

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**INFLUENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DU PAYSAGE SUR
L'ALIMENTATION ET LA REPRODUCTION DU FAUCON
PÈLERIN NICHANT DANS L'ARCTIQUE**

Mémoire présenté

Dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats

En vue de l'obtention du grade de maître en sciences

PAR

© VINCENT L'HÉRAULT

Mars 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

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

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

**Gordon Court, examinateur externe, Sustainable Resource Department,
Government Of Alberta**

Dépôt initial le 18 octobre 2010

Dépôt final le 30 mars 2011



À Poisey, ses frères du Grand
Nord, et à la transparence de leur
culture qui n'a d'égal que la blancheur
de leurs terres

REMERCIEMENTS

Mon plus gros merci est dirigé vers Joël Bêty, un directeur modèle qui a su éveiller ma curiosité scientifique, soutenir mes actions, calmer mes débordements d'idées et canaliser mes efforts. Joël, je te dois mon apprentissage sur la rigueur scientifique, le souci du détail, l'esprit de synthèse, le dépassement, mais surtout, l'importance de la diplomatie lorsqu'il s'agit de collaboration scientifique. Joël, a été plus qu'un simple supérieur, il a toujours agi comme un égal, un ami, il a su rapidement gagner tout mon respect. Sa passion démesurée pour la science (surtout pour la sauvagine!) a toujours été pour moi un mélange de mystère et d'admiration. Ayant eu la chance de le rencontrer dans divers contextes scientifiques, sa principale qualité est sans contredit son entrain et son amour pour son métier qui nous font rapidement oublier qu'on « travaille » réellement! Finalement, sa disponibilité (son bureau est toujours entre-ouvert) et son sang-froid font de lui une personne ressource qu'on a envie de consulter.

Mon second remerciement est pour Alastair Franke, notre expert faucons, avec qui j'ai eu le plaisir de partager quelques journées glaciales de terrain en début de saison. Luttant contre un vent inépuisable, des froids tenaces, de longues attentes, des serres tranchantes, des abîmes sous la glace, il est sans contredit l'un des plus fervents amants des grands espaces qu'il m'a été donné de rencontrer. Sa passion est tellement contagieuse qu'on a tôt fait de tomber amoureux du projet faucon sitôt descendu de l'avion. Merci Alastair pour la qualité de ton leadership et ton implication au sein du projet.

Un merci spécial, qui mériterait une mention honorifique, à mon collègue et ami Poisey Alogut. Pour assurer la qualité de transmission de cette missive, je me permets de l'exprimer en anglais. « Dear Poisey, all along the falcon project, and particularly during summer 2008, you've been my most precious help, company, confident, friend. Your involvement with the falcons was so genuine and complete that you've probably become the biggest part of our crew, and now you can do scientific research by your own! You also learn me so much about your life, your culture, your knowledge on the land, your great love

for all the living things. I am indebted to you for so much. You learn me how to drive, hunt, navigate, cook, fix, climb, hide. With your help, I'm probably better than you now!!! Together, we also open a gateway between our respective culture, a common space where we can now share knowledge which is priceless to me. You introduce me to your world and since then I keep thinking in devoting my career to the study of the northern ecosystem for the benefit of your people. Every single moment we spent together will always be inscribed in my minds. For all of these, and much more, I sincerely thank you, my brother from the North".

À tous mes autres collègues et amis avec qui j'ai eu la chance de partager mes campagnes d'échantillonnage, Andy Aliyak, Alexandre Anctil, Hilde Marie Johansen, Marc Prostor, Bernadette Alogut, je vous remercie de m'avoir prêté main forte. À Megan et Hunter qui sont les inuits de demain, je vous remercie de m'avoir suivi dans mes aventures, en espérant vous avoir touché et, qui sait, vous avoir incité à prendre bien soin de votre nature nordique. Merci aussi à Raymond Mercer, Jimmy Kennedy et Johanne Coutu du bureau de la faune de Rankin Inlet pour les innombrables services rendus. Merci à Dorothee Tootoo pour nous avoir offert un chaleureux et confortable logement au Kivalliq Hall du Arctic College. Merci au conseil des trappeurs et chasseurs de Rankin Inlet (HTO) pour avoir autorisé nos recherches à proximité de la communauté de Rankin Inlet, au personnel du SinLab (Nouveau-Brunswick) pour les analyses isotopiques et à Guy Fitzgerald de l'Union québécoise pour la réhabilitation des oiseaux de proies (UQROP) pour son enseignement concernant la prise d'échantillons sanguins et la manipulation des oiseaux de proies. Un merci spécial à Nicolas Casajus pour sa haute expertise en matière de scripts et de boucles (!) dans R et à Alain Caron pour les nombreuses discussions entretenues en matière d'analyses statistiques.

Un merci sans mesure à mes parents, Sylvie et Bruno, pour m'avoir toujours encouragé et motivé dans mes études et pour avoir agi, depuis mes débuts, comme le plus important organisme subventionnaire de mes projets! Merci pour votre amour et votre soutien inconditionnel. Finalement, merci à ma chère madame, Marie-Hélène Truchon, avec qui je partage le plus précieux de mon quotidien, avec qui j'échange tant et apprend

sans cesse. En illuminant mes journées de ta présence, ta collaboration fut sans doute la plus exceptionnelle et indispensable à la réalisation de mon projet, car en plus d'avoir vécu mes plus grandes joies, tu es la seule à avoir témoigné de mes moments les plus sombres, et, pour ton altruisme sans bornes, je te serai à jamais redevable. Aussi, tes multiples et brillantes questions, de tout ordre que ce soit, ont fait de moi un meilleur scientifique capable d'objectivité et de rétrospection.

D'autre part, ce projet n'aurait pu être possible sans le support logistique et financier du Centre d'études nordiques (CEN), d'Affaires indiennes et du Nord Canada (le nom de ce ministère mériterait d'ailleurs d'être revu), du Conseil de recherche (recherche) en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), des Centres d'excellence du Canada ArcticNet, du Nunavut Wildlife Management Board et de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Merci aussi au CRSNG pour avoir versé une bourse Alexandre Graham-Bell pour mes études de maîtrise.

RÉSUMÉ

Les prédateurs généralistes représentent une composante importante des réseaux trophiques et peuvent influencer la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Notre objectif était d'étudier l'importance de l'hétérogénéité du paysage comme facteur pouvant provoquer des variations interindividuelles dans la niche trophique et le succès reproducteur chez une population de faucons pèlerins (*Falco peregrinus tundrius*), nichant le long d'un gradient d'habitats continentaux-marins dans l'arctique canadien. En utilisant la technique des isotopes stables, nous avons observé que les faucons démontraient d'importantes variations interindividuelles dans l'utilisation des ressources au cours de la période d'élevage des jeunes. Les proies terrestres (herbivores et insectivores) représentaient la majorité du régime pour tous les individus de la population. Les variations dans la niche isotopique des individus étaient influencées par des différences dans la composition du paysage entourant les sites de nidification (proportion d'habitat terrestre vs marin). Bien que les individus nichant en environnement marin utilisaient les proies marines, la fraction majeure de leur régime était composée de proies terrestres. Nous avons trouvé une corrélation positive entre la proportion d'habitat terrestre à proximité des nids et le succès reproducteur des individus (les individus nichant en milieu marin produisaient moins de jeunes). Bien que la diversité de proies à proximité des nids était maximale pour les individus nichant sur la côte, l'étendue de la niche et la variation interindividuelle étaient maximales pour les individus nichant sur les îles. Nos résultats démontrent que l'utilisation significative de ressources marines semble être profitable lorsque les faucons doivent payer des coûts de déplacements importants pour la capture de proies terrestres, mais cette stratégie mène néanmoins à une baisse du succès reproducteur. Notre étude démontre comment l'analyse combinée de l'étendue de la niche isotopique et du succès reproducteur peut aider à mieux comprendre les effets immédiats de l'hétérogénéité du paysage sur la variation interindividuelle dans l'utilisation des ressources, et ses conséquences ultimes sur un prédateur.

Mots clés : Hétérogénéité du paysage, préférence alimentaire, niche trophique, succès reproducteur, prédateur arctique, faucon pèlerin.

ABSTRACT

Although intra-population variability in resource use is common, the proximate causes are difficult to identify and the fitness consequences are still poorly known in wild animals. We investigated intra-population niche variation in a top predator of the arctic food web, the peregrine falcon (*Falco peregrinus tundrius*), a central place forager inhabiting an unexploited natural environment. We evaluated if landscape heterogeneity generates intra-population niche variation and differences in breeding success in falcons nesting along a terrestrial-marine landscape continuum. We tested predictions issued from hypothetical scenarios with varying level of prey preferences and involving foraging costs associated to travel distance. Using stable isotopes analysis, we found high intra-population variation in resource use by falcons during the brood rearing period. Terrestrial-derived prey species (herbivores and insectivores) were the main food sources used by virtually all falcons. Intra-population isotopic niche variation was associated with attribute of the nesting landscape. Although birds nesting in marine environment did make use of marine resources, they systematically rely of terrestrial prey. We found a positive relationship between the proportion of terrestrial habitat around the nest and the reproductive performance of individuals (marine breeders fledged fewer young). Although prey diversity around nest was maximal for coastal breeders, the niche width was maximal for birds breeding in marine-dominated areas where we also detected the largest among-nest variation in diet. Our results support the hypothesis that falcons prefer terrestrial over marine resources. The significant use of marine resources apparently becomes profitable when falcons face important travelling costs associated with the use of preferred terrestrial resources, but such strategy nonetheless lead to lower reproductive success. Our study illustrates how the combination of isotopic niche diversity and fitness analyses can strongly help understanding the proximate effect of landscape heterogeneity on intra-population variability in resource use and its ultimate consequence on a consumer.

Key words: landscape heterogeneity, prey preference, niche diversity, reproductive success, arctic predator, peregrine falcon.

TABLE DES MATIÈRES

<i>REMERCIEMENTS</i>	ix
<i>RÉSUMÉ</i>	xiii
<i>ABSTRACT</i>	xv
<i>TABLE DES MATIÈRES</i>	xvii
<i>LISTE DES TABLEAUX</i>	xix
<i>LISTE DES FIGURES</i>	xxi
<i>INTRODUCTION GÉNÉRALE</i>	1
1.1 Le rôle de la prédation dans les écosystèmes	1
1.2 L'utilisation des ressources alimentaires chez les prédateurs : une question de compromis	2
1.3 Disponibilité des ressources, degré de spécialisation et succès reproducteur.....	5
1.4 Le faucon pèlerin : prédateur de l'écosystème arctique.....	7
1.5 La quantification de l'utilisation des ressources alimentaires par les faucons pèlerins.....	11
1.6 Objectif de l'étude et hypothèses de travail.....	14
<i>CHAPITRE 1</i>	17
<i>INFLUENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DU PAYSAGE SUR L'UTILISATION DES RESSOURCES ET LE SUCCÈS DE REPRODUCTION CHEZ UN PRÉDATEUR GÉNÉRALISTE NICHANT DANS L'ARCTIQUE</i>	17
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	17
Introduction	22
Methods	25
Results	30
Discussion.....	32
Appendixes	52
<i>CHAPITRE 2</i>	61
<i>CONCLUSION</i>	61
<i>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</i>	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Summary of means and standard deviations (SD) for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in blood plasma (predators) and muscle (prey species) sampled from the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada for summer 2008.....	41
Table 2.	Results of general linear mixed models testing the effect of date and nesting landscape attribute (proportion of terrestrial habitat within a 5 km circular buffer around each nest) on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of peregrine falcons nestlings (n=50 individuals, sampled up to three times during the rearing period) from the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada, 2008. Nestling and nest variables were treated as random factors. Shown are the results for fixed effects.....	42
Table 3.	Summary of isotopic niche metrics (mean $\pm$ SD) calculated for three different subpopulation of peregrine falcon nestlings raised in nests with different nesting landscape attribute. “TA” represents the total area of the convex hull enclosing isotopic values in the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ plot. “CD inter” represent intra-subpopulation variability or the distance of each individual to the isotopic centroid of its subpopulation and “CD intra” represent intra-nest variability or the distance of each individual to the isotopic centroid of its nest (including repeated measures in time).....	43

LISTE DES FIGURES

Fig.1. Conceptual framework representing three scenarios of relative prey preference and derived isotopic niches in peregrine falcon nesting in a heterogeneous landscape. The predicted relative reproductive success is based on the assumption that falcons are central place foragers and pay travelling costs proportional to travelling distance when foraging. In the first scenario (A), falcons have equal preference for terrestrial and marine resources. Consequently, individuals use resources in the vicinity of their nests to avoid travelling costs and hence reproductive success is not related to nesting habitat. In the two other scenarios, falcons moderately (B) or strongly (C) prefer terrestrial over marine prey. In such cases, reproductive success is predicted to be higher for birds breeding in terrestrial habitat (*see Introduction for more details*).....46

Fig. 2. Map showing localization of the study area in the vicinity of Rankin Inlet community, Nunavut, Canada. The enlargement shows the study area with its inland (gray) and marine (blank) component. Peregrine falcon nest sites (n=25) are represented by circles. Pale gray, dark gray and white circles represent terrestrial (n=3), coastal (n=14) and outer island (n=8) breeders.....47

Fig. 3. Isotopic niche for peregrine falcon nestlings A) Raw $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in young falcons (n = 50) and their potential prey species gathered in three clusters (mean $\pm$ SD) for summer 2008 in Rankin Inlet area, Nunavut, Canada. Dots represent young falcons sampled up to 3 times during rearing season. B) Isotopic niche widths of inland (solid line), coastal (bold dash) and island (fine dash) subpopulations of young falcons defined by convex hull polygons. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$48

Fig. 4. Box plots showing the contribution of three sources to the diet of peregrine falcon nestlings (n = 50 individuals from 19 nests) raised within inland, coastal and island

subpopulations in Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Results for the first and second half of the nestling rearing period are shown separately to illustrate temporal variation. Boxes indicate the extent probability intervals of sources in the diet (95th, 75th and 50th percentile). Source proportions were estimated using package SIAR.....49

Fig. 5. Fitted linear model between the nesting landscape attribute and mean number of young fledged per nest for period 2002-2008. Dots represent mean number of young fledged, arrows show standard error and the line illustrates the mean.....50

Fig. 6. Intra-nest variability in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for peregrine falcon nestlings sampled up to three times during the nestling rearing season. Shown are nest sites from inland A), coastal B) and island C) subpopulation. Dots illustrate the mean isotopic value of nest and the ellipses represent standard deviation. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$51

Fig. A.1.1. Isotopic ratio in falcons (nestlings and adults, n=10) for lipid non-extracted (solid dot) and lipid extracted (open circle) plasma samples and their potential prey species gathered in three clusters (mean $\pm$ SD) for summer 2008 in Rankin Inlet area, Nunavut. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$54

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Le rôle de la prédation dans les écosystèmes

Au sein d'un écosystème, les espèces sont organisées en un réseau très complexe caractérisé par différents niveaux trophiques qui interagissent réciproquement de manière dynamique (Krebs *et al.*, 2003). Puisque les interactions trophiques influencent la structure des communautés animales et la dynamique des populations, une bonne compréhension de ces interactions est fondamentale pour les écologistes (Gauthier *et al.*, 2004). Étant donné leur importance dans le fonctionnement des écosystèmes, les interactions prédateurs-proies ont été étudiées d'une manière soutenue depuis de nombreuses années (Hanski, Hansson & Henttonen, 1991; Hopcraft, Sinclair & Packer, 2005; Kauffman *et al.*, 2007; Oaten & Murdoch, 1975a; Oli, 2003; Solomon, 1949). En effet, plusieurs études ont démontré que la pression de prédation représente l'une des principales forces de régulation (*top-down control*) dans les écosystèmes (Erlinge *et al.*, 1984; Fretwell, 1987; Krebs *et al.*, 2003; Oksanen & Oksanen, 2000).

Pour satisfaire les besoins énergétiques essentiels à leur survie et à leur reproduction, les prédateurs vont prélever des quantités significatives de proies, limitant ainsi le taux de croissance de ces populations (Hanski *et al.*, 2001; Krebs *et al.*, 2001; Nielsen, 1999; Thirgood *et al.*, 2000; Ydenberg *et al.*, 2004). En plus de ses effets directs sur la démographie des populations de proies, l'influence de la prédation peut se faire ressentir jusqu'à la base des réseaux trophiques (la productivité primaire) par le biais de cascades trophiques (Borer *et al.*, 2005; Meserve *et al.*, 2003). Dans certains cas, l'importance du rôle régulateur d'un prédateur est telle que son déclin peut entraîner des modifications profondes de l'écosystème (Bundy *et al.*, 2009; Estes & Palmisano, 1974; Estes *et al.*, 1998; Frank *et al.*, 2005; Spiller & Schoener, 1994).

En fonction de leur écologie, et en particulier de leurs stratégies d'approvisionnement (c.-à-d. spécialisation alimentaire), les prédateurs vont exercer des effets variés sur les

populations de proies. Dans les écosystèmes plus simples tels que la forêt boréale et la toundra, la prédation faite par les prédateurs spécialistes résidents (p. ex. hermine) peut causer et entretenir la cyclicité des populations de proies (p. ex. lemming) alors que les prédateurs généralistes (p. ex. renard arctique) ou les spécialistes nomades (p. ex. harfang des neiges) peuvent induire un effet stabilisateur sur ces mêmes populations (Gilg, Hanski & Sittler, 2003; Hanski *et al.*, 2001; Klemola, Pettersen & Stenseth, 2003; Korpimäki *et al.*, 2003; Nielsen, 1999; Oaten & Murdoch, 1975b).

Dans l'optique générale d'une meilleure compréhension des interactions prédateurs-proies, il est nécessaire de bien comprendre l'écologie des prédateurs afin de quantifier leurs impacts sur la structure des communautés. Ainsi, l'étude du régime alimentaire des prédateurs, incluant la description des stratégies d'approvisionnement (c.-à-d. le degré de spécialisation) s'avère primordiale dans un premier effort de compréhension.

1.2 L'utilisation des ressources alimentaires chez les prédateurs : une question de compromis

1.2.1 L'étendue du régime alimentaire

La composition du régime alimentaire d'un organisme peut être distinguée en deux différentes catégories en fonction du nombre d'espèces consommées, à savoir le régime spécialiste (monophage et oligophage) et le régime généraliste (polyphage) (Begon, Colin & Harper, 2006). Bien que cette classification dichotomique soit utile pour distinguer les deux principales stratégies d'approvisionnement utilisées par les organismes, la situation réelle est cependant bien plus complexe, puisque la composition du régime peut se situer à différents niveaux sur un gradient de spécialisation allant d'une stratégie spécialiste stricte à généraliste stricte. Ainsi, les écologistes utilisent davantage le degré de spécialisation pour caractériser le régime des organismes (Araujo *et al.*, 2010; Bolnick *et al.*, 2003). Ce dernier

peut être quantifié à partir de différents indices qui ont été élaborés à cette fin, tel que le ratio WIC/TNW (Bolnick *et al.*, 2003) qui met en relation la moyenne des variations de régime de chaque individu d'une population (WIC) et la taille totale de la niche alimentaire de cette population (TNW), où un ratio se rapprochant de 1 représente un cas de faible spécialisation alimentaire alors qu'un ratio se rapprochant de 0 représente un cas de forte spécialisation (Araujo *et al.*, 2007; Bolnick *et al.*, 2003; Sargeant, 2007).

1.2.2 Le choix des ressources alimentaires

En nature, le régime alimentaire d'une espèce est conséquent aux adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales des individus. Chez les vertébrés supérieurs, les prédateurs exploitent souvent un spectre de ressources plus étroit que ne pourrait leur permettre leurs capacités (p. ex. mobilité) puisqu'il existe un coût inhérent à l'acquisition des habiletés nécessaire pour une recherche/capture efficace des proies (Holbrook & Schmitt, 1992; Litvaitis, 2000; Svanback & Bolnick, 2007; Tinker, Bentall & Estes, 2008). Selon la théorie d'approvisionnement optimal, les organismes devraient prioriser les ressources qui représentent le meilleur compromis en terme d'énergie extraite par unité de temps consacré à sa manipulation, puisqu'elles contribuent à optimiser leur aptitude phénotypique (Pyke, Pulliam & Charnov, 1977). Une prédiction dérivée de cette théorie stipule que l'étendue du régime alimentaire d'un organisme (c.-à-d. le degré de spécialisation) serait fonction de l'abondance de sa/ses proies préférées dans le milieu, peu importe l'abondance des proies alternatives, prédisant ainsi une spécialisation alimentaire en milieu de forte abondance des ressources et un élargissement du régime alimentaire dans un milieu moins productif (ou plus compétitif) (Emlen, 1966; Macarthur & Pianka, 1966; Pyke *et al.*, 1977; Svanback & Persson, 2004). En nature, l'abondance des ressources alimentaires peut fluctuer sur une échelle spatiale (p. ex. variation entre habitats) et/ou temporelle (p. ex. variation interannuelle ou saisonnière) (Bety *et al.*, 2002; Korpimäki *et al.*, 2003; Krebs *et al.*, 1973; Roth, 2002). Plusieurs études ont démontré que le degré de

spécialisation des individus d'une espèce pouvait changer en réponse à ces changements d'abondance en fonction de l'habitat (Darimont, Paquet & Reimchen, 2009; Elmhagen *et al.*, 2000; Giroux, 2007; Panzacchi *et al.*, 2008) et de la période considérée (BenDavid, Flynn & Schell, 1997; Cherel *et al.*, 2007; Korpimäki & Norrdahl, 1991; Nilsson, 1981; Roth, 2002). À titre d'exemple, le renard arctique (*Vulpes Lagopus*) agit comme un spécialiste opportuniste (régime alimentaire étroit) ou comme un généraliste (régime alimentaire vaste) lorsque retrouvé dans un habitat terrestre ou côtier, respectivement (Elmhagen *et al.*, 2000).

En milieu naturel toutefois, les prédateurs font face à différentes contraintes écologiques pouvant restreindre leurs possibilités d'approvisionnement sur des proies optimales. Le comportement des proies, la compétition pour les ressources et les sites de reproduction, et les contraintes de temps associées à la période de reproduction (p. ex. défense du territoire, emplacement du site d'élevage, approvisionnement des jeunes) sont des exemples de facteurs pouvant limiter la disponibilité des ressources puisqu'ils impliquent des coûts énergétiques additionnels pour le prédateur (Holbrook *et al.*, 1992; Jaksic & Braker, 1983; Lack, 1946; Pierotti & Annett, 1991; Schluter, 1981; Sih & Christensen, 2001; Svanback & Bolnick, 2005; Svanback *et al.*, 2007).

Faisant contraste à la théorie d'approvisionnement optimal, des études récentes ont démontré que les individus de populations de prédateurs généralistes peuvent se spécialiser, en sélectionnant chacun un type de proie différent de celui utilisé par les autres, en situation de forte compétition intra-spécifique (faible disponibilité des ressources préférées) et de faible compétition interspécifique (Bolnick *et al.*, 2003; Costa *et al.*, 2008; Estes *et al.*, 2003; Newsome *et al.*, 2009; Quevedo, Svanback & Eklov, 2009; Svanback *et al.*, 2007; Tinker *et al.*, 2008; Urton & Hobson, 2005). Ces résultats supportent la « niche variation hypothesis » qui stipule que les populations ayant les régimes alimentaires les plus étendus (c.-à-d. généralistes) seraient celles qui contiennent les individus les plus hétérogènes dans leur utilisation des ressources (c.-à-d. spécialistes) (Van Valen, 1965). Dans ce contexte, les différences phénotypiques (p. ex. morphologie, comportement, expérience), le statut social (p. ex. âge, dominance) et l'utilisation de l'habitat (dans un environnement hétérogène)

influenceraient le choix des ressources utilisées par les individus (Araujo *et al.*, 2009; Bolnick *et al.*, 2003; Byholm *et al.*, 2007; Darimont *et al.*, 2009; Smith & Skulason, 1996). Ultimement, la spécialisation individuelle serait un mécanisme contribuant à diminuer la compétition entre les individus pour des ressources similaires (Araujo *et al.*, 2010; Estes *et al.*, 2003), en plus de profiter aux individus, puisque favorisant une recherche plus efficace des ressources alimentaires (Anderson *et al.*, 2009; Ehlinger, 1990; Golet *et al.*, 2000).

1.3 Disponibilité des ressources, degré de spécialisation et succès reproducteur

Chez les prédateurs, la disponibilité des ressources alimentaires est généralement plus faible que chez les herbivores, qui bénéficient de ressources plus abondantes et diversifiées (Hairston, Smith & Slobodkin, 1960; Lack, 1954). Pour ces organismes de niveau trophique supérieur, les contraintes de recherche et de capture de la nourriture représentent donc un enjeu important pour la survie et la reproduction. Chez les populations d'oiseaux de proies par exemple, il a été démontré que les espèces s'alimentant de ressources dont l'abondance est constante dans le temps et l'espace affichent des taux de reproduction plus stables (Newton & Marquiss, 1986; Ratcliffe, 1980; Watson, Rae & Stillman, 1992) que les espèces s'alimentant de ressources variables ou cycliques (Nielsen, 1999; Salamolard *et al.*, 2000; Village, 1982). Au niveau individuel, l'abondance des ressources (proies préférées et alternatives) peut affecter la reproduction par le biais de différents mécanismes, dont la propension à occuper un territoire de reproduction (Gilg *et al.*, 2003; Nielsen, 1999; Rutz & Bijlsma, 2006), la date de ponte (Arroyo, 1998), la taille de couvée (Newton & Marquiss, 1981; Salamolard *et al.*, 2000) et le nombre de jeunes à l'âge de l'envol (Salafsky, Reynolds & Noon, 2005; Salafsky *et al.*, 2007).

1.3.1 *La qualité de l'habitat dans un environnement hétérogène*

L'abondance et la distribution des ressources alimentaires est souvent un facteur déterminant la qualité de l'habitat occupé par un prédateur (Doligez *et al.*, 2008; Newton, 1998; Sergio, Pedrini & Marchesi, 2003; Widen, 1994). Dans un environnement hétérogène (p. ex. une forêt fragmentée), les ressources ne sont pas uniformément distribuées, de sorte que le type d'habitat occupé peut influencer directement le succès d'approvisionnement des individus et, conséquemment, leur succès reproducteur (Hakkarainen *et al.*, 2003; Spear, 1993). De nombreuses études ont démontré l'effet de la qualité de l'habitat sur le succès reproducteur des individus dans un contexte d'hétérogénéité du paysage, dans lequel les individus occupant les meilleurs habitats bénéficiaient souvent d'un meilleur succès reproducteur, notamment grâce à l'abondance des ressources (Byholm *et al.*, 2007; Hakkarainen *et al.*, 2003; Kruger, 2005; Kruger & Lindstrom, 2001; Lambrechts *et al.*, 2004; Part, 2001). L'influence de la qualité de l'habitat sur le succès reproducteur des individus est particulièrement éloquent chez les espèces distribuées suivant un patron despotique (Oro, 2008) où les meilleurs compétiteurs monopolisent les meilleurs habitats, produisant ainsi un plus grand nombre de descendants que leurs rivaux (Ferrer & Donazar, 1996; Sergio *et al.*, 2003).

1.3.2 *Le degré de spécialisation*

En parallèle à la qualité de l'habitat en termes de ressources disponibles, le degré de spécialisation des espèces peut aussi influencer le succès reproducteur des individus, où les organismes se spécialisant sur un type de proie en particulier bénéficient généralement d'un meilleur succès reproducteur à court et à long terme (Annett & Pierotti, 1999; Golet *et al.*, 2000; Holbrook *et al.*, 1992; Pierotti *et al.*, 1991; Votier *et al.*, 2004). Dans d'autres cas cependant, la performance de prédateurs spécialistes ne semble pas être supérieure mais

plutôt équivalente à celle des individus généralistes (Woo and Elliott 2008, Elliott 2009). Lorsque les ressources alimentaires sont prévisibles et distribuées de manière homogène dans l'espace, la stratégie de spécialisation pourrait s'avérer avantageuse alors qu'en situation d'hétérogénéité des ressources, la stratégie généraliste pourrait procurer un avantage reproducteur (Schindler 1997, Svanback et Persson 2004, Panzacchi et al. 2008, Tinker et al. 2008, Woo et Elliott 2008, Ehmlagen 2000). En nature, donc, il semble exister un certain polymorphisme dans le type de stratégie alimentaire utilisé, lequel serait préservé au cours de l'évolution puisque chacune des stratégies peut résulter en une meilleure aptitude pour différents niveaux d'abondance et de distribution des espèces de proies (Woo et Elliott 2008, Svanback et Persson 2004, Panzacchi et al. 2008).

Sur une autre échelle, les populations généralistes sont typiquement caractérisées par des taux de reproduction interannuels très stables (Salafsky *et al.*, 2005) en comparaison avec les espèces/populations spécialistes (Gauthier *et al.*, 2004; Hanski *et al.*, 2001; Nielsen, 1999). Cette différence peut s'expliquer par la capacité qu'ont les prédateurs généralistes à changer de proies (réponse fonctionnelle de type III) advenant la raréfaction de leurs proies préférées (Arroyo, 1998; Newton, 1979; Rutz *et al.*, 2006). Toutefois, l'étude de l'écologie des prédateurs, en particulier leurs capacités de déplacement (Gilg *et al.*, 2003; Salamolard *et al.*, 2000) doit aussi être considérée afin de mieux comprendre les mécanismes qui peuvent expliquer l'influence du degré de spécialisation sur l'aptitude des individus.

1.4 Le faucon pèlerin : prédateur de l'écosystème arctique

Dans les écosystèmes peu productifs comme l'Arctique, les interactions trophiques sont relativement simplifiées (Gilg, Sittler & Hanski, 2009), offrant la possibilité de tester des hypothèses biologiques sur les interactions prédateurs-proies, notamment sur les effets des stratégies d'approvisionnement sur les processus démographiques des populations de prédateurs. Dans ces écosystèmes, les oiseaux de proies représentent des prédateurs d'importance pouvant réguler les populations de proies suite à leurs efforts de prédation

accrue pendant la période estivale (Cotter & Boag, 1992; Gilg *et al.*, 2003; Gilg *et al.*, 2006; Nielsen, 1999; Poole & Bromley, 1988; Wiklund, Kjellen & Isakson, 1998).

1.4.1. Les stratégies d'alimentation du faucon pèlerin

Le faucon pèlerin, *Falco peregrinus tundrius*, est un exemple de prédateur aviaire migrant annuellement vers l'Arctique afin de s'y reproduire (White, Cade & Hunt, 2008). Dans l'Arctique, ce prédateur se nourrit principalement de passereaux et de limicoles migrateurs (Cade, 1960; Court, Gates & Boag, 1988; Hunter, Crawford & Ambrose, 1988; Poole *et al.*, 1988; Rosenfield *et al.*, 1995), bien qu'il ait été observé à consommer des mammifères résidents (Bradley & Oliphant, 1991; Court *et al.*, 1988) et des oiseaux marins (Court, 1986) dans certaines régions. Considéré comme l'archétype du prédateur généraliste, le faucon pèlerin de populations côtières (étudiées à l'extérieur de l'Arctique) peut toutefois se spécialiser sur des oiseaux marins coloniaux (Nelson, 1990; Thiollay, 1988; White *et al.*, 2008). Selon les populations considérées, il semble donc exister un certain polymorphisme quant aux stratégies d'alimentation utilisées. En fonction de ces stratégies, les populations de faucons pèlerins semblent différer au niveau de leurs processus démographiques, où la productivité annuelle et la densité des populations sont sujettes à de plus importantes fluctuations pour les populations adoptant une stratégie d'approvisionnement spécialisée (Mearns & Newton, 1988; Nelson & Myres, 1976; Weir, 1978). Si différentes stratégies d'alimentation ont été documentées chez le faucon pèlerin à l'échelle des populations, il n'existe aucune étude ayant exploré les variations entre les individus (c.-à-d. intra-population) dans leur utilisation des ressources et les impacts potentiels de ces différences sur le succès reproducteur (voir cependant Court, 1986, qui remarque une certaine variation interindividuelle dans les stratégies d'alimentation).

1.4.2. L'utilisation des ressources à proximité de Rankin Inlet, Nunavut

Une population très dense de faucons pèlerins est suivie depuis 1982 à proximité de la communauté inuite de Rankin Inlet située sur la côte ouest de la baie d'Hudson, Nunavut (92°O, 62°N) (Court, 1986). Tout comme les autres populations de faucons pèlerins, les individus de Rankin Inlet s'alimentent préférentiellement de petits passereaux et de limicoles (p. ex. bruant des neiges, *Plectrophenax nivalis*, bécasseau semi-palmé, *Calidris semipalmatus*), et, dans une moins grande mesure, de petits rongeurs tels que les lemmings (*Lemmus sibiricus* et *Dicrostonyx groenlandicus*) et le spermophile arctique, *Spermophilus parryi*, qui sont abondants sur la toundra continentale (Bradley *et al.*, 1991; Court *et al.*, 1988). En plus de ses proies préférées d'origine terrestre, le faucon peut aussi se nourrir de ressources allochtones telles le guillemot à miroirs, *Cepphus grylle*, l'eider à duvet, *Somateria mollissima*, et l'harelde kakawi, *Clangula hyemalis*, qui dépendent de l'écosystème marin de la Baie d'Hudson (Court, 1986). Si la population peut être qualifiée de généraliste en termes de stratégies alimentaire, il semble pourtant exister des différences dans l'utilisation des ressources et dans le degré de spécialisation entre les individus où certains utilisent un vaste étendu de ressources, alors que d'autres semblent se spécialiser sur certaines proies en particulier (Court, 1986).

Dans la population de Rankin Inlet, les individus reproducteurs occupent des sites de nidification distribués dans un paysage côtier hétérogène en termes d'habitats et de ressources alimentaires disponibles (Figure 2). De manière générale, l'emplacement du site de nidification dans un environnement hétérogène en termes de ressources est l'un des facteurs qui pourrait expliquer la variabilité interindividuelle dans l'utilisation des ressources (Holbrook *et al.*, 1992). En période de reproduction, les faucons pèlerins sont limités dans leurs déplacements au cours de la recherche de nourriture puisqu'ils doivent surveiller et approvisionner leurs jeunes en un point fixe dans l'espace. Ainsi, les ressources disponibles à proximité du site de nidification, même les ressources alternatives moins profitable, sont susceptibles d'être utilisées par les adultes puisqu'il existe un coût à se déplacer plus loin pour la capture de proies optimales (Pierotti *et al.*, 1991). En plus des contraintes spatiales, les individus subissent une forte compétition intra-spécifique pour les ressources, un mécanisme pouvant entretenir un certain polymorphisme dans l'utilisation

des ressources et le degré de spécialisation (Svanback *et al.*, 2007). Dans ces circonstances, la distribution hétérogène des ressources, couplée à certaines contraintes écologiques pour les adultes reproducteurs, pourrait être la cause d'un polymorphisme individuel dans les stratégies d'alimentation pour la population de faucons pèlerins de Rankin Inlet.

1.4.3 La productivité du faucon pèlerin à Rankin Inlet

La population de faucons pèlerins de Rankin Inlet démontre d'importantes fluctuations interannuelles en termes du nombre de jeunes produits. En effet, la moyenne de la productivité totale annuelle est de $28 \pm 14,2$ jeunes produits sur 27 ans de suivi, et les valeurs annuelles fluctuent entre 3 et 65 jeunes. Pour expliquer ces importantes fluctuations dans la productivité totale annuelle, des chercheurs se sont intéressés à certains facteurs abiotiques (c.-à-d. précipitations) et biotiques (c.-à-d. abondance de nourriture) susceptibles d'influencer la survie des jeunes et le succès des adultes. Bradley *et al.* (1997) ont, par exemple, démontré une corrélation négative entre la quantité de précipitations au printemps et la taille de couvée des femelles, alors que Court (1988a) a remarqué un lien ralliant l'abondance de lemmings au nombre de jeunes produits par nid.

Dans notre aire d'étude, les individus sont vraisemblablement distribués de manière despotique, de sorte que certains d'entre eux occupent les meilleurs territoires de nidification et devraient être ceux qui contribuent le plus à la productivité de la population. Comme la disponibilité des ressources alimentaires est un facteur déterminant la qualité du territoire chez les prédateurs, il est possible que les faucons occupant des sites de nidification offrant le plus de ressources alimentaires à proximité bénéficient d'un meilleur succès reproducteur. Les ressources préférées (c.-à-d. les oiseaux de petite taille) étant distribuées de manière hétérogène dans notre aire d'étude (c.-à-d. majoritairement disponible sur le continent), les individus occupant des sites de nidification situés sur ou à proximité du continent devraient être ceux qui ont un meilleur accès à cette ressource et, conséquemment, devraient produire plus de jeunes. Ainsi, l'emplacement du site de nidification dans un environnement côtier hétérogène pourrait affecter la qualité du

territoire des faucons et représenterait un facteur susceptible d'influencer le nombre de jeunes produits par individu.

1.5 La quantification de l'utilisation des ressources alimentaires par les faucons pèlerins

Depuis le début du suivi de Rankin Inlet, les chercheurs ont amassé diverses données afin de déterminer la composition du régime alimentaire de la population (Bradley *et al.*, 1991; Court, 1986). Toutefois, l'échantillonnage reposait sur des techniques d'échantillonnage indirectes (c.-à-d. analyse des pelotes de régurgitations et de restants de proies) pouvant comporter certains biais, dont le risque de sous-estimer la présence de petites proies (p. ex. lemmings) dans le régime des faucons (Duffy & Jackson, 1986; Redpath *et al.*, 2001; Simmons, Avery & Avery, 1991).

Les écologistes utilisent de plus en plus l'approche des traceurs isotopiques pour reconnaître le type de ressources consommées par un prédateur. En comparaison des techniques conventionnelles (p. ex. analyse de contenus stomacaux, analyses de restants de proies), cette nouvelle méthode permet d'obtenir de l'information sur les ressources alimentaires et les nutriments réellement assimilés (c.-à-d. non seulement absorbés) en plus d'être non-invasive pour les organismes (Litvaitis, 2000). La composition isotopique d'un prédateur (c.-à-d. sa signature isotopique) ressemble étroitement à celle des proies qu'il a consommées puisque les nutriments issus des proies sont transférés vers le prédateur et intégrés dans ses tissus (Cherel *et al.*, 2008; Deniro & Epstein, 1978, , 1981; Gauthier, Bety & Hobson, 2003; Samelius *et al.*, 2007; Tieszen *et al.*, 1983). Pour reconstruire le régime alimentaire d'un prédateur, on compare typiquement la proportion des différents isotopes de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) et du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) dans les tissus du prédateur avec celle des tissus de ses proies. Comme les prédateurs ont souvent accès à plusieurs types de proies potentielles, la signature isotopique du prédateur (le mélange) représente la somme des signatures des proies (les sources) pondérées par la contribution de chacune de ces proies au régime du prédateur, soit :

$$\delta_M = f_A \delta_A + f_B \delta_B + f_C \delta_C$$

où δ représente la signature isotopique, f la contribution au régime, M le prédateur (mélange) et A , B et C les différentes proies (Phillips & Gregg, 2003).

Afin de reconstruire le régime alimentaire d'un prédateur avec acuité, les signatures isotopiques de ses proies potentielles doivent différer pour être correctement reconnues dans les tissus du consommateur. En nature, différents processus peuvent influencer les proportions isotopiques dans les tissus des organismes. Les différences dans la proportion isotopique en carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) proviennent de différences dans le mode de fixation du carbone atmosphérique par les plantes terrestres, C_3 et C_4 , et les plantes marines (Smith & Epstein, 1971), où, typiquement, $\delta^{13}\text{C}_{\text{Terrestre } \text{C}_3} < \delta^{13}\text{C}_{\text{Marin } \text{C}_3} < \delta^{13}\text{C}_{\text{Terrestre } \text{C}_4}$ (Anderson & Polis, 1998; Cree *et al.*, 1999; Harding & Stevens, 2001). Les différences dans la signature en azote ($\delta^{15}\text{N}$) entre les organismes proviennent plutôt du processus d'excrétion des déchets azotés libérant une plus grande proportion de l'isotope ^{14}N que de ^{15}N (Vanderklift & Ponsard, 2003).

En plus de ces sources de variations, la signature isotopique d'un organisme peut aussi fluctuer en fonction du tissu considéré, suivant son taux métabolique de renouvellement (Hobson & Clark, 1992a; Tieszen *et al.*, 1983). Un tissu ayant un taux métabolique très rapide, comme le plasma sanguin, aura une signature isotopique reflétant le régime alimentaire sur une très courte période de temps (c.-à-d. jusqu'à une semaine) alors que les tissus à croissance lente tels que les plumes et les poils auront une signature différente qui reflète le régime alimentaire sur une plus longue période de temps (c.-à-d. plusieurs mois). Ainsi, pour les études de reconstruction du régime alimentaire d'un prédateur à l'aide de la méthode des isotopes stables, on doit d'abord cibler la période de temps d'intérêt avant de sélectionner le tissu à l'étude (Bearhop *et al.*, 2004; Dalerum & Angerbjorn, 2005).

En plus de caractériser le régime alimentaire de prédateurs, il est aussi possible d'utiliser les isotopes stables pour étudier le degré de spécialisation alimentaire. Pour ce faire, on utilise la variance de la signature isotopique d'un individu (niche isotopique), ou d'une population, qui représente un bon indice de l'étendu du régime alimentaire (niche trophique) (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Ici, plus la variance dans la niche

isotopique est élevée, plus large devrait être sa niche trophique et plus faible devrait être son degré de spécialisation. Afin de mieux décrire l'étendue du régime alimentaire des individus, Layman et al. (2007) ont proposé plusieurs métriques basées sur la distance Euclidienne séparant les individus sur un espace isotopique bi-dimensionnel (δ). Ces indices calculent typiquement la variance isotopique de chaque individu avec lui-même (variation intra-individuelle dans le temps) et la variance entre les individus d'une population ou d'un sous-ensemble regroupant plusieurs individus. Par exemple, la variable « total area », qui calcule l'espace isotopique occupé par un ensemble d'individus, est utilisée pour décrire la niche trophique d'une population alors que les variables « centroid distance » et « nearest neighbour distance », qui calculent des distances entre les individus, sont typiquement utilisées pour quantifier l'étendue de la variance au niveau intra et interindividuel (Darimont *et al.*, 2009; Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2009; Quevedo *et al.*, 2009). D'une manière générale, plus les indices de variation interindividuelle sont élevés, plus une population contient de spécialistes (niche variation hypothesis).

À Rankin Inlet, les faucons pèlerins utilisent des proies qui sont susceptibles de varier dans leurs signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ puisqu'elles utilisent des nutriments provenant de différents écosystèmes (c.-à-d. terrestre vs marin) et qu'elles appartiennent à différents niveaux trophiques. Par exemple, puisque l'eider à duvet se nourrit de proies marines et agit comme prédateur dans le réseau trophique marin, il devrait afficher des signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les lemmings, des consommateurs primaires de l'écosystème terrestre. D'autre part, les oiseaux insectivores devraient avoir des signatures intermédiaires puisqu'ils s'alimentent d'invertébrés terrestres et agissent comme consommateurs secondaires dans le réseau trophique. Ainsi, les différentes proies du faucon pèlerin devraient être discernables d'un point de vue isotopique, ce qui rend possible la reconstruction du régime alimentaire du faucon pèlerin sur la base des isotopes stables et la détermination du degré de spécialisation alimentaire des individus grâce à l'étude de la variance des signatures isotopiques.

1.6 Objectif de l'étude et hypothèses de travail

Au sein d'une population, les individus peuvent différer dans leur utilisation des ressources alimentaires, un phénomène qui peut être expliqué par les différents choix d'approvisionnement faits par les individus lorsqu'ils rencontrent diverses contraintes au sein de leur environnement (Bolnick *et al.*, 2003). La distribution hétérogène des ressources alimentaires dans l'environnement est un exemple de mécanisme pouvant contraindre les individus à faire différents choix lors de leur approvisionnement. Dans ce contexte, les individus occupant les habitats offrant le plus de ressources de qualité devraient être avantagés dans leur approvisionnement et devraient produire plus de jeunes (Lambrechts *et al.*, 2004).

Pour la population de faucons pèlerins de Rankin Inlet, les individus reproducteurs doivent inévitablement effectuer des allers-retours entre leur nid (point fixe) et les sites d'alimentation pour nourrir leurs jeunes. Ceci représente des coûts d'approvisionnement qui sont proportionnels à la distance parcourue. Puisque les faucons peuvent occuper des nids dans deux différents types d'habitats (continental et marin), et que ces habitats sont associés à différents types de ressources, la disponibilité des ressources pour les individus peut varier en fonction de l'emplacement des nids. En considérant qu'il existe un coût de déplacement proportionnel à la distance parcourue au cours de l'approvisionnement, nous pensons que l'utilisation des ressources et le succès reproducteur des individus va dépendre des préférences alimentaires des faucons et de l'emplacement des nids dans le paysage hétérogène (Figure 1). Nous avons formulé trois scénarios associés à différents degrés de préférences alimentaires des faucons et nous avons confronté nos résultats (c.-à-d. les relations entre l'emplacement du nid, la niche alimentaire et le succès reproducteur) avec des prédictions issues de ces modèles hypothétiques. Par exemple, si les faucons ont une préférence équivalente pour les ressources terrestres et marines (scenario A), les individus qui nichent dans des milieux dominés par l'environnement marin (les îles) devraient utiliser les ressources marines en priorité pour éviter les coûts de déplacements. Dans cette situation, tous les individus, peu importe l'emplacement de leur nid, devraient avoir un

succès reproducteur équivalent (Figure 1A). Toutefois, si les faucons préfèrent les ressources terrestres aux ressources marines, mais d'une manière modérée (scenario B), les individus nichant sur les îles devraient payer un coût de déplacement plus important lorsqu'ils capturent des proies terrestres, ou devraient avoir un succès de capture moins important lorsqu'ils utilisent les ressources marines disponibles à proximité de leur nid. En conséquence, le succès reproducteur devrait être supérieur chez les faucons nichant dans des milieux dominés par l'environnement terrestre (Figure 1B). Finalement, en supposant que les faucons préfèrent fortement les ressources terrestres et qu'ils ignorent complètement les ressources marines (scenario C), les individus nichant sur les îles devraient payer des coûts de déplacements plus importants et devraient avoir un succès reproducteur inférieur aux individus nichant sur le continent (Figure 1C).

CHAPITRE 1

INFLUENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DU PAYSAGE SUR L'UTILISATION DES RESSOURCES ET LE SUCCÈS DE REPRODUCTION CHEZ UN PRÉDATEUR GÉNÉRALISTE NICHANT DANS L'ARCTIQUE

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

1. En nature, de nombreuses espèces démontrent une variabilité interindividuelle dans l'utilisation des ressources alimentaires. Toutefois, les causes immédiates de ce phénomène peuvent être difficiles à identifier puisqu'elles sont multiples et peuvent varier d'une espèce à une autre. De plus, les conséquences sur l'aptitude phénotypique sont très peu connues. Nous avons étudié la variabilité individuelle dans l'utilisation des ressources alimentaires chez un prédateur généraliste de l'écosystème arctique, le faucon pèlerin (*Falco peregrinus tundrius*), nichant dans un paysage naturel côtier.

2. Nous avons étudié l'importance de l'hétérogénéité du paysage comme facteur pouvant provoquer des variations interindividuelles dans la niche trophique et le succès reproducteur chez des faucons nichant le long d'un gradient d'habitats continentaux-marins. Nous avons testé des prédictions issues de scénarios hypothétiques représentant différents niveaux de préférences alimentaires et présupposant des coûts de déplacements associés à la distance parcourue au cours de l'approvisionnement.

3. En utilisant la technique des isotopes stables, nous avons observé que les faucons démontraient d'importantes variations interindividuelles dans l'utilisation des ressources au cours de la période d'élevage des jeunes. Les proies terrestres (herbivores et insectivores) représentaient la majorité du régime pour tous les individus de la population. Les variations dans la niche isotopique des individus étaient influencées par des différences dans la

composition du paysage entourant les sites de nidifications (proportions d'habitat terrestre vs marin). Bien que les individus nichant en environnement marin utilisaient les proies marines, la fraction majeure de leur régime était composée de proies terrestres. Nous avons trouvé une corrélation positive entre la proportion d'habitat terrestre à proximité des nids et le succès reproducteur des individus (les individus nichant en milieu marin produisaient moins de jeunes).

4. Bien que la diversité de proies à proximité des nids était maximale pour les individus nichant sur la côte, l'étendue de la niche et la variation interindividuelle étaient maximales pour les individus nichant sur les îles.

5. Nos résultats supportent l'hypothèse selon laquelle les faucons préfèrent les ressources terrestres aux ressources marines. L'utilisation significative de ressources marines semble être profitable lorsque les faucons doivent payer des coûts de déplacements importants pour la capture de proies terrestres, mais cette stratégie mène néanmoins à une baisse du succès reproducteur.

6. Notre étude démontre comment l'analyse combinée de l'étendue de la niche isotopique et du succès reproducteur peut aider à mieux comprendre les effets immédiats de l'hétérogénéité du paysage sur la variation interindividuelle dans l'utilisation des ressources, et ses conséquences ultimes sur un prédateur.

Ce premier article, intitulé « Effect of landscape heterogeneity on intra-population niche variation and reproductive performance of an arctic generalist predator », fut corédigé par moi-même ainsi que par le professeur Joël Bêty et notre collaborateur Alastair Franke. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la planification de l'échantillonnage, la récolte des données sur le terrain, les analyses en laboratoire, les analyses statistiques et la rédaction du mémoire. Alastair Franke, le second auteur, a principalement aiguillé l'étudiant lors de la planification du terrain et la récolte de données et a fourni les données à long-terme (2002-2007) nécessaires pour les analyses concernant le succès reproducteur des faucons pèlerins. Le professeur Joël Bêty, troisième auteur, a agi comme directeur de recherche en guidant l'étudiant lors de la planification du terrain,

l'analyse des résultats et la rédaction du mémoire. Une version abrégée des résultats de cet article a été présentée lors de la rencontre annuelle du Centre de réseaux d'excellence du Canada ArcticNet en 2009.

EFFECT OF LANDSCAPE HETEROGENEITY ON INTRA-POPULATION NICHE VARIATION AND REPRODUCTIVE PERFORMANCE OF AN ARCTIC GENERALIST PREDATOR

Vincent L'Hérault^{1*}, Alastair Franke² and Joël Bêty^{1*}

¹ Université du Québec à Rimouski et centre d'études nordiques, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

² Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton, AB, T6G 2H8 , Canada

*Corresponding authors:

Email: vincent.lherault@uqar.qc.ca; joel_bety@uqar.qc.ca

Summary

1. Although intra-population variability in resource use is common, the proximate causes are difficult to identify and the fitness consequences are still poorly known in wild animals. We investigated intra-population niche variation in a top predator of the arctic food web, the peregrine falcon (*Falco peregrinus tundrius*), a central place forager inhabiting an unexploited natural environment.

2. We evaluated if landscape heterogeneity generates intra-population niche variation and differences in breeding success in falcons nesting along a terrestrial-marine landscape continuum. We tested predictions issued from hypothetical scenarios with varying level of prey preferences and involving foraging costs associated to travel distance.

3. Using stable isotopes analysis, we found high intra-population variation in resource use by falcons during the brood rearing period. Terrestrial-derived prey species (herbivores and insectivores) were the main food sources used by virtually all falcons. Intra-population isotopic niche variation was associated with attribute of the nesting landscape. Although birds nesting in marine environment did make use of marine resources, they systematically

rely of terrestrial prey. We found a positive relationship between the proportion of terrestrial habitat around the nest and the reproductive performance of individuals (marine breeders fledged fewer young).

4. Although prey diversity around nest was maximal for coastal breeders, the niche width was maximal for birds breeding in marine-dominated areas where we also detected the largest among-nest variation in diet.

5. Our results support the hypothesis that falcons prefer terrestrial over marine resources. The significant use of marine resources apparently becomes profitable when falcons face important foraging costs associated with the use of preferred terrestrial resources, but such strategy nonetheless lead to lower reproductive success.

6. Our study illustrates how the combination of isotopic niche diversity and fitness analyses can strongly help understanding the proximate effect of landscape heterogeneity on intra-population variability in resource use and its ultimate consequence on a consumer.

Key words: landscape heterogeneity, prey preference, niche diversity, reproductive success, arctic predator, peregrine falcon.

Introduction

Ecologists have long noted that individuals within a generalist population use different food resources (Van Valen 1965; Smith and Skulason 1996; Bolnick *et al.* 2003). In a competitive environment with limited resource availability, niche width of a population can increase following an increase in niche width within (*i.e.*, generalization of diet) or among individuals (*i.e.*, specialization of diet) (Bolnick *et al.*, 2007; Tinker *et al.*, 2008). Although the former mechanism has been well demonstrated over the past decades (Roughgarden, 1972; Schoener, 1971; Taper & Case, 1985), the later is currently receiving growing attention. Several recent empirical and theoretical studies conducted on different taxa, showed that populations with a larger trophic niche typically include more specialized individuals (*i.e.*, individuals with narrower niche relative to the niche of the entire population) (Araujo *et al.*, 2009; Bolnick *et al.*, 2007; Costa *et al.*, 2008; Tinker *et al.*, 2008). This supports the niche variation hypothesis, which stipulates that among-individual variation increases with population niche width (Van Valen 1965).

However, the causes and ecological consequences of individual specialization are multiple and still debated for wild animal populations, particularly in large vertebrates (Bolnick *et al.*, 2003; Svanback *et al.*, 2004; Tinker *et al.*, 2008). For example, intra-population niche variation was traditionally attributed to differences in individual traits such as morphology, age and sex (Smith *et al.*, 1996). Recently, Bolnick *et al.* 2003 emphasized that individual specialization can arise after controlling for the effect of individuals traits via different trade-offs faced by individuals. For instance, individuals within a population can use different resources if they have different preferences, which depend on resource features (*e.g.* abundance, energy content, evasiveness) and individual's phenotype (*e.g.* experience, searching behaviour; see (Bolnick *et al.*, 2003). Along with resource preference, some studies have identified external environmental factor such as landscape heterogeneity as key component of niche variation (Quevedo *et al.*, 2009; Svanback *et al.*, 2007), but very few of these studies investigated wild populations

inhabiting unaltered environments (Darimont *et al.*, 2009). Exploring this mechanism is important because it can act as a global force in partitioning resource use and seems to be recurrent between ecosystems (Darimont *et al.*, 2009)

Niche variation within a population is highly relevant at the ecological level because it may mitigate intra-specific competition for similar resources, and ultimately act as a stabilizing force in animal populations (Araujo *et al.*, 2010; Estes *et al.*, 2003). This may occur when individual variation in resource use affects variation in fecundity, a mechanism known to affect population stability (Kendall and Fox 2002, 2003). Although it is crucial to study the relationship between individual variation in resource use and reproductive performance if we are to understand the ecological implications of niche variation in animal populations, relatively few studies have documented such linkages and the underlying mechanisms (Annett *et al.*, 1999; Golet *et al.*, 2000; Votier *et al.*, 2004).

Describing and understanding the mechanisms explaining variation in resource use is challenging (Bolnick *et al.*, 2003). Using stable isotope analyses, we investigated niche variation in a top predator of the arctic food web, the peregrine falcon (*Falco peregrinus tundrius*), hereafter falcon. We specifically evaluated if landscape heterogeneity generates among-individual and within-individual variation in resource use by falcons raising young along a terrestrial-marine landscape continuum (from inland to outer island). We also examined the relationship between nesting habitat and reproductive success. Finally, we confronted the observed patterns (*i.e.*, relationships between landscape, isotopic niche and reproductive success) to predictions generated from hypothetical scenarios associated to various levels of falcon resource preference.

Peregrine falcons are long-lived raptors known as generalist predator with world-wide distribution (White *et al.*, 2008). The subspecies *tundrius* is a long-distance, Arctic-nesting migrant which benefits from abundant prey during the summer (Cade, 1960; Hunter *et al.*, 1988; Rosenfield *et al.*, 1995). Terrestrial prey items (including passerines, shorebirds and rodents) are frequently consumed by arctic-nesting falcons (Court *et al.*, 1988), but individuals breeding in coastal environment may also benefit from consumption

of seabirds (including alcids, larids and anatids; (Nelson, 1990; Thiollay, 1988; Velarde, 1993).

Although falcons are highly mobile and likely exploit prey in a diversity of habitats, breeding individuals are central place foragers. According to central place foraging theory, foraging costs for parents are proportional to the distance between nest and foraging sites. Thus, individuals nesting further relative to the preferred resource would be more likely to capture prey with a lower rate of energy gain that can be found in the surrounding of their nest site (Dall *et al.*, 2005; Orians & Pearson, 1979; Pierotti *et al.*, 1991). Our study area was characterized by two major habitats (terrestrial and marine) which are associated with different resources, so that type of prey locally available for falcon would vary according to nest site location (*i.e.*, the central place). Based on the assumption that falcons pay foraging costs proportional to travelling distance, resource use should depend on falcon's preference for prey (consumption rate vs relative abundance) and nesting location in the landscape (Figure 1). For instance, if falcons have equal preference for terrestrial and marine resources (scenario A), individuals nesting within marine-dominated habitat (outer island breeders) would essentially rely on a marine diet to reduce travelling costs. In such case, all individuals would have similar reproductive success regardless of their nesting habitat (Figure 1A). However, if falcons moderately prefer terrestrial resources (scenario B), individuals nesting on outer island would have to pay higher foraging costs when feeding on terrestrial resources or would have a lower capture success when feeding on marine prey available in the vicinity of their nest. Consequently, reproductive success should be higher in birds breeding in terrestrial-dominated habitat (inland breeders; Figure 1B). Finally, assuming a complete preference of terrestrial prey and hence no use of marine resources (scenario C), outer island breeders would experience high travelling costs that would dampened their reproductive output compare to inland breeders (Figure 1C).

The originality of this study was our ability to combine niche diversity and reproductive success analyses to better understand the foraging constraints and strategies of a predator breeding in a heterogeneous landscape.

Methods

Study area

We worked in the area surrounding of the community of Rankin Inlet, on the western coast of Hudson Bay, Nunavut, Canada (62°49'N, 92°05'W; Figure 2). Our study area encompassed 455 km² shared between the terrestrial tundra ecosystem (inland), consisting of low rolling hills with mesic tundra intersected by lowland filled with wetlands, and the marine ecosystem that encloses numerous inner and several outer islands of small to medium dimensions characterized by mesic tundra (Figure 2). Rocky outcrops are prominent features of the landscape and are particularly attractive for breeding raptors. Outcrops large enough to nest on occur up to 9 km inland and on islands up to 4km from the inland shore, offering a unique opportunity to investigate the effect of landscape heterogeneity on falcon resource use and breeding performance. During summer, many birds (*e.g.* passerines, shorebirds and ducks) migrate to breed in the Arctic. In addition, resident and fluctuating populations of small rodents, brown lemming *Lemmus sibiricus* and collared lemming *Dicrostonyx groenlandicus*, as well as ground squirrel *Spermophilus parryii* are found on the inland. These tundra-dwelling species can also occur on the islands scattered in the marine-dominated landscape. The waters surrounding the islands host several bird species such as long-tailed duck *Clangula hyemalis*, common eider *Somateria mollissima* and black guillemot *Cephus grylle*. During the peregrine falcons nestling rearing period, these prey species spend most of their time foraging on the sea and can be found in relatively high but clumped densities (*e.g.* guillemots; (Court *et al.*, 1988).

Sample collection

In 2008, we collected prey for which we had non-isotopic evidence of consumption by falcon nestlings (via pellet contents, prey remains and camera monitoring: Court 1986; L'Hérault, Franke and Bêty unpublished data). Throughout the nestling rearing period (mid-July to mid August), we opportunistically collected 89 living specimens of 13 prey

species within the study area (Table 1). Muscle samples were extracted from prey items and stored in ethanol 70% prior to analyses (Hobson, Gibbs & Gloutney, 1997).

We monitored the diet of falcon nestlings by collecting blood samples (plasma) every 5 to 12 days (7.7 ± 1.57 , $n=81$) starting from two weeks after hatching date of the rearing season (late July) until nestling fledging (late August). We collected 1 ml of blood from the ulnar vein of nestlings. Samples were sealed and stored in heparin tubes in the field and centrifuged within 8 hours of collection to separate plasma from red blood cells. Plasma samples were frozen until analysis. Isotopic analysis of blood plasma is known to represent nutrients consumed and assimilated up to one week prior to collection in birds (Hobson & Clark, 1993). This fast turnover rate allowed us to track diet variation on a fine timescale during the nestling rearing period.

From 2002-2008, we monitored falcon nests to estimate individual breeding success, defined here as the total number of young fledged (*i.e.*, 30 days old). Each year, spring nest site occupancy and breeding success was determined within the study area. In 2008, nest sites were visited weekly during incubation and nestling rearing to estimate clutch size and the number of young hatched.

Stable isotopes analysis

To estimate resource use by falcon, we measured the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of prey muscle and falcon nestling plasma. Samples were dried using lyophilisator and ground to a fine powder using a mortar and pestle. Samples (0.2 ± 0.02 mg) were loaded in tin capsules for isotopic analyses performed via continuous flow to a Finnigan Mat Delta Plus isotope ratio mass spectrometer at Stable Isotopes in Nature Laboratory (New Brunswick, Canada). Stable isotope ratios are expressed in δ -values as parts per thousand (‰) deviations from standards, namely Pee Dee Belemnite for C and atmospheric air for N, following $\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{sample}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$ and $\delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{sample}}}{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$.

Prior to laboratory analyses, we removed lipids from prey muscle with a 2:1 chloroform:methanol solution (Bligh and Dyer 1959) to control for carbon heterogeneity

and lipids differences among different prey muscle (Deniro *et al.*, 1978; Post *et al.*, 2007; Ricca *et al.*, 2007). In some studies (Sweeting, Polunin & Jennings, 2006), chemical extraction altered $\delta^{15}\text{N}$ to various degrees but in our case, variation in $\delta^{15}\text{N}$ due to lipid extraction was similar to the analytical error (0.14 ± 0.11 ‰, $n=65$ duplicates, and 0.11 ± 0.08 ‰, $n=14$, respectively). Lipid removal in falcon nestling plasma samples did not influence the ecological interpretation of isotopic modeling, therefore we systematically analysed raw samples with their lipid contents (see Appendix 1 for details).

To reconstruct the diet of falcon, we used Stable Isotope Analysis in R (SIAR; Jackson *et al.*, 2009), an extension of the R statistical environment (V 2.8.1; R Development Core Team, 2008). This model perform mixing model using dirichlet distribution (Evans, Hastings & Peacock, 2000) that takes into account concentration dependence of C and N in tissues and errors around the isotopic means of sources. We corrected isotopic ratios of falcon nestlings for isotopic fractionation (*i.e.*, difference between diet and tissues) by using factors calculated for captive adult falcons fed of simple diet composed of quail (Hobson & Clark, 1992b). Because we worked with a large number of potential sources (13 prey species) and only two isotopic tracers, we followed Phillips *et al.* (2005) recommendation and compared $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between prey types (MANOVA, Wilks Lambda: $F_{0,26} = 17,72$, $p < 0.0001$, $n = 61$; Table 1). We then pooled prey types according to three distinct ecological functional groups: terrestrial herbivores, terrestrial insectivores and marine birds (MANOVA, Wilks Lambda: $F_{2,83} = 149,9$, $p < 0.0001$, $n = 86$). We included concentration values (mean and SD) to the mixing model for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of each prey group (Phillips & Koch, 2002).

Terrestrial-marine landscape continuum and definition of biogeographical subpopulations

To assess whether nestling diet was influenced by the location of nest sites along the terrestrial-marine landscape continuum, we compared isotopic signatures of nestlings with the proportion of terrestrial habitat present in the vicinity of the nest. We constructed circular buffers with a 5 km radius around each nest site to approximate the home range

use by breeding individuals (Byholm *et al.*, 2007; Golawski & Meissner, 2008; Hakkarainen *et al.*, 2003; Laaksonen, Hakkarainen & Korpimäki, 2004). We chose the 5 km threshold based on home range characteristics of breeding male falcons tracked wearing satellite transmitters at our study site (mean distance between nest sites and its furthestmost point obtained from GPS locations recorded during the nestling phase was 5 km, $n = 7$ individuals; Franke unpublished data). We then characterised these pseudo home ranges by calculating the proportion of terrestrial habitat present within the 5 km buffer using ArcGIS 9.2 software (ESRI, Toronto, Canada), hereafter referred to as the nesting landscape attribute.

To illustrate how nesting landscape attribute influence the type of prey found in the diet of nestlings, we ran mixing models (SIAR) using isotopic ratios which fell inside 3 distinct geographic regions, hereafter called subpopulations (Newsome *et al.*, 2007). These subpopulations represented the landscape variability within the terrestrial-marine continuum and were broadly defined based on the nesting landscape attribute around each nest location. Hence, “Outer island”, “Coastal” and “Inland” subpopulations included individuals having less than 20%, 20 to 80% and more than 80% of terrestrial habitat (% inland) within 5km radius of their nesting site, respectively.

Statistical analysis

$\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopes are known to discriminate between terrestrial and marine organisms (Harding *et al.*, 2001; Newsome *et al.*, 2007; Schoeninger & Deniro, 1984). In our study system, the mean percentage of terrestrial-derived prey species in a nestling diet (obtained from SIAR) were strongly correlated to $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Spearman correlation: $r = -0.98$, $p < 0.0001$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $r = -0.98$, $p < 0.0001$ for $\delta^{15}\text{N}$, $n = 125$). We used a general linear mixed model (GLMM) to assess how variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ was structured among the landscape continuum (nesting landscape attribute). GLMM included “nestling” and “site” variables as random to account for repetition (nesting landscape attribute was calculated for every nest introducing a repetition at nestling level and sites were sampled

several times during breeding season). We also included “date” as a covariate (fixed effect) in the model to account for within-season variation in nestling diet.

We used a linear regression to test for an effect of the habitat on the number of young fledged per year for the nest sites monitored from 2002 to 2008. Using multiple regression models on 2008 data, we examined the influence of other breeding parameters (*i.e.*, clutch size and hatching number, in addition to nesting landscape attribute) on the number of young fledged. We then used backward stepwise selection to find the best model (Venables & Ripley, 2002). We also tested for correlation between clutch size and number of young hatched and the nesting landscape attribute. We performed all statistical analyses with R statistical environment. Means and standard deviations are presented.

To further explore the variability in the type of prey consumed by nestlings, we estimate isotopic trophic niche (space occupied by individual on the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ bi-plot). We calculated niche width for each of the three subpopulations (outer island, coastal, mainland) expressed as the total area (TA) defined by the minimum convex polygon bounding the most divergent individuals (Cornwell, Schwik & Ackerly, 2006), using package Adehabitat (Calenge, 2006), an extension to R statistical environment. To investigate the nature of the mechanism defining trophic niche width, we estimated the within-nest variation (*i.e.*, a proxy of generalization of diet) and the between-nest variation (*i.e.*, a proxy of specialization of diet) for each subpopulation. For a given nest we plotted the position of each nestling in the isotopic space and calculated the isotopic centroid for the nest (*i.e.*, mean position among siblings). We then calculated the Euclidean distance from the position of each nestling in isotopic space to the isotopic centroid for the nest. In addition, we also calculated the distance from the position of each nestling in isotopic space to the isotopic centroid describing all nests in a given subpopulation (Layman *et al.*, 2007; Quevedo *et al.*, 2009). We used R statistical environment, V 2.8.1.

Results

In 2008, 28 sites held territorial pairs prior to egg-laying, 25 pairs of falcons laid eggs (3.4 ± 1.4 eggs per clutch), 23 hatched young (1.8 ± 1.3) and 18 fledged nestlings (1.4 ± 1.2 nestlings). Of the 67 young that hatched from 19 nesting sites, we collected blood from all nestlings that reached 2 weeks of age ($n = 50$), 3 weeks of age ($n = 43$) and 4 weeks of age ($n = 35$). We obtained an average of 2.5 ± 0.7 (range 1 to 3) blood replicates per individual. We found considerable variation in isotopic ratios of falcon nestlings raised along the terrestrial-marine continuum (-26.6 to -19.3 in $\delta^{13}\text{C}$ and 2.2 to 10.9 in $\delta^{15}\text{N}$: Table 1, Figure 3a). At the population level, mean values indicated a strong reliance on terrestrial prey species (*i.e.*, the majority of isotopic values were located along the herbivores/insectivores axis: Figure 3a). Few nestlings exhibited relatively enriched $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios, which reflect an increased use of marine-based prey.

Factors influencing prey use for nestling rearing

The habitat in which nests were located significantly influenced isotopic ratios in the plasma of nestlings. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic ratios were inversely correlated with the proportion of terrestrial habitat around the nest (nesting landscape attribute) and positively correlated with the date (Table 2). This indicates that i) individuals breeding in terrestrial-dominated landscape used a greater proportion of herbivorous prey (low isotopic ratios) to feed their nestlings compared to those nesting in marine-dominated landscape, and ii) individuals included more insectivorous and marine-derived prey (high isotopic ratios) later in the nestling rearing phase. Results from the isotopic mixing models clearly illustrate these patterns (Figure 4). In mainland and coastal breeders, the contribution of herbivorous prey to total diet of nestlings tended to decrease later in the nestling rearing phase (5th-95th percentile: from 75-91% to 35-73% for mainland and 56-81% to 14-48% for coastal) while the contribution of insectivores increased (from 3-24% to 9-62% for

mainland and 9-42% to 34-84% for coastal: Figure 4). For falcons nesting on outer islands, the contribution of herbivorous prey items to total nestling diet was relatively low during the early rearing period and apparently decreased throughout the rearing season. For outer island breeder however, the contribution of marine-derived prey steadily increased over time and the contribution of insectivores remained high (Figure 4). Although nestlings raised in on outer islands consumed proportionally more marine prey than nestlings raised in mainland and coastal subpopulations, the overall pattern indicates a strong predominance of terrestrial-derived prey species regardless of the nesting landscape attribute.

Influence of landscape on reproductive performance

The landscape in which nests were located partly explained the variation in the number of young fledged from 2002 to 2008 ($F_{1,28} = 5.1$, $p=0.03$, $R^2=0.15$). Falcons breeding in terrestrial-dominated landscape fledged more young, on average, than those breeding in marine-dominated landscapes (Figure 5). In 2008, the year for which we had more details on reproductive parameters, nesting landscape attribute best explained the number of young fledged ($F_{1,15}=6.8$, $p=0.02$, $R^2=0.31$), while clutch size and number of young at hatch (and the interaction between variables) were not related to the number of young fledged. Moreover, nesting landscape attribute was not significantly correlated with clutch size (Pearson's correlation: $r = 0.41$, $p = 0.11$, $n = 17$) nor to the number of nestlings at hatch (Pearson's correlation: $r = 0.34$, $p = 0.18$, $n = 17$), suggesting that the effect of the landscape on the number of young fledged is associated with events occurring during the nestling rearing period.

Isotopic niche width and differences among biogeographical subpopulations

Isotopic niche width was higher for falcons nesting on outer islands than it was for coastal and mainland subpopulations (outer island > coastal > mainland; Figure 3b). Total isotopic space (area of the convex hull polygon) represented by outer island subpopulation was 2.5 times higher relative to inland subpopulation. In addition, the among-nest isotopic

variability was 1.5 times higher in outer island nesters compared to other subpopulations (see Table 3; Figure 6), while intra-nest isotopic variability was similar between subpopulations (ranging from 1.05 to 1.40, Table 3; Figure 6). Interestingly, the ratio between intra-nest and inter-nest variability values was quite comparable between mainland and coastal subpopulations ($CD_{\text{intra-nest}}/CD_{\text{inter-nest}}$ ratio = 0.82 and 0.72, respectively) but this was not the case for outer island subpopulation ($CD_{\text{intra-nest}}/CD_{\text{inter-nest}}$ ratio = 0.46). These results suggest that among-nest variability was predominant in outer island subpopulation and was most likely responsible of the largest niche width observed (Figure 6). For mainland and coastal subpopulations, intra-nest variability was likely predominant and explain the niche width observed (Figure 6).

Discussion

The influence of landscape on niche variation and individual breeding performance has rarely been examined in wildlife populations inhabiting unexploited environments. Using stable isotope analyses (*i.e.*, an estimate of realized trophic niche), we found high variation in resource use by an avian top predator of the arctic food web nesting along a terrestrial-marine landscape continuum. The nature of the landscape in which nest were located (nesting landscape attribute) was a key driver of intra-population niche diversity in arctic-nesting falcons. Terrestrial-derived species (herbivores and insectivores) were the main prey used by virtually all falcons during the nestling rearing period, but outer island breeders made significant use of marine-derived prey. Also, the nesting landscape apparently affected the reproductive success as individuals nesting in marine-dominated areas fledged fewer offspring on average. The observed relationships between landscape, isotopic niche and reproductive success globally fit predictions associated with the hypothetical scenario B (Figure 1) which stipulates that falcons show moderate preference for terrestrial resources. It thus appears that falcon breeding in marine-dominated landscape

have to pay higher foraging costs when feeding on terrestrial resources or have a lower capture success when feeding on marine prey. Bird nesting in a marine-dominated habitat likely include some marine resources to their diet to reduce travelling costs associated with the use of terrestrial prey, but this strategy nonetheless appeared to decrease their breeding output.

Although most of our analyses and conclusions are based on comparisons among several nesting sites and individuals, the observed subpopulation differences may appear less representative due to relatively low and variable sample sizes per group. We nonetheless believe that the patterns we found using subpopulations are robust because we documented every potential breeding site in a wide area ($>450 \text{ km}^2$) and sampled all the occupied sites. Repeating isotopic analyses using multiple years would strengthen our conclusions. However, the reported effect of landscape on intra-population variation in resource use and breeding performance is likely a dominant pattern in our study system.

Strong reliance on terrestrial prey

Our stable isotopes data suggest that falcons predominantly rely on terrestrial resources, and make relatively small use of marine resources during the nestling rearing period. Other dietary data collected (food remains at nest, pellets and scouting camera monitoring) indicated that passerines and shorebirds, lemmings and ground squirrels and guillemots and juvenile eiders were the main terrestrial insectivores, terrestrial herbivores and marine birds delivered to nest, respectively. The apparent “terrestrial-dominated” diet of falcon could be attributed to a preference for terrestrial resources. Preference for resource depends on both resources’ traits (*e.g.* abundance, energy value, evasiveness) and predator’s traits (*e.g.* experience, capture behaviour, physiology; (Bolnick *et al.*, 2003; Schluter, 1981; Sih *et al.*, 2001). In our study area, terrestrial birds and rodents are likely preferred in general over marine birds because of their intrinsic traits which contribute to enhance falcon’s capture success (*i.e.*, capture vs attack rate). For instance, marine prey could be more evasive than terrestrial prey as they can dive under the water and escape

predation. Conversely, efficient use of terrestrial prey (particularly small birds) by falcons would require mastery of complex capture and handling techniques that represent important morphological (*e.g.* body size, wing length), bio-mechanical (*e.g.* foraging speed *v.s.* manoeuvrability) and learning (skill acquisition) trade-offs. According to the evolutionary and learning constraints associated with such “terrestrial prey specialization”, our study falcon population could be limited in their ability to efficiently use alternative (marine) resources as this may involve additional costs (Tinker *et al.*, 2008).

Nevertheless, the apparent foraging limitation of falcons to use marine resources has to be considered with care. The unusually high proportion of rodents used by falcons in 2008 suggests that rodents (in particular microtine) were highly available within the terrestrial landscape (high breeding density of microtine specialist rough-legged hawk, *buteo lagopus*, for 2008 supports this assumption), thus making the use of alternative marine resource less effective for that particular breeding season. As rodent populations are known to fluctuate inter-annually following cyclic patterns, the relatively high use of rodents in 2008 could be non-representative of the proportion used during other phase of the cycle. Inter-annual variation in rodent abundance has already been observed to modulate the relative contribution of marine resources in other terrestrial predators such as arctic foxes (Roth, 2002). This phenomenon may also occur in our study system and would require multi-year resource use data to further our understanding. Moreover, other falcon populations (belonging to different subspecies) are known to make abundant use of, and even specialize on marine birds as prey items, suggesting that arctic-nesting falcon could have the ability to efficiently forage on marine birds (Nelson, 1990; Thiollay, 1988; Velarde, 1993). However, compared with *tundrius*, the subspecies reported to make extensive use of marine birds (*e.g.*, *palei*) are characterized by morphological traits (*e.g.*, larger body size, broader wing) well adapted to hovering over the water and to low-level pursuit of marine birds (Sherrod, 1988). Difference in the relative availability of marine-derived preys between our study area and the habitat of *palei* subspecies (often associated with dense colony of marine birds) could also explain why arctic-nesting falcon did use lowest proportion of marine subsidy.

Landscape heterogeneity on falcon diet and breeding success

Why did individuals make use of marine resources? We showed that resource use by falcons was partly explained by the nesting landscape attribute. Indeed, the use of marine prey was significantly higher for nestling raised in marine-dominated environment compared to those raised in land-dominated area. Landscape heterogeneity has been identified as environmental factor that influence resource use in central place forager as individuals are most likely to use resource available in the surrounding of their nesting site (Holbrook *et al.*, 1992; Pierotti *et al.*, 1991; Sargeant, 2007; Weimerskirch, Gault & Chere, 2005). This is predicted to happen in breeding individuals for which travelling distance between nest and foraging sites is limited by travelling costs, nest attendance and limited knowledge of the environment (Dall *et al.*, 2005; Masman, Daan & Dijkstra, 1988; Pierotti *et al.*, 1991). Falcons breeding on outer islands likely faced several foraging costs when feeding on terrestrial resources located at greater distance from their nest. This would potentially decrease the apparent value of terrestrial resources for outer island breeders, thus making the use of marine resource a more profitable alternative as it is a relatively abundant resource present in the vicinity of their breeding environment. Falcons nesting in marine environment made smaller use of terrestrial herbivores (95th percentile: up to 52%) compared to ones nesting in terrestrial and coastal landscapes (95th percentile: up to 91% and 81%, respectively), but they still predominantly rely on terrestrial resource (except for one nest where marine resources reached 60% of the diet). This mixed pattern of resource use, specific to outer island breeders, could result from foraging trade-offs between prey preference and travelling costs.

Although individuals try to optimise their foraging decisions, it nonetheless appears that breeding performance of falcons vary according to the location of their nest in the heterogeneous habitat. Breeding in marine-dominated environment apparently reduced the potential reproductive output. Numerous studies identified habitat characteristics as a factor influencing breeding parameters in birds (Byholm *et al.*, 2007; Lambrechts *et al.*, 2004; Part, 2001), including the number of young fledged (Golawski *et al.*, 2008; Hakkarainen *et al.*, 2003; Laaksonen *et al.*, 2004). Generally, the quality of a breeding habitat depend on

resource availability, so that nesting individuals distributed in heterogeneous habitats should have differential access to preferred resources (Doligez *et al.*, 2008; Lambrechts *et al.*, 2004; Sergio *et al.*, 2003; Widen, 1994; Wiklund, 2001). This could influence delivery rate and energy intake for nestlings, with a potential impact on reproductive success (Hakkarainen *et al.*, 2003; Spear, 1993). In our study, we hypothesize that individuals nesting further relative to terrestrial resources had lower reproductive performance through a lower food delivery rate. This could arise when individuals faced either higher travelling cost for the use of terrestrial prey, or lower capture success when targeting marine prey. To test this hypothesis, we would need to quantify delivery rates at nests and correlate these with nesting landscape attribute. Moreover, tracking individual within their habitat would help understanding the proximate mechanisms leading to differences in foraging strategies.

Several studies have identified individual quality, often positively associated with age, as factor influencing reproductive success (Carrete *et al.*, 2006; Forslund & Part, 1995; Kruger, 2005). In despotically distributed species, high quality individuals often monopolise the high quality habitat (Oro, 2008; Rodenhouse, Sherry & Holmes, 1997), thus creating co-variation between individuals and habitat quality (Part, 2001; Sergio *et al.*, 2009). In our case, the influence of individual quality on reproductive performance could be confounded with habitat quality. If the two factors were linked, then the apparent effect of habitat on the reproductive success of falcon could be attributable solely to the individual quality (Carrete *et al.*, 2006). However, because clutch size (a proxy for individual quality; Sydeman *et al.*, 1991) is not related to nesting landscape attribute, our observed pattern is likely due, at least partly, to environmental conditions faced by birds nesting in different habitat.

Within-season variability in falcon diet

Resource use by nestling falcons followed a clear seasonal shift during the rearing season. Overall, the predominance of terrestrial herbivore prey item in the diet of nestlings gives way to the prevalence of terrestrial insectivores over the duration of the rearing period (Figure 4). One of the key mechanisms that might explain within-season variation of falcon

diet choice is the seasonal change in prey availability (BenDavid *et al.*, 1997; Hall-Aspland, Rogers & Canfield, 2005; Harding *et al.*, 2001). Variation in breeding phenology (*e.g.*, nestling hatch dates) and predatory-induced mortalities could explain seasonal changes in resource availability. Hence, the lowest proportion of herbivores and the highest proportion of insectivores in the diet of terrestrial and coastal breeders late in the season could reflect a decline in the abundance of rodent populations (Reid, Krebs & Kenney, 1995) due to predation influence, followed by an increase in small bird populations after they fledge young. Further studies are nonetheless needed to better understand which of the sus-mentioned ecological mechanisms explain the temporal variation of resource use. Nevertheless, our study is one of the first to tracked fine-scale temporal change in diet of a top avian predator during the nestling rearing period using stable isotope analysis (Dalerum *et al.*, 2005; Sinisalo *et al.*, 2008).

Intra-population variability in trophic niche

By exploring the variation in an individual falcon's isotopic ratios, we gained details on the ecological mechanisms generating intra-population variability of resource use for a top predator inhabiting an heterogeneous environment. Our results showed that specialization (more consistent diet over time) and generalization (more variable diet over time) can both generate intra-population variability in resources use for falcon nesting in an heterogeneous landscape (Table 3, Figure 6). Van Valen's (1965) niche variation hypothesis proposes that populations with a larger trophic niche include more specialized individuals. Inter-nest variation was greater for outer island subpopulation than inland and coastal ones, and was apparently associated to the widest isotopic niche found in this subpopulation. Along with Van Valen's hypothesis, our finding gives empirical support to recent studies that documented the importance of among-individual variation in population niche expansion (Araujo *et al.*, 2009; Newsome *et al.*, 2009; Svanback *et al.*, 2007; Tinker *et al.*, 2008). However, individual generalization mainly explains the isotopic niche variation for coastal and terrestrial breeders, and thus supports the more traditional view

stipulating that intrapopulation niche variation is driven by within-individual variation (Schoener, 1971; Tinker *et al.*, 2008).

Why did outer island subpopulation exhibited wider isotopic niche and higher among-nest variability (individual with more specialized diet) than coastal and terrestrial subpopulations? Some authors documented that specialization enhanced foraging intake rates due to increased efficiency in search effort and/or handling time (Anderson *et al.*, 2009; Ehlinger, 1990; Estes *et al.*, 2003; Golet *et al.*, 2000; Votier *et al.*, 2004). Increase in energy intake rate is believed to be a major cause of dietary specialization in birds and mammals (Tinker *et al.*, 2008; Woo *et al.*, 2008). Individuals breeding on outer island either specialized (constant use over rearing season) on terrestrial herbivores (exhibited low $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, $n=1$), on a mixed diet of terrestrial insectivores and marine birds (exhibited high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, $n=1$) or on terrestrial insectivores (with a relatively small marine bird component, $n=3$) (see Figure 6). These inter-individual differences in resource use apparently generates the widest niche observed for outer island subpopulation.

However, this result seems to contrast with conclusions obtained in other systems sharing the similar ecological features (*i.e.*, top predator inhabiting a naturally heterogeneous coastal landscape with the presence of allochthonous subsidy). For example, Darimont *et al.* (2009), observed that individual gray wolves (*Canis lupus*) showed the largest trophic niche when they occupy habitat with high species richness (*i.e.*, coastal areas). Indeed, habitats rich in alternative prey offered more possibilities of dietary diversification for individuals facing resource competition. To fit this finding, falcons having the highest diversity of resources in their local environment (*i.e.*, coastal subpopulation with local access to both terrestrial and marine resource) should have exhibited the widest niche. However, coastal breeders had a smaller niche than outer island breeders, as they essentially concentrated their foraging effort on terrestrial-derived prey. Differences found between Darimont *et al.*'s (2009) findings and our results could be due to falcon's strong preference for terrestrial resources and limited ability to efficiently use marine resources (contrasting Darimont's wolves which preyed easy-to-catch and over-abundant spawning salmon). It could also be associated with the central place forager

status of breeding falcon for which travelling cost is likely proportional to the distance between nest and foraging sites (contrasting with wolves which were more isolated and had limited possibilities of travelling).

Our study indicated that, in a heterogeneous landscape, the additive effects of foraging costs and prey preference can generate extensive intra-population niche variation in a predator population. Intra-population niche variation study should then consistently consider such interactions when investigating external environmental and ecological factors such as competition for resources. We also conclude that combining isotopic niche diversity and fitness analyses can strongly help understanding the proximate effect of landscape heterogeneity on intra-population variability in resource use and the ultimate consequence on a consumer.

Acknowledgements

We thank (alphabetical order): Andy Aliyak, Poisey Alogut and family, Alexandre Ancil, Johanne Couture, Hilde Marie Johansen, Jimmy Kennedy, Marc Prostor, Dorothee Tootoo and Marie-Hélène Truchon for their devotion in the field. We greatly appreciated the help from Gordon Court, Dominique Berteaux and Chris Darimont regarding manuscript review. We are indebted to Rankin Inlet Hunter and Trappers Organization (HTO) for allowing us to work in Rankin Inlet area, to the staff of the Stable Isotopes in Nature Laboratory (Sinlab, New-Brunswick) for their guidance regarding sample preparation for SIA, to Guy Fitzgerald from Union québécois pour la réhabilitation des oiseaux de proies (UQROP) for his precious instruction concerning blood collection techniques, to Nicolas Casajus and Alain Caron for statistical advices and Marie Fast for English revision. This study was supported by (alphabetical order): ArcticNet Network of Centres of Excellence of Canada, Centre d'études nordiques (CEN), Government of Nunavut, Indian and Northern Affairs Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Nunavut Wildlife Management Board, Université du Québec à

Rimouski (UQAR). Capture techniques and blood sample collection care were approved by the University of Alberta Animal Care Committee and field research was also approved by federal permit for capture and banding of migrating birds. This study was partly funded by NSERC Alexander Graham-Bell Canada graduate scholarship granted to Vincent L'Hérault (2007-2009).

Tables and figures

Table 1. Summary of means and standard deviations (SD) for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in blood plasma (predators) and muscle (prey species) sampled from the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada for summer 2008

Group	Species	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	SD	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	SD
<i>Predator</i>	Peregrine falcon	50	-22,8	1,76	8,4	2,14
<i>Terrestrial herbivores</i>	Canada goose	2	-25,3	0,466	4,10	0,056
	Collared lemming	10	-26,0	0,378	1,35	0,754
	Ground squirell	10	-25,1	0,358	2,38	0,705
<i>Terrestrial insectivores</i>	American pipit	5	-23,0	0,729	6,91	0,653
	Horned lark	10	-23,1	0,473	5,06	1,03
	Lapland longspur	5	-21,8	1,36	7,02	1,12
	Savannah sparrow	7	-22,4	0,724	7,87	0,543
	Semi-palmated plover	6	-21,5	1,78	6,62	1,32
	Semi-palmated sandpiper	9	-21,6	2,22	7,62	0,983
	Snow bunting	5	-23,2	1,42	5,89	0,537
<i>Marine birds</i>	Common eider	6	-17,4	0,893	12,7	1,36
	Guillemot	9	-19,3	0,578	16,7	0,273
	Long-tailed duck	2	-19,4	0,366	13,7	0,397

Table 2. Results of general linear mixed models testing the effect of date and nesting landscape attribute (proportion of terrestrial habitat within a 5 km circular buffer around each nest) on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of peregrine falcons nestlings (n=50 individuals, sampled up to three times during the rearing period) from the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada, 2008. Nestling and nest variables were treated as random factors. Shown are the results for fixed effects.

Isotope	Variable	Estimate	df	<i>t</i>	<i>p</i>
$\delta^{13}\text{C}$	Intercept	-48,7	75	-14,3	<0,0001
	Date	0,126	75	8,07	<0,0001
	Nesting landscape attribute	-2,43	18	-3,45	0,003
$\delta^{15}\text{N}$	Intercept	-24,7	75	-7,34	<0,0001
	Date	0,160	75	10,4	<0,0001
	Nesting landscape attribute	-2,57	18	-2,92	0,009

Table 3. Summary of isotopic niche metrics (mean $\pm$ SD) calculated for three different subpopulation of peregrine falcon nestlings raised in nests with different nesting landscape attribute. “TA” represents the total area of the convex hull enclosing isotopic values in the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ plot. “CD inter” represent intra-subpopulation variability or the distance of each individual to the isotopic centroid of its subpopulation and “CD intra” represent intra-nest variability or the distance of each individual to the isotopic centroid of its nest (including repeated measures in time)

Nesting habitat	n	TA	CD _{inter-nest}		CD _{intra-nest}	
			mean	sd	mean	sd
Inland	3	6,49	1,47	0,90	1,21	0,97
Coast	10	8,87	1,95	1,14	1,40	1,17
Outer island	6	16,36	2,25	1,35	1,05	0,87

Fig.1. Conceptual framework representing three scenarios of relative prey preference and derived isotopic niches in peregrine falcon nesting in a heterogeneous landscape. The predicted relative reproductive success is based on the assumption that falcons are central place foragers and pay travelling costs proportional to travelling distance when foraging. In the first scenario (A), falcons have equal preference for terrestrial and marine resources. Consequently, individuals use resources in the vicinity of their nests to avoid travelling costs and hence reproductive success is not related to nesting habitat. In the two other scenarios, falcons moderately (B) or strongly (C) prefer terrestrial over marine prey. In such cases, reproductive success is predicted to be higher for birds breeding in terrestrial habitat (*see Introduction for more details*).

Fig. 2. Map showing localization of the study area in the vicinity of Rankin Inlet community, Nunavut, Canada. The enlargement shows the study area with its inland (gray) and marine (blank) component. Peregrine falcon nest sites (n=25) are represented by circles. Pale gray, dark gray and white circles represent terrestrial (n=3), coastal (n=14) and outer island (n=8) breeders.

Fig. 3. Isotopic niche for peregrine falcon nestlings A) Raw $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in young falcons (n = 50) and their potential prey species gathered in three clusters (mean $\pm$ SD) for summer 2008 in Rankin Inlet area, Nunavut, Canada. Dots represent young falcons sampled up to 3 times during rearing season. B) Isotopic niche widths of inland (solid line), coastal (bold dash) and island (fine dash) subpopulations of young falcons defined by convex hull polygons. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$.

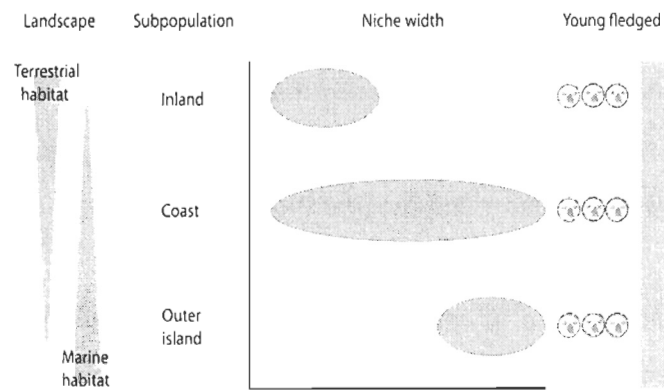
Fig. 4. Box plots showing the contribution of three sources to the diet of peregrine falcon nestlings (n = 50 individuals from 19 nests) raised within inland, coastal and island subpopulations in Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Results for the first and second half of the nestling rearing period are shown separately to illustrate temporal variation. Boxes

indicate the extent probability intervals of sources in the diet (95th, 75th and 50th percentile). Source proportions were estimated using package SIAR.

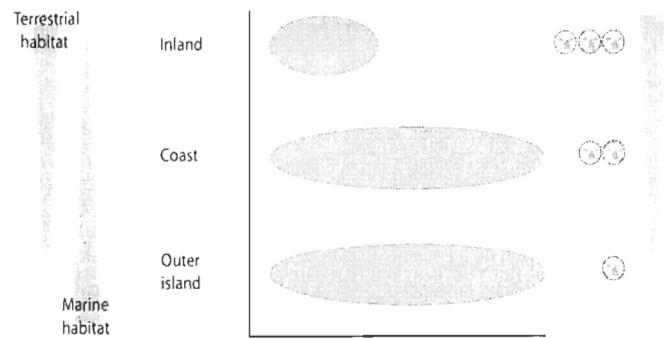
Fig. 5. Fitted linear model between the nesting landscape attribute and mean number of young fledged per nest for period 2002-2008. Dots represent mean number of young fledged, arrows show standard error and the line illustrates the mean.

Fig. 6. Intra-nest variability in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for peregrine falcon nestlings sampled up to three times during the nestling rearing season. Shown are nest sites from inland A), coastal B) and island C) subpopulation. Dots illustrate the mean isotopic value of nest and the ellipses represent standard deviation. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$.

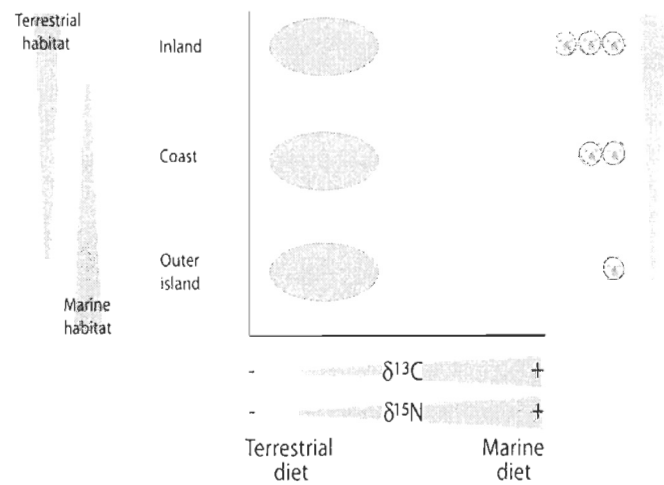
a) Preference terrestrial = marine

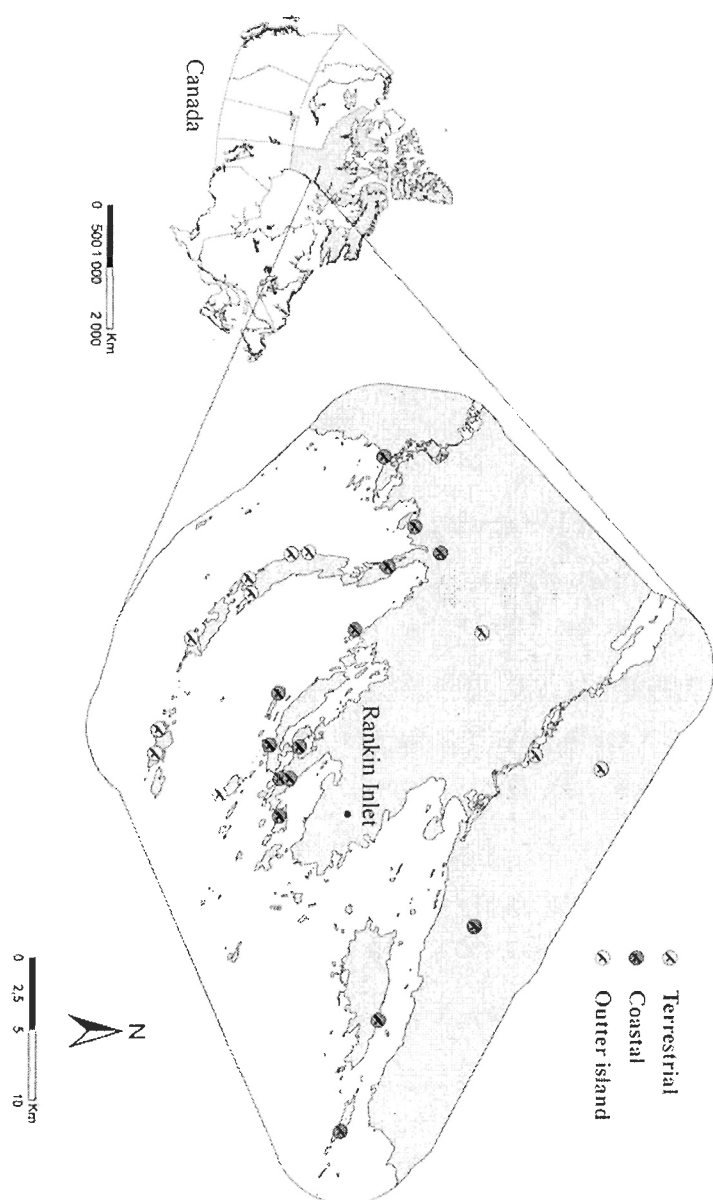


b) Preference terrestrial > marine > 0

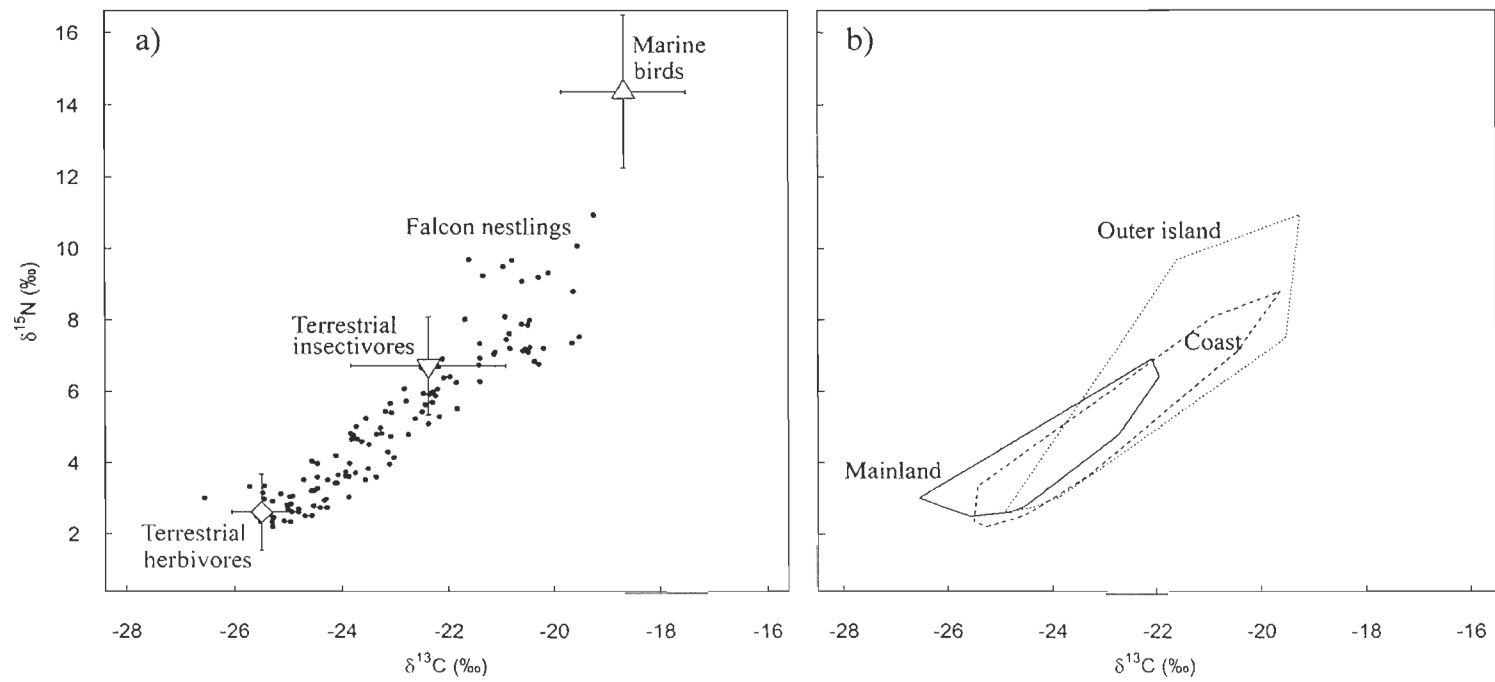


c) Preference terrestrial >>> marine

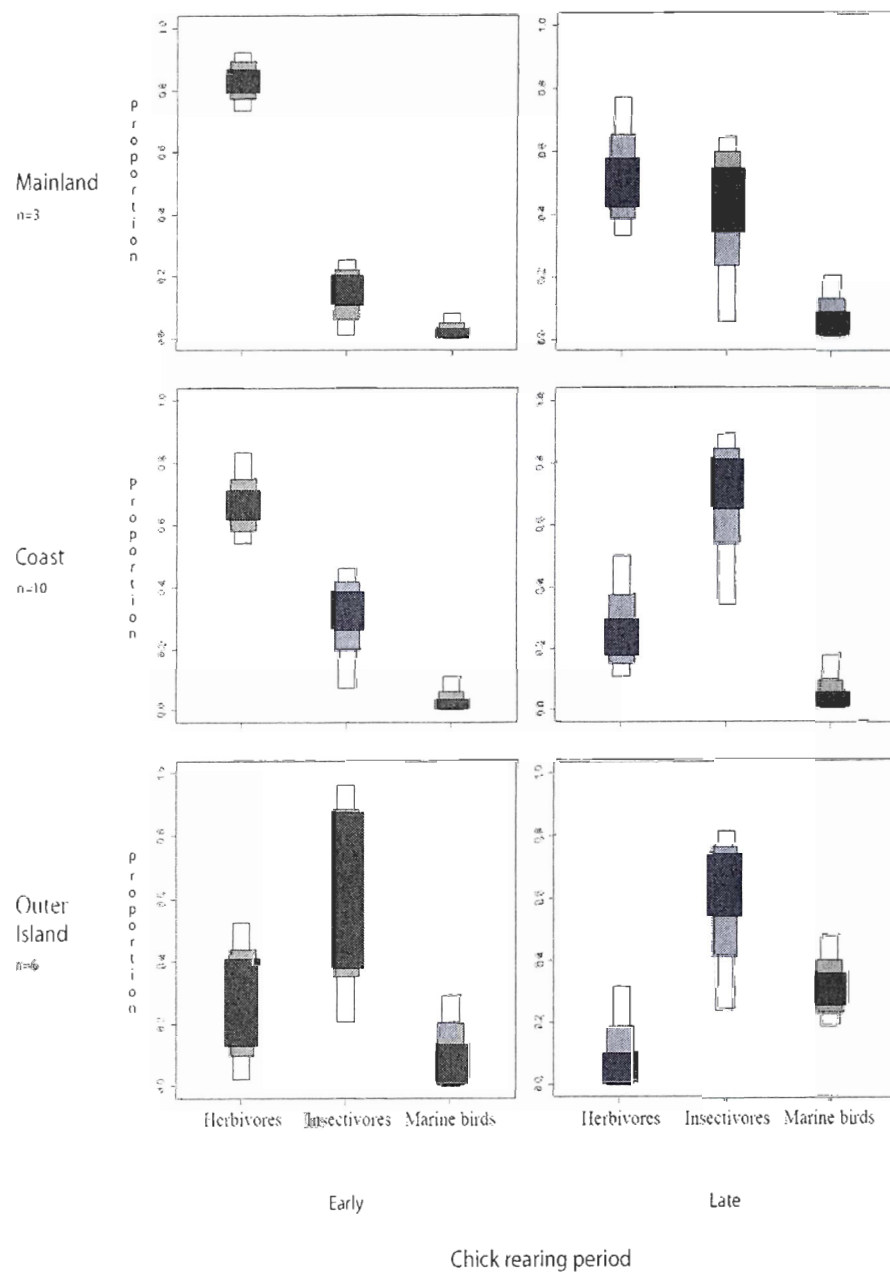




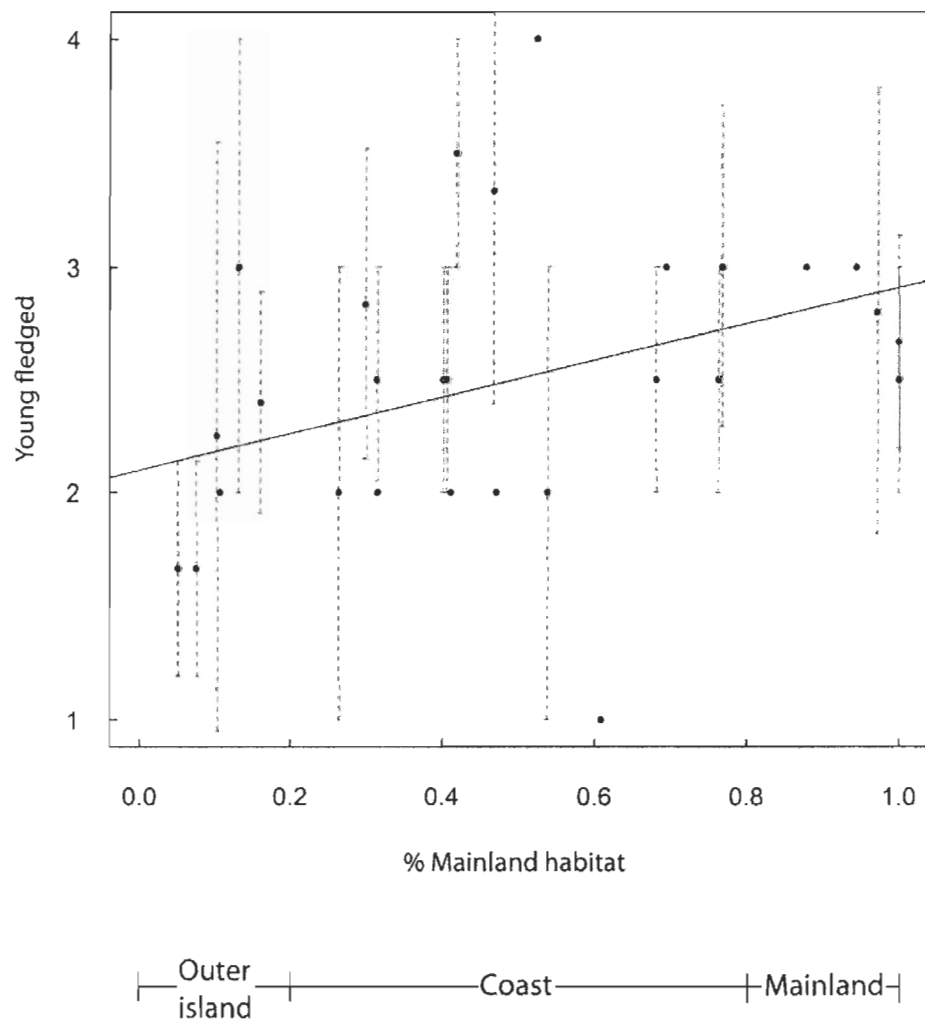
L'Hérault et al. Fig.2.



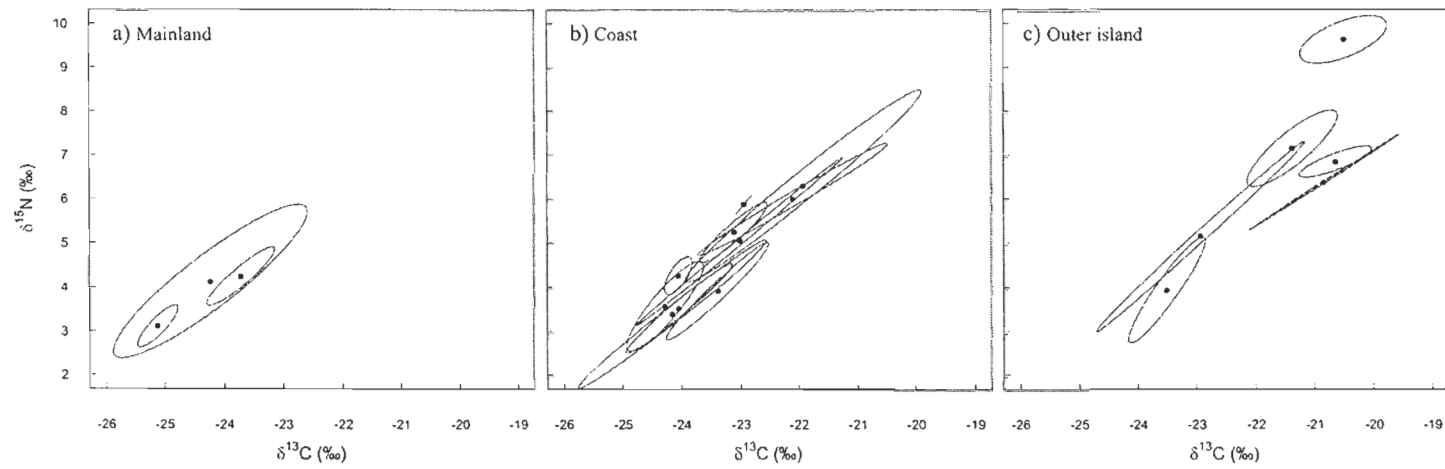
L'Hérault et al. Fig. 3.



L'Hérault et al. Fig.4.



L'Hérault et al. Fig.5.



L'Hérault et al. Fig.6.

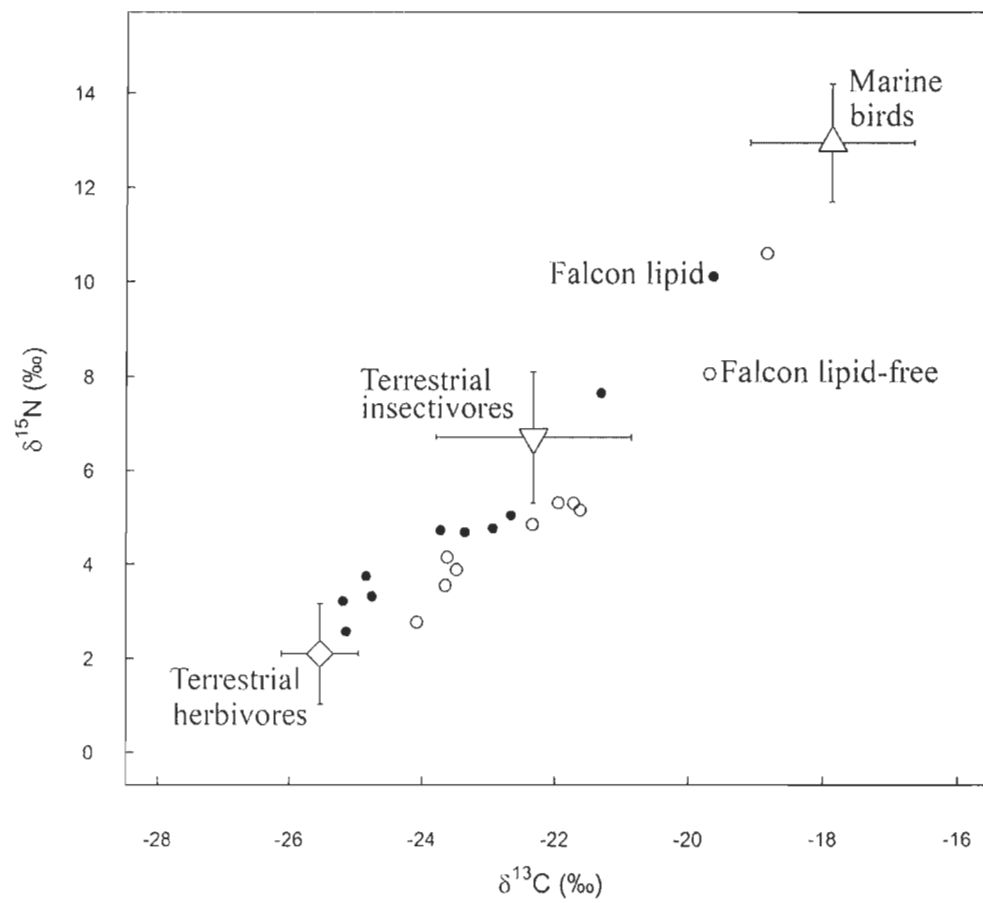
Appendixes

Appendix 1: Analyse of the effect of lipid extraction on falcons plasma samples

Generally, studies dealing with reconstruction of diet with stable isotopes consistently removed lipids contained in animal tissue as they typically represent lower $\delta^{13}\text{C}$ compared to protein (Deniro *et al.*, 1978; Ricca *et al.*, 2007). For instance, Post *et al.* (2007) recommended to account for lipids (by chemical extraction or mathematical normalization) in lipid-rich tissue as the bias introduced in $\delta^{13}\text{C}$ is positively correlated to lipid concentration. Moreover, accounting for lipid would be important in studies dealing with organisms having variable lipid concentration. According to this, lipid removal was an important issue in our study because we reconstructed the diet of falcons based on different prey species (*i.e.*, $\delta^{13}\text{C}$ in falcon samples should be compared to prey after controlling for lipid-induced bias). However, ecologists generally do not remove lipids from plasma, a low-lipid content tissue (Pearson *et al.*, 2003). Hence, to assess whether the plasma samples from falcon nestlings had to be lipid extracted or not, we conducted a preliminary analysis using a sub-sample of the population (nestlings and adult samples, $n=10$ individuals). The mean lipid content of our sub-sample was around 15% (C:N = $4,3 \pm 0,24$, $n=10$ individuals), which is not typical of a low-lipid content tissue (Post *et al.* (2007) considered 10% of lipid as threshold). Indeed, lipid extracted samples were $1,3 \pm 0,14$ ‰ enriched compared to lipid non-extracted samples which represent a potential bias in our analyses. However, by plotting lipid extracted samples next to prey ratios, we noticed that lipid removal put falcon samples at the limit of the isotopic range of potential prey species (*i.e.*, the isotopic polygon including standard deviation from prey, Figure 1.1). To assess the ecological significance of lipid removal, we ran stable isotope models and compared outputs from lipid non-extracted samples vs lipid extracted samples (to do so, we added 1,3 ‰ to $\delta^{13}\text{C}$ values of raw samples from our complete set of data, $n=50$ individuals, and compared with the raw data). Overall, we found that lipid removal slightly changed the relative contributions of

prey species in the diet of falcon but in small proportions, without affecting our general conclusions. For instance, lipid-induced differences in the specific contribution of herbivores and insectivores were highest for coastal breeders during the early phase of nestling rearing; from 56-81% and 9-42% in model using raw data to 37-70% and 24-61% in model using lipid-extracted data for herbivores and insectivores, respectively (5th-95th percentile). Based on this, and because lipid non-extracted samples were globally best fitting the dispersion of prey samples on the $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ bi-plot, we chose to use raw plasma samples in our study.

Fig. A.1.1. Isotopic ratio in falcons (nestlings and adults, n=10) for lipid non-extracted (solid dot) and lipid extracted (open circle) plasma samples and their potential prey species gathered in three clusters (mean $\pm$ SD) for summer 2008 in Rankin Inlet area, Nunavut. Data corrected for isotopic fractionation for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$.



Literature cited

- Anderson, O., Phillips, R., Shore, R., McGill, R., McDonald, R., & Bearhop, S. (2009) Diet, individual specialisation and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes. *Polar Biology*, **32**, 27-33.
- Annett, C.A. & Pierotti, R. (1999) Long-term reproductive output in Western Gulls: Consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology*, **80**, 288-297.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giarretta, A.A., & dos Reis, S.F. (2009) Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 848-856.
- Araujo, M.S., Martins, E.G., Cruz, L.D., Fernandes, F.R., Linhares, A.X., dos Reis, S.F., & Guimaraes, P.R. (2010) Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, **119**, 81-88.
- BenDavid, M., Flynn, R.W., & Schell, D.M. (1997) Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, **111**, 280-291.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Araujo, M.S., & Persson, L. (2007) Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 10075-10079.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, **161**, 1-28.
- Byholm, P., Nikula, A., Kentta, J., & Taivalmaki, J.P. (2007) Interactions between habitat heterogeneity and food affect reproductive output in a top predator. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 392-401.
- Cade, T.J. (1960) Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska. *University of California publications in Zoology*, **63**, 151-290.
- Calenge, C. (2006) The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 516-519.
- Carrete, M., Sanchez-Zapata, J.A., Tella, J.L., Gil-Sanchez, J.M., & Moleon, M. (2006) Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*, **112**, 680-690.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465-1471.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R., & Vitt, L.J. (2008) Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? *American Naturalist*, **172**, 868-877.
- Court, G.S., Gates, C.C., & Boag, D.A. (1988) Natural-History of the Peregrine Falcon in the Keewatin District of the Northwest-Territories. *Arctic*, **41**, 17-30.
- Dalerum, F. & Angerbjorn, A. (2005) Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, **144**, 647-658.

- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.A., Olsson, O., McNamara, J.M., & Stephens, D.W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 187-193.
- Darimont, C.T., Paquet, P.C., & Reimchen, T.E. (2009) Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 126-133.
- Deniro, M.J. & Epstein, S. (1978) Influence of Diet on Distribution of Carbon Isotopes in Animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- Doligez, B., Berthouly, A., Doligez, D., Tanner, M., Saladin, V., Bonfils, D., & Richner, H. (2008) Spatial scale of local breeding habitat quality and adjustment of breeding decisions. *Ecology*, **89**, 1436-1444.
- Ehlinger, T.J. (1990) Habitat Choice and Phenotype-Limited Feeding Efficiency in Bluegill: Individual Differences and Trophic Polymorphism. *Ecology*, **71**, 886-896.
- Estes, J.A., Riedman, M.L., Staedler, M.M., Tinker, M.T., & Lyon, B.E. (2003) Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 144-155.
- Evans, M., Hastings, N., & Peacock, B. (2000) *Statistical Distributions*, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Forslund, P. & Part, T. (1995) Age and Reproduction in Birds - Hypotheses and Tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374-378.
- Golawski, A. & Meissner, W. (2008) The influence of territory characteristics and food supply on the breeding performance of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in an extensively farmed region of eastern Poland. *Ecological Research*, **23**, 347-353.
- Golet, G.H., Kuletz, K.J., Roby, D.D., & Irons, D.B. (2000) Adult prey choice affects chick growth and reproductive success in pigeon guillemots. *Auk*, **117**, 82-91.
- Hakkarainen, H., Mykka, S., Kurki, S., Korpimäki, E., Nikula, A., & Koivunen, V. (2003) Habitat composition as a determinant of reproductive success of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions. *Oikos*, **100**, 162-171.
- Hall-Aspland, S.A., Rogers, T.L., & Canfield, R.B. (2005) Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Marine Ecology-Progress Series*, **305**, 249-259.
- Harding, E.K. & Stevens, E. (2001) Using stable isotopes to assess seasonal patterns of avian predation across a terrestrial-marine landscape. *Oecologia*, **129**, 436-444.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1992) Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes .2. Factors Influencing Diet-Tissue Fractionation. *Condor*, **94**, 189-197.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1993) Turnover of C-13 in Cellular and Plasma Fractions of Blood - Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies. *Auk*, **110**, 638-641.
- Hobson, K.A., Gibbs, H.L., & Gloutney, M.L. (1997) Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **75**, 1720-1723.
- Holbrook, S.J. & Schmitt, R.J. (1992) Causes and Consequences of Dietary Specialization in Surfperches: Patch Choice and Intraspecific Competition. *Ecology*, **73**, 402-412.

- Hunter, R.E., Crawford, J.A., & Ambrose, R.E. (1988) Prey Selection by Peregrine Falcons During the Nestling Stage. *Journal of Wildlife Management*, **52**, 730-736.
- Kruger, O. (2005) Age at first breeding and fitness in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 266-273.
- Laaksonen, T., Hakkarainen, H., & Korpimäki, E. (2004) Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, S461-S464.
- Lambrechts, M.M., Caro, S.P., Charmantier, A., Gross, N., Galan, M.J., Perret, P., Cartanson, M., Dias, P.C., Blondel, J., & Thomas, D.W. (2004) Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: a multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. *Oecologia*, **141**, 555-561.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montana, C.G., & Post, D.M. (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, **88**, 42-48.
- Masman, D., Daan, S., & Dijkstra, C. (1988) Time Allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*), and the Principle of Energy Minimization. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 411-432.
- Nelson, R.W. (1990) Status of the Peregrine Falcon, *Falco-Peregrinus-Pealei*, on Langara Island, Queen-Charlotte-Islands, British-Columbia, 1968-1989. *Canadian Field-Naturalist*, **104**, 193-199.
- Newsome, S.D., del Rio, C.M., Bearhop, S., & Phillips, D.L. (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 429-436.
- Newsome, S.D., Tinker, M.T., Monson, D.H., Oftedal, O.T., Ralls, K., Staedler, M.M., Fogel, M.L., & Estes, J.A. (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, **90**, 961-974.
- Orians, G.H. & Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In *Analysis of ecological systems* (eds D.J. Horn, E.T. Stairs & R.D. Mitchell), pp. 155-177. Ohio State University Press Columbus.
- Oro, D. (2008) Living in a ghetto within a local population: An empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology*, **89**, 838-846.
- Part, T. (2001) Experimental Evidence of Environmental Effects on Age-Specific Reproductive Success: The Importance of Resource Quality. *Proceedings: Biological Sciences*, **268**, 2267-2271.
- Pearson, S.F., Levey, D.J., Greenberg, C.H., & del Rio, C.M. (2003) Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia*, **135**, 516-523.
- Phillips, D.L. & Koch, P.L. (2002) Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, **130**, 114-125.
- Pierotti, R. & Annett, C.A. (1991) Diet Choice in the Herring Gull - Constraints Imposed by Reproductive and Ecological Factors. *Ecology*, **72**, 319-328.

- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montana, C.G. (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, **152**, 179-189.
- Quevedo, M., Svanback, R., & Eklov, P. (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, **90**, 2263-2274.
- Reid, D.G., Krebs, C.J., & Kenney, A. (1995) Limitation of Collared Lemming Population-Growth at Low-Densities by Predation Mortality. *Oikos*, **73**, 387-398.
- Ricca, M.A., Miles, A.K., Anthony, R.G., Deng, X., & Hung, S.S.O. (2007) Effect-of lipid extraction on analyses of stable carbon and stable nitrogen isotopes in coastal organisms of the Aleutian archipelago. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **85**, 40-48.
- Rodenhouse, N.L., Sherry, T.W., & Holmes, R.T. (1997) Site-dependent regulation of population size: A new synthesis. *Ecology*, **78**, 2025-2042.
- Rosenfield, R.N., Schneider, J.W., Papp, J.M., & Seegar, W.S. (1995) Prey of Peregrine Falcons Breeding in West Greenland. *Condor*, **97**, 763-770.
- Roth, J. (2002) Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, **133**, 70-77.
- Roughgarden, J. (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist*, **106**, 683-718.
- Sargeant, B.L. (2007) Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, **116**, 1431-1437.
- Schluter, D. (1981) Does the Theory of Optimal Diets Apply in Complex Environments. *American Naturalist*, **118**, 139-147.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 369-404.
- Schoeninger, M.J. & Deniro, M.J. (1984) Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 625-639.
- Sergio, F., Blas, J., Baos, R., Forero, M.G., Donazar, J.A., & Hiraldo, F. (2009) Short- and long-term consequences of individual and territory quality in a long-lived bird. *Oecologia*, **160**, 507-514.
- Sergio, F., Pedrini, P., & Marchesi, L. (2003) Spatio-temporal shifts in gradients of habitat quality for an opportunistic avian predator. *Ecography*, **26**, 243-255.
- Sherrod, S.K. (1988). Behavioral differences in peregrine falcons. In *Peregrine falcon population; their management and recovery* (eds T.J. Cade, J.H. Enderson, C.G. Thelander & C.M. White). The peregrine fund, Boise, Idaho.
- Sih, A. & Christensen, B. (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, **61**, 379-390.
- Sinisalo, T., Jones, R.I., Helle, E., & Valtonen, E.T. (2008) Changes in diets of individual Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) during their breeding season inferred from stable isotope analysis of multiple tissues. *Marine Mammal Science*, **24**, 159-170.
- Smith, T.B. & Skulason, S. (1996) Evolutionary Significance of Resource Polymorphisms in Fishes, Amphibians, and Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 111-133.

- Spear, L.B. (1993) Dynamics and Effect of Western Gulls Feeding in a Colony of Guillemots and Brandts Cormorants. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 399-414.
- Svanback, R. & Bolnick, D.I. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 839-844.
- Svanback, R. & Persson, L. (2004) Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 973-982.
- Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., & Jennings, S. (2006) Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **20**, 595-601.
- Sydeman, W.J., Penniman, J.F., Penniman, T.M., Pyle, P., & Ainley, D.G. (1991) Breeding Performance in the Western Gull - Effects of Parental Age, Timing of Breeding and Year in Relation to Food Availability. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 135-149.
- Taper, M. & Case, T. (1985) Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, **66**, 355-371.
- Thiollay, J. (1988). Prey availability limiting an island population of peregrine falcons in Tunisia. In *Peregrine falcon populations; their management and recovery*, pp. 701-710. The peregrine fund, Inc.
- Tinker, M.T., Bentall, G., & Estes, J.A. (2008) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 560-565.
- Velarde, E. (1993) Predation of Nesting Larids by Peregrine Falcons at Rasa Island, Gulf of California, Mexico. *The Condor*, **95**, 706-708.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th edn. Springer, New York.
- Votier, S.C., Bearhop, S., Ratcliffe, N., & Furness, R.W. (2004) Reproductive consequences for Great Skuas specializing as seabird predators. *Condor*, **106**, 275-287.
- Weimerskirch, H., Gault, A., & Cherel, Y. (2005) Prey distribution and patchiness: Factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology*, **86**, 2611-2622.
- White, C.M., Cade, T.J., & Hunt, W.G. (2008) Peregrine falcon *Falco peregrinus*, pp. The birds of north America online. Cornell lab of ornithology and the American ornithologist's union.
- Widen, P. (1994) Habitat Quality for Raptors - a Field Experiment. *Journal of Avian Biology*, **25**, 219-223.
- Wiklund, C.G. (2001) Food as a Mechanism of Density-Dependent Regulation of Breeding Numbers in the Merlin, *Falco columbarius*. *Ecology*, **82**, 860-867.
- Woo, K.J., Elliott, K.H., Davidson, M., Gaston, A.J., & Davoren, G.K. (2008) Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1082-1091.

CHAPITRE 2

CONCLUSION

Nous avons étudié une population de faucons pèlerins nichant dans l'Arctique canadien au sein d'un paysage côtier hétérogène. Au cours de la période d'élevage des jeunes, les faucons doivent inévitablement faire des allers-retours entre leur nid et les sites d'alimentation pour nourrir leurs jeunes et doivent payer des coûts de déplacements proportionnels à la distance de transit. Nos résultats sur la niche trophique et le succès reproducteur suggèrent que les individus auraient une préférence plus importante pour les ressources terrestres que pour les ressources marines. En effet, la majorité des individus consommaient des ressources issues du milieu terrestre. Seuls les individus nichant en milieu marin consommaient des ressources marines, mais sans pourtant délaisser les ressources terrestres, d'où la plus grande valeur de niche trophique observée. Pour ces individus toutefois, les coûts d'approvisionnement supérieurs associés à l'utilisation des ressources terrestres (distance nid-aire d'alimentation terrestre plus importante) et/ou la diminution du taux de capture associée avec l'utilisation des proies marines (plus évasives), pourraient expliquer la baisse observée du succès reproducteur.

Dans le cadre de notre étude, les précisions acquises sur l'utilisation des ressources par le faucon pèlerin et ses répercussions sur le succès reproducteur nous permettent de mieux comprendre les interactions de ce prédateur avec d'autres espèces de l'écosystème arctique. Ces connaissances fondamentales représentent une première étape pour espérer comprendre i) l'importance de la variabilité intrapopulationnelle dans l'utilisation des ressources, ii) l'effet de l'hétérogénéité de l'habitat et l'utilisation des ressources alimentaires sur la démographie (la fécondité) de la population de faucons et iii) la pression de prédation exercée sur les populations de proies.

L'étude des niches trophiques met en évidence l'existence de différentes stratégies d'utilisation des ressources entre les individus, où certains affichaient des niches plutôt étendues (généraliste) alors que d'autres semblaient démontrer des niches très restreintes

(spécialiste). À court terme, ces différentes stratégies pourraient favoriser une plus grande stabilité de la population de par la diminution des relations de compétitions entre les individus qui peuvent avoir accès à une plus grande quantité de ressources pour alimenter leurs jeunes (Estes *et al.*, 2003). Pour mieux comprendre ce phénomène cependant, une analyse approfondie de l'influence du degré de spécialisation sur le succès reproducteur individuel devrait être menée. Au niveau évolutif, le maintien de ces deux types de stratégie alimentaire pourrait garantir une certaine flexibilité dans les comportements d'approvisionnement qui peut s'avérer avantageuse lorsque les abondances de proies changent dans le temps où, typiquement, la stratégie généraliste serait profitable en période de faible abondance des ressources et la stratégie spécialiste serait profitable en période de forte abondance (Tinker *et al.*, 2008). Ainsi, il serait intéressant de comparer les types de stratégies d'alimentation utilisés par les faucons en fonction de l'abondance annuelle des ressources alimentaires disponibles dans le milieu.

Nos résultats démontrent que les ressources terrestres représentent l'essentiel de l'alimentation des jeunes faucons, laissant supposer que cette ressource est cruciale pour le succès reproducteur individuel, et que les ressources marines semblent revêtir une importance complémentaire. Toutefois, nos résultats ne permettent pas de démontrer un lien de causalité entre l'utilisation des ressources et le succès reproducteur individuel, bien que nous ayons mis en évidence une relation entre les caractéristiques du paysage de nidification et le nombre de jeunes produits. Ainsi, de plus amples analyses sont nécessaires afin d'identifier la nature des mécanismes sous-jacents qui peuvent expliquer la variabilité observée dans le nombre de jeunes produits. En étudiant les événements de nourrissage au nid et le type de proies délivrées, nous pourrions par exemple élucider l'importance relative de la fréquence d'alimentation par rapport au type de proies consommées sur la croissance et la survie des jeunes au nid. En comparant les valeurs de ces paramètres pour différents nids à travers le paysage hétérogène, nous pourrions ainsi mieux expliquer la contribution du facteur ressources sur la relation détectée entre les caractéristiques du paysage et le nombre de jeunes produits. En contrepartie, cette relation pourrait aussi être partiellement attribuable à la qualité phénotypique des parents si elle est associée aux caractéristiques du

paysage. En confrontant certains indices de qualité phénotypique (p. ex. la masse corporelle, la longueur des ailes, etc.) à notre indice de caractérisation du paysage (c.-à-d. le pourcentage d'habitat terrestre à proximité du nid), nous pourrions quantifier l'importance de la qualité individuelle sur le succès reproducteur. De plus, puisque notre analyse de l'utilisation des ressources reposait sur une seule année (2008), des données à long terme sur l'abondance de différentes proies (p. ex. les abondances de micro-rongeurs fluctuent grandement à travers les années) devraient être amassées et mises en relation avec le nombre annuel de jeunes produits afin de documenter l'existence de variations interannuelles dans le succès reproducteur individuel.

Au niveau des populations de proies, la forte dépendance du faucon pèlerin aux ressources terrestres indique que ce prédateur pourrait représenter une importante force pouvant limiter les populations de rongeurs, de passereaux et de limicoles au cours de leur période de reproduction estivale. Toutefois, de plus amples analyses concernant l'approvisionnement (réponse fonctionnelle) et la reproduction (réponse numérique) des faucons seront nécessaires afin de quantifier la magnitude de l'effet de la prédation sur ces populations de proies et d'évaluer les répercussions sur leur dynamique. Suite à ces analyses, nous pourrions par exemple élucider des questions fondamentales sur la dynamique prédateur / proie ; p. ex., la prédation des oiseaux de proies comme facteur de régulation des populations cycliques de micromammifères (Gilg *et al.*, 2003), la régulation des populations de proies par des interactions trophiques indirectes induites par un prédateur commun (Bety *et al.*, 2002), ou des question plus appliquées comme l'importance de la pression de prédation des rapaces sur la survie et la fécondité des limicoles, une famille d'oiseaux de plus en plus menacée (McKinnon *et al.*, 2010). D'autre part, la pression exercée par le faucon sur les populations de proies terrestres pourrait être supérieure dans notre système d'étude si la disponibilité des ressources allochtones marines contribue à maintenir une population de faucons de plus grande taille. En effet, pour certains individus, les ressources marines peuvent représenter une source d'alimentation complémentaire pour le nourrissage, augmentant ainsi les chances de survie des jeunes au nid et la productivité totale de la population. Ainsi, dans le même type d'écosystème

arctique, la taille et la densité d'une population ayant accès aux subsides allochtones pourraient être supérieures à celles d'une population évoluant en milieu strictement terrestre, ce qui représente une plus forte force de régulation des populations de proies autochtones (Polis & Hurd, 1996).

Finalement, les plus récents modèles de prédictions sur les conditions climatiques des écosystèmes arctiques anticipent un réchauffement accompagné d'une hausse des précipitations, en partie grâce à la mobilisation de l'eau suite à la fonte accélérée des glaces (ACIA, 2005). De telles modifications dans les paramètres abiotiques des écosystèmes arctiques sont susceptibles d'influencer de manière directe (*e.g.* la thermorégulation des jeunes) ou indirecte (*e.g.* abondance et distribution des populations de proies) les processus démographiques et la distribution des populations de prédateurs (Mysterud & Ims, 1998). Étant situés au sommet du réseau trophique, les réponses des prédateurs sont annonciatrices d'éventuelles modifications dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes arctiques terrestres ou marins. Par exemple, le fonctionnement et la productivité des écosystèmes arctiques marins reposent sur la présence de la glace de mer et le retrait complet anticipé des glaces arctiques au cours de l'été pourrait influencer tous les niveaux trophiques jusqu'aux oiseaux marins (ACIA 2005). Puisqu'elles représentent une source d'alimentation additionnelle allochtone, les ressources marines peuvent soutenir une plus grande fécondité annuelle chez le faucon, et des changements dans leur disponibilité suite aux modifications anticipées dans le régime des glaces pourraient exercer un impact indirect sur la démographie de la population de faucons.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIA (2005) *Arctic Climate Impact Assessment* Cambridge University Press.
- Anderson, O., Phillips, R., Shore, R., McGill, R., McDonald, R., & Bearhop, S. (2009) Diet, individual specialisation and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes. *Polar Biology*, **32**, 27-33.
- Anderson, W.B. & Polis, G.A. (1998) Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos*, **81**, 75-80.
- Annett, C.A. & Pierotti, R. (1999) Long-term reproductive output in Western Gulls: Consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology*, **80**, 288-297.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Machado, G., Giaretta, A.A., & dos Reis, S.F. (2007) Using delta C-13 stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, **152**, 643-654.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A., & dos Reis, S.F. (2009) Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 848-856.
- Araujo, M.S., Martins, E.G., Cruz, L.D., Fernandes, F.R., Linhares, A.X., dos Reis, S.F., & Guimaraes, P.R. (2010) Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, **119**, 81-88.
- Arroyo, B.E. (1998) Effect of diet on the reproductive success of Montagu's Harrier *Circus pygargus*. *Ibis*, **140**, 690-693.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., & Macleod, H. (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1007-1012.
- Begon, M., Colin, R.T., & Harper, J.L. (2006) *Ecology; from individuals to ecosystems*, 4th edn. Blackwell Publishing, Malden, MA, USA.
- BenDavid, M., Flynn, R.W., & Schell, D.M. (1997) Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, **111**, 280-291.
- Bety, J., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Giroux, J.F. (2002) Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 88-98.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Araujo, M.S., & Persson, L. (2007) Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 10075-10079.
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, **161**, 1-28.
- Borer, E.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Anderson, K.E., Blanchette, C.A., Broitman, B., Cooper, S.D., & Halpern, B.S. (2005) What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, **86**, 528-537.

- Bradley, M. & Oliphant, L.W. (1991) The Diet of Peregrine Falcons in Rankin Inlet, Northwest-Territories - an Unusually High Proportion of Mammalian Prey. *Condor*, **93**, 193-197.
- Bundy, A., Heymans, J.J., Morissette, L., & Savenkoff, C. (2009) Seals, cod and forage fish: A comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in four Northwest Atlantic ecosystems. *Progress in Oceanography*, **81**, 188-206.
- Byholm, P., Nikula, A., Kentta, J., & Taivalmaki, J.P. (2007) Interactions between habitat heterogeneity and food affect reproductive output in a top predator. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 392-401.
- Cade, T.J. (1960) Ecology of the peregrine and gyrfalcon populations in Alaska. *University of California publications in Zoology*, **63**, 151-290.
- Calenge, C. (2006) The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 516-519.
- Carrete, M., Sanchez-Zapata, J.A., Tella, J.L., Gil-Sanchez, J.M., & Moleon, M. (2006) Components of breeding performance in two competing species: habitat heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*, **112**, 680-690.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Guinet, C., & Vanpe, C. (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 826-836.
- Cherel, Y., Le Corre, M., Jaquemet, S., Menard, F., Richard, P., & Weimerskirch, H. (2008) Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. *Marine Ecology-Progress Series*, **366**, 281-291.
- Cornwell, W.K., Schwikl, D.W., & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465-1471.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R., & Vitt, L.J. (2008) Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? *American Naturalist*, **172**, 868-877.
- Cotter, R.C. & Boag, D.A. (1992) RAPTOR PREDATION ON ROCK PTARMIGAN (LAGOPUS-MUTUS) IN THE CENTRAL CANADIAN ARCTIC *Journal of Raptor research*, **26**, 146-151.
- Court, G. (1986) *Some aspects of the reproductive biology of tundra peregrine falcons*, University of Alberta, Edmonton.
- Court, G.S., Gates, C.C., & Boag, D.A. (1988) Natural-History of the Peregrine Falcon in the Keewatin District of the Northwest-Territories. *Arctic*, **41**, 17-30.
- Cree, A., Lyon, G.L., Cartland-Shaw, L., & Tyrrell, C. (1999) Stable carbon isotope ratios as indicators of marine versus terrestrial inputs to the diets of wild and captive tuatara (*Sphenodon punctatus*). *New Zealand Journal of Zoology*, **26**, 243-253.
- Dalerum, F. & Angerbjorn, A. (2005) Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, **144**, 647-658.
- Dall, S.R.X., Giraldeau, L.A., Olsson, O., McNamara, J.M., & Stephens, D.W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 187-193.

- Darimont, C.T., Paquet, P.C., & Reimchen, T.E. (2009) Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 126-133.
- Deniro, M.J. & Epstein, S. (1978) Influence of Diet on Distribution of Carbon Isotopes in Animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- Deniro, M.J. & Epstein, S. (1981) Influence of Diet on the Distribution of Nitrogen Isotopes in Animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**, 341-351.
- Doligez, B., Berthouly, A., Doligez, D., Tanner, M., Saladin, V., Bonfils, D., & Richner, H. (2008) Spatial scale of local breeding habitat quality and adjustment of breeding decisions. *Ecology*, **89**, 1436-1444.
- Duffy, D.C. & Jackson, S. (1986) Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds*, **9**, 1-17.
- Ehlinger, T.J. (1990) Habitat Choice and Phenotype-Limited Feeding Efficiency in Bluegill: Individual Differences and Trophic Polymorphism. *Ecology*, **71**, 886-896.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P., & Angerbjörn, A. (2000) The arctic fox (*alopex lagopus*): an opportunistic predator. *Journal of zoology*, **251**, 139-149.
- Emlen, J.M. (1966) Role of Time and Energy in Food Preference. *American Naturalist*, **100**, 611-&.
- Erlinge, S., Goransson, Hogstedt, Jansson, Liberg, O., Loman, J., Nilsson, I.N., Vonshantz, T., & Sylven, M. (1984) Can Vertebrate Predators Regulate Their Prey. *American Naturalist*, **123**, 125-133.
- Estes, J.A. & Palmisano, J.F. (1974) Sea Otters: Their Role in Structuring Nearshore Communities. *Science*, **185**, 1058-1060.
- Estes, J.A., Riedman, M.L., Staedler, M.M., Tinker, M.T., & Lyon, B.E. (2003) Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 144-155.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., & Doak, D.F. (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, **282**, 473-476.
- Evans, M., Hastings, N., & Peacock, B. (2000) *Statistical Distributions*, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Ferrer, M. & Donazar, J.A. (1996) Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish Imperial Eagles. *Ecology*, **77**, 69-74.
- Forslund, P. & Part, T. (1995) Age and Reproduction in Birds - Hypotheses and Tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374-378.
- Frank, K.T., Petrie, B., Choi, J.S., & Leggett, W.C. (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**, 1621-1623.
- Fretwell, S.D. (1987) Food Chain Dynamics: The Central Theory of Ecology? *Oikos*, **50**, 291-301.
- Gauthier, G., Bety, J., Giroux, J.F., & Rochefort, L. (2004) Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 119-129.
- Gauthier, G., Bety, J., & Hobson, K.A. (2003) Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, **84**, 3250-3264.
- Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003) Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science*, **302**, 866-868.

- Gilg, O., Sittler, B., & Hanski, I. (2009) Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, **15**, 2634-2652.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sane, R., Delattre, P., & Hanski, L. (2006) Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, **113**, 193-216.
- Giroux, M.-A. (2007) *Effets des ressources allochtones sur une population de renards arctiques à l'île Bylot, Canada*, Université du Québec À Rimouski, Rimouski.
- Golawski, A. & Meissner, W. (2008) The influence of territory characteristics and food supply on the breeding performance of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in an extensively farmed region of eastern Poland. *Ecological Research*, **23**, 347-353.
- Golet, G.H., Kuletz, K.J., Roby, D.D., & Irons, D.B. (2000) Adult prey choice affects chick growth and reproductive success in pigeon guillemots. *Auk*, **117**, 82-91.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., & Slobodkin, L.B. (1960) Community Structure, Population Control, and Competition. *American Naturalist*, **94**, 421-425.
- Hakkarainen, H., Mykka, S., Kurki, S., Korpimäki, E., Nikula, A., & Koivunen, V. (2003) Habitat composition as a determinant of reproductive success of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions. *Oikos*, **100**, 162-171.
- Hall-Aspland, S.A., Rogers, T.L., & Canfield, R.B. (2005) Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Marine Ecology-Progress Series*, **305**, 249-259.
- Hanski, I., Hansson, L., & Henttonen, H. (1991) Specialist Predators, Generalist Predators, and the Microtine Rodent Cycle. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 353-367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L., & Turchin, P. (2001) Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, **82**, 1505-1520.
- Harding, E.K. & Stevens, E. (2001) Using stable isotopes to assess seasonal patterns of avian predation across a terrestrial-marine landscape. *Oecologia*, **129**, 436-444.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1992a) Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes .1. Turnover of C-13 in Tissues. *Condor*, **94**, 181-188.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1992b) Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes .2. Factors Influencing Diet-Tissue Fractionation. *Condor*, **94**, 189-197.
- Hobson, K.A. & Clark, R.G. (1993) Turnover of C-13 in Cellular and Plasma Fractions of Blood - Implications for Nondestructive Sampling in Avian Dietary Studies. *Auk*, **110**, 638-641.
- Hobson, K.A., Gibbs, H.L., & Gloutney, M.L. (1997) Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **75**, 1720-1723.
- Holbrook, S.J. & Schmitt, R.J. (1992) Causes and Consequences of Dietary Specialization in Surfperches: Patch Choice and Intraspecific Competition. *Ecology*, **73**, 402-412.
- Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E., & Packer, C. (2005) Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 559-566.
- Hunter, R.E., Crawford, J.A., & Ambrose, R.E. (1988) Prey Selection by Peregrine Falcons During the Nestling Stage. *Journal of Wildlife Management*, **52**, 730-736.

- Jaksic, F.M. & Braker, H.E. (1983) Food-niche relationships and guild structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism. *Canadian journal of zoology*, **61**, 2230-2241.
- Kauffman, M.J., Varley, N., Smith, D.W., Stahler, D.R., MacNulty, D.R., & Boyce, M.S. (2007) Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecology Letters*, **10**, 690-700.
- Klemola, T., Pettersen, T., & Stenseth, N.C. (2003). Trophic interactions in population cycles of voles and lemmings: A model-based synthesis. In *Advances in Ecological Research, Vol 33*, Vol. 33, pp. 75-160.
- Korpimäki, E., Klemola, T., Norrdahl, K., Oksanen, L., Oksanen, T., Banks, P.B., Batzli, G.O., & Henttonen, H. (2003) Vole cycles and predation. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 494-495.
- Korpimäki, E. & Norrdahl, K. (1991) Numerical and Functional-Responses of Kestrels, Short-Eared Owls, and Long-Eared Owls to Vole Densities. *Ecology*, **72**, 814-826.
- Krebs, C.J., Boonstra, R., Boutin, S., & Sinclair, A.R.E. (2001) What drives the 10-year cycle of snowshoe hare? *Bioscience*, **51**, 25-35.
- Krebs, C.J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Brathen, K.A., Danell, O., Erlinge, S., Fedorov, V., Fredga, K., Hjalten, J., Hogstedt, G., Jonsdottir, I.S., Kenney, A.J., Kjellen, N., Nordin, T., Roininen, H., Svensson, M., Tannerfeldt, M., & Wiklund, C. (2003) Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **81**, 827-843.
- Krebs, C.J., Gaines, M.S., Keller, B.L., Myers, J.H., & Tamarin, R.H. (1973) Population Cycles in Small Rodents. *Science*, **179**, 35-41.
- Kruger, O. (2005) Age at first breeding and fitness in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 266-273.
- Kruger, O. & Lindström, J. (2001) Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 173-181.
- Laaksonen, T., Hakkarainen, H., & Korpimäki, E. (2004) Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, S461-S464.
- Lack, D. (1946) Competition for Food by Birds of Prey. *Journal of Animal Ecology*, **15**, 123-129.
- Lack, D. (1954) *The natural regulation of animal number* Oxford university press, London.
- Lambrechts, M.M., Caro, S.P., Charmantier, A., Gross, N., Galan, M.J., Perret, P., Cartanson, M., Dias, P.C., Blondel, J., & Thomas, D.W. (2004) Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: a multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. *Oecologia*, **141**, 555-561.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montana, C.G., & Post, D.M. (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, **88**, 42-48.
- Litvaitis, J.A. (2000). Investigating food habits of terrestrial vertebrates. In *Research techniques in animal ecology: Controversies and consequences* (eds L. Boitani & T.K. Fuller), pp. 165-190. Columbia university press, New York.

- Macarthur, H. & Pianka, E.R. (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. *American Naturalist*, **100**, 603-&.
- Masman, D., Daan, S., & Dijkstra, C. (1988) Time Allocation in the Kestrel (*Falco tinnunculus*), and the Principle of Energy Minimization. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 411-432.
- McKinnon, L., Smith, P.A., Nol, E., Martin, J.L., Doyle, F.I., Abraham, K.F., Gilchrist, H.G., Morrison, R.I.G., & Bêty, J. (2010) Lower Predation Risk for Migratory Birds at High Latitude. *Science*, **327**, 326.
- Mearns, R. & Newton, I. (1988) Factors Affecting Breeding Success of Peregrines in South Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 903-916.
- Meserve, P.L., Kelt, D.A., Milstead, W.B., & Gutierrez, J.R. (2003) Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *Bioscience*, **53**, 633-646.
- Mysterud, A. & Ims, R.A. (1998) Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*, **79**, 1435-1441.
- Nelson, R.W. (1990) Status of the Peregrine Falcon, *Falco-Peregrinus-Pealei*, on Langara Island, Queen-Charlotte-Islands, British-Columbia, 1968-1989. *Canadian Field-Naturalist*, **104**, 193-199.
- Nelson, R.W. & Myres, M.T. (1976) Declines in Populations of Peregrine Falcons and Their Seabird Prey at Langara Island, British-Columbia. *Condor*, **78**, 281-293.
- Newsome, S.D., del Rio, C.M., Bearhop, S., & Phillips, D.L. (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 429-436.
- Newsome, S.D., Tinker, M.T., Monson, D.H., Oftedal, O.T., Ralls, K., Staedler, M.M., Fogel, M.L., & Estes, J.A. (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, **90**, 961-974.
- Newton, I. (1979) *Population ecology of raptors* Buteo books, Vermillion.
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds* Academic Press, Toronto.
- Newton, I. & Marquiss, M. (1981) Effect of Additional Food on Laying Dates and Clutch Sizes of Sparrowhawks. *Ornis Scandinavica*, **12**, 224-229.
- Newton, I. & Marquiss, M. (1986) Population Regulation in Sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 463-480.
- Nielsen, O.K. (1999) Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1034-1050.
- Nilsson, I.N. (1981) Seasonal-Changes in Food of the Long-Eared Owl in Southern Sweden. *Ornis Scandinavica*, **12**, 216-223.
- Oaten, A. & Murdoch, W.W. (1975a) Functional Response and Stability in Predator-Prey Systems. *American Naturalist*, **109**, 289-298.
- Oaten, A. & Murdoch, W.W. (1975b) Switching, Functional Response, and Stability in Predator-Prey Systems. *American Naturalist*, **109**, 299-318.
- Oksanen, L. & Oksanen, T. (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*, **155**, 703-723.
- Oli, M.K. (2003) Population cycles of small rodents are caused by specialist predators: or are they? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 105-107.

- Orians, G.H. & Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In *Analysis of ecological systems* (eds D.J. Horn, E.T. Stairs & R.D. Mitchell), pp. 155-177. Ohio State University Press Columbus.
- Oro, D. (2008) Living in a ghetto within a local population: An empirical example of an ideal despotic distribution. *Ecology*, **89**, 838-846.
- Panzacchi, M., Linnell, J.D.C., Odden, J., Odden, M., & Andersen, R. (2008) When a generalist becomes a specialist: patterns of red fox predation on roe deer fawns under contrasting conditions. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **86**, 116-126.
- Part, T. (2001) Experimental Evidence of Environmental Effects on Age-Specific Reproductive Success: The Importance of Resource Quality. *Proceedings: Biological Sciences*, **268**, 2267-2271.
- Pearson, S.F., Levey, D.J., Greenberg, C.H., & del Rio, C.M. (2003) Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia*, **135**, 516-523.
- Phillips, D.L. & Gregg, J.W. (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, **136**, 261-269.
- Phillips, D.L. & Koch, P.L. (2002) Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, **130**, 114-125.
- Pierotti, R. & Annett, C.A. (1991) Diet Choice in the Herring Gull - Constraints Imposed by Reproductive and Ecological Factors. *Ecology*, **72**, 319-328.
- Polis, G.A. & Hurd, S.D. (1996) Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist*, **147**, 396-423.
- Poole, K.G. & Bromley, R.G. (1988) Interrelationships within a raptor guild in the central Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **66**, 2275-2282.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montana, C.G. (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, **152**, 179-189.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R., & Charnov, E.L. (1977) Optimal Foraging - Selective Review of Theory and Tests. *Quarterly Review of Biology*, **52**, 137-154.
- Quevedo, M., Svanback, R., & Eklov, P. (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, **90**, 2263-2274.
- Ratcliffe, D.A. (1980) *The Peregrine falcon* Buteo books, Vermillion, South Dakota.
- Redpath, S.M., Clarke, R., Madders, M., & Thirgood, S.J. (2001) Assessing raptor diet: Comparing pellets, prey remains, and observational data at hen harrier nests. *Condor*, **103**, 184-188.
- Reid, D.G., Krebs, C.J., & Kenney, A. (1995) Limitation of Collared Lemming Population-Growth at Low-Densities by Predation Mortality. *Oikos*, **73**, 387-398.
- Ricca, M.A., Miles, A.K., Anthony, R.G., Deng, X., & Hung, S.S.O. (2007) Effect-of lipid extraction on analyses of stable carbon and stable nitrogen isotopes in coastal

- organisms of the Aleutian archipelago. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **85**, 40-48.
- Rodenhouse, N.L., Sherry, T.W., & Holmes, R.T. (1997) Site-dependent regulation of population size: A new synthesis. *Ecology*, **78**, 2025-2042.
- Rosenfield, R.N., Schneider, J.W., Papp, J.M., & Seegar, W.S. (1995) Prey of Peregrine Falcons Breeding in West Greenland. *Condor*, **97**, 763-770.
- Roth, J. (2002) Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, **133**, 70-77.
- Roughgarden, J. (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist*, **106**, 683-718.
- Rutz, C. & Bijlsma, R.G. (2006) Food-limitation in a generalist predator. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 2069-2076.
- Salafsky, S.R., Reynolds, R.T., & Noon, B.R. (2005) Patterns of temporal variation in goshawk reproduction and prey resources. *Journal of Raptor research*, **39**, 237-246.
- Salafsky, S.R., Reynolds, R.T., Noon, B.R., & Wiens, J.A. (2007) Reproductive responses of northern goshawks to variable prey populations. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 2274-2283.
- Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A., & Bretagnolle, V. (2000) **Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude**. *Ecology*, **81**, 2428-2441.
- Samelius, G., Alisauskas, R.T., Hobson, K.A., & Lariviere, S. (2007) Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 873-880.
- Sargeant, B.L. (2007) Individual foraging specialization: niche width versus niche overlap. *Oikos*, **116**, 1431-1437.
- Schluter, D. (1981) Does the Theory of Optimal Diets Apply in Complex Environments. *American Naturalist*, **118**, 139-147.
- Schoener, T.W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**, 369-404.
- Schoeninger, M.J. & Deniro, M.J. (1984) Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 625-639.
- Sergio, F., Blas, J., Baos, R., Forero, M.G., Donazar, J.A., & Hiraldo, F. (2009) Short- and long-term consequences of individual and territory quality in a long-lived bird. *Oecologia*, **160**, 507-514.
- Sergio, F., Pedrini, P., & Marchesi, L. (2003) Spatio-temporal shifts in gradients of habitat quality for an opportunistic avian predator. *Ecography*, **26**, 243-255.
- Sherrod, S.K. (1988). Behavioral differences in peregrine falcons. In *Peregrine falcon population: their management and recovery* (eds T.J. Cade, J.H. Enderson, C.G. Thelander & C.M. White). The peregrine fund, Boise, Idaho.
- Sih, A. & Christensen, B. (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, **61**, 379-390.
- Simmons, R.E., Avery, D.M., & Avery, G. (1991) Biases in diets determined from pellets and remains: Correction factors for a mammal and a bird-eating raptor. *Journal of raptor research*, **25**, 63-67.

- Sinisalo, T., Jones, R.I., Helle, E., & Valtonen, E.T. (2008) Changes in diets of individual Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) during their breeding season inferred from stable isotope analysis of multiple tissues. *Marine Mammal Science*, **24**, 159-170.
- Smith, B.N. & Epstein, S. (1971) 2 Categories of C-13/C-12 Ratios for Higher Plants. *Plant Physiology*, **47**, 380-&.
- Smith, T.B. & Skulason, S. (1996) Evolutionary Significance of Resource Polymorphisms in Fishes, Amphibians, and Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 111-133.
- Solomon, M.E. (1949) The Natural Control of Animal Populations. *Journal of Animal Ecology*, **18**, 1-35.
- Spear, L.B. (1993) Dynamics and Effect of Western Gulls Feeding in a Colony of Guillemots and Brandts Cormorants. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 399-414.
- Spiller, D.A. & Schoener, T.W. (1994) Effects of Top and Intermediate Predators in a Terrestrial Food-Web. *Ecology*, **75**, 182-196.
- Svanback, R. & Bolnick, D.I. (2005) Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, **7**, 993-1012.
- Svanback, R. & Bolnick, D.I. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 839-844.
- Svanback, R. & Persson, L. (2004) Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 973-982.
- Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., & Jennings, S. (2006) Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **20**, 595-601.
- Sydeman, W.J., Penniman, J.F., Penniman, T.M., Pyle, P., & Ainley, D.G. (1991) Breeding Performance in the Western Gull - Effects of Parental Age, Timing of Breeding and Year in Relation to Food Availability. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 135-149.
- Taper, M. & Case, T. (1985) Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, **66**, 355-371.
- Thiollay, J. (1988). Prey availability limiting an island population of peregrine falcons in Tunisia. In *Peregrine falcon populations; their management and recovery*, pp. 701-710. The peregrine fund, Inc.
- Thirgood, S.J., Redpath, S.M., Rothery, P., & Aebischer, N.J. (2000) Raptor predation and population limitation in red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 504-516.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., & Slade, N.A. (1983) Fractionation and Turnover of Stable Carbon Isotopes in Animal-Tissues - Implications for Delta-C-13 Analysis of Diet. *Oecologia*, **57**, 32-37.
- Tinker, M.T., Bentall, G., & Estes, J.A. (2008) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 560-565.

- Urton, E.J.M. & Hobson, K.A. (2005) Intrapopulation variation in gray wolf isotope (δ N-15 and δ C-13) profiles: implications for the ecology of individuals. *Oecologia*, **145**, 317-326.
- Van Valen, L. (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, **99**, 377-390.
- Vanderklift, M.A. & Ponsard, S. (2003) Sources of variation in consumer-diet δ N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, **136**, 169-182.
- Velarde, E. (1993) Predation of Nesting Larids by Peregrine Falcons at Rasa Island, Gulf of California, Mexico. *The Condor*, **95**, 706-708.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, 4th edn. Springer, New York.
- Village, A. (1982) The Home Range and Density of Kestrels in Relation to Vole Abundance. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 413-428.
- Votier, S.C., Bearhop, S., Ratcliffe, N., & Furness, R.W. (2004) Reproductive consequences for Great Skuas specializing as seabird predators. *Condor*, **106**, 275-287.
- Watson, J., Rae, S.R., & Stillman, R. (1992) Nesting Density and Breeding Success of Golden Eagles in Relation to Food-Supply in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 543-550.
- Weimerskirch, H., Gault, A., & Cherel, Y. (2005) Prey distribution and patchiness: Factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology*, **86**, 2611-2622.
- Weir, D.N. (1978) Wild Peregrines and grouse. *The falconer*, **7**, 98-102.
- White, C.M., Cade, T.J., & Hunt, W.G. (2008) Peregrine falcon *Falco peregrinus*, pp. The birds of north America online. Cornell lab of ornithology and the American ornithologist's union.
- Widen, P. (1994) Habitat Quality for Raptors - a Field Experiment. *Journal of Avian Biology*, **25**, 219-223.
- Wiklund, C.G. (2001) Food as a Mechanism of Density-Dependent Regulation of Breeding Numbers in the Merlin, *Falco columbarius*. *Ecology*, **82**, 860-867.
- Wiklund, C.G., Kjellen, N., & Isakson, E. (1998) Mechanisms determining the spatial distribution of microtine predators on the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 91-98.
- Woo, K.J., Elliott, K.H., Davidson, M., Gaston, A.J., & Davoren, G.K. (2008) Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1082-1091.
- Ydenberg, R.C., Butler, R.W., Lank, D.B., Smith, B.D., & Ireland, J. (2004) Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 1263-1269.

