

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**EFFETS DES PRÉCIPITATIONS ESTIVALES SUR LES
FAUCONS PÈLERINS (*FALCO PEREGRINUS*) NICHANT
DANS L'ARCTIQUE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

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

PAR

© ALEXANDRE ANCTIL

Avril 2012

Composition du jury :

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

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

Louis Imbeau, examinateur externe, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Dépôt initial le 16 janvier 2012

Dépôt final le 10 avril 2012

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.

REMERCIEMENTS

Premièrement, je tiens à remercier Joël, mon superviseur, sans qui cette pile de papiers renfermant d'incroyables connaissances n'existerait pas. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné l'opportunité de réaliser un projet de rêve! Merci d'avoir été si disponible pour tes étudiants et merci de m'avoir fait progresser en tant que scientifique. Mais surtout, merci d'avoir été un ami, de m'avoir donné une grande liberté dans la gestion de mon temps, d'avoir parlé de chasse, d'avoir dit des niaiseries et de m'avoir fait sentir comme un collègue plutôt qu'un employé! J'aimerais ensuite dire un gros merci à Alastair Franke pour tout le travail qu'il a fait pour ce projet. Merci de m'avoir accueilli à Rankin et d'avoir répondu à mes multiples questions de terrain! Merci aussi de m'avoir fait confiance, de m'avoir montré de nouvelles techniques pour trapper des faucons et de m'avoir donné des missions périlleuses (i.e. Baffin). Merci à Alain Caron pour son aide précieuse avec les statistiques. Merci à Nicolas Casajus pour sa compréhension sans limite du logiciel R et pour la générosité de son temps. Merci à Guillaume Szor, Élise Bolduc et Marie-Hélène Truchon pour leur aide à la logistique de terrain. Merci aussi à Frankie Jean-Gagnon pour son aide précieuse sur le terrain.

Merci aux labos Bêty/Berteaux pour les conseils, les commentaires, pour les fous rires et pour les tours de table interminables. J'aimerais particulièrement remercier Vincent L'Hérault, grand pionnier de Rankin pour ses nombreux conseils, pour m'avoir appris à faire des prises de sang, pour avoir fait les épais sur le terrain, pour toutes les fois où il m'a aidé avec mes cartes et pour avoir facilité mon intégration au sein du labo. Un autre merci spécial est dirigé vers ma collègue et amie Émilie Chalifour. Merci de m'avoir écouté chialer quand mes affaires allaient mal, d'avoir joué à Bubble Spinner, de m'avoir toujours

mis au courant des bourses sur lesquelles je pouvais appliquer et d'avoir ri de façon incontrôlable avec moi, faisant de nous le duo le plus dérangeant du C-405!

Je ne pourrais continuer sans avoir remercié tous les gens de Rankin Inlet pour leur chaleureux accueil ainsi que le Arctic College et le Wildlife Office pour leur aide à la logistique de terrain. Un énorme merci à mon guide et ami Poisey Alogut et à sa famille. Poisey, tu m'as appris énormément au cours des deux étés qu'on a passés ensemble, que ce soit sur la façon de survivre dans la toundra, de conduire un VTT avec de l'eau jusqu'au volant, de la chasse au caribou ou de comment sauter par-dessus des craques géantes dans la glace avec une motoneige. Merci de m'avoir montré la beauté de tes terres et de ton peuple et surtout merci d'être devenu un ami. Un grand merci à tous les membres de ma famille pour leur support inconditionnel et pour toujours me faire sentir qu'ils sont fiers de moi. Finalement, merci à ma norvégienne préférée, Hilde, celle avec qui je partage ma vie et qui m'a continuellement supporté, encouragé et botté le derrière au moment opportun! Merci d'être toujours là pour moi, pour ton aide précieuse sur le terrain, pour me faire rire quand j'en ai besoin. Que veux-tu, on est une équipe du tonnerre.

Ce projet de recherche a été rendu possible grâce au support logistique et financier du Centre d'études nordiques, du Conseil de recherche en sciences et génie du Canada (CRSNG), du ministère des Affaires indiennes et du Nord du Canada, du Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, du Nunavut Wildlife Management Board et de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Merci au CRSNG pour l'octroi d'une bourse Alexander Graham-Bell, au Fonds québécois pour la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) pour m'avoir versé une bourse de recherche de deuxième cycle et à la Garfield Weston Foundation pour la bourse de recherche en milieu nordique. Votre appui financier m'a permis de me concentrer sur mon projet pour réaliser un travail de qualité.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article destiné à être soumis à une revue scientifique. Une introduction générale en français, permettant de situer le lecteur dans le contexte de l'étude, ainsi qu'une conclusion générale résumant les principaux résultats et les perspectives futures ont été ajoutées.

RÉSUMÉ

Les variations dans la productivité annuelle (nombre de jeunes produits) peuvent avoir de grandes répercussions sur la dynamique des populations animales. La météo est souvent considérée comme l'un des facteurs ayant le plus d'impact sur le succès reproducteur de plusieurs espèces. Toutefois, les mécanismes qui sous-tendent les relations de cause à effet entre la météo et le succès reproducteur ont, dans la plupart des cas, été inférés plutôt que clairement démontrés. La productivité annuelle des Faucons pèlerins nichant dans l'Arctique canadien, près de Rankin Inlet au Nunavut, démontre non seulement une grande variabilité annuelle qui semble être liée aux conditions météorologiques, mais aussi un déclin à long terme potentiellement lié aux changements climatiques. Nous avons émis l'hypothèse que les précipitations estivales, à cause de leurs effets négatifs sur la croissance et la survie des jeunes faucons, étaient en partie responsables des fluctuations de productivité. Dans le but de clairement identifier le mécanisme qui sous-tend cette relation, nous avons réalisé une expérience à l'aide d'abris (protégeant les jeunes des intempéries) et de caméras de surveillance automatiques. Il a ainsi été possible de comparer la croissance et la survie des jeunes protégés par un abri à celles des jeunes non protégés. Les caméras de surveillance automatiques ont permis de déterminer que les précipitations étaient directement responsables de plus du tiers (38%) des cas de mortalité. Les mortalités dues aux effets directs de la météo étaient associées aux événements de fortes précipitations (≥ 8 mm de pluie par jour). Nous avons observé que la survie était beaucoup plus élevée chez les jeunes nés tôt au cours d'une saison. La réduction du taux de survie en fonction de la date d'éclosion était très abrupte, soit 30% par jour. La survie était également influencée par l'ordre d'éclosion au sein d'une couvée, les jeunes éclos en quatrième position étaient largement défavorisés. Les jeunes protégés des intempéries par un abri ont mieux survécu que leurs congénères, mais leur taux de croissance n'était toutefois pas plus élevé. Par contre, l'effet positif de l'abri sur la survie était réduit pour les jeunes nés relativement tard. La fréquence des événements de fortes précipitations a augmenté au cours des dernières décennies et ce phénomène pourrait expliquer en partie le déclin de la productivité annuelle de la population de faucons. Globalement, notre étude permet de mieux comprendre la vulnérabilité d'un prédateur arctique au sommet de la chaîne alimentaire qui fait face à des changements dans le régime des précipitations entraînés par le réchauffement global.

Mots clés: changements climatiques, précipitation, succès reproducteur, prédateur aviaire, survie, faucon pèlerin

ABSTRACT

Variation in annual productivity (number of young produced) can have deep repercussions on population dynamics. Weather is often regarded as one of the most important factors influencing breeding success in many animal species. However, the mechanisms underlying the cause and effect relationships between weather and breeding success have been, in most cases, inferred rather than clearly demonstrated. The annual productivity of Peregrine Falcons nesting near Rankin Inlet, Nunavut, shows a great variability that seems to be linked to weather conditions, and it also exhibits a long term decline that could potentially be related to climate change. We hypothesised that summer precipitation, through their negative impact on falcon nestling growth and survival, was partly responsible for the fluctuation in annual productivity. In order to clearly identify the causal mechanisms underlying this relationship, we conducted an experiment using nest boxes (protecting nestlings from rainfall) and automatic scouting cameras. It was then possible to compare growth and survival of sheltered and unsheltered nestlings. Automatic scouting cameras allowed us to determine that precipitation was directly responsible for more than one third (38%) of the nestling mortalities. Mortalities related to direct effects of weather happened during events of heavy precipitation (≥ 8 mm of rain per day). We observed that survival rate was much higher in nestlings that hatched early in the season. Reduction of survival rate as a function of hatch date was very steep, namely 30% per day. Survival was also influenced by the hatch order among siblings, young hatched in fourth position were largely penalised. Juveniles protected from rainfall by a shelter survived better than their congeners although their growth rate was not higher. However, the positive effect of the shelter on survival was reduced in nestlings that hatched relatively late. The frequency of heavy rain events increased during the last decades and this phenomenon could partly explain the decrease in the falcon annual productivity. Globally, this study allows a better understanding of the vulnerability of an arctic top predator that is facing changes in precipitation regime caused by global warming.

Keywords: Climate change, precipitation, breeding success, avian predator, survival, Peregrine Falcon

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
AVANT-PROPOS	IX
RÉSUMÉ.....	XI
ABSTRACT	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XV
LISTE DES TABLEAUX	XVII
LISTE DES FIGURES.....	XIX
LISTE DES APPENDICES.....	XXI
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
L'IMPORTANCE DES PRÉDATEURS	2
LE SUCCÈS REPRODUCTEUR DES OISEAUX DE PROIE.....	3
EFFETS DE LA MÉTÉO SUR LES POPULATIONS AVIAIRES DE L'ARCTIQUE	5
LE CAS DU FAUCON PÈLERIN DE RANKIN INLET.....	6
OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	8
CHAPITRE 1 LES CHANGEMENTS DANS LES RÉGIMES DE PRÉCIPITATIONS AUGMENTENT LA MORTALITÉ DES OISILLONS D'UN PRÉDATEUR DE L'ARCTIQUE : ÉVIDENCES EXPÉRIMENTALES ET TENDANCE À LONG TERME CHEZ LE FAUCON PÈLERIN	11
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	11

CHANGE IN PRECIPITATION REGIME INCREASES NESTLING MORTALITY OF AN ARCTIC TOP PREDATOR: EXPERIMENTAL EVIDENCE AND LONG-TERM TREND IN PEREGRINE FALCON.....	13
Summary	13
Introduction	14
Methods	16
Data analysis	19
Discussion	25
Acknowledgements.....	28
References	29
Tables and figures	33
Appendix	39
CHAPITRE 2 CONCLUSION.....	41
PERSPECTIVES FUTURES.....	44
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	48

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. (a) Variables, number of parameters (k) second-order Akaike's information criterion (AICc), delta AICc (Δ AICc), AICc weight (AICcWt) and Log-likelihood (LL) of the candidate models explaining Peregrine Falcon nestling survival. A random effect of *year* and *site* is included in all models. (b) Model-averaged parameter estimates from the two most parsimonious models, unconditional standard error (SE) and 95% confidence intervals (Lower CI and Upper CI).....34

Table 2. Models used to determine the effect of nestbox presence on Peregrine Falcon nestling growth, Aikaike's information criterion and Δ AIC.....36

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Carte de la Baie d’Hudson montrant l’emplacement de la communauté de Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Un agrandissement de l’aire d’étude montre la position des nids de faucon.....7
- Figure 2.** Location of the study site in the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada. Positions of sheltered and unsheltered nests of Peregrine Falcon followed during the nestling rearing period between 2008 and 2010 are shown, as well as the location of the weather station...33
- Figure 3.** Survival probability of arctic-nesting Peregrine Falcon nestlings up to 25 days old in relation to their relative hatch date (values are standardized relative to the yearly median) and within brood hatch sequence (position 1 to 4). Lines represent values of the fitted model from logistic regression (solid line = nestlings sheltered in a nest box; dashed line = unsheltered nestlings). Values were obtained using the average random effect calculated for each position, with or without shelter, separately. To better illustrate the adequacy of the model, each point (▲ = sheltered nestlings, ● = unsheltered nestlings) represents proportion of surviving nestlings grouped by similar hatch date (sample size is shown near each point).....35
- Figure 4.** Nestlings body mass as a function of nestling age for male and female Peregrine Falcons. Sheltered males (16 ind. from 10 nests), unsheltered males (38 ind. from 27 nests), sheltered females (11 ind. from 8 nests) and unsheltered females (27 ind. from 22 nests) are shown. Lines represent average growth curves from the selected three-parameter logistic model (Table 2). Nestlings were weighed 2 to 6 times (mean + SD = 3.6 ± 0.9)37
- Figure 5.** Relationship between the number of days with heavy rainfall ($\geq 8\text{mm/day}$) recorded in July and August and the proportion of surviving Peregrine Falcon nestlings

(number of nestlings surviving >25 days / total number of nestlings that hatched), in the Rankin Inlet area (1982 to 1995 and 2008 to 2010). 95% confidence intervals are shown..38

LISTE DES APPENDICES

Appendix 1. Wooden nest box (22'' x 22'' x 32'') with an opening of 15'' x 30'' used to shelter Peregrine Falcon nestlings and test for the direct effect of rain on early survival.....	39
Appendix 2. Difference between parameter estimates of the modeled growth curves obtained in sheltered and unsheltered nestlings; growth rate (b), upper limit (d) and inflection point (e).....	40

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le climat terrestre se modifie présentement à un rythme sans précédent (IPCC, 2007). Mesurer et prédire l'impact de ces changements sur les communautés animales et végétales représente l'un des plus gros défis auxquels les écologistes ont présentement à faire face. Au cours du vingtième siècle, la température moyenne mondiale a augmenté significativement (0.7°C; Jones and Moberg, 2003) et les modèles climatiques prévoient qu'elle augmentera de 2.4 à 5.4°C au cours du siècle actuel (IPCC, 2007). Outre l'augmentation de la température, des modifications dans les régimes de précipitations de plusieurs régions du globe (Groisman *et al.*, 2005) ont aussi été enregistrées. Bien que les changements climatiques affectent la planète en entier, ils ne surviennent pas uniformément entre les régions (IPCC, 2007). Le phénomène de l'amplification arctique, supporté par les modèles climatiques, implique que le réchauffement sera plus prononcé et se fera plus rapidement dans l'Arctique qu'ailleurs sur le globe (Serreze & Francis, 2006). La température de l'est de l'Arctique a déjà augmenté (1°C par 10 ans) au cours des dernières décennies (Rigor *et al.*, 2000) et on prévoit aussi une augmentation des fortes précipitations dans cette région (Min *et al.*, 2011). Ces bouleversements affecteront indubitablement les espèces qui vivent sous ces latitudes (Post *et al.*, 2009). La vulnérabilité des espèces est par contre difficile à évaluer en raison de l'absence de connaissance sur les principaux facteurs climatiques qui affectent les populations.

Les conditions météorologiques peuvent affecter les individus, et donc éventuellement la dynamique d'une population, de façon directe (thermorégulation, coût énergétique lié au déplacement) ou encore de façon indirecte, soit par le biais d'interactions avec les autres composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème (prédation, site de nidification non disponible, compétition; Forchhammer & Post, 2004; Humphries *et al.*, 2004). Les effets directs du climat sur un organisme sont souvent plus facilement

identifiables puisqu'ils impliquent l'organisme lui-même et surviennent généralement sans délai dans le temps. Les effets indirects, bien que tout aussi importants, sont cependant plus difficiles à identifier puisqu'ils peuvent survenir avec un délai dans le temps et résulter d'interactions entre plusieurs niveaux trophiques (Forchhammer *et al.*, 1998; Durant *et al.*, 2003). Dans le but de prédire le devenir et la vulnérabilité des populations animales face aux changements climatiques, il est important d'identifier des liens de cause à effet entre les variations des facteurs climatiques et les fluctuations dans l'abondance des populations animales (Sergio, 2003). Toutefois, dans la plupart des études à ce jour, les mécanismes par lesquels les variations climatiques affectent les populations animales ont été inférés plutôt que clairement démontrés (Redpath *et al.*, 2002).

L'IMPORTANCE DES PRÉDATEURS

Les écosystèmes peuvent être fortement influencés par la présence de prédateurs, notamment par le biais de régulation descendante (Beschta & Ripple, 2009). En effet, ce processus implique que les populations des niveaux trophiques supérieurs régulent les populations des niveaux trophiques inférieurs (McLaren & Peterson, 1994). À titre d'exemple, les Loups gris (*Canis lupus*) de l'île Royale régulent non seulement les populations d'orignaux de l'île, mais ont par le fait même, un impact majeur sur la croissance et la reproduction du sapin baumier (*Abies balsamea*), principale essence forestière de l'île (McLaren & Peterson, 1994). Le retrait d'un prédateur important dans une communauté peut donc engendrer des cascades trophiques résultant en une inversion des patrons d'abondances ou de biomasse à travers plusieurs niveaux trophiques (Terborgh *et al.*, 2001). Ainsi, l'exploitation massive du principal prédateur benthique, la Morue de l'Atlantique (*Morus gadua*) près de la Nouvelle-Écosse, a résulté en une explosion démographique des petits poissons pélagiques et des macro-invertébrés benthiques ainsi qu'en une augmentation massive des populations de phoques, modifiant radicalement l'écosystème en place (Frank *et al.*, 2005). Bien que souvent considérés comme nuisibles dû au fait qu'ils se nourrissent de proies pouvant avoir un intérêt économique, les prédateurs dominants peuvent parfois permettre la survie ou même l'augmentation d'une population de proies par la réduction d'un prédateur secondaire (Palomares *et al.*, 1995).

Les oiseaux de proie ne font pas exception et jouent un rôle clé dans les réseaux trophiques (Arim & Jaksic, 2005). À titre d'exemple, Nielsen (1999) a démontré que les populations de Faucons gerfauts (*Falco rusticolus*) en Islande avaient des réponses numériques et fonctionnelles face aux changements dans les populations de lagopèdes et qu'elles pouvaient grandement influencer les densités de populations de ces derniers. Les prédateurs aviaires peuvent avoir des effets plus vastes que le simple retrait d'individus de la population de proies. En effet, Ydenberg *et al.* (2004) ont suggéré que depuis que les populations de Faucons pèlerins (*Falco peregrinus*) ont augmenté en nombre, une de leurs proies, le Bécasseau d'Alaska (*Calidris mauri*), a modifié sa stratégie de migration. Ce dernier demeure maintenant moins longtemps au même site nourricier et accumule moins de réserves lipidiques, conservant ainsi une bonne capacité d'accélération et une bonne mobilité en vol. Ces deux comportements sont liés à l'évitement de la prédation. Les oiseaux de proie peuvent aussi aider à augmenter la richesse spécifique en empêchant certaines espèces d'exclure les autres par compétition (Brown *et al.*, 1988; Kotler & Holt, 1989). De plus, certains oiseaux choisissent de nicher tout près d'un oiseau de proie, profitant ainsi de l'agressivité de ce dernier face aux autres prédateurs potentiels pour réduire leur risque de prédation au nid (Tremblay *et al.*, 1997; Bogliani *et al.*, 1999).

LE SUCCÈS REPRODUCTEUR DES OISEAUX DE PROIE

Chez les espèces « longévives » (grande durée de génération), le taux de survie des adultes est souvent considéré comme le principal paramètre démographique influençant la dynamique des populations (Gaillard & Yoccoz, 2003). Par contre, puisque ce paramètre est souvent très stable, les variations dans la productivité annuelle (production de jeunes qui survivent en fonction du nombre d'adultes reproducteurs) peuvent aussi avoir une grande influence dans les fluctuations d'abondance des populations (Johnson & Geupel, 1996; Gaillard *et al.*, 1998). Plusieurs espèces d'oiseaux de proie étant considérées comme « longévives » (Hailer *et al.*, 2006), il importe donc de bien comprendre les mécanismes qui influencent leur succès reproducteur. Or, ceci représente un défi, car de multiples facteurs peuvent interagir.

Chez les espèces avec un dimorphisme sexuel marqué, comme chez la majorité des rapaces où les femelles sont plus imposantes que les mâles, le taux de survie juvénile n'est pas équivalent pour les deux sexes, les individus du sexe le plus imposant étant généralement défavorisés (Roskaft & Slagsvold 1985, Benito & Gonzalez-Solis, 2007). En augmentant artificiellement la quantité de nourriture fournie à de jeunes Autours des palombes (*Accipiter gentilis*), Dewey et Kennedy (2001) ont montré qu'une augmentation dans l'approvisionnement au nid influençait positivement le taux de croissance ainsi que le taux de survie des jeunes. Une étude sur le Faucon bérigora (*Falco berigora*) a mis en évidence l'effet de la position hiérarchique d'un jeune dans le nid sur ses chances de survie (McDonald *et al.*, 2005). Les résultats de cette étude démontrent que les derniers jeunes à éclore au sein d'une couvée avaient un taux de mortalité plus élevé que les autres.

Des corrélations négatives entre les conditions météorologiques, en particulier les précipitations, et le succès reproducteur des rapaces ont déjà été observées par plusieurs études (Newton & Marquiss, 1986; Olsen & Olsen, 1989; Kostrzewa & Kostrzewa, 1990; Bradley *et al.*, 1997). L'influence des différents facteurs météorologiques peut être soit positive ou négative selon les populations à l'étude (Morrison *et al.*, 2007; Lehikoinen *et al.*, 2009) et les effets peuvent se faire ressentir autant de façon directe que de façon indirecte. Par exemple, Olsen et Olsen (1989) ont observé que les précipitations pouvaient directement influencer négativement la survie des œufs de Faucons pèlerins (*Falco peregrinus*) en inondant le nid. D'autre part, Dawson et Bortolli (2000) ont observé que la survie des jeunes Crécerelles d'Amérique (*Falco sparverius*) était indirectement liée aux précipitations puisque celles-ci réduisaient le taux d'approvisionnement des jeunes au nid.

Plusieurs indices laissent croire que chez les organismes homéothermes, les effets indirects du climat seraient plus importants que les effets directs. Ils seraient toutefois plus difficilement mesurables puisqu'ils résultent souvent de multiples interactions avec le réseau trophique (Fairhurst & Bechard, 2005; Berteaux & Stenseth, 2006; Krebs & Berteaux, 2006). Par contre, il semblerait qu'il existe tout de même une période de

vulnérabilité accrue aux effets directs de la météo chez les jeunes individus de plusieurs espèces homéothermes (Loison & Langvatn, 1998; Stirling & Smith, 2004).

EFFETS DE LA MÉTÉO SUR LES POPULATIONS AVIAIRES DE L'ARCTIQUE

Identifier les facteurs météorologiques pouvant affecter la dynamique des populations aviaires de l'Arctique s'avère une tâche ardue puisque la plupart des espèces qui y nichent effectuent de très longues migrations. Les individus peuvent ainsi être exposés à différents facteurs sur leurs aires d'hivernage, en migration ou encore sur leurs aires de reproduction (Newton, 2004). Il existe deux hypothèses principales qui tentent d'expliquer à quel moment de l'année les variations climatiques ont le plus d'influence sur les fluctuations dans la taille des populations. L'hypothèse « du bain » (tub-hypothesis), qui suggère que les conditions météorologiques rencontrées à l'extérieur de la période de reproduction ont le plus d'influence sur la taille des populations, semble mieux s'appliquer aux espèces nidicoles des régions tempérées (Møller, 1989; Baillie & Peach, 1992). À l'inverse, l'hypothèse « du robinet » (tap-hypothesis), selon laquelle les conditions météorologiques observées durant la période de reproduction ont le plus d'impacts sur les populations par des effets sur la production de jeunes, correspond plutôt aux espèces nidifuges ainsi qu'aux espèces qui se reproduisent en milieu aride, tel que l'Arctique (Jehl & Hussell, 1966; Grant *et al.*, 2000).

Des corrélations entre la météo et le succès reproducteur de diverses espèces nichant dans l'Arctique ont d'ailleurs été observées. En effet, les fluctuations dans la productivité annuelle de la grande Oie des neiges (*Chen caerulescens*) ont été associées à des phénomènes climatiques comme l'oscillation nord-Atlantique (NAO) et l'oscillation arctique (AO) (Dickey *et al.*, 2008; Morrissette *et al.*, 2010). Chez le Faucon pèlerin, des augmentations dans la mortalité juvénile ont été observées suite aux événements de fortes précipitations (Bradley *et al.*, 1997). Le succès reproducteur d'une population de Bernaches nonettes (*Branta leucopsis*) semble être lié aux variations interannuelles dans la fonte des neiges au printemps (Prop & Vries, 1993). Toutefois, malgré les nombreuses études qui s'intéressent aux effets de la météo sur le succès reproducteur des oiseaux de l'Arctique, les

relations de cause à effets ont rarement été identifiées et clairement démontrées de façon expérimentale.

LE CAS DU FAUCON PÈLERIN DE RANKIN INLET

Le Faucon pèlerin, *Falco peregrinus* (Tunstall, 1771) est l'un des vertébrés terrestres homéothermes les plus répandus sur Terre, l'Antarctique étant le seul continent où il est absent (White *et al.*, 2008). Cette espèce, comme la majorité des oiseaux de proie, démontre un dimorphisme sexuel inversé, les femelles étant plus grosses que les mâles (White *et al.*, 2008). La sous-espèce *tundrius*, nichant dans l'Arctique canadien, est migratrice et les individus hivernant en Amérique du Sud parcourent plus de 10 000 kilomètres chaque printemps pour revenir sur leurs aires de nidifications (Court *et al.*, 1988a). Une population de faucons pèlerins fait l'objet d'un suivi continu depuis 1982 près de Rankin Inlet au Nunavut (62°N, 92°O ; Figure 1). En moyenne, 24 couples occupent l'aire d'étude de 349 km² annuellement (Franke *et al.*, 2011), faisant de cette population la plus dense connue à nicher dans la toundra.

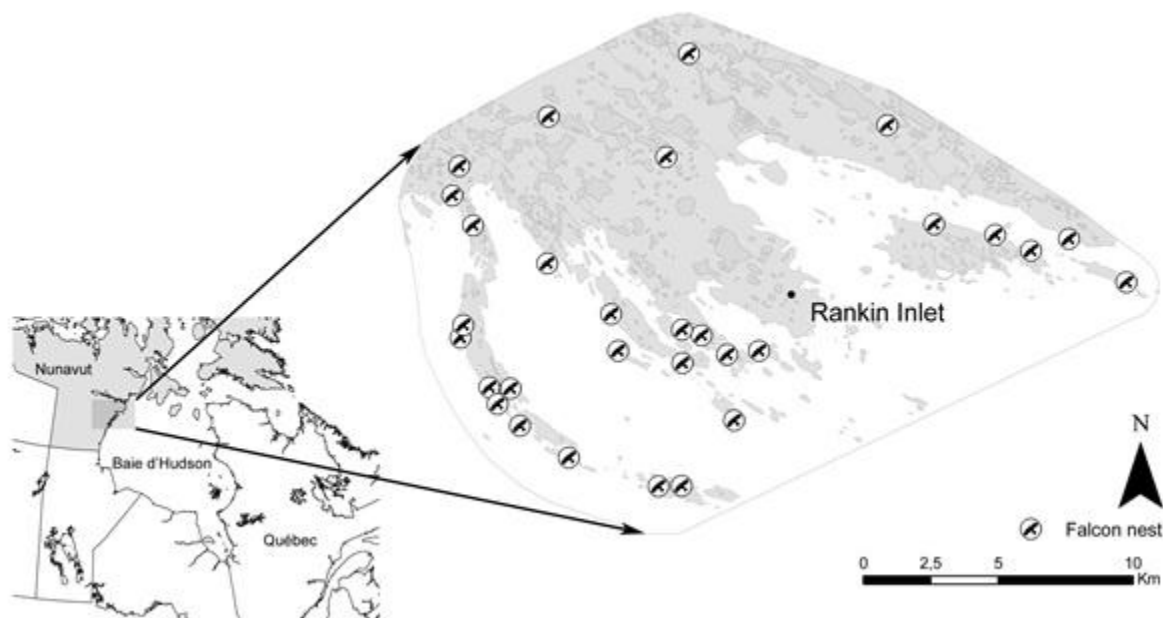


Figure 1. Carte de la Baie d'Hudson montrant l'emplacement de la communauté de Rankin Inlet, Nunavut, Canada. Un agrandissement de l'aire d'étude montre la position des nids de faucon.

Comme la majorité des oiseaux nichant en Arctique, les Faucons pèlerins nichant près de Rankin Inlet bénéficient d'une période propice à la reproduction beaucoup plus courte qu'en régions tempérées (Cade, 1960). L'arrivée des adultes se fait vers la mi-mai et la ponte débute au début juin. L'éclosion des jeunes se produit vers la mi-juillet et ils prennent leur envol vers la fin août (Court *et al.*, 1988b). En raison de cette contrainte temporelle pour la reproduction, les jeunes sont inévitablement soumis aux conditions climatiques prévalant durant les mois de juillet et août. Bien que le Faucon pèlerin soit un organisme homéotherme, les jeunes atteignent la capacité d'effectuer de la thermorégulation de façon autonome vers l'âge de 21 jours (Hovis *et al.*, 1985). Ils sont donc plus susceptibles aux effets directs de la météo durant leurs trois premières semaines de vie. Les faucons nichent sur les parois rocheuses des falaises et se contentent d'une légère dépression dans le substrat. Ils peuvent aussi utiliser un ancien nid de Buse pattue (*Buteo lagopus*) ou de Grand Corbeau (*Corvus corax*), qui sont constitués de quelques

branches mortes déposées sur la paroi rocheuse. Les nids, généralement à découvert, sont rarement situés sous un surplomb rocheux qui pourrait offrir une protection (Court, 1986).

La productivité annuelle de la population de faucons nichant à Rankin Inlet est très variable et semble être liée aux conditions météorologiques (e.g., plus faible les années de fortes précipitations; Bradley *et al.*, 1997). Bien que le taux de survie des individus adultes soit demeuré constant entre 1982 et 2010 (Franke *et al.*, 2011), une baisse dans la productivité annuelle de la population (nombre de jeunes produits par paire territoriale) a été enregistrée durant cette période (Franke *et al.*, 2010). Les auteurs ont proposé que les modifications récentes dans le régime des précipitations, ultimement liées aux changements climatiques, étaient la cause la plus plausible du déclin.

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Le but général de cette étude était d'identifier les mécanismes qui lient les effets directs de la météo à la productivité annuelle de la population de Faucons pèlerins nichant à Rankin Inlet. Plus précisément, nous avons identifié les objectifs suivants :

- i) Déterminer l'importance relative des différentes causes de mortalité chez les jeunes faucons.
- ii) Déterminer expérimentalement l'impact des effets directs des précipitations sur la croissance et la survie des jeunes faucons.
- iii) Évaluer l'effet des précipitations sur la productivité annuelle de la population de faucons à l'aide d'une base de données à long terme.

Pour atteindre nos objectifs, nous avons combiné des observations directes et les résultats d'une expérience à court terme avec des données générées par un suivi à long terme de la reproduction de la population de faucons. Pour identifier les relations de cause à effet entre la météo et la productivité annuelle, une expérience a été réalisée avec des abris (protégeant les jeunes des intempéries) et des observations directes ont été obtenues grâce à des caméras de surveillance automatiques. Finalement, les données à long terme ont permis

de généraliser nos conclusions à plus grande échelle et de mieux identifier les causes du déclin de productivité annuelle observé au cours des dernières décennies.

CHAPITRE 1

LES CHANGEMENTS DANS LES RÉGIMES DE PRÉCIPITATIONS
AUGMENTENT LA MORTALITÉ DES OISILLONS D'UN PRÉDATEUR DE
L'ARCTIQUE : ÉVIDENCES EXPÉRIMENTALES ET TENDANCE À LONG
TERME CHEZ LE FAUCON PÈLERIN

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

L'objectif principal de cette étude était d'identifier les mécanismes qui lient les précipitations estivales à la survie et la croissance des jeunes dans une population de Faucons pèlerins nichant dans l'Arctique canadien. Nous avons réalisé une expérience en milieu naturel avec des abris protégeant les jeunes de la pluie et avons fait des observations directes à l'aide de caméras de surveillance automatiques. De plus, en utilisant une base de données à long terme, nous avons pu relier la productivité annuelle de la population aux changements observés dans les patrons de précipitations. Nous avons trouvé que les jeunes protégés des intempéries par un abri survivaient mieux que les jeunes non protégés, mais aucun effet positif sur leur croissance n'a été décelé. L'exposition directe aux précipitations était responsable de 38% des cas de mortalité juvénile dans la population. Les jeunes faucons étaient particulièrement affectés par les fortes précipitations et l'augmentation de la fréquence de ces événements, vu leurs effets négatifs sur la survie des jeunes, semble être une des principales causes du déclin observé dans la productivité annuelle de la population de faucons.

Cet article, intitulé « *Change in precipitation regime increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcon.* », fut co-rédigé par moi-même ainsi que par les chercheurs Alastair Franke et Joël Bêty. Nous prévoyons soumettre cet article à la revue *Global Change Biology*. Alastair Franke, second

auteur de l'article a eu l'idée originale d'utiliser les abris pour réaliser une expérience. Il a aussi fourni une base de données cumulant 28 années de suivi. Il a aidé à la récolte de données sur le terrain et à la rédaction de l'article. Le professeur Joël Bêty, en tant que troisième auteur a contribué à l'élaboration du projet de recherche, notamment en ce qui concerne les hypothèses de travail. Il a contribué à la rédaction de l'article ainsi qu'au choix des méthodes d'analyse statistique. Pour ma part, en tant que premier auteur de ce manuscrit, j'ai participé à l'élaboration du projet de recherche, au développement de la méthode, à la récolte et l'analyse des données ainsi qu'à la rédaction de l'article.

CHANGE IN PRECIPITATION REGIME INCREASES NESTLING MORTALITY OF AN ARCTIC TOP PREDATOR: EXPERIMENTAL EVIDENCE AND LONG-TERM TREND IN PEREGRINE FALCON

Alexandre Ancil^{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: alexandre.ancil@uqar.qc.ca; joel_bety@uqar.qc.ca

Summary

Although animal population dynamics have often been correlated with fluctuations in precipitation, causal relationships have rarely been demonstrated in wild birds. We combined nest observations with a field experiment to investigate the direct effect of rainfall on growth and survival of Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*) nestlings in the Canadian Arctic. We then used historical data to evaluate if recent changes in the precipitation regime could explain the long-term decline of falcon annual productivity. We found that rainfall directly caused more than one third of the recorded nestling mortalities. Juveniles were especially affected by heavy rain storm (≥ 8 mm/day). Nestlings sheltered from rainfall by a nest box had significantly higher survival rates, while sheltering had no positive effect on growth rate. The increase in the frequency of heavy rainfall over the last three decades appears to be the main factor explaining the recent decline in falcon nestling survival rates and hence the decrease in annual breeding productivity of the population. Our study is among the first experimental demonstrations of the direct link between rainfall and survival in wild birds and clearly indicates that top arctic predators can be significantly impacted by changes in precipitation regime.

Introduction

Variation in annual breeding productivity has been shown to have deep repercussions on animal population dynamics (Johnson & Geupel, 1996; Gaillard *et al.*, 1998). Understanding the mechanisms influencing annual productivity is challenging because numerous factors can interact. Trophic interactions (e.g., predation, competition and food availability) and anthropogenic activities (e.g., disturbance and contaminants) have been identified as potential causes of variation in breeding success in various species (Ims & Fuglei, 2005; Morrissette *et al.*, 2010). Moreover, weather is regarded as one of the key factors influencing breeding output (Steenhof *et al.*, 1997; Moss *et al.*, 2001) and climatic oscillations have often been correlated with population dynamics of both consumers and prey (Grindal *et al.*, 1992; Forchhammer *et al.*, 1998). Weather can affect individuals, and hence populations, directly (e.g., increasing thermoregulation and movement costs) (Machmer & Ydenberg, 1990) or indirectly through interactions with biotic and abiotic components of the ecosystem (Dawson & Bortolotti, 2000; Grant *et al.*, 2000).

In the context of rapid climate change, weather patterns will be strongly modified (ACIA, 2004). In order to assess the vulnerability of animal populations to such changes, it is crucial to understand the nature of the mechanisms linking weather and individual breeding success. However, our knowledge of the main climatic factors affecting populations remains limited because the exact causes by which weather affects individuals have been mostly inferred rather than experimentally tested (Redpath *et al.*, 2002).

The Arctic is predicted to be subject to some of the most severe effects of climate change on the planet (Serreze & Francis, 2006) which will undoubtedly affect the species inhabiting this area (Post *et al.*, 2009). However, our knowledge of the consequences of climate change on arctic wildlife is relatively poor (Post *et al.*, 2009). This is certainly true for bird populations as most studies examining the effects of climate change were conducted in temperate regions (Møller *et al.*, 2004). Moreover, some bird groups, such as raptorial species, have received much less attention than others (Møller *et al.*, 2004).

Rain is an important component of weather that is often related to breeding success of avian species (Kostrzewa & Kostrzewa, 1990; Skinner *et al.*, 1998). Rainfall at different time periods has been associated with either increases or reductions of nest success rates (Rodriguez & Bustamante, 2003), and also with the timing of breeding and the duration of the breeding season (Carrillo & Gonzalez-Davila, 2010). Negative correlations between rainfall and nestling growth (Konarzewski & Taylor, 1989) and survival (Jovani & Tella, 2004) have also been reported. However, previous studies on this topic were correlative and, to our knowledge, experimental manipulations to clearly test for the direct effect of rainfall on nestling growth and survival have not been conducted.

Therefore, the main goal of this study was to investigate the direct effect of rain on nestling survival and growth of a top avian predator of the arctic tundra, the Peregrine Falcon (*Falco peregrinus tundrius*) nesting in the Rankin Inlet area of the Canadian Arctic. In this population, no temporal trend in apparent survival of adults was observed over the last three decades (Franke *et al.*, 2011) but a long term decrease in annual productivity has been reported (reduction of 0.65 young per territorial pair between 1982-1989 and 2002-2009; Franke *et al.*, 2010). Mortality rate of falcon nestlings varied with the annual amount of rain recorded during rain storms (Bradley *et al.*, 1997) and the recent change in precipitation regime is likely one of the main mechanisms explaining the recent decline in arctic-nesting falcon productivity (Franke *et al.*, 2010).

To identify the mechanisms linking rain and falcon productivity, we first used direct observations to determine the main causes of nestling mortality. We also experimentally investigated the direct effect of rain on survival and growth of nestlings using artificial shelters. We hypothesized that nestlings that received improved shelter from rain would have higher survival and growth rates than those that remained unprotected. Finally, we examined historical weather data for evidence of changes in precipitation regime that could explain the observed long-term decline in annual productivity of the breeding population. This study uniquely combined direct near real-time observations, field experimentation,

long-term population monitoring data and historical weather data to better understand the vulnerability of an arctic top predator to the effects of ongoing climate change.

Methods

Study area

The 349 km² study area is located on the west shore of Hudson Bay, near the community of Rankin Inlet (62°49'N, 92°05'W), Nunavut, Canada. The area is divided between a marine ecosystem that encloses numerous islands and a terrestrial tundra ecosystem (Figure 2). The Peregrine Falcon is a cliff-nesting species and suitable nesting sites are distributed on the islands, along the coast and on the mainland. For more details on vegetation and geology, see Maher (1980) and Court *et al.* (1989).

Study species

The Peregrine Falcon is a long-lived raptor with world-wide distribution (White *et al.*, 2008). The subspecies *tundrius* breeding in the Rankin Inlet area is a long-distance migrant and a generalist top predator (Cade, 1960; Rosenfield *et al.*, 1995). At peak density, the population reached 29 territorial pairs (1 pair per 12 km²), making it one of the densest breeding populations ever recorded for this species in the world (Franke *et al.*, 2010). Egg laying begins in early June, incubation lasts 33.5 days on average (Burnham, 1983) and nestlings hatch asynchronously in July (mean hatch date is typically around mid-July; Court *et al.*, 1988). Nestlings are able to thermoregulate independently at approximately 21 days of age (Hovis *et al.*, 1985) and are therefore more vulnerable to cold and wet weather in the first 3 weeks after hatching.

Data collection

Beginning in May, as falcons arrived from their wintering grounds, territories were surveyed by snowmobile to determine the presence or absence of territorial, breeding-aged

adults. All known sites were checked until occupied or until the breeding season was sufficiently advanced to conclude that the site was vacant (Franke *et al.*, 2010).

Camera monitoring

Motion sensitive cameras (RECONYX models PM35T25, PC85 and PC800 Hyperfire) were installed at a distance of one to four meters from the nests to determine hatch date and hatch sequence of the nestlings (hatching order among siblings) during the 2009 and 2010 summers (the nestling's development stage was used in 2008; see Cade *et al.*, 1996). When triggered, cameras were programmed to take 1 to 3 pictures as fast as possible with a quiet period ≤ 15 seconds (the time period after a trigger during which the camera did not respond to motion events). In addition, cameras were programmed to take a picture every 15 minutes to capture non-motion triggered events. We analyzed images from the cameras to examine feeding rate of juveniles, exposure to rainfall or other external events, and combined these observations with repeated measures of body weight to determine the causes of nestling mortality.

Based on observations from the cameras we summarized causes of mortality into four categories; exposure to rain, starvation, other, and unknown. We determined that healthy nestlings of < 25 days old were typically fed at least three times per day. Therefore, nestlings that received food on a normal schedule (i.e., ≥ 3 times a day) but died during a rain storm and were clearly wet (i.e., visibly wet in camera images) before dying, were assumed to be killed by direct exposure to rain. Conversely, nestlings that were fed < 3 times a day for > 2 days just before dying, and had negative or very low growth rate relative to other individuals were assumed to have died from starvation. Nestlings that died of known causes that were not related to rain or starvation were classified as other (see results), while nestlings that died for reasons that remained unclear were classified as unknown.

Experimental nest box manipulation

We deployed 13 (2008: n=2, 2009: n=5, 2010: n=6) wooden nest boxes at nest sites when clutches were starting to hatch in order to shelter nestlings from the combined effects of rain and wind during heavy rainfall events. Nest boxes of 22" x 22" x 32" with an opening of 15" x 30" on one side (see Appendix 1) were painted to resemble the nesting cliffs. Substrate of sand and gravel was added to the nest boxes to insure good drainage and to provide sufficient weight to prevent shifting. Not all nest sites were suitable for a nest box as some ledges were too small. However, sites that received a nest box were selected randomly from those available each year. Nest box deployment was attempted only on days when the weather conditions were mild. A shallow depression mimicking the natural scrape that is usually built and maintained by adult falcons was excavated in the substrate and the nestlings were placed into it. A small prey item was placed conspicuously at the entrance of the nest box to encourage adult falcons to return quickly to nestlings and engage in normal feeding behavior. A site that received a nest box was monitored continuously until at least one of the adults had accepted it (i.e., feeding or brooding behavior was observed). Adults usually adopted a nest box very quickly (usually in less than 10 minutes). However, when pairs (3 of 16) failed to return to normal brooding behavior within 1.5 hours, the nest box was removed. A prey item was left on the natural nest ledge when deployment of a nest box was abandoned, and the site was monitored to ensure that adults resumed normal nestling rearing behavior. No nests were abandoned following the disturbance. In August 2010, ambient temperature was recorded every 30 minutes inside and outside six nest boxes with temperature data loggers (Thermochron®; accuracy $\pm 1^\circ\text{C}$). Five nest boxes had a positive but weak effect on ambient temperature while one had a weak negative effect (mean difference inside vs. outside nest boxes was 0.3°C ; t-value = 15.3, $p < 0.01$, 95% CI = 0.27°C to 0.35°C).

Nest and weather monitoring

We typically visited nest sites every 5 to 7 days, on days when weather conditions were mild. Each nestling was color marked using non-toxic permanent markers to identify individuals. At each visit we weighed the nestlings using an electronic ($\pm 1\text{g}$) or spring (\pm

1g) scale allowing individual growth curves to be determined. At approximately 25 days, nestlings were marked permanently using unique alphanumeric color-coded and USFWS Federal bands.

Breeding productivity was calculated as the number of surviving nestlings per territorial pair. A nestling that lived 25 days was considered to have survived. We selected 25 days of age rather than fledging (avg. 35 – 40 days) because after 25 days nestlings can move several meters from the nest ledge restricting our ability to document mortality events and causes. The sex of nestlings that died at an early stage was not determined and therefore the potential effect of sex on survival was not taken into account (see discussion).

Weather data recorded at the Rankin Inlet airport were downloaded from the Environment Canada website (Environment Canada, 2011). Daily rainfall was retrieved from this meteorological station, which is situated approximately in the middle of the study area (Figure 2).

Data analysis

Survival

We modeled the probability of nestling survival using a linear mixed effects model (logit link function in the package lme4 version 0.999375-39; Bates *et al.*, 2011) in R Statistical Environment (R Development Core Team, 2010). We compared survival of nestlings at sites with nest boxes to those on naturally exposed ledges (control nests with no nest box) by modeling the probability of nestling survival (binomial response: lived = 1, died = 0). Models included the variable “Nest box” (1 = yes, 0 = no) as well as the covariates hatch date (hatch dates transformed as deviation from the median hatch date in each breeding season) and within brood hatch sequence. To account for variation in survival over time and space, “Year” and “Site” were modeled as random effects. In addition, we tested for interactions between nest box and hatch date, and between nest box

and within-brood hatch sequence. Nine different combinations of these variables were tested and models were ranked based on second-order Akaike's information criterion (AICc). Models with $\Delta\text{AICc} < 2$ were selected (Burnham & Anderson, 2001). We used model averaging to estimate parameters from the selected models as it reduces bias and can increase precision (Burnham & Anderson, 2002).

Growth

To estimate the effect of a nest box on nestling growth, we generated growth curves for protected nestlings (i.e., raised in a nest box) and unprotected nestlings (i.e., raised with no nest box) and compared these to a growth curve modeled on age alone. Since falcons exhibit a strong sexual dimorphism and that the sex of nestlings could be determined by external clues only after they reach a certain age, only the nestlings that survived >25 days were included in this analysis. We used the drc package (Ritz & Streibig, 2005) in R Statistical Environment (R Development Core Team, 2010) and applied a three parameter logistic model (L.3) $M = d / (1 + \exp(-b(t - e)))$ (Tjørve & Underhill, 2009), where M is the body mass, t is the age, b is the growth rate constant, d is the upper limit and e is the inflection point. We used the L.3 model as it ranked best based on AIC, among a series of preliminary models applied to all data. Only models with $\Delta\text{AICc} < 2$ were retained. This type of model accepts a maximum of two independent variables and therefore males and females were analyzed separately. Since few data points per individuals were available, models compared average growth curves between groups, rather than comparing individuals among them; thus, despite repeated measures from individual nestlings, it did not generate pseudoreplication in the analysis.

Precipitation

In the same study area, Bradley *et al.* (1997) reported that mean falcon nestling mortality was correlated with annual precipitation recorded during storms (defined as ≥ 3 days of consecutive rain). However, our camera data indicated that weather related mortalities occurred during very short periods (<24 hours) of intense rainfall. These

observations allowed us to identify days during which some nestlings died because of direct effects of rainfall. Local weather data recorded during these specific days were then used to determine the precipitation threshold (daily minimum amount of rain) that caused nestling mortality during our study period (hereafter referred to as heavy rain). Then, for each year of the study, we calculated the number of days in July and August that received an amount of rain equal to or greater than this threshold. We used July and August because this period encompasses the 25 day time frame when nestlings are considered to be most vulnerable to weather (Hovis *et al.*, 1985). We used least squares regression to test for temporal trend in the annual number of days with heavy rainfall from 1981 to 2010.

To link nestling mortality to precipitation, we examined the relationship between the number of days with heavy rain and the annual proportion of surviving nestlings (number of nestlings that survive >25 days/total number of nestlings that hatched) using linear regression. We limited our analysis to 17 years (1982-1995 and 2008-2010) as the number of nestlings at hatch was not recorded in other years. Because the variables *year* and *number of days with heavy rainfall* were collinear (see results), which precludes the use of both variables in the same statistical model, we used the residuals from the regression linking survival and rainfall to test for a temporal trend in the proportion of surviving nestlings after controlling statistically for the effect of heavy rain.

We also used linear regression to investigate how annual breeding productivity (number of young produced per territorial pair) was related to the proportion of surviving nestlings and to the number of days with heavy rain during the nestling rearing period.

Finally, we used linear regression to test for a temporal trend in annual breeding productivity. We then used the residuals of the regression between the proportion of surviving nestlings and annual productivity to test for a trend in productivity after controlling for the effect of nestling survival. For all tests, inspection of residuals indicated no violation of the assumption of normality (Shapiro-Wilk tests, all $p > 0.05$), independence or homogeneity of variance. Therefore, even though our data included

proportions, no data transformations were required. All analyses were done in the R Statistical Environment.

Results

Causes of mortality

From 2008 to 2010, we monitored a total of 78 falcon nests, of which 53 produced at least one nestling. In 2009 and 2010, motion sensitive cameras captured the death of 26 nestlings (< 25 days old). Overall, 38% (10/26) of deaths were caused by the direct effect of rainfall. These mortalities occurred in 16% of the nests (5/31) and affected 1 to 4 nestlings per nest. This includes a nestling that was knocked off of the cliff by the resident female as she flew from the nest ledge while brooding 3 large nestlings during a heavy rain storm. Four nestlings (15%) died as a result of starvation, and 4 others (15%) from events not related to either rain or starvation. Of these four, three nestlings from the same nest died shortly after the female permanently failed to return to the nest well into the nestling rearing period, and the other nestling died shortly after being bitten and grabbed by the resident female. Finally, 8 deaths (31%) occurred due to reasons that could not be confirmed (though a combination of rainfall and starvation were suspected in 4 cases). Four deaths were recorded for nestlings raised in a nest box, but none were attributed to rainfall. Moreover, there was no death attributed to predation.

Survival

Over three years (2008-2010), we followed 34 nestlings from 13 broods raised in nest boxes and 118 nestlings from 40 broods raised on natural ledges. We found strong evidence for an effect of hatch date on nestling survival (Table 1; Figure 3). Nestlings that hatched later in the season had much lower survival than those that hatched earlier. The probability of survival was reduced by 30% (95% CI = 9% to 46%) with each increase of 1 day in hatch date. Within a given brood, nestlings that hatched first, second or third had similar

survival probability. However, young that hatched fourth experienced much lower survival than first-hatched nestlings (Table 1, Figure 3).

After controlling for the effect of hatch date and within-brood hatch sequence, nest boxes had a positive influence on survival (Table 1; Figure 3). Probability of survival was 11.6 times higher for nestlings in shelters than for unsheltered ones (95% CI = 1.7 to 78.6). We also found some evidence (second best model) that the positive effect of a nest box was reduced in nestlings that hatched relatively late in the breeding season (Table 1).

Growth

Overall, 328 weight measurements from 91 nestlings aged 1 to 25 days were recorded (Figure 4). We found no evidence for an effect of nest box on male growth rates (Table 2, Figure 4, Appendix 2). For females, the best fitting model included nest box as an explanatory variable, but the effect on individual growth rate was negative (Table 2, Appendix 2) with unsheltered females reaching heavier average body mass at 25 days of age (Figure 4). The negative effect of the nest box on female growth was largely explained by two females of the same brood that were markedly underweight but managed to survive. When we remove their measurements from the analysis, nest box was no longer selected in the most parsimonious model and the differences in the growth curve parameters (b, d and e) between sheltered and unsheltered females were no longer found.

Precipitation

For the period 1981-2010, the average annual rainfall recorded for the months of July and August was 99.1 mm and no temporal trend was detected ($\beta = 0.31$ se = 0.80, $p = 0.70$, $R^2 = 0.005$). Mortalities directly caused by rainfall (see above) were detected by scouting cameras in 4 different days in summer 2009 and 2010. Daily weather data recorded these specific days indicated that 8 mm was the daily minimum amount of rain that caused mortality. We thus used this value as the precipitation threshold to identify days of heavy rain. As smaller amount of rain could possibly cause nestling mortality, we also did sensitivity analyses using lower threshold values to evaluate the strength our conclusions.

We found some evidence for an increase in the frequency of heavy rain events from 1981 to 2010 ($\beta = 0.07$, $se = 0.04$, $p = 0.08$, $R^2 = 0.10$; similar trends were found with thresholds of 5 to 7mm of rain: $\beta = 0.08$ to 0.12 , $se = 0.04$ to 0.05 , $p = 0.04$ to 0.08 , $R^2 = 0.11$ to 0.15). Overall, approximately 2 additional days of heavy rain were recorded in recent years compared to the early 1980s. The mean daily temperature recorded in July and August was 10.1°C and also showed a significant increasing trend from 1981 to 2010 ($\beta = 0.055^\circ\text{C}/\text{year}$, $se = 0.02$, $p = 0.01$, $R^2 = 0.20$).

The annual proportion of nestlings that survived tended to be lower in years with relatively high number of days with heavy rain ($\beta = -0.03$, $se = 0.02$, $p = 0.08$, $R^2 = 0.19$, $n = 17$, Figure 5; similar trends and slightly better fit were found with critical daily thresholds of 5 to 7mm of rain: $\beta = -0.02$ to -0.03 , $se = 0.01$, $p = 0.02$ to 0.05 , $R^2 = 0.23$ to 0.32). On average, each day with $\geq 8\text{mm}$ of rainfall reduced the proportion of surviving nestlings by 3%. No significant relationship was found using the total annual amount of precipitation recorded during the nestling rearing period ($\beta = -0.001$, $se = 0.0008$, $p = 0.19$, $R^2 = 0.11$).

We found a temporal decrease in the annual proportion of nestlings that survived up to 25 days ($\beta = -0.008$, $se = 0.003$, $p = 0.01$, $R^2 = 0.34$, $n = 17$). However, this trend was no longer significant ($\beta = -0.004$, $se = 0.003$, $p = 0.18$, $R^2 = 0.12$, $n = 17$) after statistically controlling for the effect of the frequency of heavy rain (i.e., by using the residuals of the linear regression between survival and precipitations). This suggests that the frequency of heavy rain was a key factor explaining the long-term decrease in nestling survival. Over the same time frame, the average number of young produced per territorial pair (the annual breeding productivity) varied by 4-fold (mean \pm SD = 1.3 ± 0.5 , min = 0.5, max = 2.0). The proportion of surviving nestlings explained a high proportion of this annual variation ($\beta = 3.03$, $se = 0.68$, $p < 0.01$, $R^2 = 0.57$, $n = 17$). Hence, the number of days with heavy rain was related to the annual productivity ($\beta = -0.16$, $se = 0.06$, $p = 0.01$, $R^2 = 0.34$, $n = 17$). Using the same 17 years of data, we found a temporal decrease in annual productivity ($\beta = -0.034$, $se = 0.01$, $p = 0.01$, $R^2 = 0.35$, $n = 17$). However, when looking at the variation in

annual productivity unexplained by the proportion of surviving nestlings (i.e., using the residuals), we found no temporal trend ($\beta = -0.008$, $se = 0.009$, $p = 0.44$, $R^2 = 0.04$, $n=17$).

Discussion

The greatest impacts of climate change are expected to occur in the Arctic (IPCC, 2007) and yet little is known about the mechanisms linking weather to reproduction and survival of most arctic-breeding species (Callaghan et al., 2004). This is especially true for arctic predators which are seldom studied. The direct effects of weather have long been suspected to influence early survival in northern wildlife. For example, Stirling and Smith (2004) suggested that thermoregulation costs of Ringed Seal (*Phoca hispida*) pups likely increase when their subnivean lairs melt earlier. Moreover, Mallory et al. (2009) observed that Northern Fulmar (*Fulmarus glacialis*) suffered high egg and nestling loss when nest ledges were covered in snow during storms. In arctic-nesting falcons, heavy rainfall has also long been suspected to affect nestling mortality (Ratcliffe, 1984; Mearns & Newton, 1988). Using a short term experiment combined with camera recorded observations and a long term database, we found that the direct effect of rain accounted for a high proportion of falcon nestling mortalities in the Canadian Arctic. Protecting nestlings from direct exposure to rainfall significantly increased their survival, but had no positive effect on their growth rate. Overall, we found strong evidence that the increase in the frequency of heavy rain is one of the main mechanisms explaining the recent decrease in annual breeding productivity of the falcon population. In this regard, our detailed study provides crucial information in the assessment of the vulnerability of a top arctic predator to climate change.

The lower survival rate of nestlings exposed to heavy rain compared to those that were sheltered is, to our knowledge, the first experimental demonstration of the causal mechanism linking precipitation and nestling survival. During heavy rainfall events, cameras recorded unsheltered nestlings often getting wet unless very well protected by the

parent. Indeed, parents can brood their young for several hours, but as we observed with the camera images, a short absence can lead to nestling mortality. On the other hand, sheltered nestlings would remain dry most of the time even in the absence of an adult. Wet downy feathers lose their insulation properties and therefore heat loss increases rapidly (Nye, 1964). In such cases, siblings would huddle together to conserve heat. When nestlings did not dry quickly or did not receive external heat from their parents, they would die of hypothermia. Although the sex can influence survival in dimorphic species (Roskaft & Slagsvold, 1985; Benito & Gonzalez-Solis, 2007), we did not include this variable in our analyses as individuals that died at an early age could not be sexed using external cues. However, we are confident that this did not generate a bias in our study as we deployed the nest boxes randomly (and hence the sex ratio after hatch was likely similar between treatments). Moreover, sex biased mortality is often due to a difference in food requirement (Roskaft & Slagsvold, 1985) and our study was limited to the first 25 days after hatch, a period during which males and females have similar feeding rates (Boulet et al., 2001).

The effect of hatch date on nestling survival was much stronger than that reported in most bird studies (e.g., Dawson & Clark, 1996; Riley *et al.*, 1998), but was similar to some other arctic-breeding species experiencing sharp seasonal changes in environmental conditions (Lindholm *et al.*, 1994). Often in birds, hatching synchrony is important due to a seasonal peak in food abundance (Noordwijk *et al.*, 1995; Visser *et al.*, 1998). A decline in food supply throughout the season has been shown to be one of the main factors reducing growth and survival in late-hatched nestlings in other species (Brinkhof & Cavé, 1997; Lepage *et al.*, 1998). Moreover, a difference in parent quality between early and late breeders has been found to influence nestling survival in species with altricial young (e.g., Verhulst *et al.*, 1995). Although this remains to be tested, we suggest that a seasonal decrease in food abundance combined with lower quality parents are likely the main factors explaining decreased survival of late-hatched falcon nestlings. Assuming parents have to initiate their clutch as soon as possible in spring to avoid the cost of a delay, they may thus face important trade-offs when selecting their nest site. Indeed, sites offering the best sheltering capacity can be unavailable in early spring due to snow cover (A. Franke,

personal observations). Falcons may then prefer to select sites well exposed to solar radiation and hence available early in spring, but where nestlings are more vulnerable to direct effect of rainfall. It has been suggested that nestling growth rates could be negatively affected by the direct effects of precipitation through an increase of thermoregulation costs (Konarzewski & Taylor, 1989). We found no evidence of such effect in our study as sheltered juveniles did not have higher growth rate compared to unsheltered ones. We could not, however, exclude the possibility that any potential positive effects of sheltering were counterbalanced by a reduced exposure to solar radiation due to a shading effect of the nest box. Moreover, since we could not include the weight measurements of nestlings that died early, our nestling growth curves are probably overestimated. As mortality occurred more often in unsheltered nestlings, the potential positive effect of nest box on nestling growth could be masked by the absence of these weight measurements in the analysis. Overall, we conclude that the effect, if any, of nest boxes on nestling growth rate was minor. Nonetheless, if heavy rainfalls have negative effects on nestling growth, we suggest that it is most likely through indirect mechanisms in our study system (e.g., decreased foraging rate of adults and hence reduction in feeding rate of nestling during rain storms).

It has been reported that raptors require periods of low precipitation during nestling rearing in order to produce large broods (Mearns & Newton, 1988; Lehikoinen *et al.*, 2009). However, our results strongly suggest that the frequency of heavy rain has much greater impact on nestling survival than the total amount of precipitation recorded during the rearing period. The latter parameter is however typically used in most ecological studies (Bradley *et al.*, 1997; Lehikoinen *et al.*, 2009). In our study system, direct observations showed that fatalities can occur in less than two hours of heavy rain. The long term precipitation data for our study site are consistent with the increase in extreme precipitation events noted in recent climate studies (Stone *et al.*, 2000; Groisman *et al.*, 2005) and it is predicted that the frequency of rain storm events will keep increasing at a rapid pace, especially in the Arctic (Min *et al.*, 2011). The negative effect of rain storms on annual breeding productivity of arctic-nesting falcons should therefore continue to increase. The

overall consequences on population dynamics remain, however, unknown and this merits further study. Moreover, in order to better assess the impact of these changes at the regional scale, it would be important to understand the spatial variability in the vulnerability of falcons by conducting studies at other locations across the Arctic.

Birds and mammals have evolved powerful mechanisms to maintain their body temperature to avoid mortality, and indirect effects of weather (i.e., through the food chain) are likely to play a larger role on their population dynamics than direct effects of weather (Berteaux & Stenseth, 2006). However, young of many species are unable to maintain their body temperature (Evans, 1984; MacArthur & Humphries, 1999). Some species, such as cavity nesters, denning species and species that build elaborate nest structures, are provided physical protection against weather during their early stages of life and therefore might be primarily affected by indirect effects of weather. Conversely, the young of other species, such as Peregrine Falcons that rely solely on parental brooding and chick huddling to maintain body temperature (Kirkley & Gessaman, 1990), can be fatally affected by direct effects of weather, especially during the critical period following hatch. Variability in juvenile survival of long-lived vertebrates can play an important role in population dynamics (Gaillard *et al.*, 1998). Hence, species like Peregrine Falcon, where rainfall can directly affect nestling survival, are likely vulnerable to changes in the precipitation regime. However, because long-lived species have delayed sexual maturity, the effects of climate change via a recruitment reduction are unlikely to be noticed immediately due to a time lag delay (Thompson & Ollason, 2001).

Acknowledgements

This research was funded by ArcticNet, the Nunavut Wildlife Management Board, and the Department of Environment, Government of Nunavut. We thank (alphabetical order): Andy Aliyak, Poisey Alogut and family, Frankie Jean-Gagnon, Hilde Marie Johansen, Vincent L'Hérault and Mark Prostor for their help with field work. We are extremely grateful for the help and support that we received from personnel at the

Department of Environment, especially Johanne Coutu-Autut and Raymond Mercer. We thank the members of Kangiqliniq Hunters and Trappers Organization for their approval and ongoing support for this project. We would also like to thank Michael Shouldice and Dorothy Tootoo from the Arctic College, as well as the residents of Rankin Inlet. Finally, Alexandre Ancil was supported by NSERC, FQRNT and a W. Garfield Weston Award for his work.

References

- ACIA (2004) Impact of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. R package version 0.999375-39. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Benito MM, Gonzalez-Solis J (2007) Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1522-1530.
- Berteaux D, Stenseth NC (2006) Measuring, understanding and projecting the effects of large-scale climatic variability on mammals. *Climate Research*, **32**, 95-97.
- Boulet M, Olsen P, Cockburn A, Newgrain K (2001) Parental investment in male and female offspring by the Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*. *Emu*, **101**, 95-103.
- Bradley M, Johnstone R, Court G, Duncan T (1997) Influence of weather on breeding success of Peregrine Falcons in the Arctic. *Auk*, **114**, 786-791.
- Brinkhof MWG, Cavé AJ (1997) Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European coot. *Proceedings of the Royal Society B*, **264**, 291-296.
- Burnham KP, Anderson DR (2001) Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, **28**, 111-119.
- Burnham KP, Anderson DR. (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition, Springer, New York, NY.
- Burnham W (1983) Artificial Incubation of Falcon Eggs. *The Journal of Wildlife Management*, **47**, 158-168.
- Cade TJ (1960) Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon populations in Alaska. *University of California Publications in Zoology*, **63**, 151-290.
- Cade TJ, Enderson JH, Linthicum J (1996) Guide to management of Peregrine Falcons at the eyrie. The Peregrine Fund Inc., Boise, ID.
- Callaghan TV, Björn LO, Chernov Y, et al. (2004) Biodiversity, Distributions and Adaptations of Arctic Species in the Context of Environmental Change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **33**, 404-417.

- Carrillo J, Gonzalez-Davila E (2010) Impact of weather on breeding success of the Eurasian Kestrel *Falco tinnunculus* in a semi-arid island habitat. *Ardea*, **98**, 51-58.
- Court GS, Bradley DM, Gates CC, Boag DA (1989) Turnover and recruitment in a tundra population of Peregrine Falcons, *Falco peregrinus*. *Ibis*, **131**, 487-496.
- Court GS, Gates CC, Boag DA (1988) Natural History of the Peregrine Falcon in the Keewatin District of the Northwest Territories. *Arctic*, **41**, 17-30.
- Dawson RD, Bortolotti GR (2000) Reproductive success of American Kestrels: The role of prey abundance and weather. *Condor*, **102**, 814-822.
- Dawson RD, Clark RG (1996) Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. *Ibis*, **138**, 693-699.
- Environment Canada (2011). Climate data online. Available at: http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/climateData/canada_e.html (accessed 28 September 2011)
- Evans RM (1984) Development of thermoregulation in young white pelicans. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 808-813.
- Forchhammer MC, Stenseth NC, Post E, Langvatn R (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265**, 341-350.
- Franke A, Setterington M, Court G, Birkholz D (2010) Long-term Trends of Persistent Organochlorine Pollutants, Occupancy and Reproductive Success in Peregrine Falcons (*Falco peregrinus tundrius*) Breeding near Rankin Inlet, Nunavut, Canada. *Arctic*, **63**, 442-450.
- Franke A, Therrien J-F, Descamps S, Bêty J (2011) Climatic conditions during outward migration affect apparent survival of an arctic top predator, the peregrine falcon *Falco peregrinus*. *Journal of Avian Biology*, **42**, 544-551.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 58-63.
- Grant PR, Grant BR, Keller LF, Petren K (2000) Effects of El Niño events on Darwin's finch productivity. *Ecology*, **81**, 2442-2457.
- Grindal SD, Collard TS, Brigham RM, Barclay RMR (1992) The Influence of Precipitation on Reproduction by Myotis Bats in British Columbia. *American Midland Naturalist*, **128**, 339-344.
- Groisman PY, Knight RW, Easterling DR, Karl TR, Hegerl GC, Razuvaev VN (2005) Trends in Intense Precipitation in the Climate Record. *Journal of Climate*, **18**, 1326-1350.
- Hovis J, Snowman TD, Cox VL, Fay R, K.L. B (1985) Nesting behavior of Peregrine Falcons in West Greenland during the nestling period. *Raptor Research*, **19**, 15-19.
- Ims RA, Fuglei E (2005) Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience*, **55**, 311-322.
- IPCC (2007) Climate Change 2007: Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change., Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson MD, Geupel GR (1996) The Importance of Productivity to the Dynamics of a Swainson's Thrush Population. *The Condor*, **98**, 133-141.

- Jovani R, Tella JL (2004) Age-related environmental sensitivity and weather mediated nestling mortality in white storks *Ciconia ciconia*. *Ecography*, **27**, 611-618.
- Kirkley JS, Gessaman JA (1990) Ontogeny of Thermoregulation in Red-Tailed Hawks and Swainson's Hawks. *The Wilson Bulletin*, **102**, 71-83.
- Konarzewski M, Taylor JRE (1989) The Influence of Weather Conditions on Growth of Little Auk Alle alle Chicks. *Ornis Scandinavica*, **20**, 112-116.
- Kostrzewa A, Kostrzewa R (1990) The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo-buteo*, Goshawk *Accipiter-gentilis* and Kestrel *Falco-tinnunculus Ibis*, **132**, 550-559.
- Lehikoinen A, Byholm P, Ranta E, et al. (2009) Reproduction of the common buzzard at its northern range margin under climatic change. *Oikos*, **118**, 829-836.
- Lepage D, Gauthier G, Reed A (1998) Seasonal variation in growth of greater snow goose goslings: the role of food supply. *Oecologia*, **114**, 226-235.
- Lindholm A, Gauthier G, Desrochers A (1994) Effects of Hatch Date and Food Supply on Gosling Growth in Arctic-Nesting Greater Snow Geese. *The Condor*, **96**, 898-908.
- MacArthur RA, Humphries MM (1999) Postnatal development of thermoregulation in the semiaquatic muskrat (*Ondatra zibethicus*). *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1521-1529.
- Machmer MM, Ydenberg RC (1990) Weather and osprey foraging energetics. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **68**, 40-43.
- Maher WJ (1980) Growth of the Horned Lark at Rankin Inlet, Northwest Territories. *Canadian Field-Naturalist*, **94**, 405-410.
- Mallory ML, Gaston AJ, Forbes MR, Gilchrist HG (2009) Influence of weather on reproductive success of northern fulmars in the Canadian high Arctic. *Polar Biology*, **32**, 529-538.
- Mearns R, Newton I (1988) Factors affecting breeding success of Peregrines in South Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 903-916.
- Min S-K, Zhang X, Zwiers FW, Hegerl GC (2011) Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, **470**, 378-381.
- Møller AP, Berthold P, Fielder W (2004) The challenge of future research on climate change and avian biology. In *Birds and climate change*, eds. Møller A.P., Fielder W. and Berthold P. (Advances in ecological research). Elsevier Academic Press, Oxford, UK.
- Morrisette M, Bety J, Gauthier G, Reed A, Lefebvre J (2010) Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, **119**, 1181-1191.
- Moss R, Oswald J, Baines D (2001) Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 47-61.
- Noordwijk AJV, McCleery RH, Perrins CM (1995) Selection for the Timing of Great Tit Breeding in Relation to Caterpillar Growth and Temperature. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 451-458.
- Nye PA (1964) Heat loss in wet ducklings and chicks. *Ibis*, **106**, 189-197.
- Post E, Forchhammer MC, Bret-Harte MS, et al. (2009) Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science*, **325**, 1355-1358.

- R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing. In Computing RffS, editor., Vienna, Austria.
- Ratcliffe DA (1984) The Peregrine breeding population of the United Kingdom in 1981. *Bird Study*, **31**, 1-18.
- Redpath SM, Arroyo BE, Etheridge B, Leckie F, Bouwman K, Thirgood SJ (2002) Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography*, **25**, 533-540.
- Riley TZ, Clark WR, Ewing E, Vohs PA (1998) Survival of Ring-Necked Pheasant Chicks during Brood Rearing. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 36-44.
- Ritz C, Streibig JC (2005) Bioassay analysis using R. *Journal of statistical software*, **12**.
- Rodriguez C, Bustamante J (2003) The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology*, **72**, 793-810.
- Rosenfield RN, Schneider JW, Papp JM, Seegar WS (1995) Prey of Peregrine Falcons Breeding in West Greenland. *The Condor*, **97**, 763-770.
- Roskaft E, Slagsvold T (1985) Differential Mortality of Male and Female Offspring in Experimentally Manipulated Broods of the Rook. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 261-266.
- Serreze MC, Francis JA (2006) The arctic amplification debate. *Climatic Change*, **76**, 241-264.
- Skinner WR, Jefferies RL, Carleton TJ, Rockwell RF, Abraham KF (1998) Prediction of reproductive success and failure in lesser snow geese based on early season climatic variables. *Global Change Biology*, **4**, 3-16.
- Steenhof K, Kochert MN, McDonald TL (1997) Interactive effects of prey and weather on golden eagle reproduction. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 350-362.
- Stirling I, Smith TG (2004) Implications of warm temperatures, and an unusual rain event for the survival of ringed seals on the coast of southeastern Baffin Island. *Arctic*, **57**, 59-67.
- Stone DiA, Weaver AJ, Zwiers FW (2000) Trends in Canadian precipitation intensity. *Atmosphere-Ocean*, **38**, 321 - 347.
- Thompson PM, Ollason JC (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*, **413**, 417-420.
- Tjørve KMC, Underhill LG (2009) Growth and its relationship to fledging success of African black oystercatcher *Haematopus moquini* chicks. *Zoology*, **112**, 27-37.
- Verhulst S, Balen JHv, Tinbergen JM (1995) Seasonal Decline in Reproductive Success of the Great Tit: Variation in Time or Quality? *Ecology*, **76**, 2392-2403.
- Visser ME, Noordwijk AJv, Tinbergen JM, Lessells CM (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B*, **265**, 1867-1870.
- White CM, Cade TJ, Hunt WG (2008) Peregrine falcon, *Falco peregrinus*. Cornell lab of ornithology and the American ornithologist's union. The Birds of North America Online.

Tables and figures

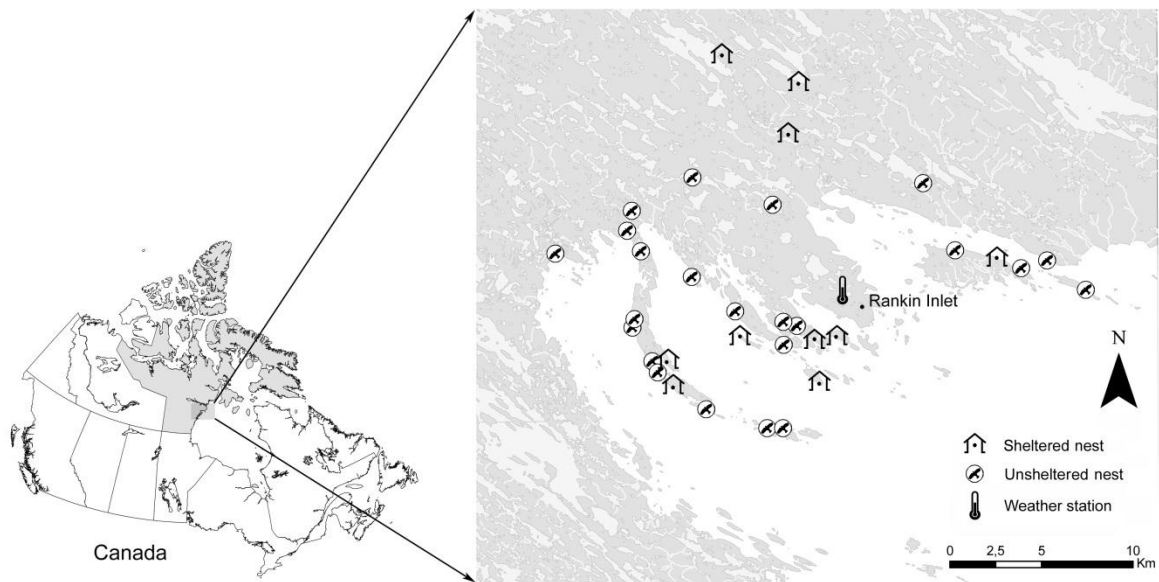


Figure 2. Location of the study site in the Rankin Inlet area, Nunavut, Canada. Positions of sheltered and unsheltered nests of Peregrine Falcon followed during the nestling rearing period between 2008 and 2010 are shown, as well as the location of the weather station.

Table 1. (a) Variables, number of parameters (k) second-order Akaike's information criterion (AICc), delta AICc (Δ AICc), AICc weight (AICcWt) and Log-likelihood (LL) of the candidate models explaining Peregrine Falcon nestling survival. A random effect of *year* and *site* is included in all models. (b) Model-averaged parameter estimates from the two most parsimonious models, unconditional standard error (SE) and 95% confidence intervals (Lower CI and Upper CI).

(a) Selected models

Variables	k	AICc	Δ AICc	AICcWt	LL
Nest box, Hatch date, Hatch sequence	8	160.93	0.00	0.51	-71.96
Nest box, Hatch date, Hatch sequence, Hatch Date x Nest box	9	161.97	1.04	0.30	-71.35
Nest box, Hatch date, Hatch sequence, Hatch date x Nest box, Position x Nest box	12	164.28	3.35	0.10	-69.01
Nest box, Hatch date, Hatch sequence, Hatch sequence x Nest box	11	165.68	4.75	0.05	-70.89
Hatch date, Hatch sequence	7	166.51	5.58	0.03	-75.86
Nest box, Hatch sequence	7	169.27	8.34	0.01	-77.24
Hatch sequence	6	176.16	15.23	0.00	-81.79
Hatch date, Nest box	5	176.81	15.88	0.00	-83.20
Hatch date	4	178.75	17.82	0.00	-85.24

(b) Parameters

Parameters	Nest box	Hatch date	Position2	Position3	Position4	Hatch date x Nest box	Intercept
B	2.45	-0.35	-0.84	-1.08	-5.77	-0.42	0.96
SE	0.98	0.13	0.56	0.63	1.73	0.42	0.54
Lower CI	0.54	-0.61	-1.94	-2.31	-9.15	-1.25	-0.10
Upper CI	4.36	-0.10	0.26	0.14	-2.38	0.41	2.02

Nest box = presence or absence of a nest box; Hatch date = value relative to the annual mean hatch date;
Hatch sequence = within brood hatch order (position 1,2,3 and 4), position 1 is comprised in the intercept;
Hatch Date x Nest box = interaction between the hatch date and the presence of a nest box.

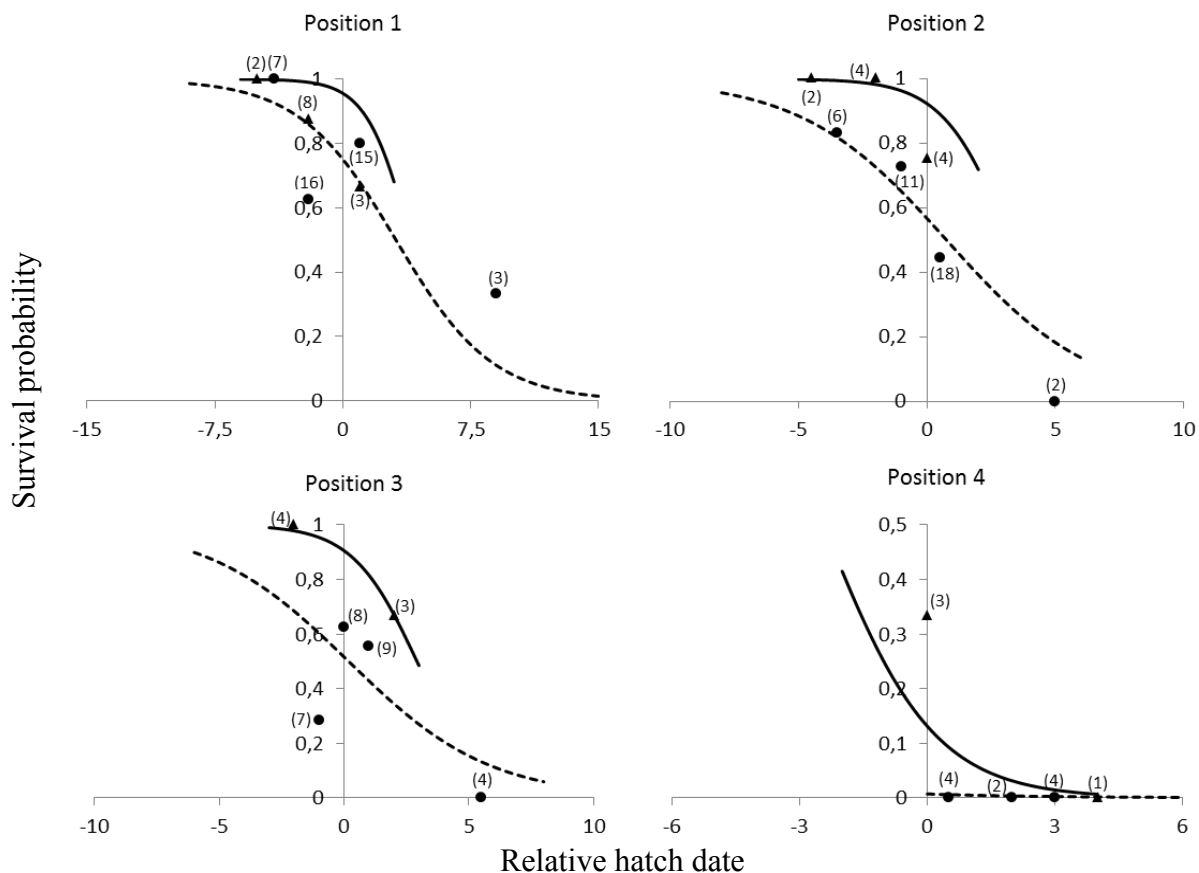


Figure 3. Survival probability of arctic-nesting Peregrine Falcon nestlings up to 25 days old in relation to their relative hatch date (values are standardized relative to the yearly median) and within brood hatch sequence (position 1 to 4). Lines represent values of the fitted model from logistic regression (solid line = nestlings sheltered in a nest box; dashed line = unsheltered nestlings). Values were obtained using the average random effect calculated for each position, with or without shelter, separately. To better illustrate the adequacy of the model, each point (▲ = sheltered nestlings, ● = unsheltered nestlings) represents proportion of surviving nestlings grouped by similar hatch date (sample size is shown near each point).

Table 2. Models used to determine the effect of nestbox presence on Peregrine Falcon nestling growth, Akaike's information criterion and Δ AIC.

Sex	Variables	df	AIC	Δ AIC
Males	age	4	2152.0	0
	age + nest box	7	2156.3	4.3
Females	age + nest box	7	1375.2	0
	age	4	1381.3	6.1

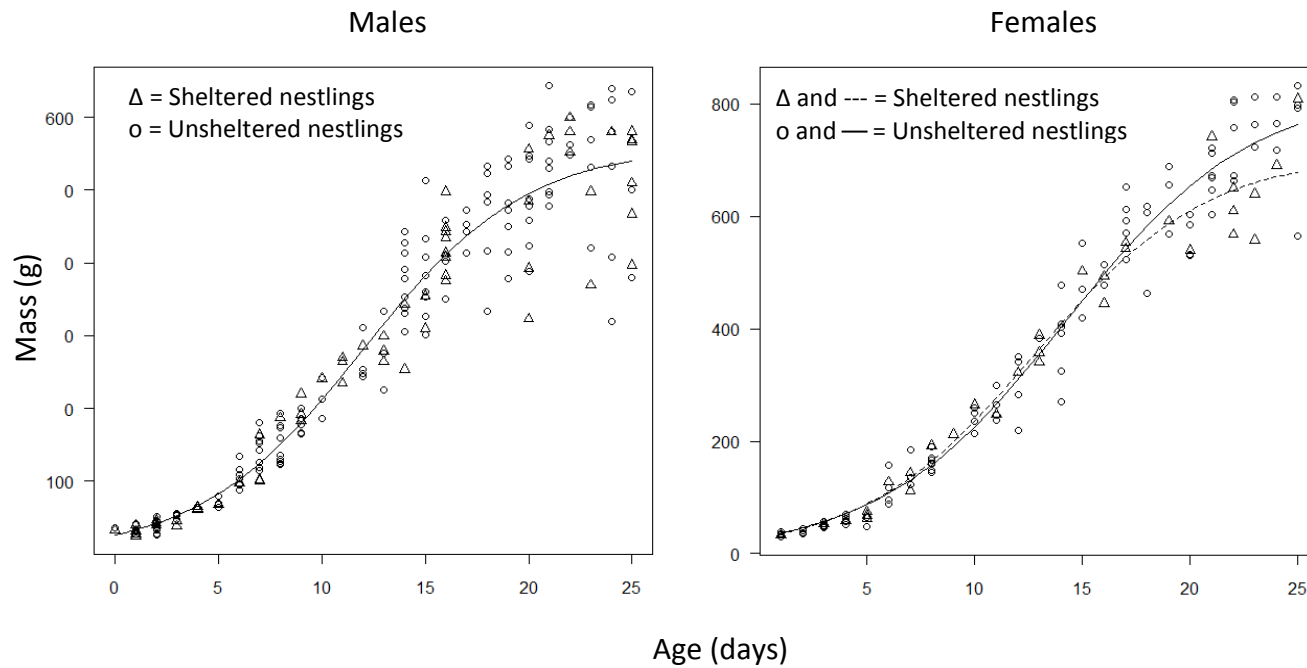


Figure 4. Nestlings body mass as a function of nestling age for male and female Peregrine Falcons. Sheltered males (16 ind. from 10 nests), unsheltered males (38 ind. from 27 nests), sheltered females (11 ind. from 8 nests) and unsheltered females (27 ind. from 22 nests) are shown. Lines represent average growth curves from the selected three-parameter logistic model (Table 2). Nestlings were weighed 2 to 6 times (mean + SD = 3.6 ± 0.9).

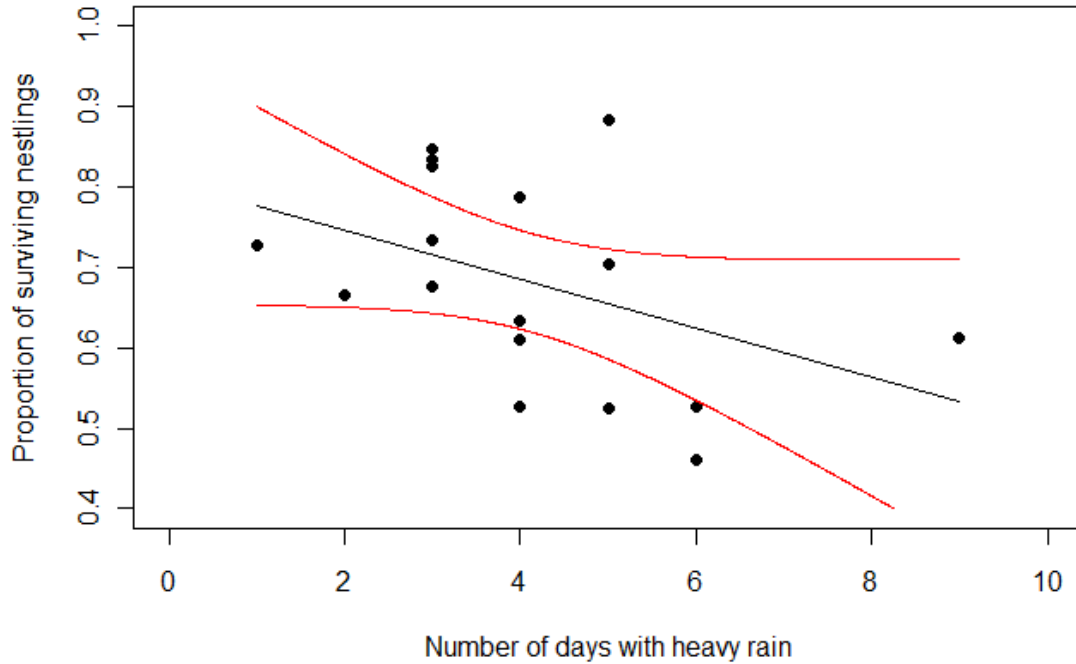


Figure 5. Relationship between the number of days with heavy rainfall ($\geq 8\text{mm/day}$) recorded in July and August and the proportion of surviving Peregrine Falcon nestlings (number of nestlings surviving >25 days / total number of nestlings that hatched), in the Rankin Inlet area (1982 to 1995 and 2008 to 2010). 95% confidence intervals are shown.

Appendix



Appendix 1. Wooden nest box (22'' x 22'' x 32'') with an opening of 15'' x 30'' used to shelter Peregrine Falcon nestlings and test for the direct effect of rain on early survival.

Appendix 2. Difference between parameter estimates of the modeled growth curves obtained in sheltered and unsheltered nestlings; growth rate (b), upper limit (d) and inflection point (e).

Sex	Parameter	Difference	SE	t-value	p-value
Males	b	-0.004	0.03	-0.13	0.89
	d	15.79	27.34	0.58	0.56
	e	0.03	0.66	0.05	0.96
Females	b	0.02	0.03	0.58	0.56
	d	115.32	45.98	2.51	0.01
	e	1.43	0.79	1.80	0.07

CHAPITRE 2

CONCLUSION

Notre étude a mis en évidence l'importance des conditions météorologiques sur le succès reproducteur d'un important prédateur aviaire de l'Arctique, le Faucon pèlerin. Nous avons pu démontrer que la productivité annuelle (nombre de jeunes qui survivent jusqu'à 25 jours en fonction du nombre de couples territoriaux) était fortement influencée par les précipitations durant la période de nidification. Plus précisément, nous avons mis en évidence l'impact des effets directs des précipitations sur la survie des jeunes faucons. Grâce à l'utilisation des caméras de surveillance automatiques, il a été possible de déterminer que les fortes précipitations étaient directement responsables d'une part importante des mortalités chez les jeunes. Contrairement à d'autres études qui associaient la mortalité des juvéniles aux précipitations sur une longue période temporelle (Bradley *et al.*, 1997, Lehikoinen *et al.*, 2009), nos résultats démontrent que les événements de fortes précipitations, même d'une courte durée, peuvent avoir un effet marqué sur la survie des faucons. L'utilisation de caméras automatisées a permis de réaliser que des cas de mortalité pouvaient survenir après seulement 90 minutes de pluie intense.

Tel que prédit, les jeunes qui étaient protégés des intempéries par un abri survivaient mieux que les jeunes exposés aux précipitations. Les effets directs de la météo sont souvent soupçonnés d'influencer la survie des juvéniles de plusieurs espèces (Loison & Langvatn, 1998; Stirling & Smith, 2004). Chez le Faucon pèlerin, les précipitations ont depuis longtemps été associées à la mortalité des juvéniles (Ratcliffe, 1984). Comme dans la plupart des cas cependant, les conclusions étaient basées sur des corrélations (Siikamaki, 1996; Bradley *et al.*, 1997) et la relation n'avait jamais été formellement testée (Mearns &

Newton, 1988). La présente étude apporte, à notre connaissance, la première preuve expérimentale démontrant la relation de cause à effet entre les précipitations et la survie des oisillons. Les résultats obtenus à partir de l'expérience avec les abris peuvent être critiqués puisque le sexe des individus, facteur pouvant affecter la survie, n'a pas été pris en compte. Effectivement, certains jeunes n'ont pu être sexés dû à une mortalité trop rapide. Par contre, en utilisant la survie des jeunes jusqu'à l'âge de 25 jours pour couvrir la période où les jeunes sont le plus vulnérables aux conditions météorologiques (Hovis *et al.*, 1985), nous avons aussi couvert une période où les jeunes des deux sexes ont sensiblement les mêmes besoins en terme de taux d'approvisionnement alimentaire (Boulet *et al.*, 2001). Considérant que les effets du sexe sur la survie se font souvent sentir par une différence entre les besoins énergétiques des individus (Roskaft & Slagsvold, 1985), nous sommes confiants que le fait de ne pas avoir pris en compte cette variable ne représente pas un biais important dans notre étude. De plus, la disposition aléatoire des abris devrait en théorie avoir permis d'obtenir un rapport des sexes similaire entre les groupes (traitement et contrôle), réduisant par le fait même les risques d'avoir des résultats biaisés.

Les effets de la date d'éclosion sur la survie des jeunes étaient beaucoup plus forts que ceux rapportés par d'autres études (Dawson & Clark, 1996; Riley *et al.*, 1998), mais vraisemblablement typiques des espèces nichant dans l'Arctique (Lindholm *et al.*, 1994). Les étés très courts qui caractérisent les régions nordiques impliquent que les individus qui s'y reproduisent bénéficient d'une fenêtre temporelle réduite pour se reproduire comparativement à ceux en régions tempérées (Cade, 1960; Jensen *et al.*, 2008). En raison de la brève période d'abondance de nourriture et de conditions météorologiques favorables, un délai de quelques jours dans l'initiation d'une couvée peut diminuer drastiquement les chances de survie d'un oisillon (Lepage *et al.*, 2000). Comme rapporté pour d'autres espèces (Lepage *et al.*, 1996; Lecomte *et al.*, 2008), les faucons font peut-être face à un compromis entre la qualité d'un site de nidification et le moment du début de la reproduction (i.e., pondre plus tôt permet aux parents d'avoir de meilleures conditions d'élevage pour les jeunes). En effet, des sites possédant un surplomb rocheux offrant une protection naturelle contre les intempéries sont présents dans l'aire d'étude, mais

relativement peu utilisés (Court *et al.*, 1988b). Dû à l'effet d'ombre créé par les surplombs, la neige à l'intérieur de ces abris naturels fond plus lentement et ceux-ci sont donc disponibles plus tard en saison. En raison de l'importante augmentation du taux de survie juvénile reliée à une date de ponte hâtive, il se pourrait que les faucons sélectionnent un site de nidification n'offrant pas une protection optimale aux jeunes lorsqu'un site de meilleure qualité n'est pas disponible tôt en saison à cause du couvert de neige. Ainsi, l'importance des effets directs des fortes pluies sur la production de jeunes pourrait être liée à la très courte saison de reproduction qui force les parents à initier la ponte dès qu'un site devient disponible, peu importe sa qualité.

Contrairement à notre hypothèse de départ, nous n'avons trouvé aucune influence positive de l'abri sur la croissance des jeunes. Ce résultat est surprenant puisque nous anticipions que les précipitations augmenteraient les coûts de thermorégulation des jeunes et réduiraient par le fait même la quantité d'énergie allouée à la croissance tel que décrit dans la littérature (Konarzewski & Taylor, 1989). La température ambiante de l'air a déjà été identifiée comme une variable importante affectant la croissance des oisillons (Murphy, 1985). Toutefois, la température ambiante mesurée à l'intérieur et à l'extérieur de l'abri était similaire. Par contre, nous n'avons pu exclure la possibilité que l'effet positif de l'abri sur la croissance des jeunes soit compensé par l'effet négatif d'une exposition réduite au rayonnement solaire. Or, les abris ont été aménagés de façon à permettre aux jeunes d'en entrer et d'en sortir facilement dès qu'ils commencent à se déplacer. Les jeunes peuvent ainsi bénéficier du soleil lorsqu'il est présent et se réfugier à l'intérieur de l'abri les journées de pluie. Nous croyions donc que dans le cas présent, les biais liés à une exposition réduite au rayonnement solaire étaient négligeables. Cela laisse donc supposer que dans notre cas, les effets négatifs des précipitations sur la croissance des jeunes faucons, s'il y en a, pourraient probablement être associés à des effets indirects (e.g., réduction du succès de chasse durant les périodes de précipitations). D'autres études sont nécessaires pour démontrer ce type de relation.

Bien que les précipitations totales au cours des mois de juillet et août n'aient pas augmenté dans la région de Rankin Inlet depuis 1981, nous avons pu identifier un changement dans les patrons de ces précipitations. Effectivement, comme mentionné dans d'autres études (Stone *et al.*, 2000; Groisman *et al.*, 2005), la fréquence des événements de fortes précipitations a augmenté. Ainsi, bien que le total des précipitations soit le même, celles-ci semblent être maintenant réparties de façon plus concentrée. Les effets négatifs de ces fortes précipitations sur la survie des jeunes faucons démontrés par notre étude indiquent qu'il est important de ne pas s'attarder uniquement aux facteurs météorologiques synthèses (e.g., quantité totale de précipitation, température annuelle moyenne) lorsqu'on tente de lier la météo à la dynamique des populations. En effet, nous avons pu démontrer que des changements plus subtils dans les patrons météorologiques, tels que la répartition des précipitations plutôt que la quantité de précipitations, pouvaient avoir une grande influence sur la dynamique des populations et devraient être pris en compte.

PERSPECTIVES FUTURES

Le site d'étude de Rankin Inlet offre une base de données à long terme d'environ trois décennies, ce qui est plutôt rare dans le monde de la recherche scientifique en biologie animale. Par contre, bien que cette base de données soit assez complète et exhaustive en ce qui concerne les Faucons pèlerins (e.g., taux d'occupation, nombre d'œufs pondus, nombre de jeunes à l'envol, suivi d'individus marqués), il y a très peu d'informations sur les autres espèces du réseau trophique. Or, pour mieux comprendre les facteurs influençant la dynamique de la population de Faucons pèlerins, il sera nécessaire d'avoir une approche écosystémique qui permettrait de quantifier l'importance des interactions entre les niveaux trophiques. Des suivis détaillés des différentes populations de proies permettraient de mieux comprendre les liens entre le succès reproducteur des faucons et l'abondance de ses ressources alimentaires. Il serait alors intéressant d'explorer comment les différents facteurs météorologiques peuvent moduler l'abondance de ces ressources et ainsi affecter indirectement la productivité annuelle des faucons.

Pour des raisons logistiques, l'expérience réalisée au cours de mon projet de maîtrise a été limitée à la période d'élevage des jeunes. Or, la productivité annuelle dépend aussi des mortalités durant la période d'incubation des œufs. Les observations des caméras ont permis de montrer que les précipitations pouvaient directement affecter la survie des œufs en inondant partiellement ou totalement le nid. Afin de bien quantifier l'importance de ce phénomène, il serait intéressant de réaliser une expérience similaire à celle de mon projet de maîtrise, mais qui inclurait aussi la période d'incubation. Pour ce faire, les nichoirs devraient être installés beaucoup plus tôt en saison et à plus grande échelle de façon à maximiser les chances de voir un bon nombre de couples s'installer à l'intérieur de ceux-ci pour pondre. Nous pourrions ainsi déterminer l'importance des effets directs de la météo sur la survie des œufs et des jeunes ce qui permettrait une meilleure compréhension de la relation qui lie la productivité annuelle aux précipitations estivales et permettrait d'expliquer avec plus de précision, la variabilité interannuelle et le déclin à long terme observé dans la population.

En utilisant la quantité journalière de pluie pour définir les événements de fortes précipitations, nous sommes parvenus à expliquer une importante part de la variabilité dans la productivité annuelle des faucons. Toutefois, utiliser les caméras pour analyser le comportement des jeunes faucons en relation avec des paramètres météorologiques précis (e.g., quantité de pluie par heure, vitesse du vent, direction du vent) mesurés localement (i.e., à l'aide de stations météo portatives situées très près des nids) permettrait probablement d'améliorer notre capacité à bien définir les patrons de précipitations qui affectent la survie des jeunes. Les variations dans la productivité annuelle pourraient ainsi être expliquées avec une plus grande exactitude.

Finalement, des études comparatives dans diverses populations et sur une grande variété d'espèces permettraient de mieux cerner l'importance des facteurs météorologiques sur la faune aviaire de l'Arctique en général. Il serait intéressant de réaliser ces études le long d'un gradient nord-sud pour déterminer si les effets de la météo se font ressentir

différemment selon la latitude. Il serait alors possible de déterminer les espèces et les régions les plus vulnérables aux modifications climatiques en cours.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arim M, Jaksic FM (2005) Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 31-40.
- Baillie SR, Peach WJ (1992) Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis*, **134**, 120-132.
- Benito MM, Gonzalez-Solis J (2007) Sex ratio, sex-specific chick mortality and sexual size dimorphism in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1522-1530.
- Berteaux D, Stenseth NC (2006) Measuring, understanding and projecting the effects of large-scale climatic variability on mammals. *Climate Research*, **32**, 95-97.
- Beschta RL, Ripple WJ (2009) Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation*, **142**, 2401-2414.
- Bogliani G, Sergio F, Tavecchia G (1999) Wood pigeons nesting in association with hobby falcons: advantages and choice rules. *Animal Behaviour*, **57**, 125-131.
- Boulet M, Olsen P, Cockburn A, Newgrain K (2001) Parental investment in male and female offspring by the Peregrine Falcon, *Falco peregrinus*. *Emu*, **101**, 95-103.
- Bradley M, Johnstone R, Court G, Duncan T (1997) Influence of weather on breeding success of Peregrine Falcons in the Arctic. *Auk*, **114**, 786-791.
- Brown JS, Kotler BP, Smith RJ, Wirtz WO (1988) The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, **76**, 408-415.
- Cade TJ (1960) Ecology of the Peregrine and Gyrfalcon populations in Alaska. *University of California Publications in Zoology*, **63**, 151-290.
- Court G (1986) Some aspects of the reproductive biology of tundra peregrine falcons. Biology Department, University of Alberta, pp. 119.
- Court GS, Bradley DM, Gaillard JM, Boag DA (1988a) The population biology of Peregrine Falcons in the Keewatin District of the Northwest Territories, Canada. Peregrine Falcon populations: Their management and recovery. Proceedings of the 1985 International Peregrine Conference, Sacramento, ed. T.J. Cade, C.G. Thelander & C.M. White. The Peregrine Fund, Inc. Boise ID. pp 729-739.
- Court GS, Gates CC, Boag DA (1988b) Natural History of the Peregrine Falcon in the Keewatin District of the Northwest Territories. *Arctic*, **41**, 17-30.
- Dawson RD, Clark RG (1996) Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. *Ibis*, **138**, 693-699.
- Dawson RD, Bortolotti GR (2000) Reproductive success of American Kestrels: The role of prey abundance and weather. *Condor*, **102**, 814-822.

- Dewey SR, Kennedy PL (2001) Effects of supplemental food on parental-care strategies and juvenile survival of Northern Goshawks. *Auk*, **118**, 352-365.
- Dickey MH, Gauthier G, Cadieux MC (2008) Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology*, **14**, 1973-1985.
- Durant JM, Anker-Nilssen T, Stenseth NC (2003) Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 1461-1466.
- Fairhurst GD, Bechard MJ (2005) Relationships between winter and spring weather and Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) reproduction in northern Nevada. Pages 229-236. Raptor Research Foundation Inc.
- Forchhammer MC, Post E (2004) Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Population Ecology*, **46**, 1-12.
- Forchhammer MC, Stenseth NC, Post E, Langvatn R (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265**, 341-350.
- Frank KT, Petrie B, Choi JS, Leggett WC (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**, 1621-1623.
- Franke A, Settingington M, Court G, Birkholz D (2010) Long-term trends of persistent organochlorine pollutants, occupancy and reproductive success in Peregrine Falcons (*Falco peregrinus tundrius*) breeding near Rankin Inlet, Nunavut, Canada. *Arctic*, **63**, 442-450.
- Franke A, Therrien J-F, Descamps S, Bêty J (2011) Climatic conditions during outward migration affect apparent survival of an arctic top predator, the peregrine falcon *Falco peregrinus*. *Journal of Avian Biology*, **42**, 544-551.
- Gaillard J-M, Yoccoz NG (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, **84**, 3294-3306.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 58-63.
- Grant PR, Grant BR, Keller LF, Petren K (2000) Effects of El Nino events on Darwin's finch productivity. *Ecology*, **81**, 2442-2457.
- Groisman PY, Knight RW, Easterling DR, Karl TR, Hegerl GC, Razuvaev VN (2005) Trends in intense precipitation in the climate record. *Journal of Climate*, **18**, 1326-1350.
- Hailer F, Helander B, Folkestad AO, *et al.* (2006) Bottlenecked but long-lived: high genetic diversity retained in white-tailed eagles upon recovery from population decline. *Biology Letters*, **2**, 316-319.
- Hovis J, Snowman TD, Cox VL, Fay R, K.L. B (1985) Nesting behavior of Peregrine Falcons in West Greenland during the nestling period. *Raptor Research*, **19**, 15-19.
- Humphries MM, Umbanhowar J, McCann KS (2004) Bioenergetic prediction of climate change impacts on northern mammals. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 152-162.

- IPCC (2007) Climate Change 2007: Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change., Cambridge University Press, Cambridge.
- Jehl JR, Jr., Hussell DJT (1966) Effects of weather on reproductive success of birds at Churchill, Manitoba. *Arctic*, **19**, 185-191.
- Jensen RA, Madsen J, O'Connell M, Wisz MS, Tømmervik H, Mehlum F (2008) Prediction of the distribution of Arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. *Global Change Biology*, **14**, 1-10.
- Johnson MD, Geupel GR (1996) The importance of productivity to the dynamics of a Swainson's Thrush population. *The Condor*, **98**, 133-141.
- Jones PD, Moberg A (2003) Hemispheric and Large-Scale Surface Air Temperature Variations: An Extensive Revision and an Update to 2001. *Journal of Climate*, **16**, 206-223.
- Konarzewski M, Taylor JRE (1989) The influence of weather conditions on growth of Little Auk *Alle alle* chicks. *Ornis Scandinavica*, **20**, 112-116.
- Kostrzewa A, Kostrzewa R (1990) The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the Buzzard *Buteo-buteo*, Goshawk *Accipiter-gentilis* and Kestrel *Falco-tinnunculus*. *Ibis*, **132**, 550-559.
- Kotler BP, Holt RD (1989) Predation and competition: the interaction of 2 types of species interactions. *Oikos*, **54**, 256-260.
- Krebs CJ, Berteaux D (2006) Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics. *Climate Research*, **32**, 143-149.
- Lecomte N, Gauthier G, Giroux JF (2008) Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: the influence of habitat and nesting success in greater snow geese. *Oecologia*, **155**, 33-41.
- Lehikoinen A, Byholm P, Ranta E, *et al.* (2009) Reproduction of the common buzzard at its northern range margin under climatic change. *Oikos*, **118**, 829-836.
- Lepage D, Gauthier G, Reed A (1996) Breeding-site infidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 1866-1875.
- Lepage D, Gauthier G, Menu S (2000) Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 414-427.
- Lindholm A, Gauthier G, Desrochers A (1994) Effects of hatch date and food supply on gosling growth in Arctic-nesting Greater Snow Geese. *The Condor*, **96**, 898-908.
- Loison A, Langvatn R (1998) Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia*, **116**, 489-500.
- McDonald PG, Olsen PD, Cockburn A (2005) Sex allocation and nestling survival in a dimorphic raptor: does size matter? *Behavioral Ecology*, **16**, 922-930.
- McLaren BE, Peterson RO (1994) Wolves, moose, and tree-rings on Isle Royale. *Science*, **266**, 1555-1558.
- Mearns R, Newton I (1988) Factors affecting breeding success of Peregrines in South Scotland. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 903-916.
- Min S-K, Zhang X, Zwiers FW, Hegerl GC (2011) Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, **470**, 378-381.

- Møller AP (1989) Population dynamics of a declining swallow *Hirundo rustica* population. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 1051-1063.
- Morrison JL, McMillian M, Cohen JB, Catlin DH (2007) Environmental correlates of nesting success in red-shouldered hawks. *Condor*, **109**, 648-657.
- Morrisette M, Bety J, Gauthier G, Reed A, Lefebvre J (2010) Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, **119**, 1181-1191.
- Murphy MT (1985) Nestling Eastern Kingbird growth: effects of initial size and ambient temperature. *Ecology*, **66**, 162-170.
- Newton I (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*, **146**, 197-226.
- Newton I, Marquiss M (1986) Population regulation in Sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology*, **55**, 463-480.
- Nielsen OK (1999) Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1034-1050.
- Olsen PD, Olsen J (1989) Breeding of the Peregrine Falcon *Falco-peregrinus*: III. Weather, nest quality and breeding success *Emu*, **89**, 6-14.
- Palomares F, Gaona P, Ferreras P, Delibes M (1995) Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology*, **9**, 295-305.
- Post E, Forchhammer MC, Bret-Harte MS, *et al.* (2009) Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, **325**, 1355-1358.
- Prop J, Vries Jd (1993) Impact of snow and food conditions on the reproductive performance of Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ornis Scandinavica*, **24**, 110-121.
- Ratcliffe DA (1984) The Peregrine breeding population of the United Kingdom in 1981. *Bird Study*, **31**, 1-18.
- Redpath SM, Arroyo BE, Etheridge B, Leckie F, Bouwman K, Thirgood SJ (2002) Temperature and hen harrier productivity: from local mechanisms to geographical patterns. *Ecography*, **25**, 533-540.
- Rigor IG, Colony RL, Martin S (2000) Variations in surface air temperature observations in the Arctic 1979-97. *Journal of Climate*, **13**, 896-914.
- Riley TZ, Clark WR, Ewing E, Vohs PA (1998) Survival of Ring-Necked Pheasant Chicks during Brood Rearing. *The Journal of Wildlife Management*, **62**, 36-44.
- Roskaft E, Slagsvold T (1985) Differential mortality of male and female offspring in experimentally manipulated brood of the Rook. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 261-266.
- Sergio F (2003) From individual behaviour to population pattern: weather-dependent foraging and breeding performance in black kites. *Animal Behaviour*, **66**, 1109-1117.
- Serreze MC, Francis JA (2006) The arctic amplification debate. *Climatic Change*, **76**, 241-264.
- Siikamaki P (1996) Nestling growth and mortality of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in relation to weather and breeding effort. *Ibis*, **138**, 471-478.
- Stirling I, Smith TG (2004) Implications of warm temperatures, and an unusual rain event for the survival of ringed seals on the coast of southeastern Baffin Island. *Arctic*, **57**, 59-67.

- Stone DA, Weaver AJ, Zwiers FW (2000) Trends in Canadian precipitation intensity. *Atmosphere-Ocean*, **38**, 321-347.
- Terborgh J, Lopez L, Nunez P, *et al.* (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, **294**, 1923-1926.
- Tremblay JP, Gauthier G, Lepage D, Desrochers A (1997) Factors affecting nesting success in greater snow geese: Effects of habitat and association with snowy owls. *Wilson Bulletin*, **109**, 449-461.
- White CM, Cade TJ, Hunt WG (2008) Peregrine falcon, *Falco peregrinus*. Cornell lab of ornithology and the American ornithologist's union. The Birds of North America Online.
- Ydenberg RC, Butler RW, Lank DB, Smith BD, 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.