscano and Griffen 2013). Ces refuges peuvent offrir aux proies des zones où le risque de prédation est réduit ou nul, améliorant ainsi leur survie ou leur succès reproducteur par

rapport aux zones environnantes (Berryman and Hawkins 2006; Duchesne et al. 2021). En limitant ainsi la mortalité des proies, ces refuges agissent comme une force stabilisatrice des interactions prédateurs-proies et influencent la dynamique des populations de proies (Rosenzweig and MacArthur 1963; Abrams and Walters 1996; Berryman and Hawkins 2006). Certains refuges vont résulter d'une augmentation des coûts de prédation pour le prédateur (refuge partiel : Gauthier et al. 2015), tandis que d'autres vont empêcher totalement l'accès aux prédateurs (refuge total : Hixon and Beets 1993; Mallory and Forbes 2011).

Le risque de prédation peut donc varier spatialement, mais aussi, bien souvent, temporellement (Gaynor et al. 2019; Laundré, Hernández, and Altendorf 2001; Laundré, Hernández, and Ripple 2010). Divers facteurs peuvent en effet faire fluctuer ce risque de prédation pour une proie dans le temps, tels que le cycle lunaire (Kotler, Ayal, and Subach 1994), l'heure de la journée (Fenn and Macdonald 1995) ou encore la variation de la disponibilité de cette espèce de proie (Holt 1977; Werner and Peacor 2003). La distribution et l'abondance des proies peuvent changer selon les saisons (p. ex. oiseaux migrateurs), les cycles de population (p. ex. lièvre d'Amérique) ou même les changements climatiques (p. ex. tordeuse des bourgeons de l'épinette). À court terme, ces facteurs peuvent influencer le comportement de quête alimentaire des prédateurs (réponse fonctionnelle), et par conséquent, modifier le risque de prédation auquel une proie est exposée.

Par ailleurs, lorsqu'une communauté animale regroupe des espèces qui partagent un prédateur commun, la variation dans la présence ou l'abondance relative d'une proie peut indirectement affecter les autres proies (Wootton 1994; Duchesne et al. 2021). Ces effets, générés par la modification d'interactions ou de chaînes d'interactions entre espèces (Wootton 1994), peuvent mener à une compétition apparente (lorsqu'une proie x est négativement affectée par la présence d'une proie y) ou à un mutualisme apparent (lorsqu'une proie x est positivement affectée par la présence d'une proie y) (Holt 1977). Par exemple, les lynx du Canada (*Lynx canadensis*) préfèrent chasser le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), mais se tournent vers l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), une proie alternative, lors des périodes de faible abondance de lièvres (O'Donoghue et al.

1998). Ainsi, lorsque la proie la plus profitable est rarement rencontrée, la prédation d'une proie alternative peut devenir plus profitable (MacArthur and Pianka 1966; Krebs et al. 1977), influençant ainsi les dynamiques des communautés multiproies.

Les réponses des proies

Toutes les proies réagissant au risque de prédation font face à des effets non létaux, qui résultent de leurs réponses face à leur perception du risque (Lima 1998a; Creel and Christianson 2008; Gaynor et al. 2019). Même si plusieurs études montrent que les proies répondent et s'ajustent rapidement aux variations du risque de prédation (Lima 1998b), leurs réponses ne sont toutefois pas toujours parfaitement alignées au risque réel en raison de contraintes intrinsèques (p. ex. condition physiologique, âge, cognition) et de compromis (Gaynor et al. 2019). En effet, tout comme les prédateurs, les proies doivent maximiser le rapport des coûts et des bénéfices, en adoptant diverses stratégies pour minimiser leur vulnérabilité et profitabilité (Lima and Dill 1990; Tollrian and Harvell 1999; Werner and Peacor 2003), comme abordé précédemment. Les stratégies adoptées ne sont pas toujours sans coût, et peuvent notamment diminuer la survie (McCollum and Van Buskirk 1996) (p. ex. par le biais d'un accès réduit à certaines ressources ou d'une augmentation des coûts de maintenance), la croissance et la reproduction des individus qui les adoptent (Peckarsky et al. 1993; Sheriff, Krebs, and Boonstra 2009).

Chez les proies misant sur une stratégie comportementale pour réduire les risques de prédation, certaines vont opter pour une approche réactive lors d'une interaction avec un prédateur, tel qu'un comportement de fuite ou de défense (Kruuk 1964; Lima and Dill 1990; Landré, Hernández, and Altendorf 2001). D'autres optent plutôt pour une stratégie proactive, s'opérant avant même la rencontre du prédateur, par son évitement spatial ou temporel, de façon à limiter les chances d'interaction (Lima and Dill 1990; Gaynor et al. 2019). Ces comportements proactifs sont le reflet du paysage de la peur, soit la perception qu'ont les proies de la variation du risque de prédation (Landra, Hernández, and Altendorf 2001; Landré, Hernández, and Ripple 2010). Sous l'effet du paysage de la peur, certaines proies vont, par exemple, adapter leur période d'activité pour éviter de

chevaucher celle de leurs prédateurs (Fenn and Macdonald 1995), alors que d'autres vont sélectionner des refuges minimisant leur probabilité d'être prédatées, et ce, à différentes échelles spatiales (Lima and Dill 1990; Gaynor et al. 2019).

À l'échelle du paysage, les proies peuvent sélectionner des habitats où les prédateurs sont généralement peu présents. Dans la toundra arctique, les rives graveleuses constituent ainsi un habitat refuge pour le pluvier grand-gravelot (*Charadrius hiaticula*) contre le renard arctique (*Vulpes lagopus*), car ces habitats, peu riches en proies, ne sont guère exploités par ce prédateur (Léandri-Breton and Bêty 2020; Clermont et al. 2021). À une échelle plus fine, les proies peuvent sélectionner des microhabitats offrant une protection partielle ou complète contre la prédation, même au sein d'habitats fortement fréquentés par les prédateurs (Duebbert, Lokemoen, and Sharp 1983; Mallory and Forbes 2011). Un exemple notable est la sélection d'îles comme sites de nidification par plusieurs espèces aviaires afin de réduire l'accessibilité des nids aux prédateurs terrestres, augmentant ainsi leur succès reproducteur (Giroux 1981; Zoellick et al. 2004). Cette stratégie s'observe d'ailleurs dans un large éventail d'écosystèmes, des tropiques jusqu'à l'Arctique (Ocampo and Londoño 2015; Albrecht et al. 2006; Kellett and Alisauskas 2011).

Ainsi, le couplage entre le risque de prédation et la réponse anti-prédatrice dicte les interactions prédateurs-proies (Creel and Christianson 2008). En s'intéressant aux mécanismes influençant le comportement des prédateurs et des proies, on peut donc mieux comprendre la variation spatio-temporelle du risque de prédation.

Les écosystèmes arctiques et leurs îlots

Les écosystèmes arctiques sont caractérisés par des réseaux trophiques terrestres relativement simples, offrant un cadre idéal pour l'étude des interactions prédateur-proie dans un paysage ouvert et hétérogène (Bêty et al. 2002). On y trouve notamment le renard arctique, un prédateur terrestre clé de ces écosystèmes (Audet, Robbins, and Larivière 2002). Ce chasseur actif et charognard est typiquement opportuniste et généraliste (Prestrud 1992; Poulin, Clermont, and Berteaux 2021). Les lemmings et les oiseaux

(surtout les œufs et les jeunes) sont généralement ses principales sources de nourriture durant l'été (Giroux et al. 2012).

Les écosystèmes terrestres de l'Arctique sont caractérisés par une forte variation interannuelle de l'abondance des micromammifères (Gauthier et al. 2024a). Les lemmings, en particulier, peuvent présenter des fluctuations d'abondance interannuelles atteignant un facteur 100. Cette fluctuation de disponibilité peut influencer le comportement de recherche de nourriture des renards, en jouant entre autres sur leur budget d'activité et la distance qu'ils parcourent quotidiennement (Beardsell et al. 2022). Cette modification du comportement des renards peut induire une variation de la pression de prédation qu'ils exercent sur les oiseaux nicheurs. Les nids accessibles aux renards arctiques sont généralement exposés à un risque de prédation plus élevé lorsque l'abondance des lemmings est faible, pouvant ainsi limiter la reproduction des populations aviaires (Summers, Underhill, and Syroechkovski 1998; Bêty et al. 2002; Beardsell et al. 2022). Par exemple, les œufs de la grande oie des neiges (*Anser caerulscens atlanticus*) peuvent subir un taux de prédation variant entre 20% et 90%, et ce, malgré une défense active des parents nicheurs (Bêty et al. 2001).

Une stratégie proactive d'évitement des renards arctiques, par le choix d'un lieu de nidification peu fréquenté par les renards ou qui leur est difficile d'accès, peut fortement influencer le succès reproducteur des espèces les plus vulnérables à leurs attaques (Martin 1993; Beardsell et al. 2016; Léandri-Breton and Bêty 2020). Les refuges sont ainsi fortement sélectionnés par les individus de plusieurs espèces aviaires en réponse à leur perception du risque de prédation (Mallory and Forbes 2011; Beardsell et al. 2016; Léandri-Breton and Bêty 2020; Clermont et al. 2021). Cette sélection peut s'opérer à différentes échelles spatiales, par la sélection d'un habitat (p. ex. un milieu humide), la sélection d'un territoire (p. ex. un étang comportant plusieurs îlots) et la sélection d'un site de nidification (p. ex. l'îlot de nidification).

Les milieux humides arctiques présentent des structures physiques hétérogènes, comme des étangs, des chenaux d'eau tortueux et des îlots, qui limitent davantage les mouvements des renards arctiques que les milieux mésiques, où les obstacles aux

déplacements sont faibles (Lecomte et al. 2008). Ces contraintes peuvent influencer leur succès d'attaque sur les nids défendus par des parents, potentiellement par la diminution de leur vitesse et de leur agilité à déjouer les parents et esquiver leurs contre-attaques. Le succès d'attaque des renards arctiques sur les nids de grandes oies des neiges s'en trouve ainsi affecté, entraînant un meilleur succès reproducteur pour les individus nichant en milieux humides que mésiques (Lecomte et al. 2008). De ce fait, par leur complexité structurelle, les milieux humides peuvent agir à titre de grand refuge contre la prédation par le renard arctique.

À l'échelle des plans d'eau douce, certaines espèces, comme la bernache de Hutchins (*Branta hutchinsii*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*) et le plongeon catmarin (*Gavia stellata*), sélectionnent les îlots comme sites de nidification (Eberl 1993; Strang 1976; Bergman and Derksen 1977). Le succès reproducteur y serait meilleur comparativement aux sites sur la berge, offrant un refuge partiel contre la prédation (Gauthier et al. 2015). L'eau entourant les îlots semble donc être un obstacle à la prédation des œufs par les prédateurs terrestres, probablement en raison des coûts énergétiques et temporels plus élevés, ainsi qu'un plus grand risque de blessures, engendrées par les parents défensifs, dans l'eau que sur la terre ferme (Beardsell et al. 2024). Les facteurs expliquant la plus faible pression de prédation sur les îlots demeurent toutefois peu étudiés dans l'Arctique.

Récemment, Corbeil-Robitaille et al. (2024) ont observé chez le goéland bourgmestre et la bernache de Hutchins une sélection pour les îlots les plus éloignés de la berge et séparés de celle-ci par les plus grandes profondeurs d'eau. L'explication derrière cette sélection pourrait résulter d'une stratégie anti-prédatrice. En effet, les caractéristiques physiques d'un site de nidification peuvent modeler le risque de prédation associé à ce site et ainsi le succès de reproduction (Martin 1993; Gilchrist and Gaston 1997; Beardsell et al. 2016). Ainsi, à une échelle encore plus fine que celle du plan d'eau, celle de l'îlot, les caractéristiques physiques des îlots, comme la distance séparant l'îlot de la berge et la profondeur d'eau associée, pourraient encore plus finement influencer le succès reproducteur des oiseaux. Selon Eberl (1993), les nids du plongeon catmarin sur les îlots les plus près de la berge étaient plus fréquemment prédatés par rapport aux nids

les plus éloignés, ce patron résultant fort probablement d'une prédation accrue par les prédateurs terrestres le long des berges. De même, Strang (1976) a observé que la plupart des nids de goéland bourgmestre ayant été prédatés sur des îlots étaient à distance de saut de la berge ou avaient été détruits par les prédateurs aviaires.

Enfin, le niveau de protection relatif offert par les îlots pourrait aussi varier annuellement suivant la densité des proies principales du renard arctique. En effet, lors des années de faible abondance en micromammifères, le renard arctique peut cibler davantage ses autres proies, comme les oiseaux nicheurs dont il peut cacher les œufs (Bêty et al. 2001). Dans une étude réalisée à l'île Bylot, le succès d'éclosion du goéland bourgmestre nichant sur les îlots était réduit lors des années de faible abondance de lemmings (Gauthier et al. 2015). Ainsi, la motivation des renards arctiques à attaquer les nids sur les îlots malgré des coûts de prédation potentiellement élevés pourrait augmenter lorsque leurs proies principales se font plus rares (Bêty et al. 2002). Effectivement, même si les renards arctiques évitent normalement de nager, ils n'en sont pas moins de bons nageurs (Strub 1992).

Problématique

Il est bien établi que la maximisation de l'aptitude phénotypique des individus influence la sélection d'habitats des espèces fauniques (Hildén 1965). Plusieurs études montrent que certaines espèces aviaires sélectionnent les îles comme sites de nidification, puisqu'elles constituent un refuge contre les prédateurs terrestres, améliorant ainsi le succès reproducteur. Toutefois, l'effet protecteur des barrières d'eau plus modestes, comme celles entourant les îlots dans les étangs, demeure peu étudié, qui plus est dans les écosystèmes arctiques. De plus, l'intégration des effets des caractéristiques physiques des îlots et de la disponibilité des proies du renard arctique est fondamentale pour mieux comprendre les mécanismes écologiques conditionnant le comportement de quête alimentaire du renard, et par le fait même, le risque de prédation sur les îlots. Cette compréhension est nécessaire pour évaluer l'influence de ces facteurs abiotiques et biotiques sur l'occurrence et la distribution des espèces nicheuses et pour, ultimement, mieux expliquer la biodiversité des vertébrés dans la toundra arctique.

Objectifs, hypothèses et prédictions

L'objectif global de mon étude est d'évaluer la variation spatio-temporelle du risque de prédation par le renard arctique dans la toundra de l'Île Bylot (Nunavut, Canada), un écosystème marqué par des fluctuations d'abondance de lemmings et d'oies des neiges. Plus précisément, j'ai cherché à évaluer et distinguer la qualité des îlots dans les étangs comme refuge contre la prédation par le renard arctique, en analysant le succès reproducteur d'espèces d'oiseaux nicheurs qui les sélectionnent.

Pour ce faire, j'ai examiné l'influence du microhabitat du nid (îlot ou berge), des caractéristiques physiques des îlots (distance à la berge et profondeur de l'eau) et des densités des proies principales du renard arctique (lemmings et nids d'oies des neiges) sur la survie des nids de bernaches de Hutchins et de goélands bourgmestres. En parallèle, j'ai mené des expériences avec des nids artificiels, permettant une mesure standardisée du risque de prédation en contrôlant les effets confondants associés aux vrais nids (p. ex. capacité de défense du nid, fréquence des pauses d'incubation) (McKinnon et al. 2010b).

J'ai émis l'hypothèse que la survie des nids naturels et artificiels serait plus élevée lorsque leur accessibilité aux renards arctiques est réduite. J'ai prédit une meilleure survie pour les nids situés sur les îlots plutôt que sur la berge, ainsi que pour les îlots situés à une plus grande distance de la berge et entourés d'eau plus profonde, car ces facteurs pourraient réduire la probabilité et le succès d'attaque des renards et augmenter leur risque de blessure. Enfin, j'avance que lors des années de faible abondance en proies, et donc de taux d'acquisition d'énergie réduits, les renards arctiques sont plus susceptibles de cibler des proies dans des microhabitats moins accessibles. Je prédis ainsi une variation interannuelle de la survie des nids sur les îlots, avec une diminution de la survie lors des années de faible densité de lemmings et de nids d'oies des neiges dans le paysage.

Site d'étude

Mon étude s'est déroulée sur une aire d'étude s'étendant sur environ 150 km², située dans la plaine sud-ouest de l'Île Bylot (72°88'N, 79°84'W), au sein du parc national de Sirmilik, au Nunavut (Canada) (Figure 1). Cette plaine est dominée par de la toundra

mésique et des milieux humides polygonaux présentant de nombreux lacs et étangs (Gauthier et al. 2013). Plus de 355 îlots et multiples péninsules parsèment ces plans d'eau (Figure 2) (Corbeil-Robitaille et al. 2024), offrant un vaste choix de sites de nidification aux plongeurs catmarins, goélands bourgmestres et bernaches de Hutchins, les trois principales espèces sélectionnant les îlots comme sites de nidification dans notre aire d'étude.

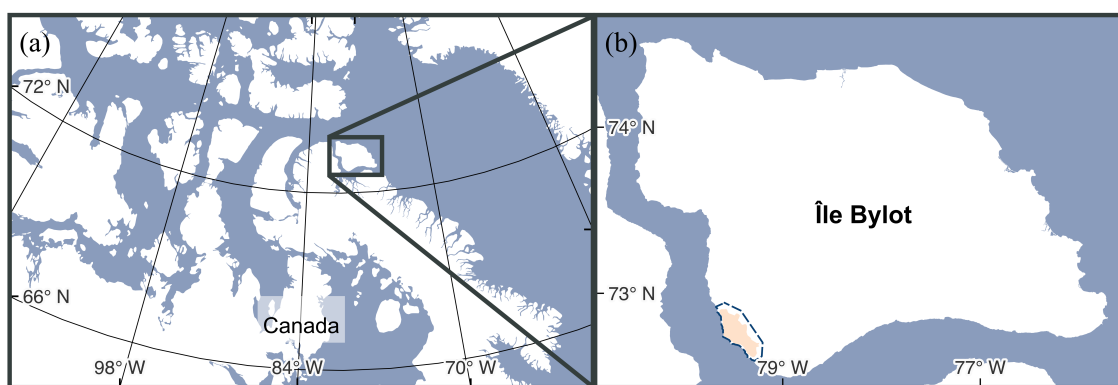


Figure 1. Localisation de l'Île Bylot (Nunavut, Canada) (a). La ligne pointillée bleue délimite la zone d'étude et le polygone orange illustre l'aire occupée par la colonie de la grande oie des neiges (b).

La biodiversité vertébrée est dominée par les oiseaux, avec plus de 35 espèces nichant sur l'île (Lepage, Nettleship, and Reed 1998; Moisan et al. sous presse). L'espèce aviaire la plus abondante est la grande oie des neiges, avec une colonie d'environ 25,000 couples nichant chaque été sur une superficie de près de 75 km² (Moisan et al. sous presse) (Figure 1). Cette colonie d'oies constitue une source majeure de nourriture pour les renards arctiques et sa taille est demeurée relativement stable au cours des dernières décennies (Duchesne et al. 2021). Toutefois, en 2022, elle a atteint un creux historique, avec seulement 4,500 couples nicheurs répartis sur une superficie de 40 km² (Moisan et al. sous presse). En plus des oiseaux, deux espèces de lemmings, le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*) et le lemming à collier (*Dicrostonyx groenlandicus*), s'intègrent au réseau trophique vertébré.

La dynamique du réseau trophique vertébré de l'Île Bylot est principalement régulée par la prédation, le renard arctique étant le principal prédateur terrestre (Gauthier

et al. 2011). Ce dernier se nourrit abondamment de lemmings et d'oies des neiges, en particulier des œufs et des jeunes (Bêty et al. 2002; Gauthier et al. 2011). Il consomme également, de façon opportuniste, des œufs de diverses autres espèces aviaires, comme ceux du goéland bourgmestre et de la bernache de Hutchins, mais que l'on retrouve en faible densité (McKinnon et al. 2013; Duchesne et al. 2021). Par ailleurs, des prédateurs aviaires, comme le goéland bourgmestre, le labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*) et le grand corbeau (*Corvus corax*), peuvent occasionnellement prélever des œufs (Bêty et al. 2002; McKinnon and Bêty 2009). Toutefois, leur influence sur la répartition des espèces nicheuses dans le paysage est probablement moindre (Duchesne et al. 2021).

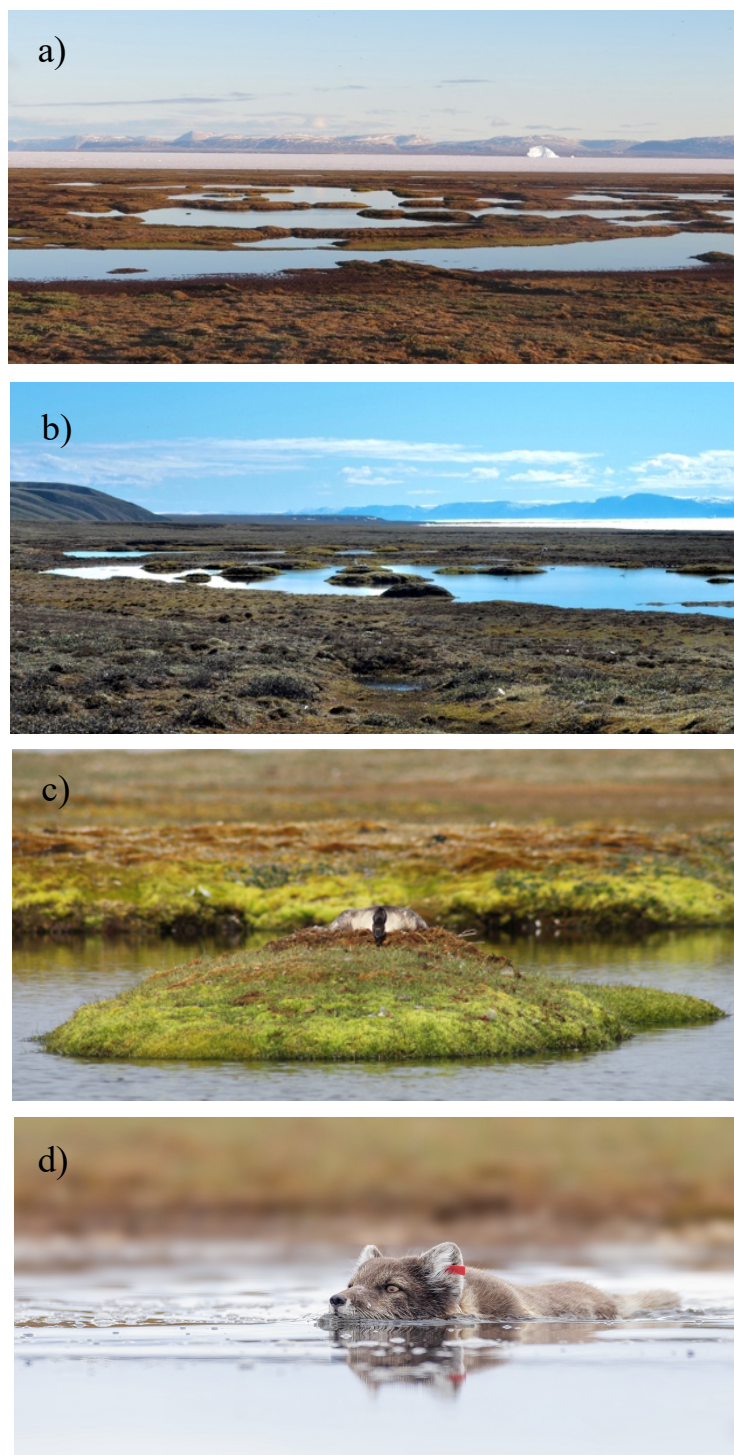


Figure 2. Les milieux humides complexes de l'aire d'étude comprennent de multiples étangs (a). Ces plans d'eau sont parsemés d'îlots (b), qui servent de sites de nidification pour certaines espèces aviaires, dont la bernache de Hutchins (c). Les renards arctiques peuvent accéder à ces îlots en nageant (d), ou en sautant lorsque l'îlot est situé à proximité de la berge. Crédits photos : a) Frédéric Dulude-de Broin, b) Jeanne Clermont, c) Yannick Seyer, d) Louis-Pierre Ouellet.

Résumé méthodologique

Pour atteindre mon objectif, j'ai analysé la survie quotidienne de 132 nids de bernache de Hutchins et 55 nids de goéland bourgmestre, suivis en 2018, 2019, 2022 et 2023 dans la colonie de la grande oie des neiges, durant la période d'incubation. J'ai modélisé la survie des nids en fonction du microhabitat (îlot ou berge) ou, pour les îlots, des caractéristiques physiques (distance à la berge et profondeur d'eau maximale entre la berge et l'îlot, mesurées sur le terrain). J'ai également intégré dans mes modèles la disponibilité des proies du renard arctique, en précisant les densités annuelles de lemmings et de nids d'oies des neiges, obtenues à partir de suivis à long terme sur l'Île Bylot. En parallèle, j'ai analysé la survie de 537 nids artificiels déployés dans ce même secteur en 2022, 2023 et 2024. Cela m'a permis d'évaluer les variations interannuelles de la survie des nids causées uniquement par la prédation, ainsi que l'impact des caractéristiques abiotiques du site de nidification sur cette survie.

Principaux résultats

Mes résultats indiquent que les îlots des étangs offrent un refuge partiel contre la prédation par le renard arctique pour les oiseaux nicheurs du Haut-Arctique. La survie des nids naturels et artificiels situés sur des îlots était plus élevée que celle des nids situés sur la berge, résultant fort probablement de différences d'accessibilité entre ces deux microhabitats pour le renard. Toutefois, bien que la survie des nids sur les îlots tendait à augmenter avec la distance à la berge, cet effet était peu concluant pour les nids naturels. Par ailleurs, la profondeur d'eau maximale entre l'îlot et la berge la plus proche n'avait pas d'influence détectable sur la survie pour tous les types de nids.

L'avantage de nicher sur un îlot semble fortement modulé par la disponibilité des proies du renard arctique dans le paysage. En effet, la survie des nids de bernaches de Hutchins et de goélands bourgmestre est demeurée élevée sur les îlots, sauf une année où la densité de nids d'oies des neiges était bien plus faible qu'à l'ordinaire, combinée à une faible densité de lemmings. Puisque la survie des nids artificiels était également plus faible cette même année comparativement aux autres et que le renard arctique était pratiquement le seul prédateur des nids artificiels (97% des nids prédatés selon une

expérience par piège-caméras), mes résultats reflètent une modification du comportement de recherche de nourriture du renard arctique, fort probablement en réponse à un taux d'acquisition d'énergie plus faible.

Mon étude, combinant un suivi pluriannuel et des expériences de terrain, met donc en lumière l'importance d'intégrer les facteurs abiotiques et biotiques pouvant influencer le comportement et la létalité d'un prédateur pour mieux évaluer le risque de prédation à l'échelle du microhabitat.

CHAPITRE 1

IMPACTS DES ÎLOTS-REFUGES ET DES PROIES DISPONIBLES SUR LE RISQUE DE PRÉDATION DES NIDS PAR LE RENARD ARCTIQUE

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Les caractéristiques du paysage façonnent l'occurrence et la force des interactions entre prédateurs et proies, en affectant le risque de prédation et la distribution des proies. Dans le Haut-Arctique, certaines espèces d'oiseaux sélectionnent des sites de nidification présentant des barrières physiques qui limitent l'accès à leur principal prédateur terrestre, le renard arctique, bien que ces barrières n'offrent pas toujours une protection totale contre la prédation. Nous avons étudié comment les caractéristiques du microhabitat, ainsi que la disponibilité des proies du renard arctique, modulent la survie des nids chez les oiseaux de la toundra qui sélectionnent les îlots dans les étangs comme sites de nidification. Sur quatre étés, nous avons analysé la survie de 132 nids de bernache de Hutchins et 55 nids de goélands bourgmestres, situés sur des îlots ou berges d'étangs, dans une zone d'approximativement 150 km² occupée par une colonie d'oies des neiges sur l'île de Bylot (Nunavut, Canada). Nous avons également analysé la survie de 537 nids artificiels déployés au cours de trois étés. Nos résultats indiquent que les îlots dans les étangs agissent comme des refuges partiels contre la prédation par le renard arctique, avec un taux de survie des nids plus élevé sur les îlots que sur les berges. Toutefois, la variation des caractéristiques physiques entre îlots semblait exercer une influence limitée sur la survie des nids. Bien que le taux de survie des nids sur les îlots tendait à augmenter avec la distance à la berge, cet effet n'était que peu concluant pour les nids naturels, et la profondeur de l'eau autour des îlots n'avait pas d'influence détectable pour les deux types de nids, qu'ils soient naturels ou artificiels. Le taux de survie des nids était nettement plus bas lors d'une année où la densité des nids d'oies des neiges était relativement faible, suggérant un effet indirect positif à court terme de cet oiseau nicheur colonial sur les espèces nichant sur les îlots. Le renard arctique étant pratiquement le seul prédateur des nids artificiels, nos résultats indiquent que les variations annuelles de la survie des nids

sur les îlots sont liées à une modification du comportement de recherche de nourriture du renard en réponse aux fluctuations de disponibilité des proies dans le paysage. En combinant une surveillance pluriannuelle et des expériences sur le terrain, notre étude met en évidence l'interaction entre la sélection des microhabitats et la dynamique prédateur-multiproie dans la toundra arctique.

Cet article intitulé *Prey availability and pond islets shape nest predation by arctic fox* sera soumis pour publication dans la revue scientifique *Ecosphere* à l'automne 2025. En tant que première autrice, j'ai formulé les hypothèses, réalisé la revue de littérature, participé à la planification et à la collecte des données sur le terrain en 2022 et 2023, effectué le traitement des données et les analyses statistiques, puis rédigé l'article. Andréanne Beardsell, deuxième autrice, est étudiante au doctorat en biologie à l'Université Laval. Elle a participé à la collecte de données, aux analyses statistiques et à leur interprétation, aux réflexions subséquentes en lien avec le projet, ainsi qu'à la révision de l'article. Éliane Duchesne, troisième autrice, est professionnelle de recherche pour la Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique à l'Université du Québec à Rimouski. Elle a contribué à l'idéation du projet, à la collecte des données, aux analyses statistiques et à leur interprétation, ainsi qu'aux réflexions subséquentes en lien avec le projet. Madeleine-Zoé Corbeil-Robitaille, quatrième autrice, est étudiante au doctorat en biologie à l'Université Laval. Elle a contribué à l'idéation du projet, conçu le plan d'échantillonnage, grandement participé à la collecte de données, ainsi qu'à la révision de l'article. Dominique Berteaux et Joël Bêty, respectivement cinquième et sixième auteurs, sont professeurs au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Joël a développé l'idée originale du projet et coordonné la collecte de données à long terme. En tant que co-directeur et directeur de maîtrise, Joël et Dominique m'ont largement guidée et soutenue du début à la fin de ce projet. Ils ont coordonné le financement et ont joué un rôle majeur dans l'identification des objectifs et des hypothèses, l'interprétation biologique des résultats, ainsi que la rédaction et la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée sous forme de communication orale au *Congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologie du Comportement* en novembre 2024 (Québec, Canada), et sous forme d'affiche à

l'*International Arctic Change Conference* en décembre 2024 (Ontario, Canada), ainsi qu'au *Colloque annuel du Centre d'Études nordiques* en février 2025 (Québec, Canada).

1.2 PREY AVAILABILITY AND POND ISLETS SHAPE NEST PREDATION BY ARCTIC FOXES

Marylou Beaudoin^{1,2,3*}, Andréanne Beardsell^{3,4}, Éliane Duchesne^{1,2,3}, Madeleine-Zoé Corbeil-Robitaille^{3,4}, Dominique Berteaux^{1,2,3}, Joël Bêty^{1,2,3*}

¹Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada; ²Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Rimouski, Québec, Canada; ³Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada; ⁴Département de Biologie, Université Laval, Québec, Québec, Canada

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

1.3 ABSTRACT

Landscape features can shape the occurrence and strength of predator-prey interactions by influencing predation risk and prey distribution. In the High Arctic, some bird species select nesting sites with physical barriers to limit access to their main terrestrial predator, the arctic fox, though these barriers do not always provide full protection. We investigated how nest microhabitat characteristics and prey availability modulate nest survival in tundra birds that select pond islets as breeding sites. Over four summers, we analyzed nest survival of 132 cackling goose and 55 glaucous gull nests, located on islets or pond shores, found within a 150 km² area occupied by a snow goose colony on Bylot Island, Nunavut, Canada. We also analyzed nest survival of 537 artificial nests deployed over three summers. We found that pond islets act as partial prey refuges, with higher nest survival rates on islets than on pond shores. Differences in pond islets physical characteristics had limited influence on nest survival. While nest survival on islets generally increased with distance to the nearest shore, there was only little evidence of this effect for natural nests, and water depth surrounding islets had no detectable influence on all nest types. Nest mortality was much higher in a year with relatively low snow goose nest density, suggesting a short-term positive indirect effect of this colonial nesting bird on species nesting on islets. Since the arctic fox was virtually the sole predator of artificial nests, our findings indicate that annual variations in nest survival on islets were driven by a shift in fox foraging behavior in response to changes in prey

availability across the landscape. Our study, which integrates multi-year monitoring and field experiments, highlights the interplay between microhabitat selection and predator-multi-prey dynamics in the arctic tundra.

Key words: artificial nest experiment; *Branta hutchinsii*; indirect predator-prey interactions; *Larus hyperboreus*; High-Arctic; natural refuges

1.4 INTRODUCTION

Physical characteristics of the landscape can shape species relative abundance by influencing the occurrence and strength of interactions (Cherif et al. 2024). Landscape features can affect predator foraging behavior by modulating movement capacity, prey encounter, prey detection, attack probability, and success rate (Shepard et al. 2013; Wootton et al. 2023; Beardsell et al. 2024). These factors collectively influence predation risk for prey (Atuo and O’Connell 2017; Papastamatiou et al. 2024), ultimately impacting prey distribution and their ability to persist in the landscape (Lima 1998a; Laundré, Hernández, and Ripple 2010; Clermont et al. 2021).

Prey can select microhabitats that minimize the likelihood of being preyed on (Lima and Dill 1990; Gaynor et al. 2019). These microhabitats, known as prey refuges, can enhance prey survival or reproduction compared to the surrounding (Berryman and Hawkins 2006; Duchesne et al. 2021). The protective effect of refuges can arise from the limited use of these microhabitats by predators due to elevated short- and long-term foraging or fitness costs. These costs include reduced predation efficacy and efficiency (e.g., lower attack success, increased cost of transport), and a higher risk of injury (e.g., greater difficulty evading prey defenses, falling from steep terrain) (Mukherjee and Heithaus 2013; Shepard et al. 2013). The quality of refuges can vary, offering complete or partial protection depending on differences in their physical characteristics that influence the foraging behavior of predators and, thus, the associated predation risk (Velando and Márquez 2002; Brown and Kotler 2004). Beyond physical characteristics, the quality of partial refuges may also be context-dependent (Lecomte et al. 2008;

Batbayar et al. 2014). For instance, fluctuating local prey densities could modulate the energetic state of predators and, as a result, their willingness to pursue prey located in less accessible or riskier microhabitats (Berger-Tal et al. 2009). Integrating the interplay between physical landscape features and prey densities is therefore crucial for evaluating the quality of refuges and their role in shaping prey distribution and abundance in the landscape (Clermont et al. 2021; Duchesne et al. 2021; Beardsell et al. 2024).

The Arctic tundra provides an excellent system to study how the quality of refuges for prey can be modulated by both the physical characteristics of microhabitats and the food resources available to predators. The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is the main nest predator of tundra bird species, heavily influencing their reproductive success (Bêty et al. 2002; McKinnon and Bêty 2009). Its foraging behavior is strongly shaped by annual prey abundance, which can lead to fluctuations in predation pressure on nests (Bêty et al. 2002; Beardsell et al. 2022). Some bird species less effective in protecting their nest against foxes can select islets in ponds and lakes as nesting sites, where water barriers hinder fox access, improving reproductive success compared to shore sites (Zoellick et al. 2004; Gauthier et al. 2015). Although foxes are capable swimmers (Strub 1992), their attack and success probabilities are likely lower for nests on islets because they cannot achieve the same speed or adopt the same offensive or defensive positions as they could on shore (Beardsell et al. 2024). Moreover, foxes must weigh the risk of injury posed by defensive birds, as even seemingly minor injury could prove life-threatening (Mukherjee and Heithaus 2013).

The quality of islets as refuges in the tundra landscape may depend on their physical characteristics. For instance, glaucous gulls (*Larus hyperboreus*), cackling geese (*Branta hutchinsii*), and loons (*Gavia sp.*) tend to nest on islets farther from shore and surrounded by deeper water (Corbeil-Robitaille et al. 2024), potentially to reduce predation risk from terrestrial predators (Gauthier et al. 2015). Furthermore, the relative protection offered by islets may also vary depending on the density of prey available to arctic foxes (Gauthier et al. 2015). In most tundra ecosystems, foxes heavily rely on lemmings, whose populations undergo large-amplitude cycles (Giroux et al. 2012; Fauteux, Gauthier, and Berteaux 2015). When lemming abundance is low, predation

pressure on nesting birds generally increases (Summers, Underhill, and Syroechkovski 1998; Bêty et al. 2001; Beardsell et al. 2022). Colonial-nesting birds, like snow geese, can also constitute a significant portion of the diet of arctic foxes, primarily through the consumption of their eggs and chicks (Giroux et al., 2012). Fox density is increased in these large bird colonies due to a reduction in their home range size, thereby increasing predation pressure on vulnerable tundra-nesting birds (Lamarre et al. 2017; Beardsell et al. 2023; Dulude-de Broin et al. 2023).

Through field observations and experiments, we assessed the effectiveness of islets as refuges for nesting birds in the tundra ecosystem of Bylot Island (Nunavut, Canada), where lemmings and colonial snow goose populations exhibit strong inter-annual variation in abundance. We examined how nest microhabitat (islet or shore), islet characteristics (distance to shore and water depth) and main prey densities influence nest survival of cackling geese and glaucous gulls. Unlike snow geese, individuals from these species are commonly found on islets, but also actively defend their nests with aggressive behavior, creating a potential risk of injury for foxes (Beardsell et al. 2024). We also conducted field experiments using artificial nests, which provide a standardized measure of predation risk (McKinnon et al. 2010b), while excluding the potential effects of nest defense ability and parental quality. We hypothesized that both natural and artificial nest survival would be higher for nests less accessible to foxes, predicting (P1) greater survival on islets than on shore, and (P2) increased survival on islets with greater distance from shore and water depth, as these factors could increase risks for foxes and reduce their predation efficiency. As foxes are more likely to target prey in less accessible microhabitats when their energy acquisition rate is lower (Beardsell et al. 2024), we also predicted that (P3) nest survival would decrease in years of low lemming and low snow goose nest densities.

1.5 MATERIAL AND METHODS

Study system

We conducted fieldwork in summers 2018, 2019, 2022, 2023 and 2024 in a ~150km² study area located on the southwest plain of Bylot Island (72°88'N, 79°84'W), in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada (Figure 3). This area is mainly characterized by mesic tundra and polygonal wetlands interspersed with streams, shallow ponds, and lakes (Gauthier et al. 2024b). A total of 355 islets have been georeferenced, with the majority (>80%) remaining unoccupied by birds during the summer (Corbeil-Robitaille et al. 2024). Red-throated loons (*Gavia stellata*), glaucous gulls and cackling geese are the main species selecting islets as nesting sites (Corbeil-Robitaille et al. 2024).

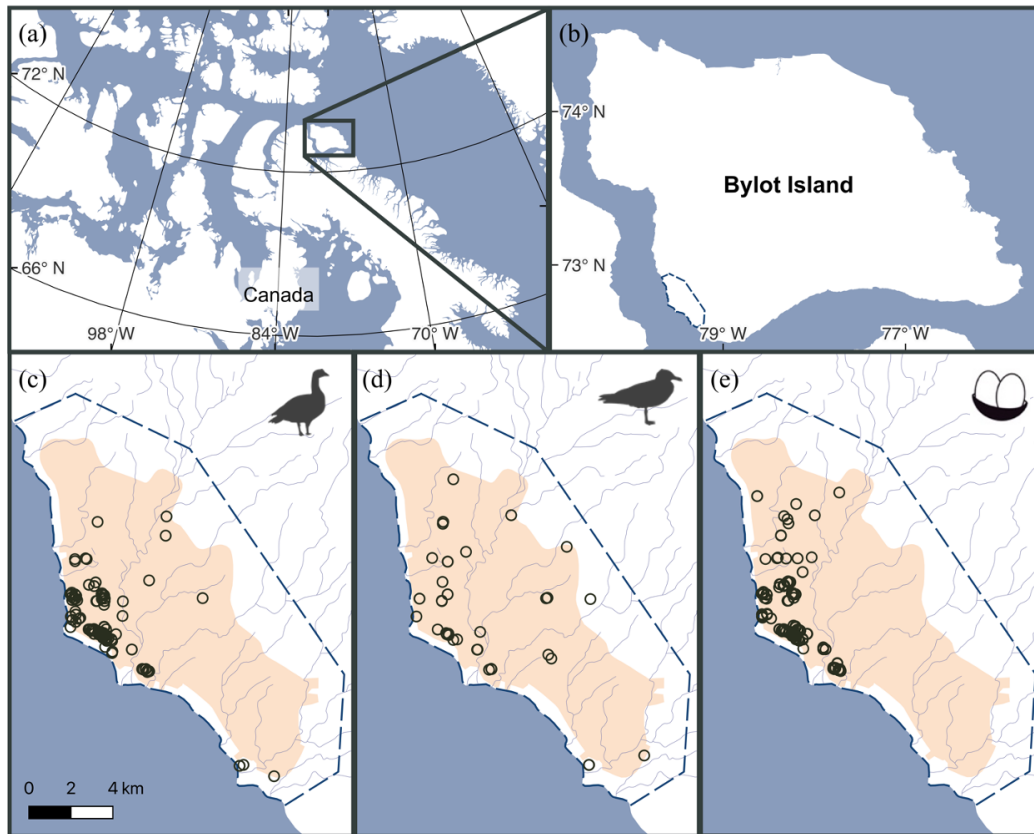


Figure 3. Top panels (a,b) show the study location on Bylot Island, Nunavut, Canada. Bottom panels show the study area (outlined by dashed lines; ~150 km²), including the nesting snow goose colony (orange polygon) and the spatial distribution of nests (hollow circles) used in survival analyses: (c) cackling goose nests (n=132), (d) glaucous gull nests (n=55) and (e) artificial nest experimental units (n=179), each consisting of a triad of artificial nests (see Methods).

Vertebrate biodiversity is dominated by birds, with over 35 species observed nesting (Lepage, Nettleship, and Reed 1998; Moisan et al. in press). The greater snow goose is the most abundant avian species in the study area, typically breeding each summer in a vast colony of approximately 25,000 pairs across an area of about 75 km² (Moisan et al. in press) (Figure 3). The snow goose colony provides an abundant food source for predators, and its average size and spatial extent have remained relatively stable over the past decades (Duchesne et al. 2021; Moisan et al. in press). However, in 2022, due to a very late spring and delayed snowmelt, the colony reached an unprecedented low, with only ~4,500 pairs nesting over a reduced area of 40 km² (Moisan et al. in press). Additionally, two lemming populations, the brown (*Lemmus trimucronatus*) and collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), show synchronized abundance cycles of 3-5 years, with much greater amplitude in the brown lemming's cycle than in the collared lemming's (Gruyer, Gauthier, and Berteaux 2008).

The arctic fox is the main terrestrial predator in the study area, feeding heavily on lemmings and snow geese (primarily eggs and goslings) during the summer (Bêty et al. 2002; Gauthier et al. 2011). Foxes also prey on the eggs of various nesting birds, including glaucous gulls and cackling geese. Avian predators such as glaucous gulls, long-tailed and parasitic jaegers (*Stercorarius longicaudus* and *S. parasiticus*) and common ravens (*Corvus corax*) may occasionally depredate eggs from undefended nests (Bêty et al. 2001; McKinnon and Bêty 2009). However, their influence on the breeding success of cackling geese and glaucous gulls is likely limited, as these avian predators rarely displace large birds from their nests (Inglis 1977; Giroux 1981).

Study design

We conducted survival analyses to assess islet refuge protective quality based on physical characteristics and biological context. Between microhabitats, we compared nest survival on islets and shores of ponds for cackling geese (Figure 4a) and artificial nests (Figure 4b). We could not conduct this analysis for glaucous gulls as only three nests were monitored on the shore (see Appendix A for annual sample sizes). Between islets, we evaluated how nest survival was influenced by distance from shore and water depth

surrounding islets for cackling geese (Figure 4c), glaucous gulls (Figure 4d) and artificial nests (Figure 4e). For natural nests, all analyses included both main prey annual densities (lemmings and snow goose nests). Natural nest monitoring and robust prey density estimates were unavailable for 2024 due to logistical constraints that prevented us from conducting fieldwork during the birds' incubation period. However, we still deployed artificial nests that year. Consequently, we could not include annual main prey density estimates in artificial nest analyses but nonetheless tested for annual variation in nest survival (Figure 4b,e), as we could still infer general main prey availability. Moreover, we did not collect data in 2020 and 2021 due to the COVID-19 pandemic.

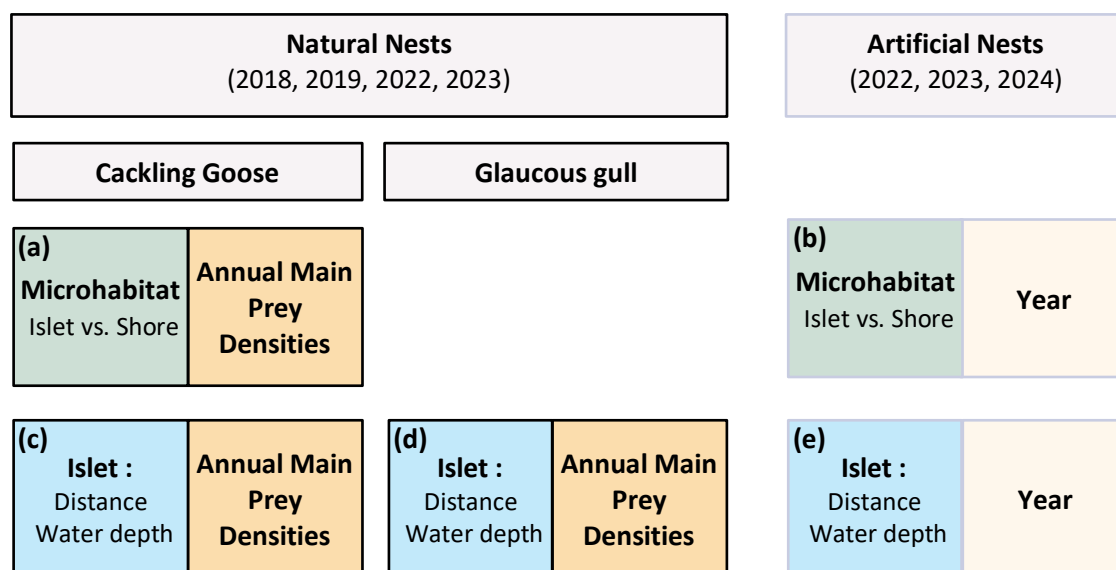


Figure 4. Design for assessing nest survival of natural and artificial nests in relation to nest microhabitat (a-b: islet vs. shore), or islet characteristics (c-e: distance to shore and water depth), and annual main prey densities (a,c,d: lemmings and snow goose nests) or interannual variation (e: year) in Bylot Island, Nunavut, Canada.

Microhabitat effect could not be tested for glaucous gulls due to low sample size.

Main prey availability

We estimated lemming density for 2018, 2019, 2022 and 2023 from live-trapping sessions conducted in the Qarlituvik Valley (73°08'N; 80°08'W), 30 km north of the snow goose colony. Three sessions were conducted each summer (mid-June, mid-July and mid-August) in two 11-ha permanent grids, one in mesic tundra and one in wetland habitat. Each grid contained 144 Longworth traps, spaced 30 m apart. Sessions lasted 3 days, with

traps checked every 12 hours. Captured lemmings were identified to species and marked with Passive Integrated Transponder tags before release. Using the mark-recapture method (see Fauteux, Gauthier, and Berteaux 2015), we estimated annual lemming density as the average June and July densities for both species and grid, a period which corresponds to the incubation period for both cackling goose and glaucous gull.

We estimated snow goose nest density in the study area in 2018, 2019, 2022, and 2023 following a multi-step process presented in Moisan et al. (in press). Within the goose colony (inside orange polygon Figure 3c, d, e), whose outline was delimited annually using a GPS receiver aboard a helicopter, we assessed nest densities separately in wetlands and mesic habitats, as geese generally nest more densely in wetlands on Bylot Island (Lecomte, Gauthier, and Giroux 2008). First, wetlands were delineated through photointerpretation of high-resolution (~30 cm) satellite images. Habitat not classified as freshwater or wetlands were considered mesic. Second, we calculated nest density in mesic habitat using systematic nest sampling and observations of breeding individuals, whereas wetlands densities relied solely on systematic nest sampling. Third, we multiplied the annual wetland and mesic areas within the goose colony by their respective nest density to estimate the total annual nest count. Finally, we divided this count by the study area size (150 km²) to obtain the annual nest density for the entire study area.

In 2024, since the entire study site only became accessible in late July, we could not obtain these same estimates of lemming and snow goose nest densities. Lemming trapping was not conducted in June but in July and over smaller grids. For snow geese, a systematic nest search was carried out within a 0.2 km² intensively studied core area at the center of the colony. This survey is conducted annually, typically during goose incubation, but in 2024 it was performed shortly after the goose hatching period as the site was inaccessible earlier in the season. For 2024, we inferred snow goose nest density from the remaining empty nest cups, providing a minimal estimate. This provided a basis for year-to-year comparison. We were thereby able to distinguish general differences in the availability of main prey between 2022, 2023 and 2024 (Appendix A), during which we conducted artificial nest experiments.

Cackling goose and glaucous gull nest monitoring

We conducted nest monitoring for glaucous gulls and cackling geese annually during the incubation period. We found 94% of nests monitored while systematically searching wetland patches in June and opportunistically discovered the remaining nests throughout the nesting period. We conducted nest searches by teams of 2-3 people equipped with binoculars, walking through known and potential nesting sites throughout the study area. Glaucous gull nests are conspicuous on elevated mounds, and individuals often begin mobbing from a considerable distance. Cackling goose nests can be harder to spot as females lay flat on their nests, making them more cryptic. However, they can display defensive behaviors and alarm calls when approached. Benefiting from the open landscape to directly spot nests and using parental behavior cues, we are confident that we found nearly all nests.

For each nest found, we recorded its GPS position, identified the species and noted the microhabitat type (islet or shore). To evaluate the influence of islet characteristics on nest survival, we measured, in the field, the shortest distance (± 1 m) from the islet to shore and the maximum depth (± 5 cm) along this distance. We floated eggs to estimate age and hatch date (Liebezeit et al. 2007), and checked nests opportunistically throughout the incubation to record signs of predation. We revisited nests on or shortly after their estimated hatch dates to determine their fate. We deemed a nest successful if at least one egg hatched (at least one membrane or gosling visible) or if the nest remained active (at least one warm egg) by the end of the monitoring period. We classified nests as unsuccessful if they were completely depredated (found empty or layered with fragments of eggshells with membrane still attached) during the monitoring period. We excluded a total of 39 out of 229 monitored nests from analyses because they were either: found depredated on the first visit (0.9%, $n = 2$), visited only once (6.1%, $n = 14$), abandoned by parents (0.9%, $n = 2$), had an uncertain fate (3.1%, $n = 7$), lacked a marked location (3.1%, $n = 7$), or had to be excluded for other reasons (e.g., predation by an avian predator due to the observer) (3.1%, $n = 7$).

Artificial nest experiments

We conducted artificial nest experiments between June 28 and July 13, in 2022 and 2023, during the cackling goose and glaucous gull incubation period, and between July 21 and 31 2024, shortly after the bird hatching period. We deployed 74 experimental units in 2022, 109 in 2023 and 74 in 2024. Each experimental unit consisted of a triad of artificial nests placed in an equilateral triangle, 20 ± 3 meters apart: one artificial nest on an islet and two artificial nests on the nearest shore (Appendix B). The use of triads allowed us to test microhabitat effects while ensuring that each experimental unit was visited by a predator (see below). We placed artificial nests 20 meters apart, a distance at which arctic fox detection is generally high (Beardsell et al. 2021). To avoid defense of artificial nests by nearby nesting birds, we placed each nest $>10\text{m}$ from red-throated loon, cackling goose, or snow goose nests (Robertson 1995; Bêty et al. 2001) and $>50\text{ m}$ from glaucous gull nests (Burger and Beer 1975).

For each artificial nest, we formed a small depression in the ground, where we placed two standard chicken eggs on a bed of goose down, and inserted a colored nail in the down to help identify depredated nests. To limit detection by avian predators, we covered nests with lichen (genus *Bryoria* or *Gowardia*), completely concealing the eggs and down. We inserted a goose feather into the lichen cover to secure it over the nest. We handled all nest material using latex gloves to minimize human scent. We measured the distance between the shore and islet ($\pm 1\text{m}$), as well as the greatest water depth associated with this distance ($\pm 5\text{cm}$). We revisited all nests in the triad at 24 ± 3 -hour intervals and ended the experiment when at least one of the triad's nests was depredated.

In summer 2022 and 2023, we conducted a parallel experiment using motion-triggered cameras to confirm whether arctic foxes were responsible for depredating covered artificial nests. We placed cameras $\sim 3\text{ m}$ from 40 single artificial nests deployed in wetland habitats in the study area. Arctic foxes depredated 33 nests and ravens (*Corvus corax*) depredated one, while six were not depredated, thus confirming that arctic foxes were the main predator of covered artificial nests in our study area.

To compare the survival of nests located in different microhabitats, knowing that an active predator, most likely a fox, came at $\leq 20\text{m}$ from each artificial nest, we excluded triads for which none of the two shore nests were depredated (6.2%, $n = 16$). This approach allowed us to reduce the likelihood that a nest remained non-depredated simply because the experimental site was not detected by a fox. We also excluded certain triads due to logistical constraints: if the revisit interval was too long and predation occurred during this interval (1.6%, $n = 4$); if the experiment was interrupted by observer before any predation occurred (4.3%, $n = 11$); or if other reasons justified the exclusion (e.g., the site was too muddy or did not qualify as an islet) (3.1%, $n = 8$). Although arctic foxes were the primary predators of artificial nests, avian predators could also prey upon them (see above). To test our hypothesis that nest survival would be higher for nests less accessible to foxes, we also excluded triads in which one or more artificial nests were depredated by avian predators, as indicated by the presence of eggshell remains near a depredated nest (Hall and Arnold 1962; Mickelson 1975). While eggshell remains were found in only 6% of artificial nests, we excluded 15.2% of triads ($n = 39$) due to evidence of avian predation.

Statistical analyses

We tested whether nest survival of cackling goose nests i) differed between islet and shore nests, and ii) was affected by densities of main prey (lemming and snow goose nest densities) (Figure 4a). We used generalized linear mixed models with a binomial distribution (R package *lme4*, version 1.1.30 (Bates et al. 2015)) and the logistic-exposure method, which accounts for variations in nest monitoring length (i.e., exposure) and does not require assumptions about the timing of nest loss (Shaffer 2004). In this method, exposure is incorporated into the link function to estimate daily nest survival. We considered a nest to have survived (1) if at least one egg hatched or was still being incubated by a parent at the end of the monitoring; otherwise, it was deemed depredated (0). For successful nests, we defined exposure as the number of days from discovery to either the hatch date (observed or estimated) or to the last monitoring date if eggs were still incubating. For depredated nests, we calculated exposure as the number of days from discovery to the midpoint between the last active date and the date it was determined to

be depredated, since the exact date of failure was not known. Our global model included nest microhabitat (islet or shore), lemming density and snow goose nest density as fixed effects, with the year as a random factor to control for other interannual variations. We tested the inclusion of nesting zones, identified via cluster analysis (see Duchesne et al. 2021), as random factor in the global model to account for potential spatial correlation. These zones had species-specific diameter and could be used annually for nesting. However, including this variable did not affect our results (not shown).

We tested whether survival of artificial nests i) differed between islet and shore nests, and ii) varied annually (Figure 4b). Prior to analysis, we filtered the dataset by triad and removed one depredated shore nest per triad. When both shore nests were depredated, we removed one at random, and when only one was depredated, we removed that nest. This procedure retained a paired shore and islet nests, both of which could either have survived or been depredated. This design allowed us to directly compare nest survival across microhabitats, knowing that an active predator, most likely a fox, came at $\leq 20\text{m}$ from each artificial nest. We analyzed this dataset using logistic regression models with a logit-link and binomial distribution. We classified an artificial nest as successful (1) when at least one egg remained, and as depredated (0) otherwise. Notably, only five of the 500 nests with egg loss had a single egg taken. Classifying these as depredated instead did not affect the results. Our global model included nest microhabitat (islet or shore), year and the interaction between microhabitat and year as fixed effects. We tested the inclusion of islet ID as a random factor in the global model, assigning shore nests the same islet ID as their paired islet nest, since a few islets were reused across the years. However, adding this variable did not affect the overall results (not shown).

We assessed whether nest survival of cackling goose and glaucous gull nests varied with islet distance to shore, water depth, and annual densities of main prey (lemmings and snow goose nests) (Figure 4c, 4d). We used logistic-exposure models, aiming to include distance to shore, water depth, lemming density and snow goose nest density as fixed effects, with the year as a random factor in our global models. However, due to singular fit with a low number of groups in the random factor, we re-specified year as a fixed effect (Oberpriller, de Souza Leite, and Pichler 2022). Year was then highly

correlated with prey densities, so it was removed. Multicollinearity between lemming and snow goose nest densities ($VIF > 5$) led us to create separate models for each variable. This multicollinearity was most likely due to the limited number of monitored years, as indicated by Pearson's correlation coefficient: 0.80 with our four years of data compared to 0.18 when including 13 years (2010-2019, 2022 and 2023). Additionally, we removed the water depth variable for cackling geese due to convergence issues.

We assessed whether nest survival of artificial islet nests varied annually and with islet distance to shore and water depth (Figure 4e). We analyzed these data using logistic regression models with logit-link, setting distance to shore, water depth, year and the interaction between distance and year (or water depth and year) as fixed effects in the global models.

For all nest types, we tested the inclusion of islet ID as a random factor in the global models, since a few islets were reused across the years. We found that adding this variable did not affect the overall results (not shown) and therefore did not include it in the global models. Given movement constraints on foxes (e.g., jump length and the need to swim in deep water), we suspected potential nonlinear effects of distance to shore and water depth (Corbeil-Robitaille et al. 2024). To investigate this, we applied distance-weighted transformations ($e^{-\alpha/Distance}$ and $e^{-\alpha/Depth}$) to Euclidean distance and depth variables for all three nest types (Miguet, Fahrig, and Lavigne 2017). Following Carpenter et al. (2010), we tested various α values (Appendix C) and used Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc) to select the most parsimonious distance-weighted function for each variable, which were then used in the final model selection for each nest type (see full description in Appendix C and Appendix E for model selection).

Across all analyses, we checked model assumptions, including linear relationship between $\text{logit}(y)$ and each independent variable, multicollinearity, dispersion and checked for the presence of outliers (R packages *DHARMa*, version 0.4.6 (Hartig 2022); *car*, version 3.1.0 (Fox and Weisberg 2019) and *blmeco*, version 1.4 (Korner-Nievergelt et al. 2015)). From global models, we performed model selection by testing various

combinations of variables, including the null model. We ranked models using AICc, ΔAICc and AICc-weights; R package *AICcmodavg*, version 2.3.1 (Mazerolle 2023). We considered models with $\Delta\text{AICc} \leq 2$ to be competitive (Anderson and Burnham 2002). We visualized results using coefficients from the best-supported model (i.e., the model with the highest weight) and obtained 95% confidence intervals using bootstrap. We expressed the significance of results using the language of evidence, following Muff et al. (2022). We performed all analyses in R version 4.2.2 (R Development Core Team 2022).

1.6 RESULTS

Effects of refuge use on nest survival

We monitored 132 cackling goose nests in the study area across four breeding seasons (2018, 2019, 2022, and 2023), with 69 nests located on islets and 63 on shore (see yearly sample size in Appendix A). Nest survival was best explained by nest microhabitat and annual snow goose nest density. Specifically, we found moderate evidence of higher nest survival rates for nests on islets compared to those on shore, along with strong evidence of increased survival with higher annual snow goose nest density (Table 2, Figure 5; see full model selection in Appendix D). At snow goose nest densities of 23 and 161 nests/km² (corresponding, respectively, to the lowest and highest densities observed), nest survival rate was estimated to vary from 0.05 to 0.94 on shores and 0.28 to 0.98 on islets, based on an average exposure of 16 days. In contrast, we found little to no evidence of an effect of annual lemming density, with this variable even excluded from one of the competitive models (Table 2). When excluding data from 2022, the year with the lowest snow goose density, we still observed a moderate effect of nest microhabitat but found little to no evidence of an effect of annual snow goose nest density.

A total of 179 triads from the artificial nest experiments conducted in 2022, 2023, and 2024 were used for analysis. With a mean exposure time of 29 hours, the results of the artificial nest experiments thus approximate a daily nest survival rate. We found weak evidence of a microhabitat effect on nest survival, with survival rates on islets being 5-10% higher than on the shore, depending on the year. Additionally, we found strong evidence of a year effect, with nest survival rates of 0.28 in 2023 and 0.27 in 2024,

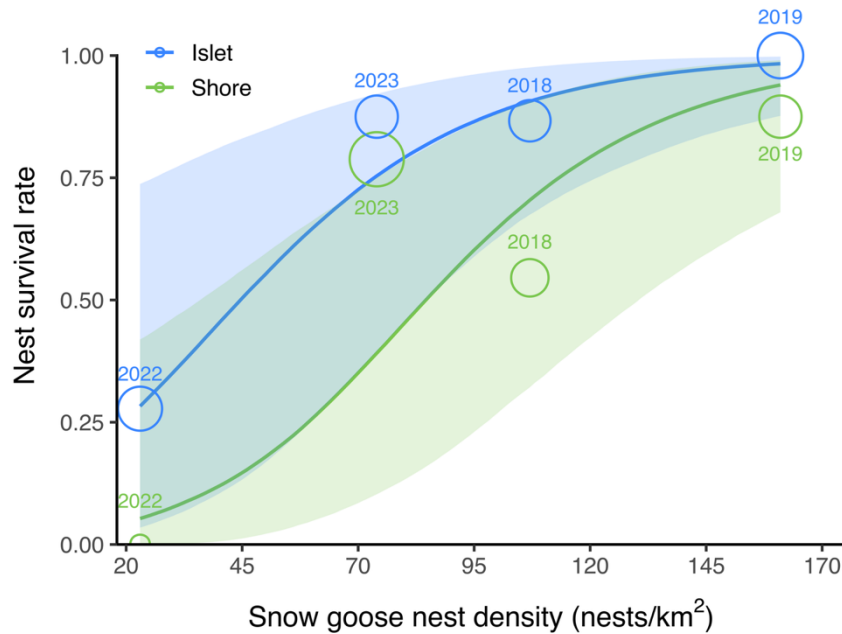
compared to 0.11 in 2022, when snow goose nest density was exceptionally low (Table 2, Figure 5; see full model selection in Appendix D).

Table 2. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemming (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on probability of nest survival for cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023) and artificial nests (2022-2024). Left panel reports null and competitive models ($\Delta\text{AICc} \leq 2$), with number of parameters (K), change in AICc from best-supported model (ΔAICc) and Akaike weights (W). The right panel reports estimated coefficients (β) with their 95% confidence interval (CI) of the model with the smallest AICc. Full model selection is presented in Appendix D.

Model Selection					First Model Summary	
Nests	Model Fixed Effects	K	ΔAICc	W	Variable ^a	β [95%CI]
Cackling Goose 	Microhab + SnowG	4	0.00	0.56	Int.	0.43 [-1.91; 2.35]
	Microhab + SnowG + Lem	5	1.84	0.22	Microhab _{islet}	1.31 [0.40; 2.41]
	Null	1	10.25	0.00	SnowG	0.03 [0.02; 0.06]
Artificial 	Microhab + Year	4	0.00	0.64	Int.	-2.37 [-3.20; 1.78]
	Year	3	1.76	0.27	Microhab _{islet}	0.51 [0.00; 1.06]
	Null	1	11.41	0.00	Year ₂₀₂₃	1.12 [0.48; 1.92]
					Year ₂₀₂₄	1.16 [0.42; 2.00]

^a Islet microhabitat and year 2022 were used as the reference categories for analyses.

A) Cackling goose



B) Artificial nest

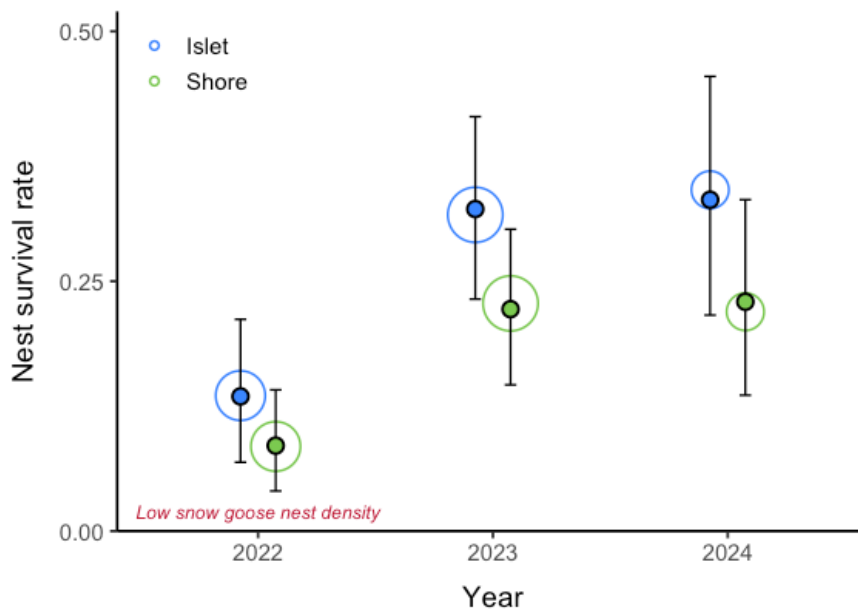


Figure 5. A) Effect of nest microhabitat (islet vs. shore) and annual snow goose nest density on the survival rate of cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023; N= 132). B) Interannual variation in the survival rate of artificial nests across both microhabitats (2022-2024; N = 358). Year 2022 was characterized by exceptionally low snow goose nest density (see Methods). In both panels, solid lines (A) and dots (B) show mean model predictions over the average nest monitoring period (16 days in A; 29 hours in B), with 95% confidence intervals. Color denotes nest microhabitat. Circles sizes are proportional to the number of observed nests contributing to each survival estimate.

Effects of refuge quality on nest survival

We monitored natural nests located on islets with known physical characteristics (distance to shore and water depth) across four breeding seasons (2018, 2019, 2022, and 2023; Appendix A). We monitored 67 cackling goose nests, which were located on islets on average 9 m from shore (range: 1–45 m) and separated from the shore by a maximum water depth of approximately 30 cm (range: 3–40+ cm). We also monitored 55 glaucous gull nests, situated an average of 15 m from shore (range: 1–35 m) and separated by a maximum water depth of 40 cm (range: 7–40+ cm).

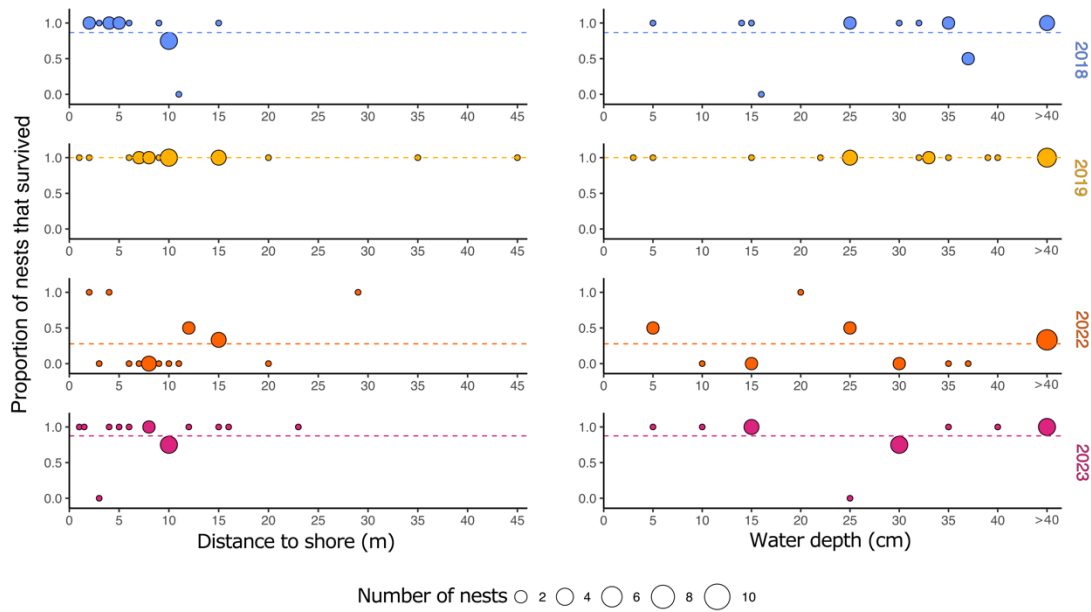
For natural nests, we found little to no evidence that distance to shore or water depth influenced nest survival in either species, with the later excluded from competitive models (Table 3, see selection of decay variables in Appendix E and full model selection in Appendix F). Still, the best-supported model suggested that nests located on islets further from shore presented higher nest survival rates, ranging from 0.75 to 1.00 for cackling goose (at 1 versus 45 meters from shore, based on average exposure of 16 days) and from 0.58 to 0.94 for glaucous gull (at 1 versus 35 meters from shore; based on average exposure of 15 days). However, as confidence intervals overlapped 0 for both species, these ranges should be interpreted with caution due to the limited evidence supporting an effect of distance. Note that water depth analysis was not feasible for cackling goose due to convergence issues, but an examination of raw data showed no strong survival pattern associated with either physical characteristic (Figure 6). Additionally, survival of nests located on islets was strongly associated with annual snow goose nest density. As snow goose nest density increased from 23 to 161 nests/km², nest survival rates rose from 0.62 to 1.00 for cackling geese and from 0.42 to 0.97 for glaucous gulls. In contrast, lemming density did not appear in any competitive models (Table 3, see full model selection in Appendix F).

Table 3. Generalized linear model selection of the effects of islet physical characteristics (distance to shore (Dist) and water depth (Depth)), and annual main prey densities (lemming and snow goose nests (SnowG)) or year, on the probability of nest survival for cackling goose nests (2018, 2019, 2022, 2023), glaucous gull nests (2018, 2019, 2022, 2023) and artificial nests (2022-2024). Star «*» indicates that a distance weighted function was used (see Methods). Left panel reports null and competitive models ($\Delta\text{AICc} \leq 2$), with number of parameters (K), change in AICc from best-supported model (ΔAICc), Akaike weights (W). The right panel reports estimated coefficients (β) with their 95% confidence interval (CI) of the model with the smallest AICc. Full model selection is presented in Appendix F.

Model Selection					First Model Summary	
Nests	Model Fixed Effects	K	ΔAICc	W	Variable ^a	β [95%CI]
Cackling Goose 	Dist* + SnowG	3	0.00	0.48	Int.	0.53 [-1.29; 1.58]
	SnowG	2	0.87	0.31	Dist*	10.45 [-3.36; 48.07]
	Dist + SnowG	3	1.75	0.20	SnowG	0.05 [0.03; 0.08]
	Null	1	42.67	0.00		
Glaucous Gull 	Dist + SnowG	3	0.00	0.27	Int.	1.07 [-0.63; 2.41]
	Dist* + SnowG	3	0.45	0.21	Dist	0.07 [-0.01; 0.17]
	SnowG	2	1.62	0.12	SnowG	0.03 [0.01; 0.05]
	Null	1	16.84	0.00		
Artificial 	Dist* + Year	4	0.00	0.26	Int.	-7.23 [-13.12; -3.86]
	Dist* + Depth + Year	5	0.80	0.18	Dist*	6.29 [2.38; 12.84]
	Dist*+ Depth* + Year	5	0.80	0.17	Year ₂₀₂₃	1.24 [0.44; 2.41]
	Null	1	10.78	0.00	Year ₂₀₂₄	1.26 [0.27; 2.48]

^a Year 2022 was used as the reference category in the artificial nests' models.

A) Cackling goose



B) Glaucous gull

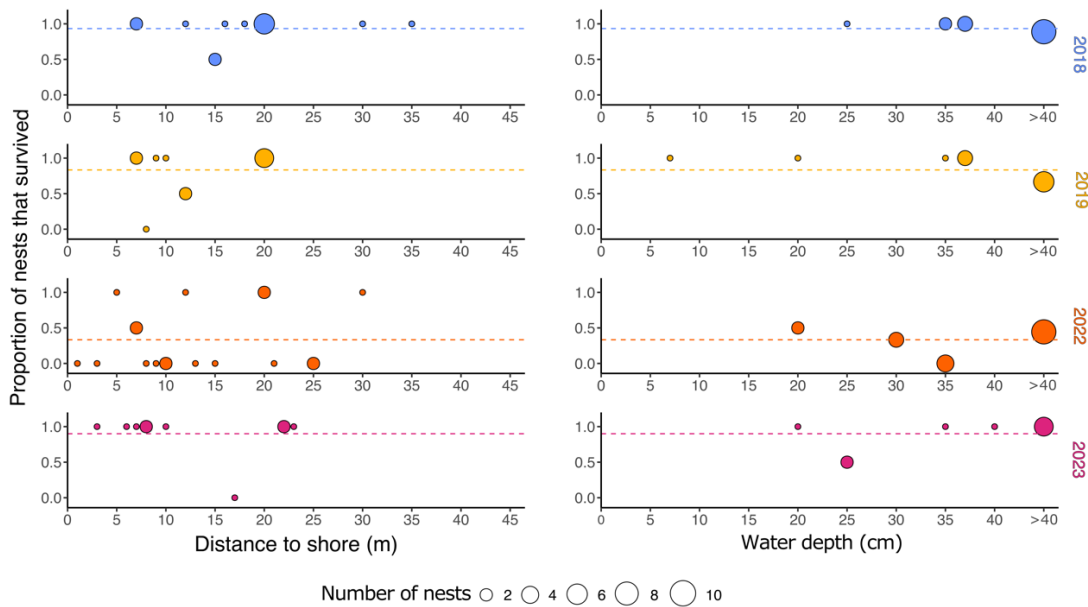


Figure 6. Proportion of nests that survived the monitoring interval, for (A) cackling geese and (B) glaucous gulls, on islets of varying distance from shore and water depth, presented by year (2018, 2019, 2022, and 2023). Points represent observed data, with size relative to the number of observations. Dashed lines indicate yearly observed mean nest survival.

We monitored 179 artificial nests placed on islets over three breeding seasons on Bylot Island (2022, 2023, and 2024; Appendix A). On average, nests were located on islets 7 m from shore (range: 1-20 m), separated from the shore by a maximum water depth of 25 cm water (range: 5-40+ cm). Nest survival was best explained by distance to shore and year. Specifically, we found strong evidence for a nonlinear relationship between nest survival and distance to shore, as all competitive models included a distance-weighted function (Table 3). Nest survival on islets was lowest in 2022, characterized by exceptionally low snow goose nest density, and for nests located within a few meters from the shore. Nest survival increased sharply up to about 5 meters from the shore, then gradually stabilized (Figure 7). For nests located 2 and 12 meters from shore (representing jumping distance and requiring entry into water, respectively), estimated nest survival rates, over a period of 29 hours, ranged from 0.03 to 0.19 in 2022 and 0.11 and 0.45 in 2023 and 2024. In contrast, there was little to no evidence of an effect of maximum water depth (whether on Euclidean or Decay scale), with this variable excluded from one of the competitive models (see selection of decay variables in Appendix E and full model selection in Appendix F).

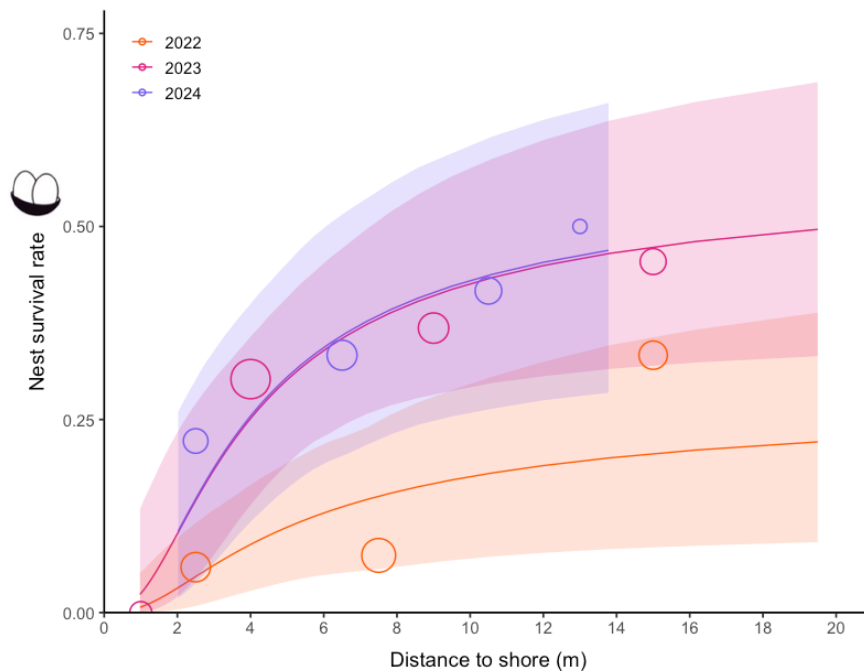


Figure 7. Interannual variation in the effect of distance to shore on nest survival rate of artificial nests located on islets (2022-2024). Circles represent observed data, with size proportional to the number of observations ($N = 179$). The full lines are the mean model prediction over the average nest monitoring period (29 hours) and are presented with their 95% confidence intervals.

1.7 DISCUSSION

Prey refuges can promote species occurrence and coexistence (Léandri-Breton and Bêty 2020; Duchesne et al. 2021). Using multi-year nest monitoring and field experiments, we showed that both natural and artificial nest survival was generally higher for nests located in microhabitats less accessible to the arctic fox, the main nest predator in the arctic tundra. Survival was higher on islets than on shore, as predicted (P1). Among nests located on islets, survival was generally higher for those located at a greater distance from the shore. However, there was little evidence of a distance effect for cackling geese and glaucous gulls, both of which avoided nesting on islets near the shore (see below; Corbeil-Robitaille et al. 2024). No effect of water depth was detected for any nest types. Together, these results provide only partial support for P2. Though the use of islets reduced predation risk, our results also support the hypothesis that prey densities in the landscape can positively affect the survival of nests located on these partial refuges. This conclusion is mainly based on a single year characterized by exceptionally low density of one key prey species (snow goose nest density in 2022). The strong consistency in annual variation between natural and artificial nest survival patterns indicates that arctic foxes are more likely to target prey in less accessible microhabitats when their prey acquisition rate is reduced (see also Beardsell et al. 2024). As nest survival on islets within a snow goose colony appeared to be influenced primarily by snow goose nest density and less by lemming density, our results partially support P3. Overall, our study highlights the importance of considering both the physical landscape and prey densities to fully assess prey refuge quality and predator-prey interaction strengths (Figure 8).

Pond islets as partial refuges from arctic fox nest predation

As predicted, nest survival was higher on islets than pond shores for both natural and artificial nests. Since arctic foxes were the primary predators of artificial nests, our findings indicate that even small water bodies (mean pond size of 0.008 km²; Corbeil-Robitaille et al. 2024) can hinder access to islets for these mammalian predators (see also Gauthier et al. 2015). The alignment between islet selection by birds (Eberl 1993; Bergman and Derksen 1977) and reduced nest predation risk supports an adaptive predator avoidance strategy, which could be particularly crucial to improve reproductive

success in areas of high fox density (Clermont et al. 2021; Duchesne et al. 2021). Indeed, this strategy likely targets mammalian predators, as islets do not offer protection from avian predators.

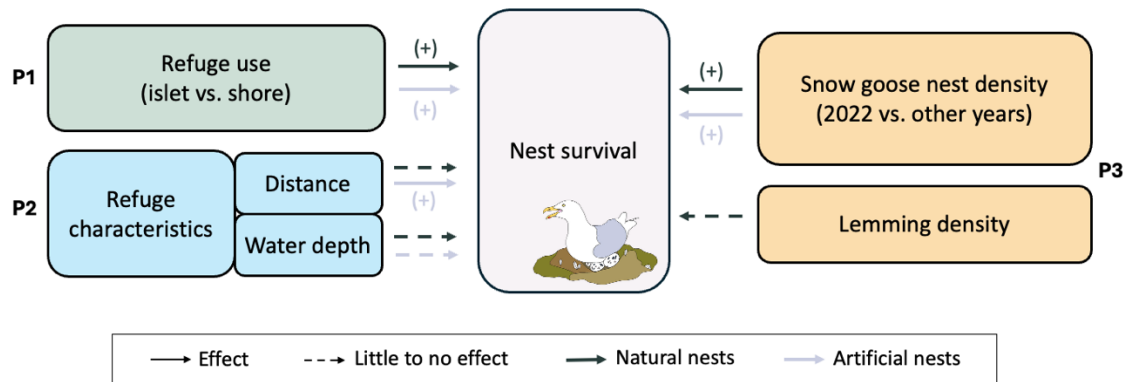


Figure 8. Schematic representation showing differences in the strength of evidence (solid vs. dashed lines) for biotic and abiotic drivers affecting natural (black) and artificial (grey) nest survival on pond islets located within a snow goose colony on Bylot Island, Nunavut, Canada. Predictions are shown alongside the drivers (see Introduction).

These findings likely reflect physical and behavioral constraints on arctic foxes, which could reduce both the frequency and success of attacks on islets. Reaching islets may involve higher short-term costs, such as time involvement leading to missed foraging opportunities and increased energy expenditure from swimming (Alexander 2002), thermoregulation in cold water (Castellini 2009), and cleaning or drying fur (Dickerson, Mills, and Hu 2012). Foxes may also avoid attacking nests on islets due to the higher risks of injury (e.g., eye, skull and limbs) from harassing birds, as limited movement in water may make it more difficult to anticipate and evade attacks (Mukherjee and Heithaus 2013; Shepard et al. 2013). Foxes, which typically rely on swift, agile charges to capture larger prey (Samelius and Alisauskas 2001), may find their mobility hindered in water. This reduced speed can make it more challenging to evade bird parental defense and may also provide incubating birds with additional time to return to their nests if they were temporarily away, such as during an incubation recess. These factors likely contribute to fox hesitation to enter water, rendering islets into partial refuges for nesting birds.

Despite higher nest survival on islets, a significant number of cackling geese nested on pond shores, even though most islets (>80%) remained unoccupied. One

possible explanation is that late spring snow and ice cover reduced the availability of suitable nesting sites. During late spring break-up, some islets can be surrounded by an ice sheet at the beginning of the incubation period (Appendix G). However, cackling geese and glaucous gulls were rarely encountered nesting on islets surrounded by ice. This may result from risky conditions, as islets early in the season cannot be considered as refuges: a thick ice sheet may facilitate access for terrestrial predators, while later in the season, broken ice blocks could increase the risk of breeding failure due to shifting ice (Haynes et al. 2014). As cackling goose numbers have grown exponentially on Bylot Island since 1996 (Moisan et al. in press), more individuals may be forced to nest outside islet refuges due to intra-specific competition and limited availability of suitable nesting sites.

Subtle influence of islet physical characteristics on nest survival

The protective quality of islets against nest predation can vary with their physical characteristics. Nests on islets farther from shore generally exhibited higher survival rates, consistent with previous studies on island refuges (Strang 1976; Eberl 1993; Albrecht et al. 2006). In contrast, nests on islets close to shore faced greater predation risk from arctic foxes, especially those within a single jump reach, up to 4 meters (Bahr 1989). Beyond this distance, fox mobility is hindered by the presence of water, and the fitness costs of attacking a nest, particularly the risk of injury, may level off with increasing distance. While model selection identified distance to shore as a predictive variable, its effect was little for natural nests but strong for artificial nests. Considering that most cackling goose (>70%) and glaucous gull (>90%) nests were over 5 meters from shore, it is perhaps not so surprising to only find limited statistical evidence for an effect of distance in natural nests, as the main changes in predation risk appear to occur in the first 5 meters according to results from artificial nest experiments (Figure 7).

Alternatively, the limited effect of distance to shore observed for natural nests could result from the short islet-to-shore distances in the study area (maximum recorded distance: 54 meters). For example, Eberl (1993) found that red-throated loons which nest on islands >100 meters from shore were spared from fox predation, while those located <20 meters faced heavy losses. Similarly, Robertson (1995) reported that foxes avoided

islands >50 meters from shore. The selection of islets farther from shore by cackling geese and glaucous gulls observed on Bylot Island (Corbeil-Robitaille et al. 2024) may still reflect an adaptive response to nest predation risk. However, under high predation pressure, this strategy may be less effective in the relatively small ponds of our study area compared to larger lake systems.

Apparent discrepancies between the results from natural and artificial nests regarding the effect of distance may also arise from a higher detection probability of natural nests by foxes. Indeed, foxes rely solely on olfactory cues to detect covered artificial nests, while natural nests also provide visual cues (e.g., from parental activity; Martin, Scott, and Menge 2000). Furthermore, odor-mediated detection varies with chemical composition (e.g., from egg type, presence of down and incubating adult) and fluid dynamics (e.g., wind direction and strength) (Finelli et al. 2000). Odor plumes from artificial nests on islets located farther from shore may dissipate more effectively, reducing detection and increasing nest survival. In contrast, natural nests may emit stronger cues, aiding detection by foxes even at greater distances. Strong distance effect in artificial nests could therefore arise from slightly lower detection and attack probabilities. However, the very limited number of natural nests found near the shore, and the resulting limited statistical power at short distances, most likely explains discrepancies in the effect of distance and suggests that birds avoid nesting on riskier islets located close to shore.

Water depth surrounding islets appeared less influential than distance to shore in determining islet protective quality, with little to no effect on natural and artificial nest survival. This contrasts with previous studies showing that greater water levels reduce terrestrial predator access to islands (Giroux 1981; Zoellick et al. 2004; Albrecht et al. 2006). This difference could be explained by limitations in the water depth variable used, which may not have accurately captured variation relevant to predator access. Other measurements, such as mean water depth along paths or intra-seasonal water depth variations, might better capture fox accessibility. However, the latter was irrelevant for artificial nests, as each experiment lasted a maximum of four days. Moreover, pond-bottom sediment composition could also influence predation risk. In shallow ponds

presenting deep mud layers, foxes may face significant movement constraints, such as suction-induced drag (Liu, Huang, and Qian 2023), potentially exceeding the challenges of swimming. The joint effect of water and substrate barriers could therefore reduce fox efficacy and efficiency in depredating nests on islets, while increasing their vulnerability to bird attacks. Thus, water depth alone might be insufficient to predict fox accessibility.

This study focused on clutch predation risk but overlooked the potential threats to incubating adults. Unlike most avian predators, foxes pose a significant risk of injury or death to adults of both species. Cackling geese, for instance, exhibit short flushing distances (Kellett and Alisauskas 2011) and glaucous gulls leave one adult alone on the nest during alternating incubating and feeding shifts (Bustnes et al. 2001), making both species vulnerable to fox attacks. Islets farther from shore may enhance adult survival by reducing predator speed when approaching the nest and by providing earlier predator detection and more reaction time for incubating birds. Thus, selection for islet characteristics may not only be driven by short-term reproductive success but also by the need to support long-term adult survival, which may be even more critical. For example, pink-footed geese (*Anser brachyrhynchus*) in Svalbard show higher nesting success in slope habitats but still select cliff habitats, likely to enhance adult survival. Fox-killed geese are often found in slope habitats but never in cliffs (Anderson et al. 2015). Similarly, in 2022, we observed a fox decapitate a female cackling goose incubating on a nest situated on a peninsula easily accessible to foxes, an observation that underscores the vulnerability of adults. Observational data on interactions between defensive nesting birds and offensive foxes would enhance our ability to model and quantify the strength of species interactions (Beardsell et al. 2024). Moreover, including incubating adult survival in future studies could reveal more complex drivers of nest site selection and population viability in natural communities (Rivers et al. 2025).

In our study area, islets farther from shore and surrounded by deeper water mainly result from polygon degradation (Corbeil-Robitaille et al. 2024), a process expected to accelerate with warmer climate (Liljedahl et al. 2016). As this will affect the availability of islets, understanding the drivers of islet selection by nesting birds could be key to anticipate the impact of warming on arctic community structure and dynamics.

Main prey availability as an indirect key factor in allospecific nest survival

Nest survival rates on pond shores and islets varied annually in both natural and artificial nests. While factors such as the physiological condition of incubating adults (Skinner et al. 1998) and their behavior (e.g., frequency and length of incubating recesses) may affect nest survival (Anderson et al. 2015), our experiments indicate that variations in predation pressure were a key driver of these interannual differences. Our conclusions are reinforced by the consistent patterns observed between natural and artificial nests, with survival of artificial nests being solely influenced by predation risk. Overall, our results strongly support the hypothesis that the protective quality of islets as prey refuges is modulated by predator foraging behavior, which appears closely tied to fluctuations in prey availability.

Predation pressure in prey partial refuges was closely linked to prey availability in our study area, with snow goose nest densities playing a dominant role. The summer of 2022 provided a rare opportunity of exceptionally low snow goose nest density within the colony (Appendix H), coupled with low lemming density. This prey scarcity coincided with significantly lower nest survival rates on islets compared to other years. In periods of low prey abundance, foxes may experience a much lower energy acquisition rate, prompting increased foraging efforts (Beardsell et al. 2024). For instance, foxes are typically more active and travel longer daily distances when lemming densities are low (Beardsell et al. 2022). Such elevated activity could result in a greater time spent foraging in wetlands, increasing the likelihood of encountering and detecting nests on islets. Additionally, foxes may exhibit a greater willingness to take risks (Brown and Kotler 2004; Berger-Tal et al. 2009; Beardsell et al. 2024). Experiments with captive red foxes (*Vulpes vulpes*) have shown that hungry individuals spent more time foraging in riskier patches compared to when they were in better condition (Berger-Tal et al. 2009). Such behavioral changes, driven by energetic constraints, could explain an increased risk-taking behavior by foxes, even towards nests located in partial refuges such as islets. Furthermore, foxes can prolong egg pulses by caching large amounts (sometimes exceeding 1,000 eggs per individual per season), which they can consume close to a year later (Samelius and Alisauskas 2000; Samelius et al. 2007). As such, both their current

and anticipated energetic states could influence the costs and benefits associated with predating islet nests.

We found strong evidence that snow goose nest densities in the landscape affected nest predation on islets, but little to no evidence that lemming densities did. The relatively low lemming densities throughout the study period, combined with the limited number of monitoring years and statistical constraints (i.e., multicollinearity inducing separate prey models; see Methods), may have reduced our ability to detect lemming effects. However, our findings align with prior observations of poor nest survival on islets during periods of prey scarcity. The presence of a large snow goose colony in our study area in most years likely buffered the impact of lemming fluctuations observed elsewhere (Iles et al. 2013; Gauthier et al. 2015; Flemming et al. 2019; Beardsell et al. 2024). Fox reproduction on Bylot Island is strongly tied to lemming availability (Gauthier et al. 2004; Giroux et al. 2012), yet when lemmings are scarce, only foxes with access to the goose colony reproduce, as it generally provides a reliable food source: eggs can be cached and consumed later, while goslings offer an immediate food supply for growing pups (Giroux et al. 2012). Remarkably, 2022 was the only year in the past two decades of monitoring with no fox reproduction observed across the entire ~600 km² study site of Bylot Island (Berteaux, unpublished data), emphasizing the critical role of goose colonies in mitigating food shortage when lemming densities are low. This buffering effect from the snow goose colony may explain the contrasting results previously reported on Bylot Island. Gauthier et al. (2015) and Beardsell et al. (2024), who investigated glaucous gull nest survival outside of the snow goose colony, showed that gull hatching success on both shore and islet nests was positively related to summer lemming density. Taken together, these observations highlight the importance of investigating how the energy intake rate influences fox behavior, rather than focusing solely on the influence of prey densities (Beardsell et al. 2024).

1.8 CONCLUSION

Our study examined spatio-temporal variations in nest predation risk on pond islets. We showed that islets serve as valuable partial refuges for some arctic-tundra

nesting birds and that nest predation risk was primarily modulated by arctic fox foraging behavior in response to prey availability, rather than islet physical characteristics. We thereby emphasize the importance of considering both biotic and abiotic drivers of predation risk to untangle the effect of prey refuges on prey vulnerability and ability to persist in the landscape. In addition, enhancing our understanding of the fitness costs experienced by predators foraging in partial prey refuges could offer key insights into their behavioral flexibility and how it can shape community structure.

1.9 ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank J. Clermont and F. Dulude-de Broin for their ideas and fieldwork, as well as the many people who collected data on Bylot Island. We especially thank E. Douville, S. Benoît, M. Weiss-Blais, E. Gagnon, T. Grandmont, L. Moisan and L. Landry-Ducharme, together with the goose and lemming teams for their help in the field. We are grateful to M.C. Cadieux and M.J. Rioux for their logistical support and data management. We thank A. Caron for statistical advice. We express our gratitude to the staff from Sirmilik National Park of Canada, the community of Mittimatalik and the Mittimatalik Hunters & Trappers Organization for supporting the Bylot Island long-term monitoring program. Finally, we thank P. Legagneux from the department of biology at Université Laval and F. Vézina from the department of biology at Université du Québec à Rimouski for their valuable insights and advice on this manuscript. This study was supported by (alphabetical order) the Fonds de recherche du Québec–Nature et technologies (FRQNT), Natural Resources Canada (Polar Continental Shelf Program), Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge Canada). Field techniques were approved by Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

M. Beaudoin, M.Z. Corbeil-Robitaille, E. Duchesne and J. Bêty conceived the study with contributions from coauthors. All authors contributed to field planning or data acquisition. M. Beaudoin conducted data curation and statistical analyses, with significant

help from E. Duchesne and A. Beardsell. M. Beaudoin led the writing, with review and editing from all coauthors.

The authors disclose the use of ChatGPT-4o for assisting with code debugging and improvement, brainstorming for text organization, and enhancing readability and language. The authors take full responsibility for the final review and content of this publication.

1.10 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix A. Nests sample size and annual main prey densities

Table A1. Number of natural nests monitored, and artificial nests deployed, in different microhabitats (islet or shore), along annual summer lemming densities and snow goose nest densities in the study area, on Bylot Island, Canada (2018-2019, 2022-2024).

Parameter	2018		2019		2022		2023		2024	
Microhabitat	Islet	Shore	Islet	Shore	Islet	Shore	Islet	Shore	Islet	Shore
Number of nests										
Cackling goose	15	11	20 ^a	16	18	3	16	33	0	0
Glaucous gull	15	1	12	0	18	0	10	2	0	0
Artificial	0	0	0	0	59	59	79	79	41	41
Summer lemming density (ind/km²)	3.3		233		5.3		4.7		? ^b	
Snow goose density (nests/km²)	107		161		23		74		? ^b	

^a 18 out of 20 nests had known physical characteristics (distance and depth)

^b See Table A2 for rough estimate

Table A2. Annual snow goose nest density in the core of the study area, along July lemming density in the study area, on Bylot Island, Canada (2022-2024).

Main prey density	2022	2023	2024
July lemming density (ind/km²)	6.7	9.4	496.9
Snow goose nest density in the core of the colony (nests/km²)	409	1056	814 ^a

^a Inferred from a systemic nest survey conducted after the goose hatching period, which likely led to an underestimation of genuine nest density

Table A3. Sample size for categorical physical characteristics of islets used for artificial nests experiments performed in the study area, on Bylot Island, Canada (2022-2024)

Distance Depth	1-4 m			5-10 m			11-15 m			16-20 m		
	2022	2023	2024	2022	2023	2024	2022	2023	2024	2022	2023	2024
5-15 cm	6	11	1	4	7	2	-	1	-	-	-	-
20-30 cm	4	11	3	19	25	14	3	7	3	-	-	-
>30 cm	2	5	5	14	9	11	6	1	2	1	2	-

Appendix B. Design for covered artificial nest experiments

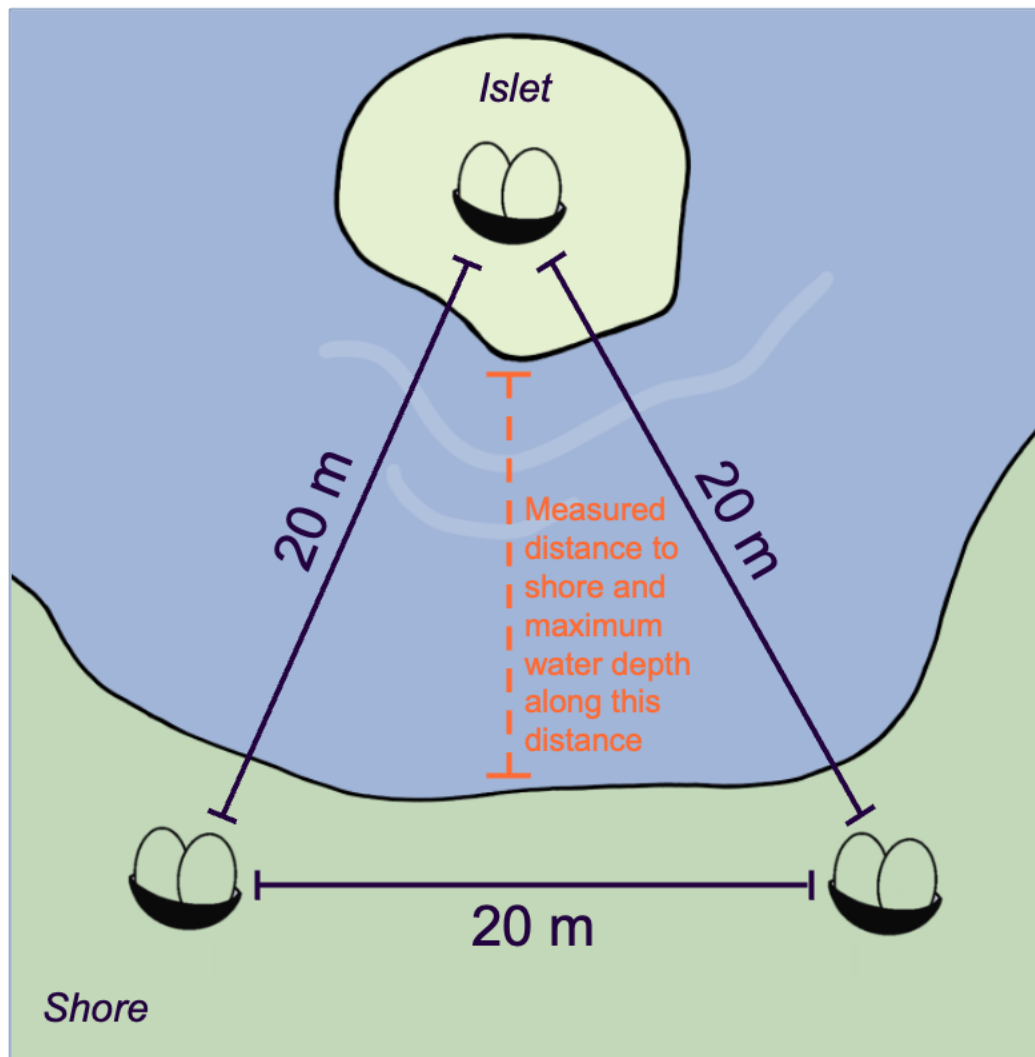


Figure B1. Layout of the experimental design: three paired covered artificial nests were deployed in triads in wetland habitats within the study area. The artificial nests were spaced 20 meters apart, with one nest located on an islet and the other two positioned on the nearest shore. We measured the shortest distance from the islet to the shore, as well as the maximum water depth along this distance. This design allowed us to test microhabitat effects knowing that a fox came at $\leq 20\text{m}$ from each artificial nest.

Appendix C. Distance-weighted functions

The arctic fox can jump distances of up to 4 meters (Bahr 1989) and must swim in water deeper than 30 cm (based on measurements from 34 fox carcasses, M. Beaudoin, unpublished). Given these physical limitations, we applied distance-weighted functions to account for a potential decrease in the influence of distance to shore and water depth as the distance from the biological response point increases (Miguet, Fahrig, and Lavigne 2017).

For each Euclidean variable, we created decay variables using the negative exponential function $e^{-\alpha/Distance}$ or $e^{-\alpha/Depth}$, where α ranged between the minimum and maximum Euclidean values of distance or depth for each dataset. For cackling goose nests, we tested α values of 1, 5, 10, 20 and 45 for distance, but none for depth, as models failed to converge with depth variable. For glaucous gull nests, we tested α values of 1, 5, 10, 20, 35 for distance, and 7, 15, 30, and 41 for depth. For artificial nests, we tested α values of 1, 5, 10 and 20 for distance and 5, 15, 30, 60, and 75 for depth. These decay variables were scaled between 0 and 1, with higher values corresponding to the influence at great distance or depth.

For each nest dataset, we performed a separate model selection for each physical characteristic to identify which distance and depth decay variables best fit the data. For distance, we created a set of global models, each including the variables of interest (all variables from global model except distance) alongside one of the distance decay variables. For depth, we created similar models, each including the variables of interest (all variables from global model except depth) alongside one of the depth decay variables. Models were ranked using Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc), $\Delta AICc$ and AICc-weights, using the R package *AICcmodavg*, version 2.3.1 (Mazerolle 2023). Models with $\Delta AICc \leq 2$ were considered competitive (D. R. Anderson and Burnham 2002). When more than one model was competitive, we chose the model with the best goodness of fit, indicated by the highest weight.

As we developed two global models for cackling geese and glaucous gulls (one per main prey), we conducted a sensitivity analysis comparing model selection outcomes for distance and depth decay variables across the global models. For glaucous gulls, we obtained the same selected distance and depth decay variables. However, the best-supported model differed for cackling geese, leading us to retain two distance decay variables for this specie.

For cackling goose nests, we retained *Distance decay* = $e^{-45/Distance}$ (from snow goose global model) and $e^{-1/Distance}$ (from lemming global model); for glaucous gull nests, *Distance decay* = $e^{-1/Distance}$ and *Depth decay* = $e^{-7/Depth}$; and for artificial nests, *Distance decay* = $e^{-1/Distance}$ and *Depth decay* = $e^{-75/Depth}$. These selected decay variables were then used in the final model selection, performed using different combinations of explanatory variables for each dataset.

Appendix D. Full model selection for microhabitat and main prey densities, or year, effects on nest survival of cackling goose and artificial nests

Cackling Goose Nests

Table D1. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 132). All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Microhab + SnowG	4	184.16	0.00	0.56	-87.92
Microhab + SnowG + Lem	5	186.00	1.84	0.22	-87.76
Microhab	3	188.17	4.01	0.08	-90.99
Microhab + Lem	4	188.36	4.20	0.07	-90.02
SnowG	3	189.03	4.87	0.05	-91.42
SnowG + Lem	4	191.06	6.90	0.02	-91.37
Lem	3	193.87	9.71	0.00	-93.84
Null	2	194.41	10.25	0.00	-95.16

Table D2. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 132). Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.

Models	Int.	Microhab _{islet}	SnowG	Lem
Microhab + SnowG	0.43 [-1.91;2.35]	1.31 [0.40;2.41]	0.03 [0.02;0.06]	
Microhab + SnowG + Lem	0.10 [-2.54;2.29]	1.34 [0.47;2.54]	0.04 [0.01;0.08]	-0.004 [-0.02;0.02]

Artificial nests

Table D3. Generalized linear model selection of the effects of nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and year on nest survival for artificial nests (2022-2024) on Bylot Island (N = 358). All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Microhab + Year	4	368.47	0.00	0.64	-180.18
Year	3	370.23	1.76	0.27	-182.08
Microhab + Year + Microhab:Year	6	372.53	4.06	0.08	-180.14
Microhab	2	378.23	9.76	0.00	-187.10
Null	1	379.88	11.41	0.00	-188.94

Table D4. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects nest microhabitat (Microhab: islet vs. shore) and year on nest survival for artificial nests (2022-2024) on Bylot Island (N = 358). Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.

Models	Int.	Microhab _{islet}	Year ₂₀₂₃	Year ₂₀₂₄
Microhab + Year	-2.37 [-3.20;1.78]	0.51 [0.00;1.06]	1.12 [0.48;1.92]	1.16 [0.42;2.00]
Year	-2.09 [-2.76;-1.59]		1.11 [0.48;1.88]	1.15 [0.40;2.00]

Appendix E. Model selection for choice of decay physical characteristics variables for cackling goose, glaucous gull and artificial nests survival analysis

Cackling Goose Nests

Table E1. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for cackling geese nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist⁴⁵ + SnowG	3	80.55	0.00	0.47	-37.09
Dist²⁰ + SnowG	3	82.22	1.67	0.20	-37.92
Dist ¹⁰ + SnowG	3	83.28	2.73	0.12	-38.45
Dist ¹ + SnowG	3	83.45	2.90	0.11	-38.54
Dist ⁵ + SnowG	3	83.60	3.04	0.10	-38.61

Table E2. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for cackling geese nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist¹ + Lem	3	109.00	0.00	0.41	-51.31
Dist⁵ + Lem	3	109.98	0.98	0.25	-51.80
Dist¹⁰ + Lem	3	110.91	1.92	0.16	-52.27
Dist ²⁰ + Lem	3	111.95	2.96	0.09	-52.79
Dist ⁴⁵ + Lem	3	112.34	3.35	0.08	-52.98

Glaucous Gull Nests

Table E3. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik).

Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist³⁵ + Depth + SnowG	4	79.15	0.00	0.24	-35.18
Dist¹ + Depth + SnowG	4	79.39	0.24	0.21	-35.30
Dist²⁰ + Depth + SnowG	4	79.63	0.48	0.19	-35.41
Dist⁵ + Depth + SnowG	4	79.67	0.52	0.19	-35.44
Dist¹⁰ + Depth + SnowG	4	79.84	0.69	0.17	-35.52

Table E4. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist¹ + Depth + Lem	4	93.38	0.00	0.32	-42.29
Dist⁵ + Depth + Lem	4	94.31	0.93	0.20	-42.76
Dist³⁵ + Depth + Lem	4	94.57	1.19	0.18	-42.89
Dist¹⁰ + Depth + Lem	4	94.85	1.47	0.15	-43.03
Dist²⁰ + Depth + Lem	4	94.88	1.50	0.15	-43.04

Table E5. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist + Depth⁷ + SnowG	4	78.89	0.00	0.26	-35.05
Dist + Depth¹⁵ + SnowG	4	78.92	0.03	0.25	-35.06
Dist + Depth³⁰ + SnowG	4	78.97	0.08	0.25	-35.09
Dist + Depth⁴¹ + SnowG	4	79.00	0.10	0.24	-35.10

Table E6. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and lemming densities (Lem) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist + Depth⁷ + Lem	4	94.21	0.00	0.25	-42.71
Dist + Depth¹⁵ + Lem	4	94.25	0.03	0.25	-42.72
Dist + Depth⁴¹ + Lem	4	94.25	0.04	0.25	-42.73
Dist + Depth³⁰ + Lem	4	94.26	0.05	0.25	-42.73

Artificial Nests

Table E7. Generalized linear model selection for the choice of the distance decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist¹ + Depth + Year	5	198.15	0.00	0.43	-93.90
Dist⁵ + Depth + Year	5	198.89	0.74	0.29	-94.27
Dist¹⁰ + Depth + Year	5	199.66	1.51	0.20	-94.66
Dist ²⁰ + Depth + Year	5	201.57	3.42	0.08	-95.61

Table E8. Generalized linear model selection for the choice of the depth decay variable for analyzing the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Depth variables indicate the transformations tested. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist + Depth⁷⁵ + Year	5	200.58	0.00	0.26	-95.12
Dist + Depth⁶⁰ + Year	5	200.76	0.18	0.24	-95.21
Dist + Depth³⁰ + Year	5	201.18	0.60	0.19	-95.42
Dist + Depth¹⁵ + Year	5	201.50	0.92	0.16	-95.58
Dist + Depth⁵ + Year	5	201.80	1.23	0.14	-95.73

Appendix F. Full model selection for islet physical characteristics and main prey densities, or year, on nest survival of cackling goose, glaucous gull and artificial nests

Cackling Goose Nests

Table F1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nest densities (SnowG) on the probability of nest survival for cackling goose nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67). The exponents in the Dist variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist⁴⁵ + SnowG	3	80.55	0.00	0.48	-37.09
SnowG	2	81.42	0.87	0.31	-38.62
Dist + SnowG	3	82.30	1.75	0.20	-37.96
Dist ¹ + Lem	3	109.00	28.45	0.00	-51.31
Lem	2	110.17	29.62	0.00	-52.99
Dist + Lem	3	111.84	31.29	0.00	-52.73
Null	1	123.23	42.67	0.00	-60.58
Dist ¹	2	123.59	43.04	0.00	-59.70
Dist ⁴⁵	2	124.52	43.97	0.00	-60.17
Dist	2	125.30	44.75	0.00	-60.56

Table F2. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist) and main prey densities (lemmings and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for cackling goose nesting on islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 67).

The exponents in the Dist variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.

Models	Int.	Dist	SnowG
Dist ⁴⁵ + SnowG	0.53 [-1.29;1.58]	10.45 [-3.36;48.07]	0.05 [0.03;0.08]
SnowG	0.96 [-0.37;1.94]		0.05 [0.03;0.07]
Dist + SnowG	0.37 [-1.94;1.85]	0.04 [-0.06;0.18]	0.05 [0.03;0.08]

Glaucous Gull Nests

Table F3. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and main prey densities (lemmings (Lem) and snow goose nests (SnowG)) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist + SnowG	3	76.72	0.00	0.27	-35.13
Dist¹ + SnowG	3	77.17	0.45	0.21	-35.35
SnowG	2	78.34	1.62	0.12	-37.06
Dist + Depth ⁷ + SnowG	4	78.89	2.17	0.09	-35.05
Dist + Depth + SnowG	4	79.02	2.30	0.08	-35.11
Dist ¹ + Depth ⁷ + SnowG	4	79.07	2.35	0.08	-35.14
Dist ¹ + Depth + SnowG	4	79.39	2.67	0.07	-35.3
Depth ⁷ + SnowG	3	80.52	3.80	0.04	-37.03
Depth + SnowG	3	80.58	3.86	0.04	-37.05
Dist ¹	2	89.91	13.19	0.00	-42.84
Dist ¹ + Lem	3	91.06	14.34	0.00	-42.3
Dist	2	91.43	14.71	0.00	-43.6
Dist ¹ + Depth ⁷	3	91.71	14.99	0.00	-42.62
Dist + Lem	3	91.93	15.21	0.00	-42.73
Dist ¹ + Depth	3	92.08	15.36	0.00	-42.81
Dist ¹ + Depth ⁷ + Lem	4	93.16	16.44	0.00	-42.18
Dist ¹ + Depth + Lem	4	93.38	16.66	0.00	-42.29
Dist + Depth ⁷	3	93.39	16.67	0.00	-43.46
Null	1	93.56	16.84	0.00	-45.74
Dist + Depth	3	93.65	16.93	0.00	-43.59
Lem	2	94.16	17.44	0.00	-44.97
Dist + Depth ⁷ + Lem	4	94.21	17.49	0.00	-42.71
Dist + Depth + Lem	4	94.24	17.52	0.00	-42.72
Depth	2	95.66	18.94	0.00	-45.71
Depth ⁷	2	95.68	18.96	0.00	-45.73
Depth + Lem	3	96.28	19.56	0.00	-44.90
Depth ⁷ + Lem	3	96.40	19.68	0.00	-44.97

Table F4. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and main prey densities (lemmings and snow goose nests (SnowG) on the probability of nest survival for glaucous gulls nesting islets (2018, 2019, 2022 and 2023) on Bylot Island (N = 55). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are shown between square brackets.

Models	Int.	Dist	SnowG
Dist + SnowG	1.07 [-0.63;2.41]	0.07 [-0.01;0.17]	0.03 [0.01;0.05]
Dist ¹ + SnowG	-2.75 [-12.87;0.37]	5.38 [1.59;16.48]	0.02 [0.01;0.05]
SnowG	2.09 [1.05;3.06]		0.02 [0.01;0.05]

Artificial Nests

Table F5. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. All candidate models are presented with their number of parameters (K), the change in AICc from the best-supported model (ΔAICc), Akaike weight (W), and Log-Likelihood (LogLik). Competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) are illustrated in bold.

Models	K	AICc	ΔAICc	W	LogLik
Dist¹ + Year	4	197.35	0.00	0.26	-94.56
Dist¹ + Depth + Year	5	198.15	0.80	0.18	-93.90
Dist¹ + Depth⁷⁵ + Year	5	198.15	0.80	0.17	-93.90
Dist + Year	4	200.04	2.69	0.07	-95.91
Dist + Depth ⁷⁵ + Year	5	200.58	3.23	0.05	-95.12
Dist + Depth + Year	5	200.69	3.34	0.05	-95.17
Dist ¹ + Depth ⁷⁵ + Year + Depth ⁷⁵ :Year	7	200.79	3.44	0.05	-93.07
Dist ¹ + Depth + Year + Depth:Year	7	200.83	3.48	0.05	-93.09
Dist ¹ + Depth ⁷⁵ + Year + Dist ¹ :Year	7	201.68	4.33	0.03	-93.51
Dist ¹ + Depth + Year + Dist ¹ :Year	7	201.69	4.34	0.03	-93.52
Dist + Depth ⁷⁵ + Year + Depth ⁷⁵ :Year	7	203.29	5.94	0.01	-94.32
Dist + Depth ⁷⁵ + Year + Dist:Year	7	203.44	6.09	0.01	-94.39
Dist + Depth + Year + Depth:Year	7	203.50	6.14	0.01	-94.42
Dist + Depth + Year + Dist:Year	7	203.59	6.24	0.01	-94.47
Year	3	204.23	6.88	0.01	-99.05
Depth ⁷⁵ + Year	4	205.56	8.21	0.00	-98.67
Depth + Year	4	205.81	8.46	0.00	-98.79
Null	1	208.13	10.78	0.00	-103.06

Table F6. Coefficient estimates of competitive models from the generalized linear model selection of the effects of distance to shore (Dist), water depth (Depth) and year on the probability of nest survival for artificial nests located on islets (2022-2024) on Bylot Island (N = 179). The exponents in the Dist and Depth variables indicate the selected decay functions. The coefficients of both Euclidean and Decay variables are presented under the same column. Coefficients' 95% confidence intervals are presented between square brackets.

Models	Int.	Dist	Depth	Year₂₀₂₃	Year₂₀₂₄
Dist ¹ + Year	-7.23 [-13.12;-3.86]	6.29 [2.38;12.84]		1.24 [0.44;2.41]	1.26 [0.27;2.48]
Dist ¹ + Depth + Year	-7.09 [-13.09;-3.71]	6.73 [2.77;13.51]	-0.02 [-0.05;0.01]	1.18 [0.33;2.32]	1.30 [0.31;2.54]
Dist ¹ + Depth ⁷⁵ + Year	-7.24 [-13.24;-3.94]	6.60 [2.71;13.27]	-2.89 [-9.17;1.84]	1.19 [0.34;2.29]	1.30 [0.33;2.49]

Appendix G. Islets surrounded by ice

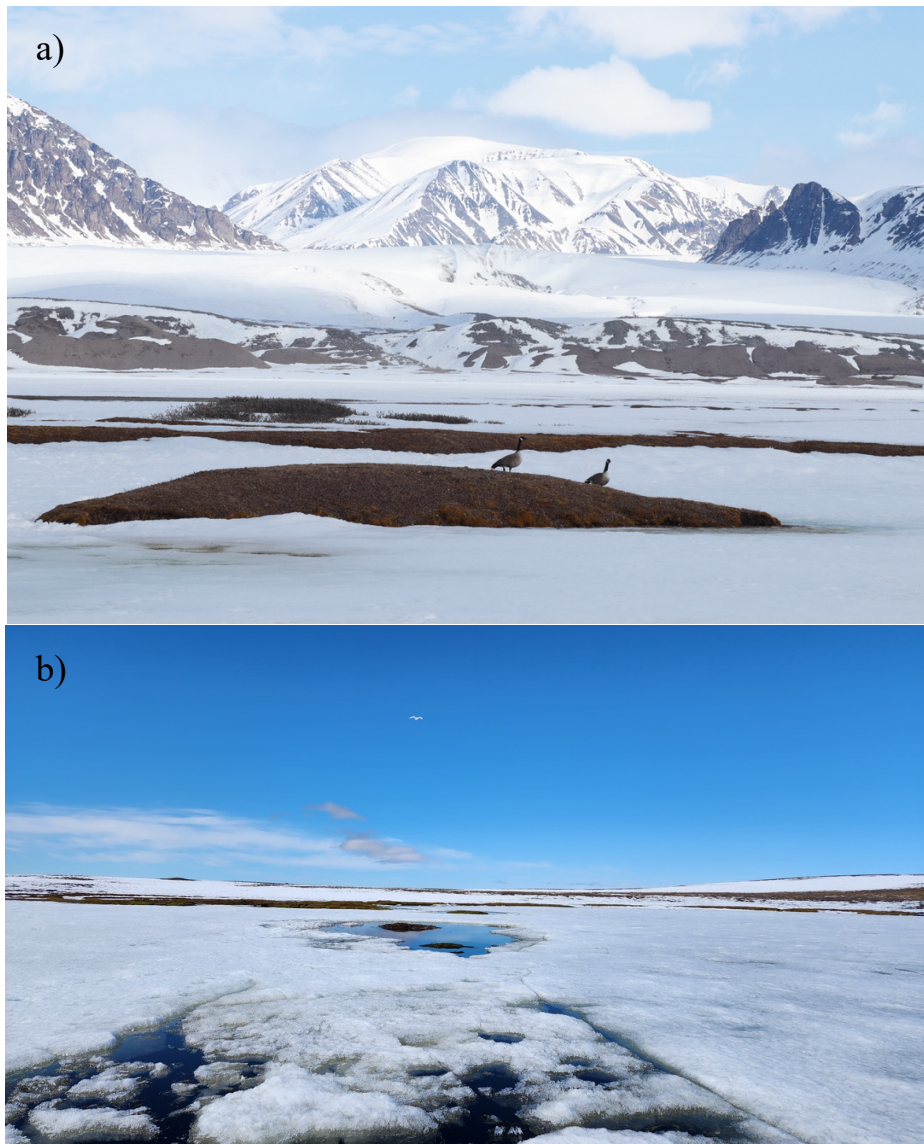


Figure G1. In years with a late spring breakup, a few islets in ponds are still surrounded by significant ice sheet when egg-laying is initiated. Photos taken on a) June 13th 2023 and b) June 30th 2023.

Appendix H. Snow goose nest densities from 2012-2023

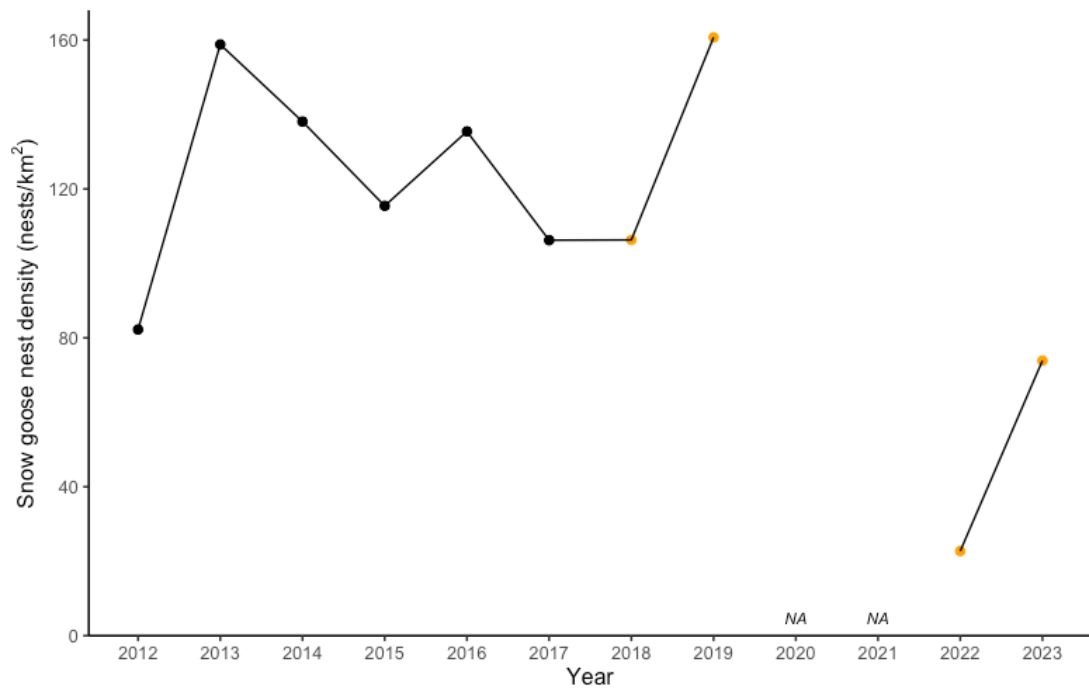


Figure H1. Snow goose nest densities (nests/km²) in the 150 km² study area in Bylot Island over the past decade. Orange points indicate data used in this study. No data are available for 2020-2021 due to COVID-19 pandemic.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Contributions

Les caractéristiques physiques du paysage modulent l'occurrence et l'intensité des interactions prédateurs-proies en interagissant avec les dynamiques des communautés (Cherif et al. 2024). Il peut toutefois être ardu de distinguer l'influence respective des facteurs abiotiques et biotiques sur le risque de prédation, car cela nécessite une excellente compréhension du système d'étude. Bénéficiant d'un suivi écosystémique à long terme à l'Île Bylot (Nunavut, Canada), j'ai étudié la variation spatio-temporelle du risque de prédation sur les nids d'oiseaux situés sur des îlots dans les étangs de la toundra. Plus précisément, j'ai examiné comment le microhabitat du nid (îlot ou berge), les caractéristiques physiques des îlots (distance à la berge et profondeur d'eau entre la berge et l'îlot) et les densités des proies principales du renard arctique influençaient la survie de nids naturels et artificiels. En répondant à ces objectifs spécifiques, cette étude contribue à une meilleure compréhension des mécanismes biophysiques liant certaines espèces d'oiseaux nicheurs arctiques à la structure du paysage.

Mon étude se distingue par la combinaison d'un suivi observationnel de nids naturels et d'expériences contrôlées utilisant des nids artificiels en milieu naturel. À ma connaissance, il s'agit d'une première dans la recherche sur le risque de prédation sur des îlots de la toundra arctique. La complémentarité de ces deux approches constitue une force majeure de mon étude. En effet, la survie des nids naturels dépend de l'efficacité des stratégies anti-prédatrice des adultes incubateurs, alors que celle des nids artificiels reflète uniquement le risque de prédation relatif. Les expériences de nids artificiels permettent ainsi une analyse standardisée du risque de prédation relatif en contrôlant les effets confondants propres aux vrais nids, telles que des différences comportementales interspécifiques, intraspécifiques, temporelles ou spatiales (McKinnon et al. 2010). Cette approche met en lumière les variations du risque de prédation sous-jacent auxquelles les adultes incubateurs doivent répondre et s'adapter.

En parallèle, l'intégration de la dimension multiproies renforce également notre compréhension des mécanismes par lesquels les oiseaux nicheurs bénéficient d'une protection partielle contre les prédateurs terrestres sur les îlots. Cette approche repose sur les données de l'un des programmes de surveillance écologique les plus complets de l'Arctique canadien, qui offre une connaissance approfondie du réseau de vertébrés au site d'étude (Gauthier et al. 2024b). Grâce à cette expertise, j'ai pu réaliser des analyses détaillées du risque de prédation en reliant l'influence des caractéristiques du site de nidification aux dynamiques des interactions entre quelques espèces clés du réseau de vertébrés arctiques. Cela nous aide à mieux cerner les liens de causalités entre le microhabitat et les interactions prédateurs-proies (Schmidt 1999).

Mes résultats montrent, comme attendu, que l'accessibilité d'un microhabitat aux renards arctiques influence la distribution spatiale du risque de prédation. En effet, la survie des nids sur les îlots était plus élevée que celle des nids situés sur les berges des étangs. Ces résultats suggèrent que la barrière d'eau entourant les îlots augmente les coûts de la prédation des nids pour les renards arctiques (Lecomte et al. 2008; Gauthier et al. 2015). De plus, pour les nids sur îlots, la survie augmentait avec la distance à la berge. Toutefois, cet effet était peu marqué pour les nids naturels. De même, la profondeur d'eau semblait avoir peu d'influence sur la survie des nids, qu'ils soient naturels ou artificiels. Les oiseaux nichant sur des îlots variés dans les étangs du site d'étude semblent donc bien s'adapter aux variations spatiales, à fine échelle, du risque de prédation.

Conformément à mon hypothèse, mes résultats suggèrent également que les renards arctiques sont plus susceptibles d'attaquer des proies dans des microhabitats moins accessibles lorsque leur taux d'acquisition est faible. En effet, lors d'une année de très faible densité de proies, la pression de prédation sur les nids naturels et artificiels situés sur des îlots était plus élevée. Cela indique que le niveau de disponibilité des proies modifie le rapport coûts-bénéfices de la prédation des nids sur les îlots, engendrant un ajustement du comportement des renards arctiques (Gauthier et al. 2015). La protection offerte par les îlots varie donc temporellement. Ainsi, bien que les oiseaux nichant dans des refuges partiels évitent généralement la prédation à fine échelle (Clermont et al. 2021; Duchesne et al. 2021), ils demeurent exposés au risque de prédation lorsque les proies

principales du renard se raréfient. Ces résultats illustrent les mécanismes et les interactions indirectes entre espèces ayant le renard arctique comme prédateur commun, qui plus est, dans des environnements où les densités des proies fluctuent fortement (Bêty et al. 2002; Mckinnon et al. 2013; Duchesne et al. 2021).

En somme, j'ai mis en évidence dans ce travail collaboratif l'influence des caractéristiques du site de nidification et des variations temporelles dans la disponibilité des proies sur le risque de prédation dans les microhabitats refuges. Nos résultats mettent en lumière le rôle des îlots comme refuges partiels contre la prédation dans le Haut-Arctique canadien et soulignent l'importance de considérer les interactions prédateurs-proies aux bonnes échelles spatiales et temporelles (Schmidt 1999). Ultimement, cette étude contribue à mieux expliquer la distribution et l'occurrence des espèces, ainsi que les facteurs favorisant la biodiversité vertébrée dans la toundra arctique.

Limites de l'étude et améliorations possibles

Certaines limites de l'étude méritent d'être mentionnées, notamment la taille réduite des échantillons pour les analyses de survie des nids naturels (quelques dizaines de nids suivis par an sur 4 ans). Cette limite aux tailles d'échantillons s'explique par les énormes contraintes logistiques de la recherche écologique multiannuelle en milieu nordique éloigné. Des tailles d'échantillon modestes limitent la puissance statistique des modèles et pourraient avoir affecté la précision des estimés. L'absence de différences significatives doit donc être interprétée avec prudence, notamment en ce qui concerne l'influence des caractéristiques physiques des îlots et des densités de lemmings. Néanmoins, mon objectif étant d'identifier les grandes tendances plutôt que de prédire précisément le risque de prédation sur les îlots, j'ai réussi à mettre en évidence les différences d'influence des contraintes abiotiques et biotiques sur le comportement de prédation des renards arctiques. Un suivi à plus long terme permettrait de valider les tendances observées en considérant plusieurs années caractérisées par différentes combinaisons de densités de lemmings et d'oies des neiges. Cela affinerait la représentativité de leurs influences respectives sur la pression de prédation exercée par les renards arctiques, même dans les refuges partiels. Par ailleurs, un jeu de données plus

large permettrait l'intégration d'interactions entre variables, voire l'inclusion de nouvelles variables, renforçant potentiellement la robustesse des résultats.

Les valeurs de durée d'exposition utilisées pour l'analyse de la survie des nids naturels présentent également certaines limites, notamment pour les nids prédatés. En effet, pour ces nids, l'exposition correspondait au nombre de jours écoulés entre la découverte du nid et le point médian entre la dernière date où il était actif (c.-à-d. avec au moins un œuf couvé par un adulte) et la date à laquelle il a été constaté comme prédaté. De nouveau, en raison de contraintes logistiques, l'intervalle entre deux revisites de nid était généralement long. En moyenne, 11 jours se sont écoulés pour les bernaches et 12 jours pour les goélands entre la dernière observation d'un nid actif et le moment où il était trouvé prédaté. Vu la taille d'échantillon modeste dont je disposais, il n'était pas possible de filtrer les données pour ne conserver que les nids bénéficiant d'un suivi plus rapproché. Ainsi, les durées d'exposition des nids naturels pourraient avoir été légèrement surestimées ou sous-estimées, bien que l'erreur soit probablement distribuée de manière aléatoire. Par ailleurs, même si elle n'est pas parfaite, cette approche reste préférable à simplement ignorer les variations de durées d'exposition des nids. En effet, elle permet d'éviter un biais qui aurait autrement été entraîné en supposant que tous les nids ont la même durée d'exposition alors qu'ils ont été découverts à différents moments (Shaffer 2004).

Une autre limite méthodologique réside dans l'évaluation de l'impact de la profondeur d'eau sur le risque de prédation sur un îlot. En effet, nous avons utilisé la profondeur d'eau maximale entre l'îlot et la berge la plus proche comme proxy de l'accessibilité pour un renard. Cette mesure est toutefois une estimation imparfaite des contraintes auxquelles fait face un renard, puisque la profondeur d'eau pouvait varier le long de la distance entre la berge et l'îlot. Une caractérisation plus détaillée de la profondeur tout au long de la distance pour atteindre l'îlot aurait sans doute mieux reflété son influence sur le risque de prédation. Toutefois, la difficulté de mesurer avec précision et exactitude cette bathymétrie (ainsi que son évolution au cours du temps) limitait grandement la possibilité de ce type d'échantillonnage. Ainsi, même si les contraintes pour un renard arctique n'étaient qu'estimées, notre approche était la plus cohérente pour

obtenir un point de référence commun entre les îlots, nous permettant de comparer l'influence de la profondeur d'eau sur le comportement des renards arctiques. Dans une prochaine étape, il serait intéressant d'également considérer la nature du substrat au fond des étangs, puisqu'elle pourrait aussi influencer les coûts pour atteindre un îlot. En particulier, un fond meuble (p. ex., boue) dans un étang peu profond pourrait créer une contrainte supplémentaire aux renards à cause d'une force de succion entraînée par l'enfoncement dans le substrat. Cette force pourrait entraîner des coûts énergétiques supplémentaires (Liu, Huang, and Qian 2023) pour les renards et un tel substrat pourrait requérir un nettoyage postérieur. Puisque les renards arctiques semblent éviter de marcher dans la boue (S. Lai, observations personnelles), il serait fort pertinent d'intégrer l'influence du substrat sur le risque de prédation dans de futures études.

Finalement, nous avons mis l'accent sur la réponse fonctionnelle des renards arctiques aux variations de disponibilités de proies. Cependant, nous n'avons pas considéré leur réponse numérique à celles-ci, bien que la reproduction des renards sur l'Île Bylot soit étroitement liée aux fluctuations de densités des lemmings, les couples se reproduisant majoritairement lors des années de forte densité (Gauthier et al. 2004; Giroux et al. 2012). Comme la densité locale des prédateurs peut aussi influencer la survie des nids (Iles et al. 2013; Flemming et al. 2019; Dulude-de Broin et al. 2023), inclure les densités annuelles locales de renards adultes dans nos modèles aurait permis une évaluation plus complète des potentielles sources de variation de la pression de prédation (Holt 1977). Faute d'estimations robustes des densités de renards dans l'aire d'étude et d'une petite taille d'échantillon limitant la puissance statistique des modèles, cette variable n'a pas pu être intégrée. Toutefois, plusieurs éléments suggèrent que notre interprétation demeure valable. La dispersion de la plupart des renardeaux à la fin de l'été suggère que la reproduction de l'année précédente a un impact limité sur les densités locales de prédateurs (Gravel, Lai, and Berteaux 2023), et le chevauchement des domaines vitaux des renards est faible (Clermont et al. 2021). Par ailleurs, la survie des nids artificiels, évaluée sur une courte période avec des revisites quotidiennes, était sans doute davantage influencée par des changements comportementaux des renards que par leur nombre. Ainsi, j'ai confiance que les résultats offrent une représentation cohérente des principales composantes modulant la pression de prédation dans notre aire d'étude.

Perspectives

Mon étude a permis de mettre en lumière la variation spatio-temporelle du risque de prédation par le renard arctique sur les nids d'oiseaux nichant sur des îlots. Toutefois, certains questionnements face à ce risque demandent encore des réponses, offrant plusieurs perspectives de recherches.

Une suite logique à cette étude serait de mieux discerner le « quand » et le « comment » des événements de prédation sur les îlots. En effet, il serait pertinent de réaliser des observations comportementales en milieux humides riches en îlots afin d'explorer les interactions directes entre renards arctiques et oiseaux nichant sur des îlots, ce qui pallierait un manque dans la littérature. Un objectif principal pourrait être d'affiner notre compréhension du risque de prédation, en déterminant et expliquant les probabilités d'attaque et de succès d'attaque des renards sur des nids situés sur des îlots, et ce, dans différents contextes. Ceci pourrait se réaliser grâce à des observations depuis des caches ou à l'aide de pièges caméras vidéo. L'influence de la présence d'aucun, un ou deux parents incubateurs au nid, ou encore de l'espèce nicheuse (p. ex. bernaches de Hutchins versus goéland bourgmestre) sur ces probabilités pourrait par exemple être évaluée. Ces valeurs pourraient notamment servir à paramétrer des modèles mécanistiques, dont l'usage est prôné par un nombre grandissant d'études, puisqu'ils permettent d'intégrer une variété de facteurs influençant le risque de prédation (Beardsell et al. 2023; Prokopenko et al. 2023; Cherif et al. 2024).

Ces observations permettraient également de mieux quantifier les coûts de la prédation pour les renards, coûts qui ont parfois dû être supposés dans l'interprétation biologique de mes résultats. C'est notamment le cas du risque de blessure encouru par un renard devant nager jusqu'à un îlot. Vu la vulnérabilité des renards face aux contre-attaques des oiseaux, en raison de l'exposition de leur tête et leurs yeux aux coups de bec et d'ailes, ainsi que leur agilité réduite dans l'eau, ce risque est bien réel, mais il n'a encore jamais été quantifié. Une telle évaluation améliorerait non seulement notre compréhension de l'influence du risque de blessure sur la prise de décision des renards, mais serait également un riche apport à la maigre littérature portant sur le risque de blessure chez les prédateurs (Mukherjee and Heithaus 2013).

Par ailleurs, les caractéristiques physiques des îlots ne semblent exercer qu'une faible influence sur la survie des nids naturels, pourtant, les oiseaux sélectionnent les îlots à plus grandes distances de la berge et entourés de plus grandes profondeurs d'eau (Corbeil-Robitaille et al. 2024). Ainsi, notre hypothèse d'une stratégie anti-prédatrice visant à maximiser le succès reproducteur pourrait être incomplète. Il est possible que d'autres bénéfices aient été négligés, tels que l'optimisation de la survie des adultes incubateurs ou la réduction du stress associé à la proximité des prédateurs. Il serait donc fort pertinent d'élargir les analyses futures, non seulement aux nids situés sur les îlots, mais également aux adultes incubateurs qui les défendent. En ce qui concerne la survie, les petites tailles de populations d'oiseaux nichant sur les îlots de l'Île Bylot limitent actuellement les possibilités de constater des blessures ou des mortalités causées par les renards aux adultes incubateurs. Toutefois, la population locale de bernache de Hutchins étant en croissance démographique exponentielle (Moisan et al. sous presse), peut-être que de telles observations pourraient devenir plus fréquentes dans les prochaines années, qui plus est si la disponibilité des îlots se retrouve limitée par un grand nombre d'oiseaux nicheurs sélectionnant ces refuges.

Enfin, dans un contexte de changements climatiques globaux, où le recul de la cryosphère peut influencer la distribution et le succès reproducteur de nombreuses espèces (Petersen 1990; Schmidt et al. 2019; Keyser et al. 2023), il devient hautement pertinent d'intégrer l'influence de la dynamique de la cryosphère aux analyses de sélection d'habitats et de risque de prédation (Boelman et al. 2019). Ainsi, un projet pourrait se pencher sur les patrons de fonte des neiges et glaces printanières dans les étangs comportant des îlots. Un premier objectif pourrait toucher à l'évolution de la présence de ces glaces et à leur influence sur la disponibilité des îlots accessibles et utilisés par les oiseaux lors de la période du choix du site de nidification. Pour ce faire, l'usage de données satellitaires, couplé à des mesures journalières *in situ* (p. ex. par photographies aériennes à partir des drones), permettraient de suivre la répartition spatiale des glaces durant la fonte printanière. Il serait alors possible de comparer la répartition spatiale des sites de nidification sélectionnés par les oiseaux entre les années, en lien avec les dates de ponte et les patrons de fonte printanière. En complément, un second objectif pourrait porter sur le risque de prédation sur les îlots (eux-mêmes libres de neige et de

glace) en fonction de la couverture de glace les entourant dans les étangs. Lors des années de fonte tardive, certains étangs conservent plus longtemps leur couverture de glace, fournissant des ponts de glace qui pourraient faciliter l'accès aux îlots pour les renards arctiques. En effet, l'accès aux nids sur ces îlots pourrait simplement se faire en marchant sur ces ponts de glace. À l'inverse, lorsque la couche de glace devient mince et fragile, il pourrait s'avérer plus risqué pour les renards de s'y aventurer. Des expériences de terrain avec des nids artificiels se prêteraient très bien à ce second objectif (McKinnon et al. 2010). Les connaissances acquises par cette recherche pourraient aider à anticiper les effets potentiels des variations du couvert de glace dans les étangs sur la productivité aviaire dans les milieux humides arctiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrams, P. A., and C. J. Walters. 1996. Invulnerable Prey and the Paradox of Enrichment. *Ecology* 77 (4): 1125–1133.
- Albrecht, T., D. Hořák, J. Kreisinger, K. Weidinger, P. Klvaňa, and T. C. Michot. 2006. Factors Determining Pochard Nest Predation Along a Wetland Gradient. *The Journal of Wildlife Management* 70 (3): 784–791.
- Alexander, R. M. 2002. The Merits and Implications of Travel by Swimming, Flight and Running for Animals of Different Sizes. *Integrative and Comparative Biology* 42 (5): 1060–1064.
- Anderson, D. R., and K. P. Burnham. 2002. Avoiding Pitfalls When Using Information-Theoretic Methods. *The Journal of Wildlife Management* 66 (3): 912–918.
- Anderson, H. B., J. Madsen, E. Fuglei, G. H. Jensen, S. J. Woodin, and R. van der Wal. 2015. The Dilemma of Where to Nest: Influence of Spring Snow Cover, Food Proximity and Predator Abundance on Reproductive Success of an Arctic-Breeding Migratory Herbivore Is Dependent on Nesting Habitat Choice. *Polar Biology* 38 (2): 153–162.
- Atuo, F. A., and T. J. O’Connell. 2017. The Landscape of Fear as an Emergent Property of Heterogeneity: Contrasting Patterns of Predation Risk in Grassland Ecosystems. *Ecology and Evolution* 7 (13): 4782–4793.
- Audet, A. M., C. B. Robbins, and S. Larivière. 2002. *Alopex Lagopus*. *Mammalian Species* 2002 (713): 1–10.
- Bahr, J. The Hunting Ecology of Arctic Foxes (*Alopex Lagopus*) near Cape Churchill, Manitoba. MSc thesis, University of Manitoba, 1989.
- Batbayar, N., J. Y. Takekawa, T. Natsagdorj, K. A. Spragens, and X. Xiao. 2014. Site Selection and Nest Survival of the Bar-Headed Goose (*Anser Indicus*) on the Mongolian Plateau. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 37 (4): 381–393.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Beardsell, A., G. Gauthier, J.-F. Therrien, and J. Bêty. 2016. Nest Site Characteristics, Patterns of Nest Reuse, and Reproductive Output in an Arctic-Nesting Raptor, the Rough-Legged Hawk. *The Auk* 133 (4): 718–732.
- Beardsell, A., D. Gravel, D. Berteaux, G. Gauthier, J. Clermont, V. Careau, N. Lecomte, C.-C. Juhasz, P. Royer-Boutin, and J. Bêty. 2021. Derivation of Predator Functional Responses Using a Mechanistic Approach in a Natural System. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9.
- Beardsell, A., D. Gravel, J. Clermont, D. Berteaux, G. Gauthier, and J. Bêty. 2022. A Mechanistic Model of Functional Response Provides New Insights into Indirect Interactions among Arctic Tundra Prey. *Ecology* 103 (8): e3734.

- Beardsell, A., D. Berteaux, F. Dulude-De Broin, G. Gauthier, J. Clermont, D. Gravel, and J. Bêty. 2023. Predator-Mediated Interactions through Changes in Predator Home Range Size Can Lead to Local Prey Exclusion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290 (2004): 20231154.
- Beardsell, A., F. Dulude-De-Broin, G. Gauthier, D. Gravel, P. Legagneux, J. P. DeLong, D. Berteaux, and J. Bêty. 2024. Integrating Predator Energetic Balance, Risk-Taking Behavior and Microhabitat in Functional Response: Untangling Indirect Interactions in a Multispecies Vertebrate Community. *bioRxiv*.
- Berger-Tal, O., S. Mukherjee, B. P. Kotler, and J. S. Brown. 2009. Look before You Leap: Is Risk of Injury a Foraging Cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 (12): 1821–1827.
- Bergman, R. D., and D. V. Derksen. 1977. Observations on Arctic and Red-Throated Loons at Storkersen Point, Alaska. *Arctic* 30 (1): 41–51.
- Berryman, A. A., and B. A. Hawkins. 2006. The Refuge as an Integrating Concept in Ecology and Evolution. *Oikos* 115 (1): 192–196.
- Bêty, J., G. Gauthier, J.-F. Giroux, and E. Korpimäki. 2001. Are Goose Nesting Success and Lemming Cycles Linked? Interplay Between Nest Density and Predators. *Oikos* 93 (June): 388–400.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J.-F. Giroux. 2002. Shared Predators and Indirect Trophic Interactions: Lemming Cycles and Arctic-Nesting Geese. *Journal of Animal Ecology* 71 (1): 88–98.
- Boelman, N. T, G. E. Liston, E. Gurarie, A. J. H. Meddens, P. J. Mahoney, P. B. Kirchner, G. Bohrer, T. J. Brinkman, C. L. Cosgrove, J. U. H. Eitel, M. Hebblewhite, J. S. Kimball, S. LaPoint, A. W. Nolin, S. H. Pedersen, L. R. Prugh, A. K. Reinking and L. A. Vierling. 2019. Integrating Snow Science and Wildlife Ecology in Arctic-Boreal North America. *Environmental Research Letters* 14 (1): 010401.
- Brown, J. S., and B. P. Kotler. 2004. Hazardous Duty Pay and the Foraging Cost of Predation. *Ecology Letters* 7 (10): 999–1014.
- Burger, J., and C. G. Beer. 1975. Territoriality in the Laughing Gull (*L. atricilla*). *Behaviour* 55 (3/4): 301–320.
- Bustnes, J.O., V. Bakken, K.E. Erikstad, F. Mehlum, and J.U. Skaare. 2001. Patterns of Incubation and Nest-Site Attentiveness in Relation to Organochlorine (PCB) Contamination in Glaucous Gulls. *Journal of Applied Ecology* 38 (4): 791–801.
- Castellini, M.. 2009. Thermoregulation. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (Second Edition), edited by W. F. Perrin, B. Würsig, and J. G. M. Thewissen, 1166–1171. London: Academic Press.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* 9 (2): 129–136.

- Cherif, M., U. Brose, M. Hirt, R. Ryser, V. Silve, G. Albert, R. Arnott, E. Berti, A. Cirtwill, A. Dyer, B. Gauzens, A. Gupta, H.-C. Ho, S. M. J. Portalier, D. Wain and K. Wootton. 2024. The Environment to the Rescue: Can Physics Help Predict Predator-Prey Interactions? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 99 (6): 1927-1947.
- Clermont, J., A. Grenier-Potvin, E. Duchesne, C. Couchoux, F. Dulude-de Broin, A. Beardsell, J. Bêty, and D. Berteaux. 2021. The Predator Activity Landscape Predicts the Anti-Predator Behavior and Distribution of Prey in a Tundra Community. *Ecosphere* 12 (12): e03858
- Corbeil-Robitaille, M.-Z., E. Duchesne, D. Fortier, C. Kinnard, and J. Bêty. 2024. Linking Geomorphological Processes and Wildlife Microhabitat Selection: Nesting Birds Select Refuges Generated by Permafrost Degradation in the Arctic. *Biogeosciences* 21 (14): 3401–3423.
- Creel, S., and D. Christianson. 2008. Relationships between Direct Predation and Risk Effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23 (4): 194–201.
- Dickerson, A. K., Z. G. Mills, and D. L. Hu. 2012. Wet Mammals Shake at Tuned Frequencies to Dry. *Journal of the Royal Society, Interface* 9 (77): 3208–3218.
- Duchesne, E., J.-F. Lamarre, G. Gauthier, D. Berteaux, D. Gravel, and J. Bêty. 2021. Variable Strength of Predator-Mediated Effects on Species Occurrence in an Arctic Terrestrial Vertebrate Community. *Ecography* 44 (8): 1236–1248.
- Duebbert, H. F., J. T. Lokemoen, and D. E. Sharp. 1983. Concentrated Nesting of Mallards and Gadwalls on Miller Lake Island, North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 47 (3): 729–740.
- Dulude-de Broin, F., J. Clermont, A. Beardsell, L.-P. Ouellet, P. Legagneux, J. Bêty, and D. Berteaux. 2023. Predator Home Range Size Mediates Indirect Interactions between Prey Species in an Arctic Vertebrate Community. *Journal of Animal Ecology* 92 (12): 2373–2385.
- Eberl, C. Effect of Food, Predation and Climate to Selection of Breeding Location by Red-Throated Loons (*Gavia Stellata*) in the High Arctic. PhD thesis. University of Ottawa, 1993.
- Eisner, T., and D. J. Aneshansley. 1999. Spray Aiming in the Bombardier Beetle: Photographic Evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (17): 9705–9709.
- Fauteux, D., G. Gauthier, and D. Berteaux. 2015. Seasonal Demography of a Cyclic Lemming Population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology* 84 (5): 1412–1422.
- Fenn, M. G. P., and D. W. Macdonald. 1995. Use of Middens by Red Foxes: Risk Reverses Rhythms of Rats. *Journal of Mammalogy* 76 (1): 130–136.
- Finelli, C. M., N. D. Pentcheff, R. K. Zimmer, and D. S. Wetthey. 2000. Physical Constraints on Ecological Processes: A Field Test of Odor-Mediated Foraging. *Ecology* 81 (3): 784–797.

- Flemming, S. A., E. Nol, L. V. Kennedy, A. Bédard, M.-A. Giroux, and P. A. Smith. 2019. Spatio-Temporal Responses of Predators to Hyperabundant Geese Affect Risk of Predation for Sympatric-Nesting Species. *PLoS ONE* 14 (8): e0221727.
- Fox, J. and S. Weisberg. 2019. *An R Companion to Applied Regression*, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage.
- Garner, G. W., and J. A. Morrison. 1980. Observations of Interspecific Behavior between Predators and White-Tailed Deer in Southwestern Oklahoma. *Journal of Mammalogy* 61 (1): 126–130.
- Gauthier, G., J. Bêty, J.-F. Giroux, and L. Rochefort. 2004. Trophic Interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. *Integrative and Comparative Biology* 44 (2): 119–129.
- Gauthier, G., D. Berteaux, J. Bêty, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. McKinnon, P. Legagneux, and M.-C. Cadieux. 2011. The Tundra Food Web of Bylot Island in a Changing Climate and the Role of Exchanges between Ecosystems. *Écoscience* 18 (3): 223–235.
- Gauthier, G., J. Bêty, M.-C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, A. Tarroux, and D. Berteaux. 2013. Long-Term Monitoring at Multiple Trophic Levels Suggests Heterogeneity in Responses to Climate Change in the Canadian Arctic Tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368 (1624): 20120482.
- Gauthier, G., P. Legagneux, M.-A. Valiquette, M.-C. Cadieux, and J.-F. Therrien. 2015. Diet and Reproductive Success of an Arctic Generalist Predator: Interplay between Variations in Prey Abundance, Nest Site Location, and Intraguild Predation. *The Auk* 132 (3): 735–747.
- Gauthier, G., Ehrich, D., Belke-Brea, M., Domine, F., Alisauskas, R., Clark, K., ... M. Smith, P. 2024a. Taking the beat of the Arctic: are lemming population cycles changing due to winter climate. *Proceedings of the Royal Society B* 291 (2016): 20232361.
- Gauthier, G., M.-C. Cadieux, D. Berteaux, J. Bêty, D. Fauteux, P. Legagneux, E. Lévesque, and C. A. Gagnon. 2024b. Long-Term Study of the Tundra Food Web at a Hotspot of Arctic Biodiversity, the Bylot Island Field Station. *Arctic Science* 10 (1): 108–124.
- Gaynor, K. M., J. S. Brown, A. D. Middleton, M. E. Power, and J. S. Brashares. 2019. Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution* 34 (4): 355–368.
- Gilchrist, H. G., and A. J. Gaston. 1997. Effects of Murre Nest Site Characteristics and Wind Conditions on Predation by Glaucous Gulls. *Canadian Journal of Zoology* 75 (4): 518–524.
- Giroux, J.-F. 1981. Use of Artificial Islands by Nesting Waterfowl in Southeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 45 (3): 669–679.

- Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor, and J.l Bêty. 2012. Benefiting from a Migratory Prey: Spatio-Temporal Patterns in Allochthonous Subsidization of an Arctic Predator.” *Journal of Animal Ecology* 81 (3): 533–542.
- Gravel, R., S. Lai, and D. Berteaux. 2023. Long-Term Satellite Tracking Reveals Patterns of Long-Distance Dispersal in Juvenile and Adult Arctic Foxes (*Vulpes Lagopus*). *Royal Society Open Science* 10 (2): 220729.
- Grenier-Potvin, A., J. Clermont, G. Gauthier, and D. Berteaux. 2021. Prey and Habitat Distribution Are Not Enough to Explain Predator Habitat Selection: Addressing Intraspecific Interactions, Behavioural State and Time. *Movement Ecology* 9: 12.
- Gruyer, N., G. Gauthier, and D. Berteaux. 2008. Cyclic Dynamics of Sympatric Lemming Populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 86 (8): 910–917.
- Hall, A.B., and G.P. Arnold. 1962. Brief Observations on a Pair of Red-Throated Divers (*Gavia Stellata*) Nesting in East Greenland. *Dansk Ornithol. Forenings Tidssk* 60:141–45.
- Hartig, F. 2022. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6.
- Haynes, T., J. Schmutz, M. Lindberg, and A. Rosenberger. 2014. Risk of Predation and Weather Events Affect Nest Site Selection by Sympatric Pacific (*Gavia Pacifica*) and Yellow-Billed (*Gavia Adamsii*) Loons in Arctic Habitats.” *Waterbirds* 37 (April):16–25.
- Hildén, O. 1965. Habitat Selection in Birds: A Review. *Annales Zoologici Fennici* 2 (1): 53–75.
- Hixon, M. A., and J. P. Beets. 1993. Predation, Prey Refuges, and the Structure of Coral-Reef Fish Assemblages. *Ecological Monographs* 63 (1): 77–101.
- Holt, R. D. 1977. Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology* 12 (2): 197–229.
- Iles, D. T., R. F. Rockwell, P. Matulonis, G. J. Robertson, K. F. Abraham, J. C. Davies, and D. N. Koons. 2013. Predators, Alternative Prey and Climate Influence Annual Breeding Success of a Long-Lived Sea Duck. *Journal of Animal Ecology* 82 (3): 683–693.
- Inglis, I. R. 1977. The Breeding Behaviour of the Pink-Footed Goose: Behavioural Correlates of Nesting Success. *Animal Behaviour* 25 (August):747–764.
- Kalinkat, G., U. Brose, and B. C. Rall. 2013. Habitat Structure Alters Top-down Control in Litter Communities. *Oecologia* 172 (3): 877–87.
- Kellett, D. K., and R. T. Alisauskas. 2011. Clutch Size and Nest Survival of Cackling Geese in a Lesser Snow and Ross’s Goose Colony. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 34 (4): 400–411.

- Keyser, S. R., D. Fink, D. Gudex-Cross, V. C. Radeloff, J. N. Pauli, and B. Zuckerberg. 2023. Snow Cover Dynamics: An Overlooked yet Important Feature of Winter Bird Occurrence and Abundance across the United States. *Ecography* 2023 (1): e06378.
- Kotler, B. P., Y. Ayal, and A. Subach. 1994. Effects of Predatory Risk and Resource Renewal on the Timing of Foraging Activity in a Gerbil Community. *Oecologia* 100 (4): 391–396.
- Korner-Nievergelt, F., T. Roth, S. von Felten, J. Guelat, B. Almasi and P. Korner-Nievergelt. 2015. Bayesian Data Analysis in Ecology using Linear Models with R, BUGS, and Stan. Elsevier.
- Krebs, J. R., J. T. Erichsen, M. I. Webber, and E. L. Charnov. 1977. Optimal Prey Selection in the Great Tit (*Parus Major*). *Animal Behaviour* 25 (February):30–38.
- Kruuk, H. 1964. Predators and Anti-Predator Behaviour of the Black-Headed Gull (*Larus Ridibundus L.*). *Behaviour. Supplement* 11: 1–129.
- Lamarre, J.-F., P. Legagneux, G. Gauthier, E. T. Reed, and J. Bêty. 2017. Predator-Mediated Negative Effects of Overabundant Snow Geese on Arctic-Nesting Shorebirds. *Ecosphere* 8 (5): e01788.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, Elk, and Bison: Reestablishing the ‘Landscape of Fear’ in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79 (8): 1401–1409.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and W. Ripple. 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. *The Open Ecology Journal* 3 (March):1–7.
- Léandri-Breton, D.-J., and J. Bêty. 2020. Vulnerability to Predation May Affect Species Distribution: Plovers with Broader Arctic Breeding Range Nest in Safer Habitat. *Scientific Reports* 10 (1): 5032.
- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier, and J.-F. Giroux. 2008. Predator Behaviour and Predation Risk in the Heterogeneous Arctic Environment. *Journal of Animal Ecology* 77 (3): 439–447.
- Lepage, D., D. N. Nettleship, and A. Reed. 1998. Birds of Bylot Island and Adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* 51 (2): 125–41.
- Liebezeit, J. R., P. A. Smith, R. B. Lanctot, H. Schekkerman, I. Tulp, S. J. Kendall, D. M. Tracy, R. J. Rodrigues, H. Meltofte, J. A. Robinson, C. Gratto-Trevor, B. J. McCaffery, J. Morse and S. W. Zack. 2007. Assessing the Development of Shorebird Eggs Using the Flotation Method: Species-Specific and Generalized Regression Models. *The Condor* 109 (1): 32–47.
- Liljedahl, A. K., J. Boike, R. P. Daanen, A. N. Fedorov, G. V. Frost, G. Grosse, L. D. Hinzman, Y. Lijma, J. C. Jorgenson, N. Matveyeva, M. Necsoiu, M. K. Raynolds, V. E. Romanovsky, J. Schulla, K. D. Tape, D. A. Walker, C. J. Wilson, H. Yabuki and D. Zona. 2016. Pan-Arctic Ice-Wedge Degradation in Warming Permafrost and Its Influence on Tundra Hydrology. *Nature Geoscience* 9 (4): 312–318.

- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral Decisions Made under the Risk of Predation: A Review and Prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68 (4): 619–640.
- Lima, S. L. 1998a. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions: What Are the Ecological Effects of Anti-Predator Decision-Making? *BioScience* 48 (1): 25–34.
- . 1998b. Stress and Decision Making under the Risk of Predation: Recent Developments from Behavioral, Reproductive, and Ecological Perspectives. In *Advances in the Study of Behavior*, edited by Anders Pape Møller, Manfred Milinski, and Peter J. B. Slater, 27:215–90. *Stress and Behavior*. Academic Press.
- Liu, S., B. Huang, and F.i Qian. 2023. Adaptation of Flipper-Mud Interactions Enables Effective Terrestrial Locomotion on Muddy Substrates. *IEEE Robotics and Automation Letters* 8 (12): 7978–7985.
- Longland, W. S., and M. V. Price. 1991. Direct Observations of Owls and Heteromyid Rodents: Can Predation Risk Explain Microhabitat Use? *Ecology* 72 (6): 2261–2273.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100 (916): 603–609.
- Mallory, M. L., and M. R. Forbes. 2011. Nest Shelter Predicts Nesting Success but Not Nesting Phenology or Parental Behaviors in High Arctic Northern Fulmars *Fulmarus Glacialis*. *Journal of Ornithology* 152 (1): 119–126.
- Martin, T. E. 1993. Nest Predation and Nest Sites: New Perspectives on Old Patterns. *BioScience* 43 (8): 523–532.
- Martin, T. E., J. Scott, and C. Menge. 2000. Nest Predation Increases with Parental Activity: Separating Nest Site and Parental Activity Effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267 (1459): 2287–2293.
- Mazerolle, M. J. 2020. AICcmoavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1.
- McCollum, S. A., and J. Van Buskirk. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 50 (2): 583–593.
- McKinnon, L., and J. Bêty. 2009. Effect of Camera Monitoring on Survival Rates of High-Arctic Shorebird Nests. *Journal of Field Ornithology* 80 (3): 280–88.
- McKinnon, L., P. A. Smith, E. Nol, J. L. Martin, F. I. Doyle, K. F. Abraham, H. G. Gilchrist, R. I. G. Morrison, and J. Bêty. 2010. Suitability of Artificial Nests—Response. *Science* 328 (5974): 46–47.
- Mckinnon, L., D. Berteaux, G. Gauthier, and J. Bêty. 2013. Predator-Mediated Interactions between Preferred, Alternative and Incidental Prey in the Arctic Tundra. *Oikos* 122 (7): 1042–1048.
- Menge, B. A. 1978. Predation Intensity in a Rocky Intertidal Community. *Oecologia* 34 (1): 1–16.

- Menge, Br. A., and J. P. Sutherland. 1976. Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American Naturalist* 110 (973): 351–369.
- Mickelson, P. G. 1975. Breeding Biology of Cackling Geese and Associated Species on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildlife Monographs*, 45: 3–35.
- Miguet, P., L. Fahrig, and C. Lavigne. 2017. How to Quantify a Distance-Dependent Landscape Effect on a Biological Response. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (12): 1717–1724.
- Moisan, L., A. Bideault, G. Gauthier, E. Duchesne, D. Fauteux, D. Berteaux, P. Legagneux, M.-C. Cadieux and J. Bêty. 2025. Long-term abundance time-series of the high arctic terrestrial vertebrate community of Bylot Island, Nunavut. *Ecology*. In press.
- Mori, E., I. Maggini, and M. Menchetti. 2014. When Quills Kill: The Defense Strategy of the Crested Porcupine *Hystrix Cristata* L., 1758. *Mammalia* 78 (2): 229–234.
- Muff, S., E. B. Nilsen, R. B. O’Hara, and C. R. Nater. 2022. Rewriting Results Sections in the Language of Evidence. *Trends in Ecology & Evolution* 37 (3): 203–210.
- Mukherjee, S., and M. R. Heithaus. 2013. Dangerous Prey and Daring Predators: A Review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88 (3): 550–563.
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse. 2008. A Movement Ecology Paradigm for Unifying Organismal Movement Research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49): 19052–19059.
- Norberg, R. A. 1977. An Ecological Theory on Foraging Time and Energetics and Choice of Optimal Food-Searching Method. *Journal of Animal Ecology* 46 (2): 511–529.
- Oberpriller, J., M. de Souza Leite, and M. Pichler. 2022. Fixed or Random? On the Reliability of Mixed-Effects Models for a Small Number of Levels in Grouping Variables. *Ecology and Evolution* 12 (7): e9062.
- Ocampo, D., and G. A. Londoño. 2015. Tropical Montane Birds Have Increased Nesting Success on Small River Islands. *The Auk* 132 (1): 1–10.
- O’Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, D. L. Murray, and E. J. Hofer. 1998. Behavioural Responses of Coyotes and Lynx to the Snowshoe Hare Cycle. *Oikos* 82 (1): 169–183.
- Papastamatiou, Y. P., B. M. Binder, K. M. Boswell, M. A. Malone, M. R. Heithaus, C. Huvaneers, J. Mourier, and A. R. Harborne. 2024. Dynamic Energy Landscapes of Predators and the Implications for Modifying Prey Risk. *Functional Ecology* 38 (2): 284–293.
- Peckarsky, B. L., C. A. Cowan, M. A. Penton, and C. Anderson. 1993. Sublethal Consequences of Stream-Dwelling Predatory Stoneflies on Mayfly Growth and Fecundity. *Ecology* 74 (6): 1836–1846.

- Perlman, Y. and I. Tsurim. 2008. Daring, Risk Assessment and Body Condition Interactions in Steppe Buzzards *Buteo Buteo Vulpinus*. *Journal of Avian Biology* 39 (2): 226–228.
- Petersen, M. R. 1990. Nest-Site Selection by Emperor Geese and Cackling Canada Geese. *The Wilson Bulletin* 102 (3): 413–426.
- Poulin, M.-P., J. Clermont, and D. Berteaux. 2021. Extensive Daily Movement Rates Measured in Territorial Arctic Foxes. *Ecology and Evolution* 11 (6): 2503–2514.
- Prestrud, P. 1992. Food Habits and Observations of the Hunting Behaviour of Arctic Foxes, *Alopex Lagopus*, in Svalbard. *The Canadian Field-Naturalist* 106 (2): 225–236.
- Prokopenko, C. M., T. Avgar, A. Ford, and E. Vander Wal. 2023. Optimal Prey Switching: Predator Foraging Costs Provide a Mechanism for Functional Responses in Multi-Prey Systems. *Ecology* 104 (4): e3928.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rivers, E. M., M. J. Short, A. Page, P. M. Potts, K. Hodder, A. Hoodless, R. Robinson, and R. Stillman. 2025. Factors Influencing Nest Site Selection in a Rapidly Declining Shorebird, the Eurasian Curlew. *Journal of Avian Biology* 2025 (1): e03286.
- Robertson, G. J. 1995. Factors Affecting Nest Site Selection and Nesting Success in the Common Eider *Somateria mollissima*. *Ibis* 137 (1): 109–115.
- Rosenzweig, M. L., and R. H. MacArthur. 1963. Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist* 97 (895): 209–223.
- Salas, R., J. Baert, E. Stienen, L. Lens, and W. Müller. 2022. Territoriality Constrains Foraging Activity and Has Carry-over Effects on Reproductive Investment. *Marine Biology* 169 (7): 87.
- Samelius, G., and R. T. Alisauskas. 2000. Foraging Patterns of Arctic Foxes at a Large Arctic Goose Colony. *ARCTIC* 53 (3): 279–288.
- Samelius, G., and R. T. Alisauskas. 2001. Detering Arctic Fox Predation: The Role of Parental Nest Attendance by Lesser Snow Geese. *Canadian Journal of Zoology* 79 (5): 861–866.
- Samelius, G., R. T. Alisauskas, K. A. Hobson, and S.e Larivière. 2007. Prolonging the Arctic Pulse: Long-Term Exploitation of Cached Eggs by Arctic Foxes When Lemmings Are Scarce. *Journal of Animal Ecology* 76 (5): 873–880.
- Schaefer, H. M., and N. Stobbe. 2006. Disruptive Coloration Provides Camouflage Independent of Background Matching. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1600): 2427–2432.
- Schmidt, K. A. 1999. Foraging Theory as a Conceptual Framework for Studying Nest Predation. *Oikos* 85 (1): 151–60.

- Schmidt, N. M., J. Reneerkens, J. H. Christensen, M. Olesen, and T. Roslin. 2019. An Ecosystem-Wide Reproductive Failure with More Snow in the Arctic. *PLoS Biology* 17 (10): e3000392.
- Shaffer, T. L. 2004. A Unified Approach to Analyzing Nest Success. *The Auk* 121 (2): 526–540.
- Shepard, E. L. C., R. P. Wilson, W. G. Rees, E. Grundy, S. A. Lambertucci, and S. B. Vosper. 2013. Energy Landscapes Shape Animal Movement Ecology. *The American Naturalist* 182 (3): 298–312.
- Sheriff, M. J., C. J. Krebs, and R. Boonstra. 2009. The Sensitive Hare: Sublethal Effects of Predator Stress on Reproduction in Snowshoe Hares. *Journal of Animal Ecology* 78 (6): 1249–1258.
- Skinner, W. R., R. L. Jefferies, T. J. Carleton, and R. F. Rockwell and K. F. Abraham. 1998. Prediction of Reproductive Success and Failure in Lesser Snow Geese Based on Early Season Climatic Variables. *Global Change Biology* 4 (1): 3–16.
- Strang, C. A. Feeding Behavior and Ecology of Glaucous Gulls in Western Alaska. PhD thesis. Purdue University, 1976.
- Strub, H.. 1992. Swim by an Arctic Fox, *Alopex lagopus*, in Alexandra Fjord, Ellesmere-Island, Northwest-Territories. *Canadian Field-Naturalist* 106 (4): 513–514.
- Summers, R. W., L. G. Underhill, and E. E. Syroechkovski. 1998. The Breeding Productivity of Dark-Bellied Brent Geese and Curlew Sandpipers in Relation to Changes in the Numbers of Arctic Foxes and Lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21 (6): 573–580.
- Tollrian, R., and C. D. Harvell. 1999. The Evolution of Inducible Defenses: Current Ideas. In *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*, edited by Ralph Tollrian and C. Drew Harvell, 306–321. Princeton University Press.
- Toscano, B. J., and B. D. Griffen. 2013. Predator Size Interacts with Habitat Structure to Determine the Allometric Scaling of the Functional Response. *Oikos* 122 (3): 454–462.
- Velando, A., and J. C. Márquez. 2002. Predation Risk and Nest-Site Selection in the Inca Tern. *Canadian Journal of Zoology* 80 (6): 1117–1123.
- Werner, E. E., and S. D. Peacor. 2003. A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities. *Ecology* 84 (5): 1083–1100.
- Wootton, J. T. 1994. The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 443–466.
- Wootton, K. L., A. Curtsdotter, T. Roslin, R. Bommarco, and T. Jonsson. 2023. Towards a Modular Theory of Trophic Interactions. *Functional Ecology* 37 (1): 26–43.
- Zoellick, B. W., H. M. Ulmschneider, B. S. Cade, and A. W. Stanley. 2004. Isolation of Snake River Islands and Mammalian Predation of Waterfowl Nests. *The Journal of Wildlife Management* 68 (3): 650–662.

