



Université du Québec
à Rimouski

REFUGES ANTI-PRÉDATION DANS LE PAYSAGE : PROCESSUS DE FORMATION ET SÉLECTION DES ÎLOTS PAR LES OISEAUX NICHEURS DE L'ÎLE BYLOT

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
(profil recherche)

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

PAR

© MADELEINE-ZOÉ CORBEIL-ROBITAILLE

Juillet 2023

Composition du jury :

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

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

Frédéric Bouchard, examinateur externe, Université de Sherbrooke

Dépôt initial le 25 avril 2023

Dépôt final le 2 juillet 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Andreï Makine aura dit : *« L'essentiel était indicible. Incommunicable. Et tout ce qui, dans ce monde, me torturait par sa beauté muette, tout ce qui se passait de la parole me paraissait essentiel. L'indicible était essentiel. »*

Ainsi, les mots qui suivent ne pourront transmettre toute la beauté, la grandeur, l'énergie de cette curieuse épopée. À la vie, à cette néguentropie qui émerveille, fascine, déroute — chaos, je t'aime.

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier Joël Bêty, qui m'a accompagné•e tel un bon berger dans cette aventure haute en couleurs. Je salue ta grandeur en tant que meneur, directeur et humain, et les vifs débats qui t'habitent toujours. Merci de m'avoir présenté Bylot et ses méditations-perte-de-conscience ; cette rencontre avec le paysage m'aura complètement changé•e. Merci d'avoir vu en moi la personne qui pouvait porter ce beau projet à terme, merci d'avoir cru en moi ! Il n'existe à mon sens pas de meilleure façon d'atteindre la ligne d'arrivée qu'avec les bons encouragements et une direction à tout casser. Tu as su m'attendre dans les tournants difficiles (ma santé et mon dos pourri tels des îlots de plongeon t'en remercient) et tu as su me propulser davantage quand la machine y était. Comme Éliane a dit, merci de toujours travailler avec chacun et chacune de nous ce vilain syndrome de l'imposteurice, cette dysphorie de performance qui nous habite malgré tout, et de petits vilains anatisés, nous faire grandir en cygnes siffleurs, majestueuses créatures toundriques !

Merci à mon labo amiboïde Bêty-Berteaux, celui aux bras mouvants avec des cerveaux explosifs en tout genre, avec son appendice forestier St-Laurentien. Vous avez été les meilleures personnes avec qui avancer dans ce merveilleux projet, avec qui réfléchir (et surtout rire) dans notre local effervescent, lumineux et extra-collages, où tout-un-chacun rêve d'y élire domicile !

Je tiens à remercier chaleureusement deux autres individus qui ont croisé ma route. Tout d'abord, un gros merci à un géomorphologue des plus loufoques, Daniel Fortier. Pour tout ce temps que tu m'as alloué, entre tes mille et unes obligations, en ligne et en personne, je te dis merci. Nos jases ont été les instigatrices d'une compréhension totale : je vois maintenant avec des yeux plus savants le paysage qui m'habitait tant. À Pierre Legagneux, ensuite, j'adresse mes plus doux remerciements : je ne saluerai jamais assez ta folie, ta vision débridée du monde et ta tendresse. Tu me pousses à rester la personne hors norme que je suis

au travers des règles académiques et scientifiques, à ne pas perdre de vue ce qui me tient à cœur. Merci de m’emmener avec toi dans tes aventures, moi, petit parasite de laboratoire qui ne désire qu’être inspiré par la vie, le monde, les autres.



figure 1.

Figure 1. Les essentiels sur le terrain – des sujets d’étude, un centre de table, un dessert douteux.

Tout ce projet n’aurait pas pu avoir lieu sans l’aide d’un nombre incalculable d’humains, tant devant l’ordinateur que sur le terrain, à travers le suivi à long terme de l’Île Bylot. Merci à toutes celles qui ont mesuré maintes fois les distances à la berge et profondeurs d’eau autour des îlots qui jalonnent cette toundra bien-aimée. Merci à l’équipe des oies, à l’équipe renards et à l’équipe lemmings, pour votre *pep*, vos nombreux coups de mains et les recettes louches de fin de terrain. Merci à Larry, Dédé-bébé bécasseau, Lewis, merci à Fred et Fred, Dird, Gab, Loupio, Maryl, Jeannot, Ilo, Mattéo la maladresse, Titi le pro des oiseaux, Richard, Mathieu, Ludo, Dominique. Merci pour les fous rires sous la tente mal isolée, les mini-manif’, pour les croisades de confiture sur la rivière du camp 2, pour les tourtières en juillet, les dissimulations d’items divers et les massages d’orteils dans les tapis de mousse des milieux humides. Merci aux professionnelles de recherche Marie-Jeanne

Rioux et Marie-Christine Cadieux, sans qui les projets de bien des gens n'auraient tout simplement pas lieu. Votre soutien technique et logistique est essentiel !

J'en profite pour dire un grand merci à toute la communauté de Mittimatalik, qui nous accueille chez elle à chaque année, le cœur ouvert. Merci pour la chaleur, la beauté, le partage, les rires, les longs soleils.

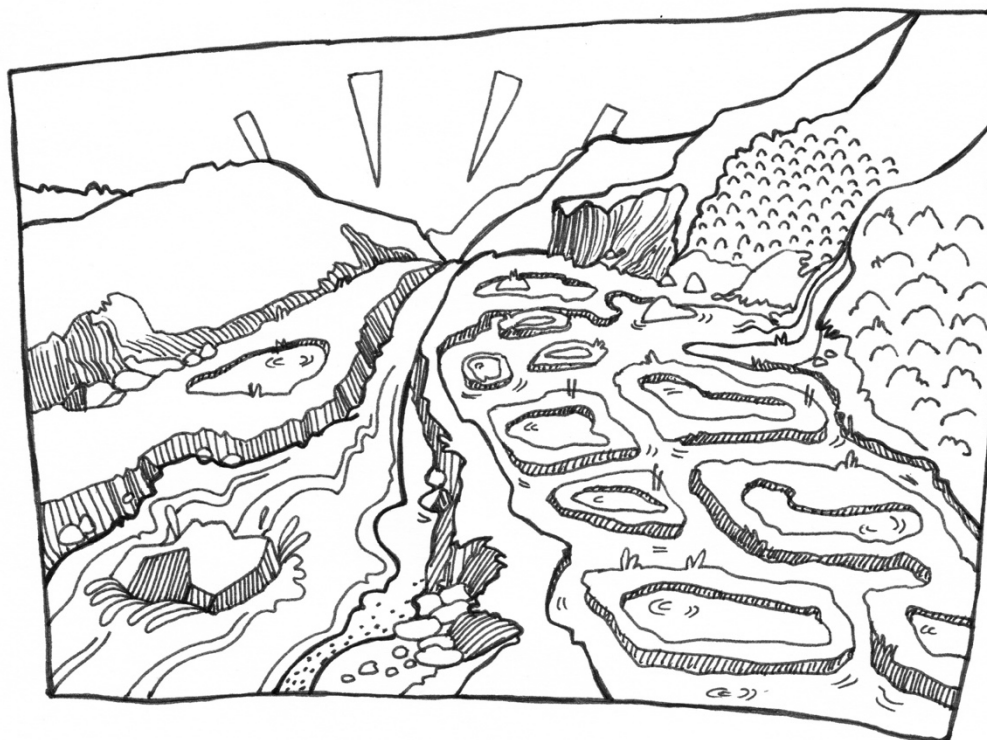


Figure 2. Les plaisirs d'un paysage géodivers

Merci au Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies (FRQNT), au Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG), à la Fondation de la Famille Weston et à la Fondation de l'UQAR pour leur support financier. J'apprécie la reconnaissance et le temps qui m'a été alloué pour m'impliquer dans mon laboratoire et au sein du Centre d'études nordiques. Un gros *shout out* à mes collègues du Dévoué Comité Étudiant du CEN, avec qui j'ai organisé avec fierté des colloques et activités qui font rayonner toute l'expertise de nos domaines ! Merci à mes réviseurs !

Merci à grand-papa Benoît pour toute l'inspiration et l'amour du Nord, bizarrement transmis par les pires photos possibles des reliefs arctiques. J'aurais espéré te tirer un rictus de fierté d'être 50 ans plus tard dans un sillon que tu auras aidé à tracer.

Merci à papa, maman, Rose, Fredou, Jadou, Gabou, Cricri et Martha-Bamba d'être ma famille d'exception, de me regarder progresser dans toutes sortes de direction, de m'aimer avec mes torts et mes travers, mes bons coups et mes idées folles. Merci d'être présents et présentes à distance comme à proximité. J'espère que vous serez fier•es de ce morceau de science et que Martha, dans quelques années, dira à ses parents : « Quand je serai grande, je serai biologiste ! ». Merci Mémé ♥.

Merci à toutes les personnes qui ont résidé au 239 dans les dernières années. Vous avez été ma famille, mon support, mes jours et mes nuits, les soupers de fête et les soirées ciné. La pandémie aura été plus drôle à vos côtés ! Merci Klo, Chléo, Ivar, Anna, Ez, Flo, Beck, les Sara(h), Ju, Marjo, Will. Merci à un corbeau précieux, Sam, arrivé un soir d'hiver comme un front froid, en ski dans la neige cristalline des mois de novembre, puis décembre, janvier, février... Les jours se succèdent en ta compagnie et notre vol turbulent est beau, je le crois. Merci pour ton sourire, ton écoute, tes idées de grandeur, ta passion du paysage, ta douceur, la sauce *al ragù*, les lectures à voix haute et ton admiration sans borne.

Un gros merci au LaZboy du Lac-à-l'Est, dans lequel, en mode vaisseau spatial, j'ai réussi à rédiger un premier jet d'introduction complète en moins de 48h.

Et enfin, mon remerciement le plus important de tous : merci Éliane. Toujours à ma gauche, l'oreille attentive pour les commandes R erronées ou pour les soucis de vie, toujours une idée pour tourner un problème en jeu de réflexion, toujours présente pour une cuillère de café ou pour aller jouer dehors quand le dos s'y prête. J'ai absorbé pendant 3 ans tes conseils et tes réflexions, tes tournures de langage, surtout, et je n'ai cessé d'admirer la personne que tu étais, l'amie que tu es devenue à travers ce projet. À nous pour toujours les barbouillages, les cafouillages, les aspics et autres trucs sympa ! *Vivà Lepidurus Arcticus !*

RÉSUMÉ

L'intégration de la géodiversité en écologie peut améliorer notre compréhension de la distribution et de l'abondance des espèces animales. Certains processus géomorphologiques peuvent générer des structures physiques entravant les mouvements des prédateurs et peuvent affecter la biodiversité par la modulation des interactions interspécifiques. Dans l'écosystème de la toundra arctique, le principal prédateur terrestre (le renard arctique) évite généralement les milieux humides composés d'étangs et d'îlots. Ces îlots peuvent servir de refuges pour les proies. Leur présence dans le paysage peut favoriser la coexistence des espèces dans les communautés de vertébrés arctiques. On sait peu de choses sur les processus qui génèrent les îlots sélectionnés par les proies. Les objectifs de notre étude étaient d'identifier les caractéristiques physiques des îlots sélectionnés par des oiseaux et les processus géomorphologiques générant ces îlots. Lors de deux saisons de reproduction, nous avons déterminé la présence d'oiseaux nicheurs (Goéland bourgmestre; Bernache de Hutchins; Plongeon catmarin) sur des îlots (N=396) situés dans la plaine sud-ouest de l'Île Bylot (Nunavut, Canada). Les trois espèces sélectionnaient des îlots les moins accessibles aux renards arctiques, l'occurrence de nids augmentant (de façon linéaire ou non) avec la distance au rivage et/ou la profondeur d'eau autour de l'îlot. Par image satellite et observations sur le terrain, nous avons montré que la dégradation de polygones à coins de glace génèrait la majorité des îlots dans le paysage (71%). Ces îlots étaient en moyenne plus éloignés de la berge et entourés d'eau plus profonde que ceux générés par des processus biotiques (succession/aggradation végétale) et d'autres processus géomorphologiques (p.ex. dégradation de crêtes de plages surélevées). Le rôle clé de la dégradation des polygones dans l'origine des refuges sélectionnés par les oiseaux reflète probablement la structure physique inhérente de notre zone d'étude dont la disposition en terrasses favorise la formation de complexes de polygones. Leur dégradation devrait s'accélérer en réponse aux changements climatiques. Le nombre de refuges pourrait augmenter, mais les refuges actuels, majoritairement des vestiges de polygones, pourraient se dégrader et disparaître. Les changements dans le taux de dégradation des polygones pourraient affecter la biodiversité de la toundra arctique en modifiant les interactions prédateurs-proies.

Mots clés : Répartition de la biodiversité, Géodiversité, Refuges, Pergélisol, Oiseaux nicheurs, Changements climatiques

ABSTRACT

Integrating geodiversity in biodiversity research can improve our understanding of species distribution patterns and abundance. Geomorphological processes generating physical characteristics of the environment that hinder predator movements can affect biodiversity through interspecific interactions. In the Arctic tundra, the main terrestrial predator (the Arctic fox) tends to avoid patches of wetlands composed of ponds with islets, which can act as refuges for prey and promote species coexistence in vertebrate communities. However, little is known about the processes generating islets selected by prey. The main goals of our study were to identify i) the physical characteristics of islets (refuges) selected by Arctic-nesting birds and ii) the geomorphological processes generating these islets in a High-Arctic tundra ecosystem. Over two breeding seasons, we determined the occurrence of nesting birds (Glaucous gull, *Larus hyperboreus*; Cackling goose, *Branta hutchinsii*; Red-throated loon, *Gavia stellata*) on islets (N = 396) found over a 150 km² area on the southwest plain of Bylot Island (Nunavut, Canada). As expected, we found that all three bird species selected the islets less accessible to Arctic foxes, with nesting occurrence increasing (linearly or nonlinearly) with distance to shore and/or water depth around the islet. Based on the analysis of a satellite image and visual field observations, we found that ice-wedge polygon degradation generated the vast majority of islets in the landscape (71%). Moreover, islets resulting from polygon degradation were on average farther from the shore and surrounded by deeper water compared to those generated by biotic (e.g., vegetation succession/aggradation) and other geomorphological processes (e.g., raised beach crest degradation). The key role of polygon degradation in the origin of prey refuges likely reflects the inherent physical structure of our study area (i.e., predominant arrangement of plateaus, flat lowlands and depressions), which promotes the formation of multiple polygon complexes. Polygon degradation is expected to continue and accelerate in response to climate change. The number of refuges may increase, but current refuges, most of which are remains of polygon, could degrade and some may disappear. Changes in the rate of polygon degradation could thus affect Arctic tundra biodiversity by altering predator-prey interactions.

Keywords : Biodiversity distribution, Geodiversity, Refuges, Permafrost, Breeding birds, Climate change

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xv
ABSTRACT	xvii
TABLE DES MATIÈRES.....	xix
LISTE DES TABLEAUX.....	xxi
LISTE DES FIGURES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 Géodiversité et biodiversité : des oiseaux nicheurs sélectionnent des îlots générés par la dégradation du pergélisol en Arctique	13
1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS.....	13
1.2 LINKING GEODIVERSITY AND BIODIVERSITY: ARCTIC-NESTING BIRDS SELECT ISLETS GENERATED BY PERMAFROST DEGRADATION	17
1.3 ABSTRACT	17
1.4 INTRODUCTION	18
1.5 METHODS	21
1.6 RESULTS.....	28
1.7 DISCUSSION.....	31
1.8 ACKNOWLEDGEMENTS	37
1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	39
CONCLUSION GÉNÉRALE	59
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	67

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Brief description of the main geomorphological processes (1 to 5) and biotic processes (6) that can generate islets on Bylot Island (Nunavut, Canada).	25
Table 2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on 3 ground nesting species nest occurrence probability on islets during year 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain.	29
Table C1. List of geomorphological processes generating islets on Bylot Island (Nunavut, Canada) and visual criteria or characteristics used to assign a given islet to a specific process.	44
Table D1. All known (N= 396) islet characteristics and proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process.	46
Table D2. Characteristics for all islets with known DISTANCE (in meters) and DEPTH (in centimeters; N = 350) with proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process.	47
Table D3. Characteristics for all islets with known DISTANCE (in meters), DEPTH (in centimeters), IsletArea (in square meters) and LakeArea (in square meters; N = 315) with proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process.	48
Table D4. Wilcoxon signed rank test comparing mean distances to shore between categories of processes generating islets (N=350).	49
Table D5. Wilcoxon signed rank test comparing mean water depths between categories of processes generating islets (N=350).	50
Table E1.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Glaucous gull nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350).	51

Table E1.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Glaucous gull nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315).	52
Table E2.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Cackling geese nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350).	53
Table E2.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Cackling geese nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315).	54
Table E3.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Red-throated loons nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350).	55
Table E3.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Red-throated loons nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315).	56

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Les essentiels sur le terrain – des sujets d’étude, un centre de table, un dessert douteux.	x
Figure 2. Les plaisirs d’un paysage géodivers xi	xi
Figure 3. Trois espèces d’oiseaux nichant principalement sur des îlots sur la plaine sud de l’Île Bylot, Nunavut: Le goéland bourgmestre et son nid (a-b), la bernache de Hutchins et son nid (c-d) et le plongeon catmarin et son nid (e-f).....	6
Figure 4. Schéma représentant le processus de dégradation de polygones dans les milieux humides (a-b), générant des îlots en (c), ciblés par les flèches bleues.	8
Figure 5. Carte de l’Île Bylot, Nunavut, Canada. Le panneau de droite montre l’aire d’étude de la plaine sud-ouest de l’île, avec les localisations des 396 îlots disponibles.	10
Figure 6. Milieux humides et lacs variés retrouvés à travers l’aire d’étude de la plaine sud-ouest de l’Île Bylot, Nunavut, Canada.	11
Figure 7. Schematic representation illustrating the link between geomorphological processes, physical characteristics of the landscape and predator-prey interaction in the Arctic tundra.	20
Figure 8. Pictures illustrating a typical water body with few islets (a) and a cackling goose nesting on an islet (b) on Bylot Island (Nunavut, Canada).	22
Figure 9. Maps showing a) the study area (hatched area ~150 km ²) on Bylot Island, Nunavut, Canada, b) the spatial distribution of islets with known characteristics (distance to shore and water depth, N = 350), and c) the geomorphological or biotic processes that generated these islets based on visual field observations and analysis of a high-resolution satellite image.....	27

Figure 10. Available islets and probability of nest occurrence on islets as a function of distance to shore and water depth (a1; Glaucous gull, a2; Cackling goose, a3; Red-throated loon).....	30
Figure A1. Permutation test comparing mean DISTANCE of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets.....	39
Figure A2. Permutation test comparing mean DEPTH of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets.....	40
Figure A3. Permutation test comparing mean IsletArea of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets.....	41
Figure A4. Permutation test comparing mean LakeArea of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets.....	42
Figure F1. Map showing a) the study area (hatched area ~150 km ²) on Bylot Island, Nunavut, Canada and b) the geomorphological or biotic processes that generated these islets (N = 396), based on visual field observations and analysis of a high-resolution satellite image and field observations (see also Table 1).....	57

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique générale

Évaluer comment et dans quelle mesure les processus biotiques et abiotiques déterminent la distribution et l'occurrence des espèces dans les communautés naturelles est l'un des objectifs centraux en écologie (Gaston et Blackburn 1995). Dans le contexte du présent réchauffement global, accéléré de deux à quatre fois dans les régions arctiques (Koenigk et al. 2020), un nombre maintenant étoffé d'études fait état de la sensibilité élevée de la biodiversité en Arctique aux changements climatiques. Les effets d'une hausse des températures se font sentir tant par des impacts directs sur les individus (Leech et Crick 2007, du Plessis et al. 2012), mais aussi de façon indirecte, entre autres par l'altération des milieux naturels et des habitats utilisés par la biodiversité (Burek et al. 2008, Maciel et al. 2021). Ces inexorables modifications peuvent non seulement affecter directement la distribution et l'occurrence de certaines espèces, mais également perturber les interactions entre les espèces et entraîner des effets en cascade dans les réseaux trophiques, particulièrement dans les hautes latitudes (Saulnier-Talbot et al. *soumis*, Ims et Fuglei 2005). Il apparaît primordial, dans un tel contexte, d'identifier les déterminants, les forces biotiques et abiotiques qui agissent sur la composition et la répartition de la biodiversité arctique afin de mieux anticiper l'impact futur des changements globaux sur les écosystèmes polaires.

Géodiversité et biodiversité

Plusieurs études ont été faites sur l'impact d'une variété de conditions abiotiques sur la biodiversité, mais à ce jour, le corpus d'études qui intègre pleinement la géodiversité à la biodiversité est encore en édification (Boothroyd et Henry 2019). À l'image du terme

biodiversité pour désigner la diversité de l'ensemble du vivant sur Terre, la *géodiversité* fait référence à la variabilité des caractéristiques géologiques, géomorphologiques et pédologiques d'un milieu (définition classique; (Gray 2004)). Si la géodiversité dans son ensemble fait lentement sa place dans les études biologiques, il existe un grand potentiel d'unification de ces deux domaines, particulièrement d'un point de vue de la conservation (Boothroyd et Henry 2019). L'ajout de facteurs issus de la géodiversité permettrait notamment d'améliorer la modélisation des variations spatiales et temporelles de la biodiversité dans une approche d'intégrité écosystémique (Brazier et al. 2012, Read et al. 2020). L'intégration de la géodiversité, qui peut agir comme un *filtre brut* de la biodiversité, pourrait sensiblement améliorer notre compréhension globale des systèmes biologiques (Nichols et al. 1998, Tukiainen et al. 2022). En milieu polaire, peu d'études se sont penchées sur la dimension et l'importance des liens entre la géodiversité et la biodiversité animale.

Il apparaît tout naturel que la biodiversité dépende des facteurs abiotiques de l'environnement dans lequel elle fleurit, la géodiversité étant vue comme la fondation même de la biodiversité (Gray et al. 2013, Beier et de Albuquerque 2015). Elle prend le rôle de toile de fond à la rugosité variée, sur laquelle la biodiversité, dans toutes ses couleurs, peut prendre place et s'exprimer dans ses formes les plus diverses. Dès lors, une grande diversité abiotique devient généralement garante d'une grande diversité biotique, en favorisant et maintenant une grande diversité d'écosystèmes (Alahuhta et al. 2020). La géodiversité, en tant qu'hétérogénéité géomorphologique, peut générer quantité de conditions abiotiques, et a donc souvent un impact direct sur la richesse des espèces végétales (Burnett et al. 1998, Nichols et al. 1998) mais également sur la faune, créant des niches uniques où différentes espèces peuvent proliférer (Hjort et al. 2015, Lawler et al. 2015).

Prédation, paysage et biodiversité

Parmi les facteurs biotiques, la prédation est reconnue comme l'un des importants déterminants de la composition d'une communauté (Connell 1975, Sih et al. 1985, Langerhans 2007). Elle est l'une des principales interactions biotiques qui peuvent façonner la distribution des espèces dans le paysage (Menge et Sutherland 1976, Lima 1998, Wisz et al. 2013). La structure et l'hétérogénéité du paysage peuvent influencer les mouvements d'un prédateur. Ainsi, les caractéristiques physiques de l'environnement peuvent influencer la répartition du risque de prédation pour les proies (Laundre et al. 2010), et créer des parcelles d'habitats où le risque de prédation s'en verra réduit (Mallory et Forbes 2011, Gorini et al. 2012, Gauthier et al. 2015). La structure physique d'un habitat peut alors représenter un déterminant clé du risque de mortalité des proies et donc de l'utilisation de l'espace par les proies (Lima 1998). En modulant la force des interactions entre les espèces, la géodiversité peut ainsi avoir un impact sur la biodiversité dans un écosystème.

En présence de prédateurs, les proies peuvent adopter des comportements anti-prédateurs en réponse au risque de prédation afin de réduire ou d'éliminer la probabilité de rencontre avec ces derniers (Lima et Dill 1990). Plusieurs stratégies anti-prédatrices peuvent être utilisées, dont des comportements de nature passive, telle la crypticité ou le fait de se fondre dans l'environnement (p.ex. chez des oiseaux néotropicaux (Gomez et Théry 2007)), l'association à un prédateur spécialiste d'une autre espèce (p.ex. chez des anatidés (Lepage et al. 1996, Bêty et al. 2001, Quinn et al. 2003)), l'augmentation de la vigilance (p.ex. chez des limicoles (Sansom et al. 2009)) ou l'augmentation de la taille du groupe (Lima et Dill 1990). Les proies peuvent aussi modifier leur utilisation de l'espace en réaction au risque perçu et évoluer de façon à éviter les endroits risqués dans le paysage.

Refuges

Un paysage physique hétérogène, un paysage géodivers, peut offrir des zones que les proies peuvent utiliser pour se mettre à l’abri de leurs ennemis naturels (compétiteurs, prédateurs, parasites, etc.). Les taux de prédation peuvent notamment dégringoler en présence d’une obstruction visuelle qui génère des refuges pour les proies (p.ex. la présence de roches et de végétation pour les proies des chats sauvages (McGregor et al. 2015)). Les caractéristiques physiques mêmes de ces zones peuvent ainsi réduire les risques de rencontre avec le prédateur (p.ex. le degré d’enfermement d’un nid en falaise (Eveillard-Buchoux et Beninger 2022)) et réduire l’efficacité du prédateur dans ses activités d’alimentation (Taylor 1984, Sih et al. 1985, Lecomte et al. 2008). Les zones à faible risque de rencontre avec un prédateur sont qualifiées de refuges. L’utilisation de refuges est une stratégie qui peut permettre aux proies d’augmenter leur probabilité de persistance dans le paysage (Lack 1968, Duebbert et al. 1983, Sih et al. 1985, Sih 1987) et même affecter la distribution des espèces à l’échelle globale (Léandri-Breton et Bêty 2020). La répartition géographique des refuges peut ainsi largement influencer la répartition des espèces et de la biodiversité d’une communauté écologique (Holt 1987, Lima 1998, Berryman et Hawkins 2006).

Écosystèmes nordiques

Les écosystèmes nordiques et les communautés de vertébrés arctiques sont fortement structurés par la prédation (Legagneux et al. 2012). La prédation a un effet important sur le succès reproducteur des oiseaux nicheurs (Ricklefs 1969, Wilcove 1985, McKinnon et Bêty 2009), groupe représentant une composante dominante de la biodiversité arctique. L’utilisation de refuges peut favoriser la présence, la coexistence et la persistance des espèces aviaires au sein de ces communautés arctiques (Beardsell et al. 2016, Léandri-Breton et Bêty 2020, Clermont et al. 2021, Duchesne et al. 2021). L’accès aux refuges est souvent synonyme de compromis pour un prédateur terrestre, associé à des coûts en termes énergétiques ou présentant un risque de blessure ou de mortalité. Nicher sur des escarpements rocheux de falaises (Beardsell et al. 2016), des rives graveleuses (Grenier-Potvin et al. 2021) ou des îlots

(Strang 1976, Eberl et Picman 1993) peut ainsi permettre à certains oiseaux de réduire les risques de rencontre avec les prédateurs terrestres de la toundra arctique.

Le paysage de la toundra est généralement caractérisé par un profil bas, recouvert d'une communauté végétale de faible hauteur (French 2017). Certains refuges physiques disponibles dans le paysage de la toundra arctique pour les oiseaux nicheurs semblent liés à des processus géomorphologiques (p.ex. falaises; (Renaud et al. 1979, Beardsell et al. 2016)). Des zones humides composées d'étangs et de lacs comprenant des îlots peuvent aussi limiter les déplacements et être évitées par le principal prédateur terrestre de la toundra en Arctique, le renard arctique (*Alopex lagopus*). Ces zones humides offrent donc des refuges importants couramment utilisés par les proies (Sittler et al. 2000, Lecomte et al. 2008, Gauthier et al. 2015). Certains oiseaux nichant dans la toundra, tels que le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), la bernache de Hutchins (*Branta hutchinsii*) et le plongeon catmarin (*Gavia stellata*) nichent presque exclusivement sur des îlots dans ces plans d'eau (Figure 3). Bien que les refuges comme les îlots aient le potentiel de moduler la force d'interaction entre les espèces, les caractéristiques physiques qui dictent le niveau de sûreté et influencent la sélection de ces refuges par les oiseaux demeurent toutefois peu étudiées en Arctique.

Le réchauffement rapide de l'Arctique provoque actuellement des modifications sans précédent dans le paysage de la toundra (Hassol et Corell 2006, Rowland et al. 2010, Ims et al. 2013). Des modifications de la structure physique du paysage peuvent avoir des conséquences non négligeables sur certains types de refuges anti-prédations utilisés par la faune aviaire en Arctique. Beardsell et al. (2017) ont suggéré que les hausses de températures moyennes et de précipitations pourraient augmenter les risques de destruction des nids de buses pattues nichant en falaises, sur des sédiments non consolidés. De tels impacts sur différents habitats en transition pourraient moduler les interactions prédateurs-proies, et ce, par la variation de la disponibilité et de la qualité des refuges dans le paysage.



Figure 3. Trois espèces d'oiseaux nichant principalement sur des îlots sur la plaine sud de l'Île Bylot, Nunavut: Le goéland bourgmestre et son nid (a-b), la bernache de Hutchins et son nid (c-d) et le plongeon catmarin et son nid (e-f). Crédits photos : A.Beardsell (a), É.Duchesne (b), F.Dulude de Broin (c et e), Y.Seyer (d), MZ.Corbeil-Robitaille (f).

Origine des îlots-refuges

Les études sur la dynamique du paysage de la toundra arctique foisonnent, mais les connaissances sur l'origine géomorphologique et les processus générant les îlots qui peuvent être utilisés comme refuges par les oiseaux nicheurs sont très limitées. En Arctique, en zone de pergélisol (un sol gelé en permanence), le mouvement et le changement d'état des masses d'eau et de glace dans le sol et en surface sont en majeure partie responsables de la formation des plans d'eau (Pietniz et al. 2008). Divers processus à différentes échelles spatiales peuvent générer des lacs et des étangs abritant des îlots. Comme l'hydrologie de surface, la microtopographie et les dynamiques du pergélisol interagissent fortement en Arctique, il est attendu que des processus géomorphologiques liés aux dynamiques du pergélisol génèrent des îlots dans le paysage (Williams et Smith 1989, Woo et Young 2003, Liljedahl et al. 2016, Nitzbon et al. 2019).

La forte saisonnalité éprouvée en Arctique et ses variations thermiques cycliques affectent le profil du pergélisol, engendrant notamment des polygones, ces structures dues à la déformation du sol par la croissance de coins de glace (Mackay 1990, 2000, French 2017). Les polygones s'organisent généralement en complexes. Leur forme et leur taille sont principalement influencées par le type de dépôt de surface et le drainage local global (Lachenbruch 1962, Liljedahl et al. 2016, French 2017). Ces milieux humides polygonaux peuvent se drainer ou s'affaisser, par la variation du niveau d'eau et la dégradation des coins de glace (Brown 1963, Fortier et al. 2007). La dégradation de polygones dans les milieux humides peut entraîner la formation d'îlots (Figure 4). La rétention thermique de l'eau ainsi que les processus d'érosion de sols riches en glace (dit processus de *thermokarst*) mènent graduellement à la subsidence des sols, créant des étangs et des lacs où des portions de polygones émergés peuvent être isolées de la berge, formant des îlots d'origine polygonale (Hopkins 1949). D'autres processus génèrent probablement une partie des îlots dans le paysage, mais aucun inventaire exhaustif de ces processus n'a encore été réalisé.

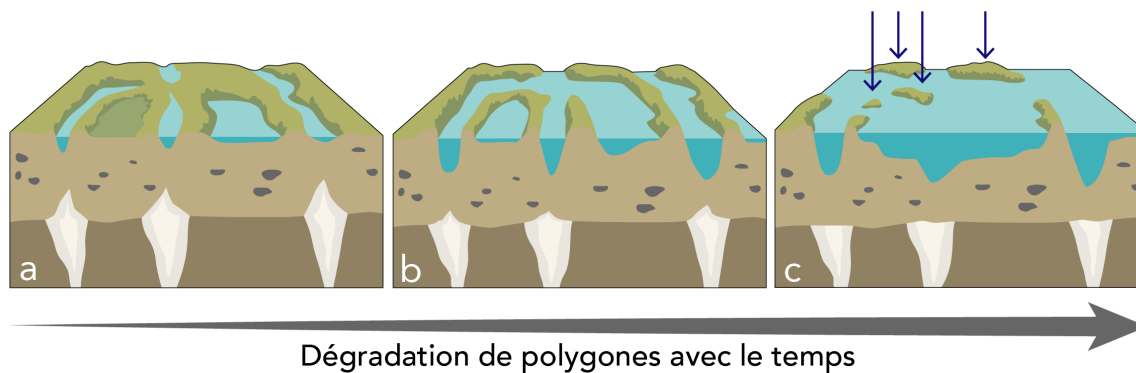


Figure 4. Schéma représentant le processus de dégradation de polygones dans les milieux humides (a-b), générant des îlots en (c), ciblés par les flèches bleues. Ces îlots présentent des caractéristiques physiques variées (p.ex. distance à la berge, profondeur d'eau).

Il est déjà bien établi que le paysage physique de la toundra arctique est sérieusement affecté par le réchauffement climatique à travers les changements liés au pergélisol (Rowland et al. 2010, Andresen et Lougheed 2015, Liljedahl et al. 2016), conduisant à des altérations potentielles des habitats utilisés par la faune (Berteaux et al. 2017). Des modifications dans la structure physique du paysage pourraient avoir un impact sur la disponibilité des refuges pour les proies. Dès lors, l'intégration de connaissances non seulement sur les processus de formation de refuges à l'échelle du paysage (ce qui les génère et influence leurs caractéristiques), mais aussi sur leur utilisation par les oiseaux nicheurs en Arctique pourrait améliorer notre capacité à anticiper les répercussions potentielles des changements climatiques sur l'abondance, la répartition et la vulnérabilité de ces espèces.

Objectifs spécifiques, hypothèses et prédictions

Le but de notre étude est double, soit i) d'identifier les caractéristiques physiques des îlots sélectionnés par les oiseaux nichant dans un paysage de la toundra de l'Île Bylot, dans le Haut-Arctique et ii) d'identifier les principaux processus géomorphologiques générant ces îlots-refuges.

Nous avançons que des caractéristiques physiques des îlots-refuges modulent le risque de prédation sur les nids, ce qui incite les oiseaux nicheurs à sélectionner les îlots associés à un plus haut niveau de sûreté (c.-à-d. ceux réduisant ou éliminant le risque de prédation par les prédateurs terrestres). Le risque de prédation des nids par les prédateurs terrestres devrait diminuer avec l'augmentation de l'isolement des îlots (c.-à-d. lorsque la distance de l'îlot par rapport à la berge et la profondeur d'eau entourant l'îlot augmentent). Les oiseaux nicheurs devraient donc sélectionner les îlots les plus éloignés de la berge et entourés d'eau relativement profonde.

Site d'étude

Notre étude a été menée dans la plaine sud-ouest de l'Île Bylot, vaste sanctuaire d'oiseaux migrants situé dans le parc national de Sirmilik au Nunavut, Canada (73.08.N, 80.00.W, Figure 5). L'Île Bylot se situe dans la zone circumpolaire de pergélisol continu. Le pergélisol à cet endroit est d'une profondeur d'au moins 400 m (Heginbottom 1995) et la couche active, couche supérieure du sol dégelant chaque année, varie entre 30 cm et 100 cm de profondeur (Fortier et al. 2006).

La zone d'étude est une longue bande côtière hétérogène au relief organisé en terrasses successives couvrant près de 150 km², entrecoupée de vallées et de rivières d'origine glaciaire. La plus grande partie de l'aire d'étude est couverte de toundra mésique sur les plateaux et d'un assemblage de toundra mésique et de zones humides dans les basses terres et plaines côtières. Des lacs, des étangs et de multiples complexes polygonaux aux caractéristiques physiques variées sont dispersés dans l'aire d'étude. Au sein de ces plans d'eau se retrouvent îlots et péninsules (voir (Gauthier et al. 2013) pour les détails; Figure 6).

Trois espèces d'oiseaux nichent essentiellement sur des îlots dans ces plans d'eau: le goéland bourgmestre (Sage 1974, Strang 1976), le plongeon catmarin (Bergman et Derksen 1977), et la bernache de Hutchins (Reese et al. 1987). Quelques oiseaux peuvent prédater les œufs dans les nids de ces espèces, mais c'est le renard arctique, un prédateur généraliste, qui est le principal consommateur d'œufs dans le système d'étude (Angerbjörn et al. 1999, Bêty et al. 2001, Lecomte et al. 2008, McKinnon et Bêty 2009).

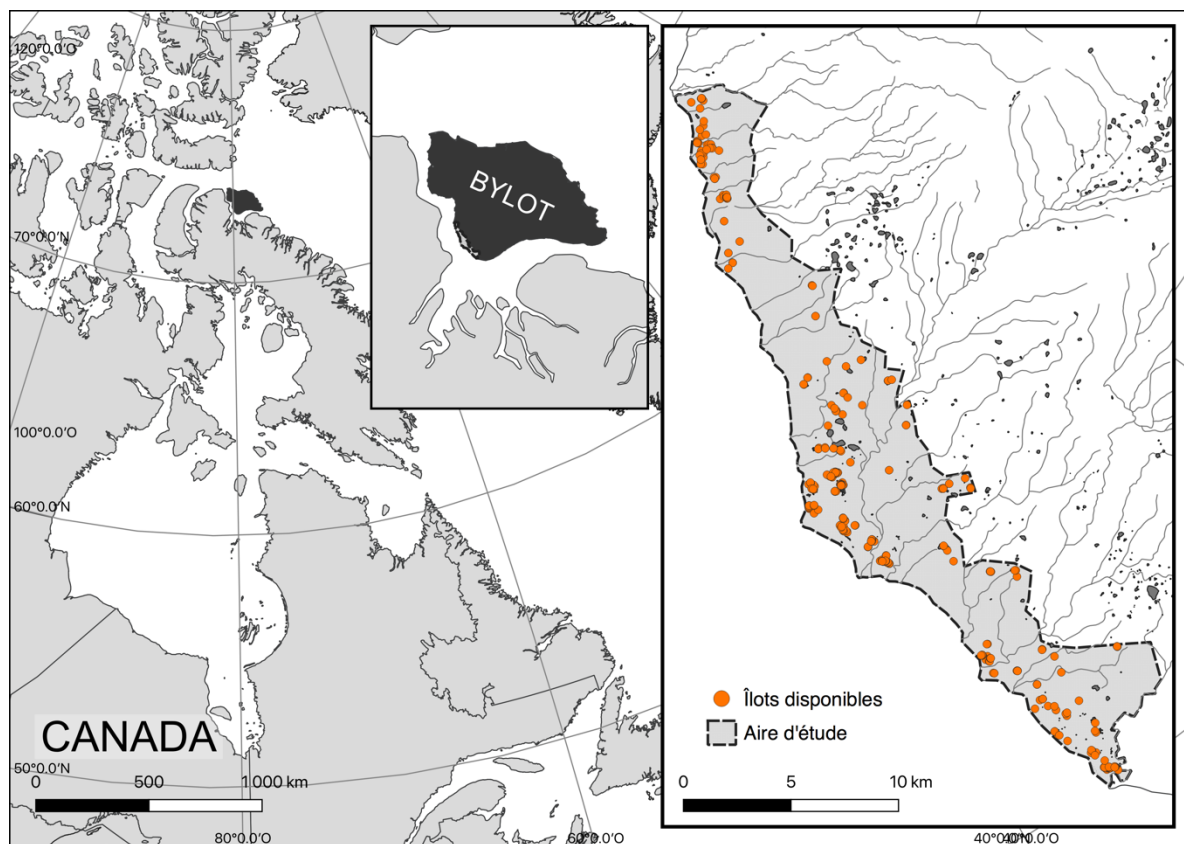


Figure 5. Carte de l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Le panneau de droite montre l'aire d'étude de la plaine sud-ouest de l'île, avec les localisations des 396 îlots disponibles.



Figure 6. Milieux humides et lacs variés retrouvés à travers l'aire d'étude de la plaine sud-ouest de l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Ces plans d'eau abritent souvent des îlots. Crédits photos : MZ.Corbeil-Robitaille (a), É.Duchesne (b, c et d).

Résumé méthodologique

Afin de réaliser l'objectif premier, un intensif inventaire réalisé sur le terrain durant les étés 2018 et 2019 a permis de récolter des données sur les caractéristiques physiques des divers îlots disponibles dans l'aire d'étude, telles la distance à la berge la plus proche ou encore la profondeur d'eau autour des îlots. Leur occupation par l'un des trois oiseaux en question a également été notée. En ce qui a trait au second objectif, les connaissances approfondies sur les reliefs et formes du paysage de l'Île Bylot ont été mises à profit afin

d'identifier et de dresser un inventaire des divers processus qui pouvaient engendrer des îlots-refuges (Ellis et Rochefort 2004, Fortier et Allard 2004, Fortier et al. 2007). Un processus spécifique a par la suite été assigné à chaque îlot.

Résultats principaux

La présente étude permet de montrer que différents processus géomorphologiques et biotiques génèrent des îlots aux caractéristiques physiques variées dans le paysage de la toundra arctique. Les oiseaux nicheurs sélectionnent les îlots qui sont les plus difficilement accessibles aux renards arctiques (c'est-à-dire, isolés par leur distance à la berge et une profondeur d'eau plus élevée autour). Les effets de ces caractéristiques sur la sélection des îlots par les oiseaux ne sont toutefois pas linéaires, la probabilité de rencontrer un nid sur un îlot augmentant parfois drastiquement dans les premiers mètres à la berge. Notre étude illustre également que certains processus, comme la dégradation des polygones à coins de glace en Arctique, génèrent des îlots-refuges qui ont des caractéristiques plus susceptibles d'être sélectionnées par les oiseaux nicheurs. Notre étude permet de faire valoir l'importance de l'intégration de la géodiversité dans les études écologiques pour une meilleure compréhension des systèmes biologiques dans un contexte de changements globaux.

CHAPITRE 1

GÉODIVERSITÉ ET BIODIVERSITÉ : DES OISEAUX NICHEURS SÉLECTIONNENT DES ÎLOTS GÉNÉRÉS PAR LA DÉGRADATION DU PERGÉLISOL EN ARCTIQUE

1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS

L'intégration de la géodiversité à la biodiversité en écologie peut améliorer notre compréhension de la distribution et de l'abondance des espèces dans le paysage physique, particulièrement dans un contexte de changements globaux. La géodiversité fait état de la variabilité des caractéristiques géologiques, géomorphologiques et pédologiques d'un environnement. Certains processus géomorphologiques génèrent des structures physiques aux caractéristiques variées qui peuvent entraver les mouvements des prédateurs, et de fait, affecter la répartition de la biodiversité. Dans la toundra arctique, le principal prédateur terrestre (le renard arctique) a tendance à éviter les zones humides composées d'étangs et d'îlots. Ces îlots peuvent servir de refuges pour les proies et favoriser la coexistence et la persistance des espèces dans les communautés de vertébrés en Arctique. Nous ne savons cependant que peu de choses sur les processus géomorphologiques et biotiques qui génèrent les îlots qui sont sélectionnés par les proies. Tirant parti d'un système naturel bien connu, nous avons examiné les caractéristiques physiques des îlots-refuges sélectionnés par les oiseaux nicheurs dans un écosystème de toundra du Haut-Arctique et les processus géomorphologiques générant ces îlots.

Au cours de deux saisons de reproduction, nous avons déterminé la présence d'oiseaux nicheurs sur des îlots ($N = 396$) situés dans une zone de 150 km^2 dans la plaine sud-ouest de l'Île Bylot (Nunavut, Canada). Comme attendu, nous avons pu constater que trois espèces d'oiseaux choisissaient des îlots moins accessibles aux prédateurs terrestres, l'occurrence de

nids augmentant (souvent de façon non linéaire) avec la distance au rivage et/ou la profondeur d'eau autour de l'îlot. Sur la base d'analyses visuelles d'une image satellite et d'observations faites sur le terrain, nous avons également pu constater que la dégradation des polygones à coins de glace était à l'origine de la grande majorité des îlots distribués dans le paysage (71%). De plus, les îlots résultant de la dégradation des polygones étaient en moyenne plus éloignés du rivage et entourés d'eau plus profonde que ceux générés par des processus biotiques (p. ex. succession et aggradation végétale) et d'autres processus géomorphologiques (p.ex. dégradation des crêtes des plages surélevées, dégradation des plaines des zones humides). Le rôle clé de la dégradation de polygones à l'origine des refuges pour les proies reflète probablement la structure inhérente de notre zone d'étude (c.-à-d. la disposition prédominante en plateaux, en plaines et en dépressions), qui favorise la formation de multiples complexes de polygones. Un changement dans le taux de dégradation des polygones, causé par le réchauffement global, pourrait donc influencer la disponibilité d'îlots refuges dans le paysage. Notre étude renforce davantage le lien entre la géodiversité et la biodiversité de la toundra arctique, en mettant l'accent sur l'origine de caractéristiques physiques du paysage qui influencent les interactions prédateurs-proies dans une communauté de vertébrés.

L'article présenté est intitulé : « *Linking geodiversity and biodiversity : Arctic-nesting birds select islets generated by permafrost degradation* » et sera soumis pour publication dans la revue scientifique « *Science of The Total Environment : Change in cold regions* » à l'été 2023. En tant que première auteure, j'ai participé à l'idéation du projet, la formulation des hypothèses, la revue de littérature et à la récolte d'une partie des données lors des périodes de suivis estivales. J'ai rassemblé les données, avant de réaliser les analyses visuelles de la photo satellite et les analyses statistiques. Je suis responsable de la rédaction du présent article. Éliane Duchesne, deuxième autrice, est professionnelle de recherche pour la Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique à l'Université du Québec à Rimouski. Éliane a grandement contribué à l'idéation du projet, à la mise en place du plan d'échantillonnage, de même qu'à la récolte de données, aux réflexions subséquentes en lien avec les analyses statistiques et leur interprétation. Elle est responsable, en majeure partie,

de la révision du manuscrit. Daniel Fortier, troisième auteur, est professeur en géographie à l'Université de Montréal et chercheur au Laboratoire de géomorphologie et de géotechnique des régions froides. Il a notamment contribué en m'accompagnant dans l'identification des processus géomorphologiques à l'origine des îlots recensés et à l'association processus-îlots. Il a également participé aux réflexions sur le projet en lien avec la géodiversité et fait des révisions. Christophe Kinnard, quatrième auteur, est professeur en sciences de l'environnement à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Il a orienté les réflexions en tout début de parcours et a revu et corrigé le manuscrit dans ses derniers instants. Enfin, Joël Bêty, mon directeur de recherche, est professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Joël a développé l'idée originale menant à la rédaction de cet article. Il m'a accompagné.e. lors de chacune des étapes de réflexion et de rédaction, dans l'identification des objectifs et des hypothèses et dans l'interprétation biologique des résultats. Il est responsable de la coordination et de la collecte des données de terrain et satellitaires qui ont été utilisées pour ce projet. Il a grandement contribué à la rédaction et la révision de l'article et du mémoire subséquent.

1.2 LINKING GEODIVERSITY AND BIODIVERSITY: ARCTIC-NESTING BIRDS SELECT ISLETS GENERATED BY PERMAFROST DEGRADATION

Madeleine-Zoé Corbeil-Robitaille^{1,2,3*}, Éliane Duchesne^{2,3}, Daniel Fortier^{3,4}, Christophe Kinnard^{3,5}, Joël Bêty^{1,2,3*}

¹Département de Biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada; ²Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Rimouski, Québec, Canada; ³Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada; ⁴Département de géographie de la Faculté des arts et sciences de l'Université de Montréal et Laboratoire de géomorphologie et de géotechnique des régions froides, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada; ⁵Département des sciences environnementales, Université du Québec à Trois-Rivières et ²Chaire de recherche du Canada en hydrologie de la cryosphère, Trois-Rivières, Québec, Canada

* corresponding author emails: mzoecr@gmail.com; joel_bety@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

Integrating geodiversity in biodiversity research can improve our understanding of species distribution patterns and abundance. Geomorphological processes generating physical characteristics of the environment that hinder predator movements can affect biodiversity through interspecific interactions. In the Arctic tundra, the main terrestrial predator (the Arctic fox) tends to avoid patches of wetlands composed of ponds with islets, which can act as refuges for prey and promote species coexistence in vertebrate communities. However, little is known about the processes generating islets selected by prey. The main goals of our study were to identify i) the physical characteristics of islets (refuges) selected by Arctic-nesting birds and ii) the geomorphological processes generating these islets in a High-Arctic tundra ecosystem. Over two breeding seasons, we determined the occurrence of nesting birds (Glaucous gull, *Larus hyperboreus*; Cackling goose, *Branta hutchinsii*; Red-throated loon, *Gavia stellata*) on islets (N = 396) found over a 150 km² area on the southwest plain of Bylot Island (Nunavut, Canada). Compared to available islets, occupied islets were located further away from the shore (10.6 m ± 7.3 vs 7.4 m ± 6.8) and surrounded by deeper

water ($33.6 \text{ cm} \pm 10.6$ vs $28.1 \text{ cm} \pm 11.5$). As expected, we found that all three bird species selected islets less accessible to Arctic foxes, with nesting occurrence increasing (linearly or nonlinearly) with distance to shore and/or water depth around the islet. Based on the analysis of a satellite image and visual field observations, we found that ice-wedge polygon degradation generated the vast majority of islets in the landscape (71%). Moreover, islets resulting from polygon degradation were on average farther from the shore and surrounded by deeper water compared to those generated by biotic (e.g., vegetation succession and aggradation) and other geomorphological processes (e.g., raised beach crest degradation, wetland plain degradation). The key role of polygon degradation in the origin of prey refuges likely reflects the inherent structure of our study area (i.e., predominant arrangement of plateaus, flat lowlands and depressions), which promotes the formation of multiple polygon complexes. Polygon degradation is expected to continue and accelerate in response to climate change. The number of refuges may increase, but current refuges, most of which are remains of polygon, could degrade and some may disappear. Changes in the rate of polygon degradation could thus affect Arctic tundra biodiversity by altering predator-prey interactions.

1.4 INTRODUCTION

Assessing how and to what extent biotic interactions and abiotic processes determine species distribution and occurrence in natural communities is a central goal in ecology. As abiotic conditions set the stage for living species, geodiversity is often seen as the foundation of biodiversity (Gray et al. 2013, Beier et de Albuquerque 2015). Geodiversity, defined as the natural range of geological, geomorphological, and soil features (Gray 2004), characterizes the available physical environments and can shape species distribution (Burnett et al. 1998, Lawler et al. 2015, Alahuhta et al. 2020). Therefore, inclusion of geodiversity in biodiversity research can improve our understanding of biodiversity patterns and our ability

to anticipate the impact of global changes on wildlife (Brazier et al. 2012, Tukiainen et al. 2022).

Predation is one of the key biotic interactions that can shape species distribution at various spatiotemporal scales (Menge et Sutherland 1976, Lima 1998, Wisz et al. 2013). Physical characteristics of the environment can hinder predator movements in a landscape and create habitat patches with reduced predation risk, which can be used by prey species to avoid predation (i.e., prey refuges (Mallory et Forbes 2011, Gorini et al. 2012, Gauthier et al. 2015)). The presence of refuges in the landscape can contribute to the persistence of species vulnerable to predation and partly drive spatial distribution patterns of both predators and prey (Holt 1987, Lima 1998, Berryman et Hawkins 2006).

In Arctic vertebrate communities, prey refuges can promote species occurrence and coexistence (Léandri-Breton et Bêty 2020, Clermont et al. 2021, Duchesne et al. 2021). For example, terrestrial predators like Arctic foxes tend to avoid patches of wetlands composed of ponds with islets that can limit their movements compared to surrounding dryer habitats (Grenier-Potvin et al. 2021). Islets can thus act as important refuges commonly used by tundra prey, such as Arctic-nesting birds (Sittler et al. 2000, Lecomte et al. 2008, Gauthier et al. 2015). Consequently, Arctic-nesting birds nesting on islets are less affected by large-scale spatial and annual variation in predation pressure (Clermont et al. 2021, Duchesne et al. 2021).

Nowadays, it is well established that the physical landscape of the Arctic tundra is strongly affected by global warming through permafrost-related changes (Jorgenson et al. 2010, Andresen et Loughheed 2015, Liljedahl et al. 2016, Farquharson et al. 2019), leading to potential alterations of habitats used by wildlife (Berteaux et al. 2017). Although the presence of refuges like islets can modulate species interactions and distribution in Arctic vertebrate communities, little is known about the abiotic processes generating refuges selected by various prey species. Hence, it is difficult to anticipate the impact of warming on the availability of refuges in the landscape. A better integration of geodiversity into Arctic

biodiversity study could thus improve our understanding of species distribution, abundance and vulnerability to warming.

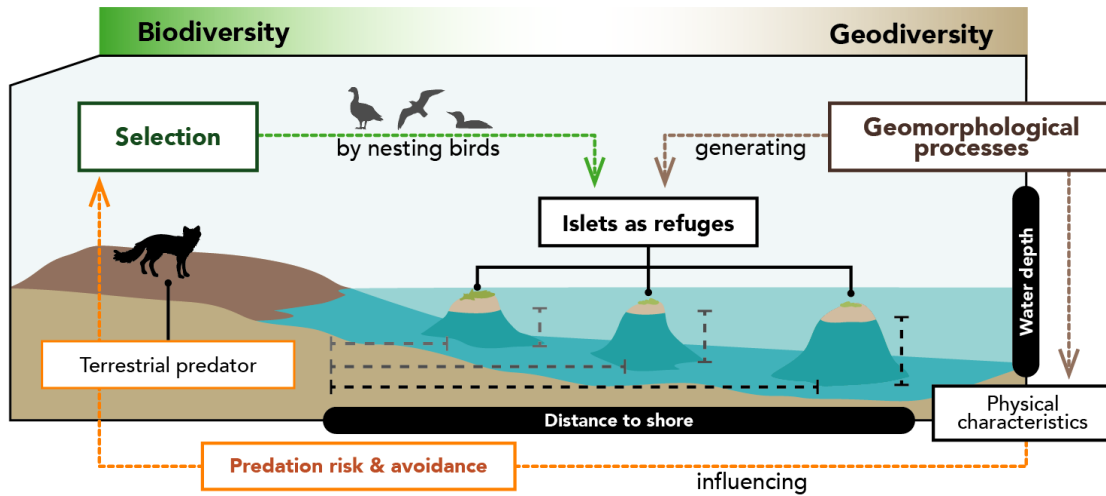


Figure 7. Schematic representation illustrating the link between geomorphological processes, physical characteristics of the landscape and predator-prey interaction in the Arctic tundra. Birds are expected to select islets less easily accessible by the main predator, the Arctic fox (those farther from the shore and surrounded by deeper water) because it can reduce nest predation risk. Hence, geomorphological processes that generate physical characteristics that hinder Arctic fox movements could influence Arctic bird's distribution patterns and abundance.

In this study, we aim to i) identify the physical characteristics (distance to shore, water depth, surfaces) of islets as refuges selected by Arctic-nesting birds and ii) identify the main geomorphological processes generating islets found in a High-Arctic tundra landscape (Figure 7). We first mapped and characterized the islets found on the southwest plain of Bylot Island, located north of Baffin Island in the Canadian Arctic. We then examined whether islet characteristics affect nest site selection by three tundra bird species known to nest mostly on islets (Glaucous gull (*Larus hyperboreus*); Cackling goose (*Branta hutchinsii*); Red-throated loon (*Gavia stellata*)). We hypothesized that birds would select islets less easily accessible by Arctic foxes (i.e., those farther from the shore and surrounded by deeper water). Using satellite image and field observations, we further associated each islet with a specific geomorphological or biotic process underlying its presence in the landscape. As surface

hydrology, microtopography and permafrost dynamics strongly interact in the Arctic (Woo et Young 2003, Liljedahl et al. 2016, Nitzbon et al. 2019), we expected that permafrost-related geomorphological processes would generate a large proportion of the islets available in flat lowlands and upland plateaus throughout the study area.

1.5 METHODS

Study area

We conducted summer fieldwork over two years (2018–2019) on the southwest plain of Bylot Island, vast Migratory Bird Sanctuary, Sirmilik National Park, Nunavut, Canada (72°54'N, 79°54'W). The study area is composed of flat lowlands and upland plateaus incised by valleys and glacial rivers, and characterized by extensive continuous permafrost (active layer ranges between 30 cm to 100 cm deep (Fortier et al. 2006)). Most of the area is covered with mesic tundra in the uplands and an assemblage of mesic tundra and wetlands in the lowlands (Gauthier et al. 2013). Lakes, ponds and complex of polygonal wetlands are scattered across lowlands and coastal areas.

More than 35 bird species, including waterfowl, shorebirds, seabirds, raptors, and passerines nest in the study area (Lepage et al. 1998). Three of these species nest essentially on islets in water bodies (Figure 8): The Glaucous Gull (*Gulls*); the Red-throated Loon (*Loons*) and the Cackling Goose (*Geese*). The Arctic fox (*Vulpes lagopus*), a generalist predator, is the main nest predator in our study system (Bêty et al. 2001, McKinnon et Bêty 2009, Giroux et al. 2012). Avian predators, such as glaucous gulls, ravens (*Corvus corax*) and jaegers (*Stercorarius parasitus*) do not represent the main cause of nest failure but can nonetheless prey upon eggs of various bird species (Gauthier et al. 1996, Lecomte et al. 2008, McKinnon et Bêty 2009).

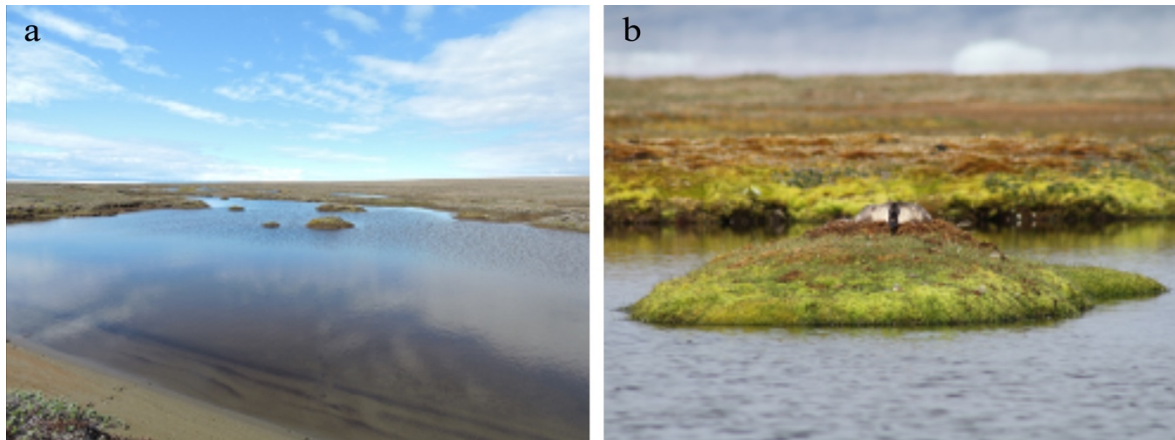


Figure 8. Pictures illustrating a typical water body with few islets (a) and a cackling goose nesting on an islet (b) on Bylot Island (Nunavut, Canada). Photo credits: Jeanne Clermont (a) and Yannick Seyer (b)

Islet characterization, selection and processes

Islet characteristics

We georeferenced islets in the study area using a combination of satellite image analyses and intensive field surveys carried during the bird incubation period (between late June and mid-July). We are confident that we found the vast majority of the islets in the study area. We described islets using the following characteristics: 1) distance to shore (hereafter DISTANCE: shortest distance in meters between the shore and the islet; measured on foot, $\pm 1\text{m}$) and 2) water depth (hereafter DEPTH: maximum water depth in centimeters recorded on the shallowest, generally the shortest, route between the shore and the islet; measured using graduated walking stake, $\pm 5\text{cm}$). These two variables are the ones we aim to focus on, as we hypothesize that these characteristics can impede Arctic fox movement (see (Strang 1976, Lokemoen et Woodward 1992, Zoellick et al. 2004)). We also considered the islet area (hereafter IsletArea; exposed surface of the islet) and the waterbody area (hereafter LakeArea; waterbody surface entirely covered by water) as they could be additional proximal parameters used by birds to select their nesting site, whether because of physical restrictions, to nest, to raise young or to carry out their daily activities (Bergman and Derksen 1977, Eberl

and Picman 1993). Areas were estimated by outlining lakes and islet contours (polygons) on a satellite image (*WorldView 3, color and near-infrared; 0.3m resolution; July 2nd, 2020*) using QGIS software (version 3.16 (QGIS Development Team 2021)). Variables used to describe islet characteristics were not significantly correlated (Spearman correlation coefficients varied between 0.09 and 0.44, all $p < 0.10$; R package *corrplot*, version 0.92 (Wei et Simko 2021)).

Islet selection

The occurrence of nesting birds on islets was determined annually (summer 2018 and summer 2019). We systematically visited all known islets in the study area between late June and mid-July, when most birds were incubating. When the islet was occupied by an active nest, we identified the nesting species by direct observation of incubating individuals or with egg/nest characteristics.

Statistical analyses

We used a permutation test to assess whether the mean characteristics of the islets selected by the nesting birds were different from those expected at random. For each characteristic (DISTANCE, DEPTH, IsletArea, LakeArea), we compared the mean value obtained for the islets that were occupied at least once to the distribution of the mean value for 1000 random samples of all known islets (see details in Appendix A; R package *stats*, version 4.0.3 (R Core Team 2020)).

We used logit-link logistic models with a binomial distribution to assess the effect of islet characteristics on the probability of occurrence of a bird species on the islet, considering no random effects (R package *lme4*, version 1.1-27.1; (Bates et al. 2015)). An islet was considered occupied (1) when a nest was found on it at least once during the two-year study period (Manly et al. 2002). Otherwise, it was considered unoccupied (0). All predictor

variables were rescaled by their standard deviation. To account for a potential nonlinear effect of DISTANCE and DEPTH, we used distance-weighted functions (Miguet et al. 2017). Following (Carpenter et al. 2010), we first selected the best fitting decay distance function to transform the distance to shore and water depth according to their declining effect (see the full description in Appendix B). For each of the three bird species, we used Akaike Information criterion corrected for small sample size (AICc) to identify the selected model among a set of models describing the probability of nest occurrence according to islet characteristics (R package *MuMin*, version 1.43.17 (Bartoń 2020)). All candidate models with a ΔAICc lesser than or equal to 2 were considered.

To account for spatial clustering between nest occurrence on islets, we incorporated the geographic coordinates of all islets into our models. The selected models were then tested with and without the coordinates. Parameter estimates were similar with or without geographic coordinates. In addition, adding or removing LakeArea and IsletArea in the models did not affect our conclusions regarding the effects of DISTANCE and DEPTH (results not shown but see full model selection in Appendix E). As LakeArea and IsletArea were missing for some islets, we excluded these surface variables to maximize sample sizes and increase the accuracy of the parameter estimates obtained for DISTANCE and DEPTH, the two main variables of interest.

Table 1. Brief description of the main geomorphological processes (1 to 5) and biotic processes (6) that can generate islets on Bylot Island (Nunavut, Canada). Criteria used to assign an islet to a specific process are listed in supplementary material (Appendix C).

Process		Description
1	Polygon degradation / Low centered polygon degrading in ridge-like islet	Formed by water isolating raised edge(s) of low centered polygon. Furrow between initial polygons remains while polygons are degrading.
2	Polygon degradation / Flat centered or High centered polygon degrading in center-like islet	Formed by water isolating polygon center (essentially flat centered polygons in the study area). Center remains.
3	Other processes	Glacial boulders
4		Raised beach crest degradation
5		Re-exposition or wetland plain degradation (topography, bathymetry)
6	Vegetation succession or aggradation	
		Formed by biotic processes including plant succession or birds, more specifically loons, accumulating vegetation on small shoals to build nests

Processes generating islets

We listed all potential abiotic and biotic processes that could generate islets in our study area using the high-resolution *WorldView* satellite image and visual field observations. Based on extensive knowledge and prior research on the surface landforms in the Arctic tundra of Bylot Island (Ellis et Rochefort 2004, Fortier et Allard 2004, Fortier et al. 2007), we listed five main geomorphological processes that can generate islets in our study area (see Table 1). Two main biotic processes could also lead to islets used by Arctic birds : plant succession may occur in wet plains and loons are known to accumulate vegetation on small submerged shoals to build nests (Bundy 1976, Douglas et Reimchen 1988); both processes can lead to surface aggradation and islet creation. To associate each islet with a specific process, we used a combination of criteria (see the Supplementary Material; Appendix C). Criteria were mainly based on the shape of the water body, the nature of the surrounding terrain (e.g: littoral zone, complex polygon wetland, watershed orientation) and the physical characteristics of the islet.

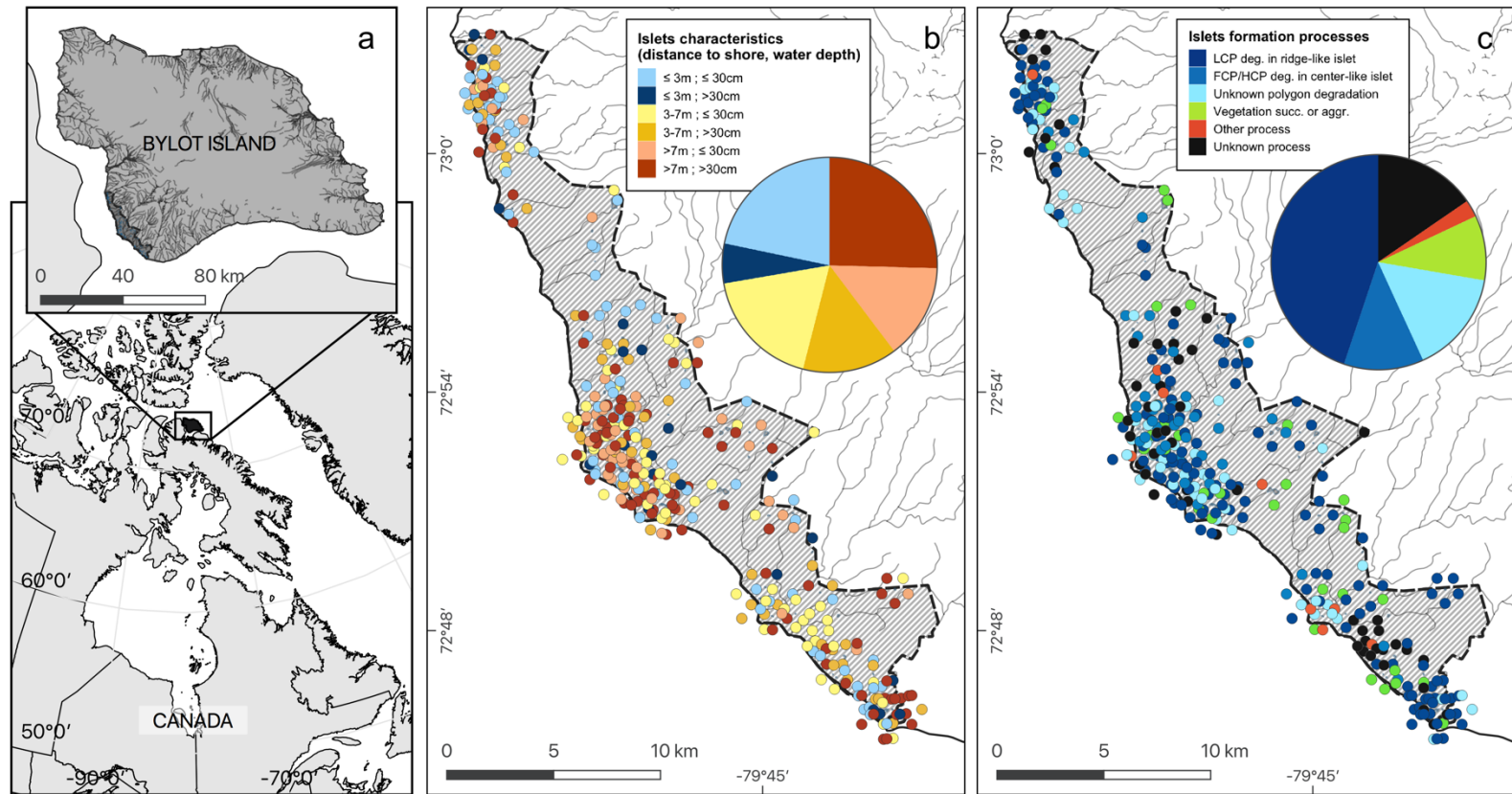


Figure 9. Maps showing a) the study area (hatched area $\sim 150 \text{ km}^2$) on Bylot Island, Nunavut, Canada, b) the spatial distribution of islets with known characteristics (distance to shore and water depth, $N = 350$), and c) the geomorphological or biotic processes that generated these islets based on visual field observations and analysis of a high-resolution satellite image (see also Table 1). The islets located in dense clusters were jittered in concentric circles around their centroid to reduce overlap. Geomorphological processes: LCP.deg = Polygon degradation of Low centered polygon degrading in ridge-like islet; FCP/HCP deg. = Polygon degradation of Flat centered or High centered polygon degrading in center-like islet; Unknown polygon degradation = polygon degradation with unknown shape; “Other processes” = raised beach crest degradation and wetland plain degradation, or glacial boulders; Unknown process = unclassified. Biotic processes = Vegetation succession (succ.) or aggradation (aggr.). See table 1 for more detailed descriptions of the processes.

1.6 RESULTS

Islet characteristics

We found 396 islets in the study area. We determined the distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) of 350 of them (which were used in the subsequent statistical analyzes). These islets were scattered throughout the entire study area and their characteristics varied substantially (DISTANCE and DEPTH ranging from 1 to 54 m and 3 to >41 cm, respectively: Figure 9b, Appendix D). A total of 84 islets out of 350 (24%) were occupied by a nesting bird (Glaucous gull, Cackling goose, or Red-throated loon) at least once during the study period. The occupied islets were on average located further away from the shore and surrounded by deeper water than all available ones (DISTANCE: occupied = $10.6 \text{ m} \pm 7.3 \text{ (s.d.)}$, available = $7.4 \text{ m} \pm 6.8 \text{ (s.d.)}$; $p_{\text{DISTANCE}} = 0.002$; DEPTH: occupied = $33.6 \text{ cm} \pm 10.6 \text{ (s.d.)}$, available = $28.1 \text{ cm} \pm 11.5 \text{ (s.d.)}$; $p_{\text{DEPTH}} = 0.002$).

Islet selection

The probability of nest occurrence on islets was best explained by the distance to shore and water depth around the islets for the three bird species (all selected models included both DISTANCE and DEPTH; Table 2). For some species, the addition of one or both surface variables improved the power of the models, since these variables were included in some models with a $\Delta\text{AICc} \leq 2$. All models with a $\Delta\text{AICc} \leq 2$ incorporated DISTANCE and/or DEPTH variables in global model selection (see full model selection in Appendix E). Although the size of the effect of these two variables was different, their direction and strength were similar for all species, and this, whether surface variables were added or not. All this being considered, the model selected for loons differed very little from the null model.

All species selected islets less easily accessible to Arctic foxes, with nesting occurrence increasing with DISTANCE and/or DEPTH (Figure 10). The inclusion of at least one weighted function in all selected models indicates that nest occurrence probability of all species increased nonlinearly with distance to shore and/or water depth. For example, nest occurrence probability increased sharply with distance along the first meters and gradually stabilized after ~7 meters in gulls (Figure 10).

Table 2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on 3 ground nesting species nest occurrence probability on islets during year 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain. Left panel report best fitted models and the null model, with number of parameters (K), change in AICc from best fitted model ($\Delta AICc$), and Akaike weights (W) for all candidate models with a $\Delta AICc$ lesser or equal to 2. Bullseye « © » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. The right panel report estimated coefficients of the model with the smallest AICc with their 95%CI. Full model selection is presented in Supplementary material (Appendix E).

Model selection					First model summary		
Species	Model	K	$\Delta AICc$	W	Parameter	Estimate	95%CI
a) Cackling goose 	DISTANCE[©] + DEPTH	5	0	0,27	Int	538,5 [	-313,4 ; 1427]
	DEPTH	4	0,1	0,26	DISTANCE [*]	4,9 [	-1,3 ; 14]
	null	1	14,9	0	DEPTH	0,7 [	0,2 ; 1,1]
b) Glaucous gull 	DISTANCE[©] + DEPTH[©]	5	0	0,44	Int	-234,9 [	-1362,5 ; 925]
	null	1	38,3	0	DISTANCE [*]	66,2 [	34 ; 105,9]
					DEPTH [*]	5,5 [	0,2 ; 12,1]
c) Red-throated loon 	DISTANCE + DEPTH[©]	5	0	0,29	Int	-476,4 [	-1424 ; 471]
	DISTANCE	4	0,9	0,19	DISTANCE	0,3 [	0 ; 0,6]
	null	1	4,1	0,04	DEPTH [*]	3,2 [	-0,4 ; 7,1]

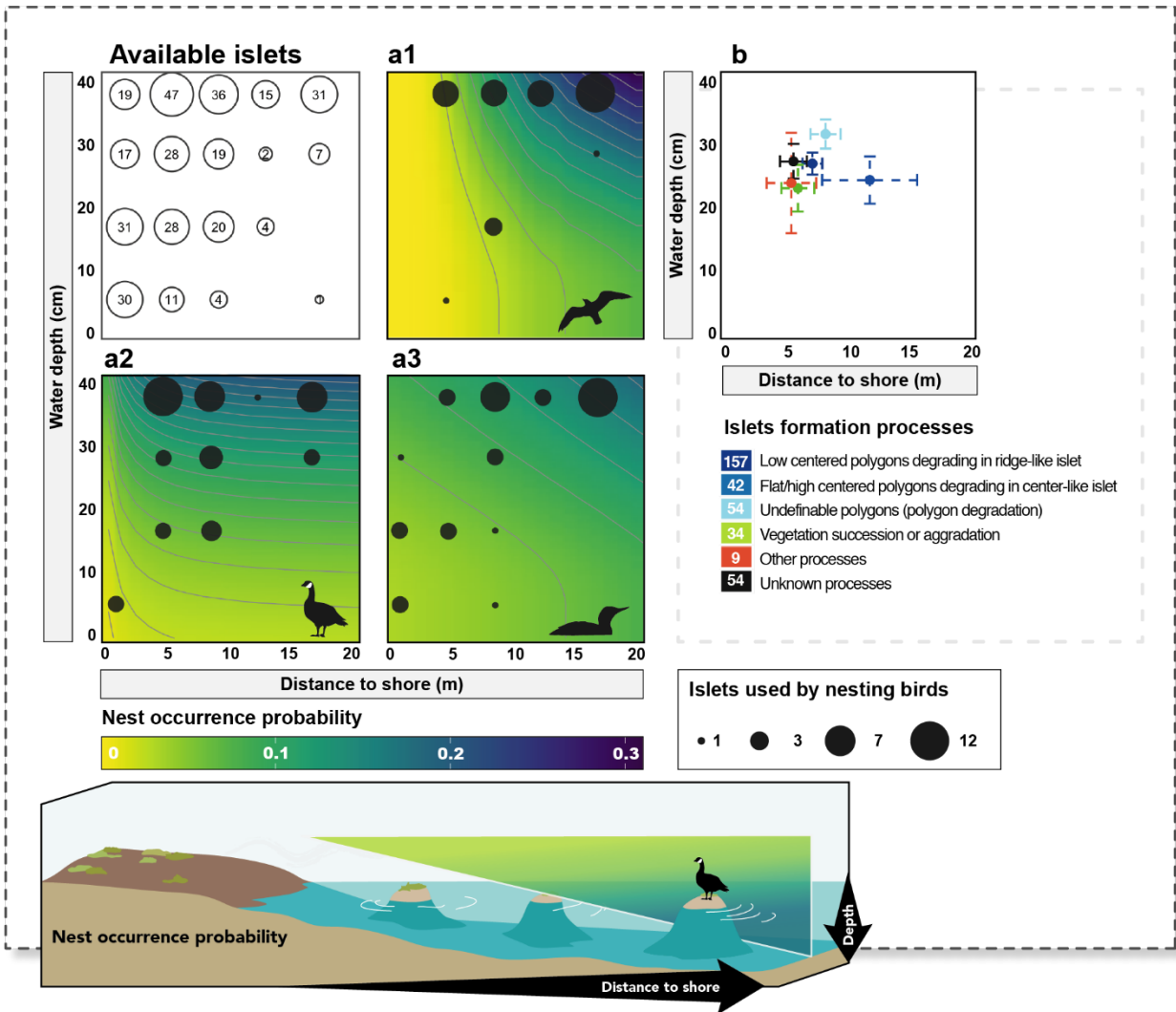


Figure 10. Available islets and probability of nest occurrence on islets as a function of distance to shore and water depth (a1; Glaucous gull, a2; Cackling goose, a3; Red-throated loon). The islets used by nesting birds are shown using dark filled circles. The average characteristics (mean distance to shore and mean water depth) of islets assigned to a specific islet formation process are shown in panel b (error bars show 95% confidence intervals). The number of islets associated with each formation process is indicated in the color legend below panel b. Probabilities were derived from selected models (see also Appendix E).

Processes generating islets

Most of the islets found in the study area (328 out of 396, 83%) were associated with a specific geomorphological or biotic process using visual criteria (see Appendix F). The vast majority (N = 281, 71%) of these islets were generated by polygon degradation, with almost half (N = 177, 45%) associated specifically to low-centered polygon degradation (Figure 9c). The same pattern was observed among the islets with known DISTANCE and DEPTH (72% were generated by polygon degradation; see Appendix D for details and classification of all known islets). We could not assign a specific process in 68 cases as some islets were not clearly visible on the satellite image and field observations were not detailed enough to assign them to a single process.

Islet characteristics (DISTANCE and DEPTH) were not homogenous for islets generated by different processes (Figure 9b). Statistical evidence showed that islets derived from polygonal degradation were on average surrounded by deeper water and farther from the shore than all islets derived from other processes grouped together (N = 350, Wilcoxon signed rank test; DEPTH: polygonal degradation = $28.7 \text{ cm} \pm 11.7 \text{ (s.d.)}$, other processes = $24.1 \text{ cm} \pm 11.1 \text{ (s.d.)}$, $p_{\text{DEPTH}} = 0.013$, DISTANCE: polygonal degradation = $8.1 \text{ m} \pm 7.5 \text{ (s.d.)}$, other processes = $5.7 \text{ m} \pm 3.9 \text{ (s.d.)}$, $p_{\text{DISTANCE}} = 0.041$, respectively. See Appendix D4 and D5 for two-by-two comparisons between all processes).

1.7 DISCUSSION

The presence of refuges in the landscape can be critical for species vulnerable to predation (Berryman et Hawkins 2006) and is known to promote species occurrence and coexistence in Arctic vertebrate communities (Léandri-Breton et Bêty 2020, Clermont et al. 2021, Duchesne et al. 2021). Many Arctic-nesting birds use islets located in patches of wetlands as refuges (Mickelson 1975, Dahlén et Eriksson 2002, Stickney et al. 2002) but little is known about the processes that generate islets with features preferred by birds. In the

present study conducted in the Canadian High Arctic, we found that islet characteristics affect nest site selection by three tundra bird species (Glaucous gull, Cackling goose and Red-throated loon). As expected, birds selected islets located farther from the shore and surrounded by deeper water, which are less accessible to the main nest predator (the Arctic fox). A large proportion (71%) of islets in the landscape were generated by ice-wedge polygon degradation, which also generated islets on average farther from the shore and surrounded by deeper water compared to those generated by other geomorphological or biotic processes. Few attempts have been made before to fully integrate geomorphological processes in birds nest site selection research (Eveillard-Buchoux et al. 2019, Read et al. 2020). To our knowledge, our study is the first conducted in the Arctic that outlines the key role of polygon degradation in the origin of refuges preferred by some tundra nesting birds.

Physical characteristics and nest site selection

Our results showing the effects of the water depth and the distance to shore on nest site selection are consistent with previous studies conducted on waterfowl (Hammond et Mann 1956, Giroux 1981, Lokemoen et Woodward 1992) and loons (Eberl 1993) across North America. However, very few studies were conducted on Arctic-nesting birds and at the microhabitat scale like ours (Dahlén et Eriksson 2002, Weiser et H.G. 2020). Nest site selection can be influenced by several factors that were not considered in our study. Site selection by loons can depend on lake or pond characteristics (e.g., bottom topography, looseness of pond floor, distance to the ocean (Douglas et Reimchen 1988, Eberl 1993). Adding such variables in our analyses would likely improve our ability to explain the probability of nest occurrence on islets. Furthermore, we could not account for inter-annual variations in water levels for studied water bodies. This variation may affect islet characteristics between years, and therefore their probability of use.

Physical characteristics and predator encounter probability

Fine-scale habitat selection is often related to predator avoidance (3rd and 4th scale; (Johnson 1980, Eichholz et al. 2014)) and our results support the hypothesis that birds select nesting sites according to physical characteristics that reduce the probability of encountering their main nest predator. Tundra species using islets as microhabitat refuges can partly escape predator-mediated indirect effects generated by changes in the abundance of other prey species, and increase their persistence in a landscape characterized by high predation risk (Clermont et al. 2021, Duchesne et al. 2021). The use of islets or islands as refuges can increase nesting success likely due to a reduced access or a lower abundance of predators (Kellett et al. 2003). The quality of islets should thus be based on physical characteristics that impede predator movements. Several studies show a decrease in the probability of encountering terrestrial mesopredators (such as foxes, skunks, coyotes and badgers) with an increased distance to shore, as well as increased water depth (Strang 1976, Lokemoen et al. 1992, Zoellick et al. 2004). These physical parameters likely reduce the accessibility of nests on islets because mammalian predators must swim to reach them (Mickelson 1975).

Arctic foxes, as other mesopredators, are generally reluctant to swim, either in open water (Petersen 1990) or through water channels (Zoellick et al. 2004). Moreover, walking in mud seems to be a deterrent for Arctic foxes (S.Lai, pers. obs). A complete immersion in cold water or mud followed by a drying or cleaning process (Dickerson et al. 2012) likely generate significant energetic costs in canids. Maximum jumping range and leg length of foxes are likely two main biomechanical constraints that limit their ability to reach an islet without requiring swimming. For instance, (Strang 1976) reported that most of the unsuccessful Glaucous gull nests on islets were within fox jumping distance from shore. When the islet is beyond maximum jumping distance and if water depth is greater than the leg length, the predator should be forced to fully immerse itself to wade to the targeted islet (Zoellick et al. 2004). The non-linear increase in the probability of occurrence of a gull nest in the very first few meters to shore likely reflects these predator biomechanical constraints

and potentially outlines a mechanism explaining fine-scale islet selection based on physical characteristics. A better knowledge of Arctic fox movements in wetland patches and of the effect of various biomechanical constraints on its capacity to reach islets would improve our ability to quantify the quality of refuges available in the landscape.

Role of biotic and abiotic processes in generating potential refuges

In the Arctic, cryoturbation and frost cracking are the dominant geomorphological processes that shape the surface of permafrost. The polygonal networks resulting from these processes results in pronounced microtopographic reliefs (Minke et al. 2009, Jorgenson et al. 2015). The degradation of polygons is a cyclical process (French 2017), resulting in the partial inundation of the landform. Our study highlighted the role of this main geomorphological process, ice-wedge polygon degradation, in the origin of islets as refuges selected by tundra nesting birds. This is likely due to the inherent structure of the study area. Indeed, the low elevation as well as the predominant arrangement of plateaus, flat lowlands and depressions throughout the southwest plain of Bylot Island have allowed for the formation of multiple polygon complexes, created by the growth of ice wedges, with a significant water supply over time (Gauthier et al. 2013). The complex structure of partially degraded wetlands is thought to increase selection by breeding birds. Using an artificial nest experiment and behavioural observations, (Lecomte et al. 2008) observed that Arctic foxes travelled slower between geese nests through wetlands than in mesic tundra, probably reducing their overall foraging success. Therefore, islets located in wetlands could further protect birds from a potential predator encounter.

Biotic processes such as vegetation aggradation or succession are the second most common processes that generated islets in the study area (about 10% of those that could be classified). We may have underestimated the number of islets associated to this category, as they are generally smaller and perhaps harder to interpret in the field or to classify using satellite images. Some of them may have fallen into the category of islets generated by an unknown process. Since plant succession is triggered by minor variation in water levels with

the presence of colonizing plants surrounding the water body (Magnússon et al. 2020), islets derived from plant succession are less likely to be found in deep water or far from the shore (hence less likely to be selected by birds, see above). Then, islets derived from vegetation aggradation require a biotic activity, here realized by Red-throated loons. They are known for building up their nest by gathering mud and decaying vegetation on a shoal in a shallow pond or on emergent grasses and sedges in wet grassy shallow waters, building up “loon-made islands” (Davis 1972, Bundy 1976). Water depth surrounding the islets formed by such processes thus remained relatively shallow. Other processes generated islets with features less selected by birds. It could be partly explained by the geomorphological context in which these processes took place. For instance, the low-lying southwest plain of Bylot Island is mainly the result of marine, fluvio-glacial and aeolian sediment deposition, dominated by tertiary sedimentary rocks, mostly sandstone and shale (Jackson et Davidson 1975, Klassen 1982). Therefore, the presence of glacial boulders in glacial drifts is rather uncommon. Isostatic uplifting, still ongoing in a part of Bylot Island, generated a succession of narrow coastal ridges from raised beaches, between which shallow wetlands were formed (Woo et Young 2003). Their degradation generated few islets. The close parallel organization of coastal raised beaches reduces the possibility of having large distances between an islet and its nearest shore.

Role of climate change and refuges sensitivity

In the Arctic tundra, climate warming could affect the availability or quality of refuges like islets *via* an impact on surface hydrology or permafrost structural shifts at a local scale (Saulnier-Talbot et al. *soumis*). The complexity of the interactions between the components that govern the dynamics of ice-rich soils as well as the scale at which those shifts happen make it difficult to predict how islet availability will change over time (Francis et al. 2009, Grosse et al. 2013, French 2017, Bouchard et al. 2020). However, the current warming trend brings an increase in extreme seasonal temperature variation events and variations in hydrological fluxes that may further enable the degradation of ice wedges and underlying

permafrost in the Arctic tundra (Frampton et al. 2013, Liljedahl et al. 2016, Farquharson et al. 2019). This could rapidly lead not only to the degradation of polygonal complexes into shallow thermokarst ponds, but also to a positive feedback amplifying the rate at which these changes occur (Jorgenson et al. 2010, Bouchard et al. 2020). Some ponds in wetlands and lakes are even more susceptible to degradation due to their shallow water depth (Langer et al. 2016).

If ice-wedge polygon degradation by thermokarst in ice-rich soils is natural and inevitable at both short and long term (French 2017), the current rate of change may further alter islet availability depending on the actual state of degradation observed in wetlands. In the study area, lowlands, wetlands and complex polygonal systems present various levels of degradation. In a polygonal environment at an early degradation state, the increase in soil degradation by thermokarst processes could generate a greater number of islets by isolating polygonal emerged structures during the formation of thermokarst ponds, which can progressively coalesce together (Hopkins 1949). The opposite scenario could occur in already well-degraded environments where similar processes could accelerate ground subsidence leading to the destruction of pre-existing islets by the coalescence of ponds into thermokarst lakes (Bouchard et al. 2020). In this situation, the overall number of islets could eventually decrease, which would thus represent a loss of essential habitat structures for birds. Further investigations would be needed to better evaluate the net effects of warming on the fate of ice wedge polygons in wetlands and their impact on the availability of islets in the Arctic landscape.

Our study is original as it bridges geomorphological processes and Arctic wildlife microhabitat selection, focussing on key biotic interactions taking place at small spatial scale in a heterogeneous landscape highly sensitive to warming. By affecting positively or negatively the availability of refuges for prey, the effect of global warming on some geomorphological processes will likely alter predator-prey interactions and species distribution patterns in the Arctic landscape. Considering the critical importance of complex wetlands for avian biodiversity (Lecomte et al. 2008, Smith et al. 2020), a better integration of geodiversity into Arctic biodiversity studies should improve our ability to assess the impact of global warming on tundra ecosystems.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

Field techniques were approved by Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

This research was made possible by the logistical support provided by the Bylot Island field station of the Center for Northern Studies located in Sirmilik National Park (Parks Canada). We are grateful to the community of Mittimatalik, the Mittimatalik Hunters & Trappers Organization and the staff from Sirmilik National Park for supporting the Bylot Island long-term monitoring program. We are grateful to all the people that supported and participated in the Bylot Island long-term monitoring program. This research was logistically supported by the Polar Continental Shelf Program (PCSP) and PCSP staff in Resolute and has been financially supported by PCSP, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Weston family Award for Northern Research through the Association of Canadian Universities for Northern Studies (ACUNS), the Northern Scientific Training Program (NSTP), the Fonds de recherche du Québec – Nature and Technologies (FRQNT) and the Fondation de l’UQAR.

We thank Esther Levesque, Samuel Gagnon, Alexis Robitaille and Karine Rioux for their insight on geomorphological and biotic processes, and Frédéric Bouchard as well as Dominique Berteaux for their welcomed suggestions. We also thank Andréanne Beardsell, Kaïla Bêty, Frédéric Dulude-de Broin, Andra Florea, Louis Moisan, Frédéric Letourneux as well as the goose, fox and lemming teams for their ideas and fieldwork. M.-C. Cadieux and M-J. Rioux provided essential support through coordination of field work campaigns and data management. We thank A. Caron who provided support with the statistical analyses and finally, we have special thanks to Pierre Legagneux for saving precious data (and his own life).

1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Appendix A

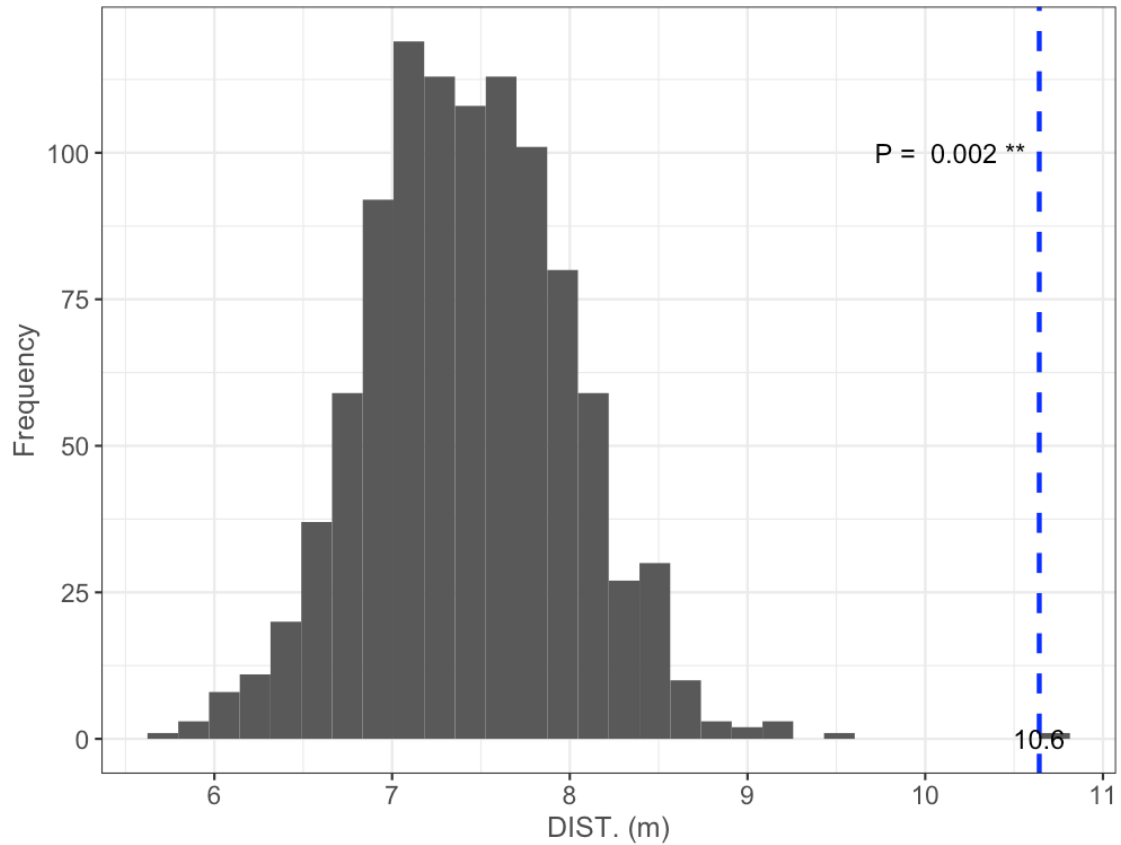


Figure A1. Permutation test comparing mean DISTANCE of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets (N = 97, mean = 10.6m; $p_{\text{DISTANCE}} = 0.002^{**}$)

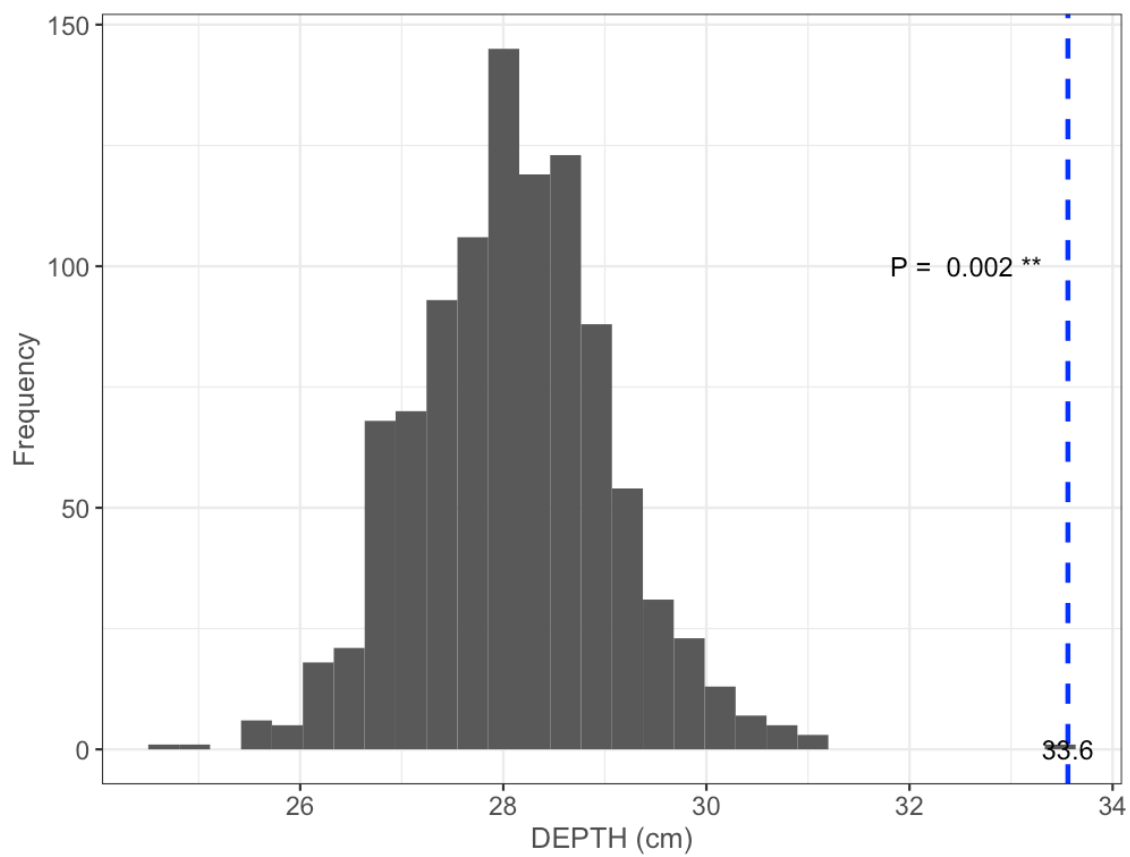


Figure A2. Permutation test comparing mean DEPTH of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets ($N = 97$, mean = 33.6cm; $p_{\text{DEPTH}} = 0.002^{**}$)

We were able to outline the islet area (surface) and water body area of 315 islets for which we had DISTANCE and DEPTH. Average IsletArea and LakeArea tended to be greater although not statistically different for occupied and available islets (*IsletArea*: $P = 0.102$; *LakeArea*: $P = 0.078$, respectively).

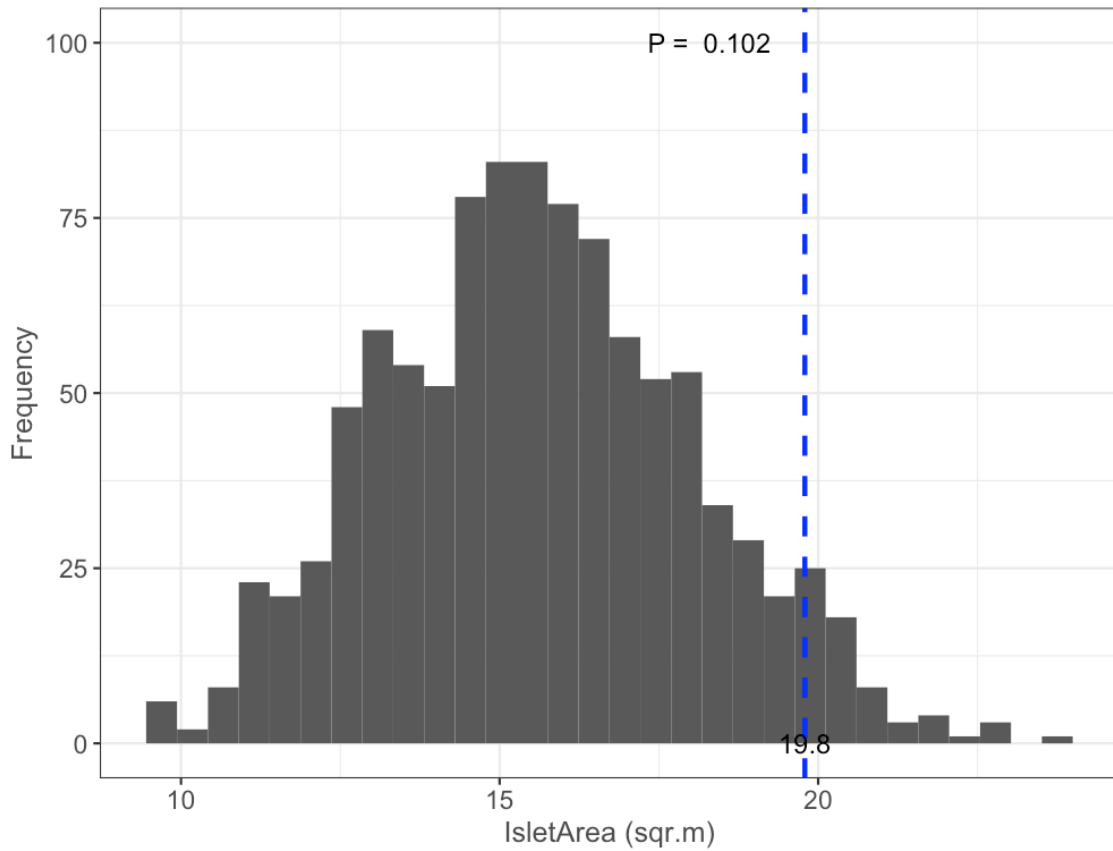


Figure A3. Permutation test comparing mean IsletArea of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets ($N = 97$, mean = 19.8 sqr.m; $p_{\text{IsletArea}} = 0.102$)

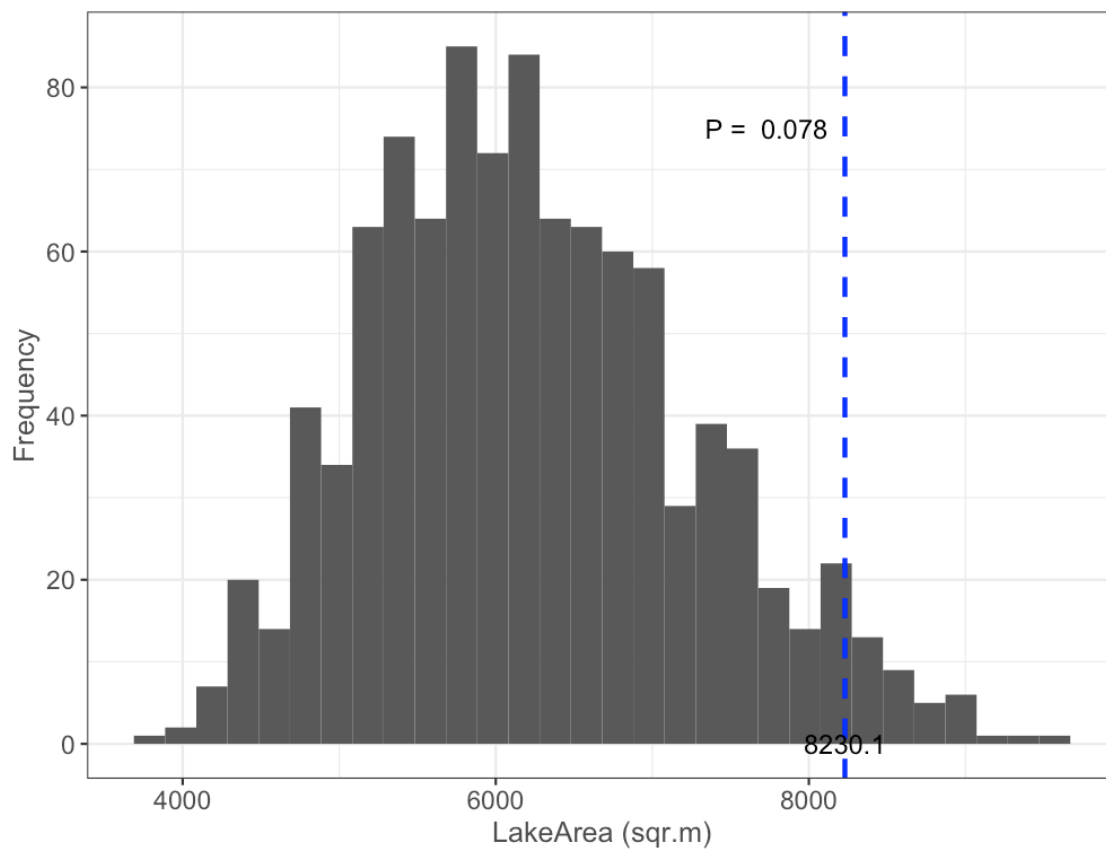


Figure A4. Permutation test comparing mean LakeArea of islets occupied by nesting birds (blue broken line) to 1000 random samples (grey bars) of 97 known islets (N= 97, mean = 8230.1 sqr.m; $p_{\text{LakeArea}}=0.078$).

Appendix B

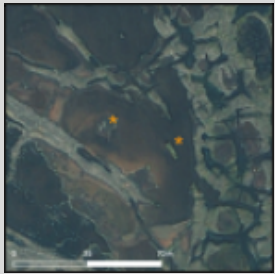
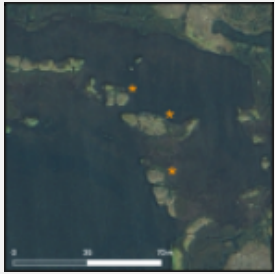
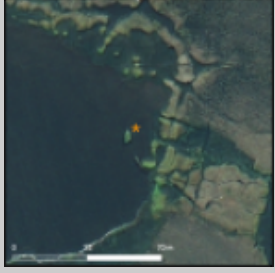
Distance weighted functions enable the consideration of the continuously declining effect of the surrounding landscape on an ecological response with increasing distance from the point where the response is measured (Miguet et al. 2017). It seemed adequate to work this way with our variables. We first selected the best fitting decay distance function to transform the distance to shore and water depth according to their declining effect as seen in (Carpenter et al. 2010). For this, we first transformed each variable according to the equation $\exp^{-\alpha/\text{DISTANCE or DEPTH}}$, α ranging between the minimum and the maximum rescaled distance or rescaled depth ($\alpha_{\text{DISTANCE min}} = 0.04$, $\text{max} = 8$; $\alpha_{\text{DEPTH min}} = 0.25$, $\text{max} = 4$). The resulting values ranged from 0 to 1, the highest value representing the effect of the variable at high distance to shore or great water depth.

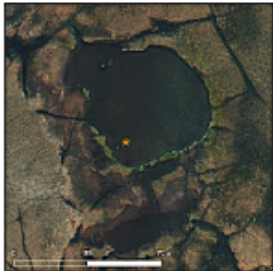
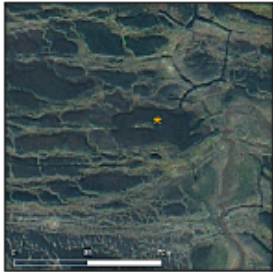
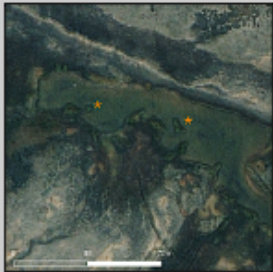
For each species, we then created a whole set of complete models with geographic coordinates, surface measures and various DISTANCE and DEPTH decay distance functions. Corrected Akaike's Information Criterion (AICc) was used to determine best fitting models. Decay distance functions in complete models presenting the lowest AICc were considered the most competitive and were then used in all competing global models (DISTANCE = $\exp^{-0.04/\text{DISTANCE}}$ for all species and DEPTH = $\exp^{-1.75/\text{DEPTH}}$ for Cackling goose and DEPTH = $\exp^{-4/\text{DEPTH}}$ for Red-throated loon and Glaucous gull; R package *MuMin*, version 1.43.17, (Bartoń 2020)).

For each species, 34 models including surfaces variables were built using every combination of chosen decay distance function with un-transformed islet characteristics. They have been compared to 10 simplified global models excluding surface variables (see Appendix E). Final models with a $\text{AICc} \leq 2$ were considered as competitive (R package *MuMin*, version 1.43.17 (Bartoń 2020)).

Appendix C

Table C1. List of geomorphological processes generating islets on Bylot Island (Nunavut, Canada) and visual criteria or characteristics used to assign a given islet to a specific process. Examples of islets (orange stars) identified on high-resolution satellite image are also shown. Table has been split to fit page layout.

Process	Description	Shape	Feature	Surroundings	Coloration	Picture
Polygon degradation / Low centered polygon degrading in ridge-like islet	Formed by water isolating raised edge(s) of low centered polygon. Furrow between initial polygons remains while polygons are degrading.	Small and narrow to large	Visible furrow line	Aligned or isolated	Heterogenous, green to brown, center remain is usually darker, submerged or not	
Polygon degradation / Flat centered or High centered polygon degrading in center-like islet	Formed by water isolating polygon center (essentially flat centered polygons in the study area). Center remains.	Low surface: perimeter ratio, substantial size	No visible furrow line	Bordered by deep and large furrows	Usually, uniform green or brown	
Polygon degradation/ Undefinable polygon	Lack of conclusive evidence	All sizes and shapes	Not enough clues	Clearly in a polygonal wetland area	All types of coloration	

Vegetation aggradation or succession	Formed by various biotic processes including plant succession or birds accumulating vegetation on small shoals to build nests (Bundy 1976, Douglas and Reimchen 1988). They have been validated by field observations.	Really small, circular		Close to shore and in shallow ponds (bottom usually visible)	Dark green hue	
Glacial boulders	Large blocks or boulders deposited by glacial drifts, mainly found in postglacial lakes, as deposition of those boulders by marine drifts is unlikely.	Field observations only				
Raised beach crest degradation	Formed by water isolating degraded raised beach crests (marine deposit aggradation with water recession during coastal water levels variation (Muller and Barr 1966)).	Rectangular, long and narrow	Parallel to other crests	In raised beaches and deltas, aligned with other crests (bottom visible)	All types of coloration	
Re-exposition or wetland plain degradation (topography, bathymetry)	Formed by water level variation; exposition of uneven surficial deposits following wetland drainage in various lakes and ponds.	All sizes and shapes	Smooth edges	No polygonal structures, sandy and /or shallow pond's bottom	All types of coloration	
Unidentifiable	Lack of conclusive clues or islet not visible on satellite					

Appendix D

Table D1. All known (N= 396) islet characteristics and proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process.

Process	Processes		Occupation	
	N	%	N.occ	% occ
LCP deg. in ridge-like islet	177	45	45	11
FCP/HCP deg. in center-like islet	47	12	8	2
Unknown polygon degradation	57	14	16	4
Vegetation succ. or aggr.	38	10	11	3
Other process	9	2	3	1
Unknown process	68	17	14	4

Table D2. Characteristics for all islets with known DISTANCE (in meters) and DEPTH (in centimeters; N = 350) with proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process. Mean $\pm$ SD and range (min – max) are provided for each characteristic.

Process	Processes		DISTANCE				DEPTH				Occupation	
	N	%	meanD	sdD	minD	maxD	meanP	sdP	minP	maxP	N.occ	% occ
LCP deg. in ridge-like islet	157	45	7	6	0	35	28	12	5	41	38	11
FCP/HCP deg. in center-like islet	42	12	12	13	0	54	25	13	4	41	8	2
Unknown polygon degradation	54	15	8	5	1	25	33	9	10	41	15	4
Vegetation succ. or aggr.	34	10	6	4	1	18	24	11	5	41	10	3
Other process	9	3	5	3	1	10	25	11	7	41	3	1
Unknown process	54	15	5	4	0	20	28	11	3	41	10	3

Table D3. Characteristics for all islets with known DISTANCE (in meters), DEPTH (in centimeters), IsletArea (in square meters) and LakeArea (in square meters; N = 315) with proportion of islets occupied by a nesting bird (N.occ; % occ.) at least once over two years for each islet formation process. Mean $\pm$ SD and range (min – max) are provided for each characteristic.

Process	Processes		DISTANCE				DEPTH				IsletArea				LakeArea				Occupation	
	N	%	meanD	sdD	minD	maxD	meanP	sdP	minP	maxP	meanI	sdI	minI	maxI	meanL	sdL	minL	maxL	N.occ	% occ
LCP deg. in ridge-like islet	155	49	7	6	0	35	28	12	5	41	17	29	1	200	4738	4804	321	25424	38	12
FCP/HCP deg. in center-like islet	42	13	12	13	0	54	25	13	4	41	34	46	2	188	10471	10178	709	25424	8	3
Unknown polygon degradation	53	17	8	5	1	25	34	9	10	41	10	11	1	70	3764	3115	556	16290	15	5
Vegetation succ. or aggr.	33	10	6	4	1	18	24	11	7	41	5	7	0	29	8550	19084	193	78711	9	3
Other process	8	3	5	3	1	10	25	12	7	41	15	15	1	47	28765	52708	737	140886	2	1
Unknown process	24	8	6	4	1	15	29	12	3	41	5	7	1	29	3005	4926	844	25424	5	2

Table D4. Wilcoxon signed rank test comparing mean distances to shore between categories of processes generating islets (N=350). Sample size (NP1, NP2), Wilcoxon signed rank test statistic (W_i), p-values as well as their significance are shown.

Category 1	Category 2	NP1	NP2	W_i	p	p.signif
LCP deg. in ridge-like islet	FCP/HCP deg. in center-like islet	157	42	2719.5	0.081	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Unknown polygon degradation	157	54	3462.0	0.044	*
LCP deg. in ridge-like islet	Vegetation succ. or aggr.	157	34	2952.0	0.332	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Other process	157	9	809.5	0.463	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Unknown process	157	54	4999.0	0.049	*
FCP/HCP deg. in center-like islet	Unknown polygon degradation	42	54	1154.5	0.882	ns
FCP/HCP deg. in center-like islet	Vegetation succ. or aggr.	42	34	916.0	0.035	*
FCP/HCP deg. in center-like islet	Other process	42	9	246.0	0.161	ns
FCP/HCP deg. in center-like islet	Unknown process	42	54	1529.5	0.003	**
Unknown polygon degradation	Vegetation succ. or aggr.	54	34	1232.5	0.007	**
Unknown polygon degradation	Other process	54	9	341.5	0.053	ns
Unknown polygon degradation	Unknown process	54	54	2048.0	0.000	***
Vegetation succ. or aggr.	Other process	34	9	152.0	0.988	ns
Vegetation succ. or aggr.	Unknown process	34	54	986.0	0.561	ns
Other process	Unknown process	9	54	269.0	0.615	ns

Table D5. Wilcoxon signed rank test comparing mean water depths between categories of processes generating islets (N=350). Sample size (NP1, NP2), Wilcoxon signed rank test statistic (W_i), p-values as well as their significance are shown.

Category 1	Category 2	NP1	NP2	W_i	p	p.signif
LCP deg. in ridge-like islet	FCP/HCP deg. in center-like islet	157	42	3693.5	0.224	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Unknown polygon degradation	157	54	3358.5	0.020	*
LCP deg. in ridge-like islet	Vegetation succ. or aggr.	157	34	3226.0	0.053	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Other process	157	9	834.0	0.357	ns
LCP deg. in ridge-like islet	Unknown process	157	54	4228.0	0.978	ns
FCP/HCP deg. in center-like islet	Unknown polygon degradation	42	54	764.0	0.005	**
FCP/HCP deg. in center-like islet	Vegetation succ. or aggr.	42	34	761.5	0.621	ns
FCP/HCP deg. in center-like islet	Other process	42	9	193.0	0.930	ns
FCP/HCP deg. in center-like islet	Unknown process	42	54	978.0	0.245	ns
Unknown polygon degradation	Vegetation succ. or aggr.	54	34	1343.0	0.0002	***
Unknown polygon degradation	Other process	54	9	355.5	0.025	*
Unknown polygon degradation	Unknown process	54	54	1801.0	0.032	*
Vegetation succ. or aggr.	Other process	34	9	148.0	0.893	ns
Vegetation succ. or aggr.	Unknown process	34	54	702.0	0.062	ns
Other process	Unknown process	9	54	190.0	0.296	ns

Appendix E

Table E1.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Glaucous gull nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350).

Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE* + DEPTH*	-234.87	-0.38	0.21			66.22	5.52	binomial(logit)	5	-66.83	143.84	0.00	0.44
DISTANCE* + DEPTH	-226.07	-0.38	0.20		0.65	66.34		binomial(logit)	5	-66.90	143.98	0.14	0.41
DISTANCE*	-394.37	-0.20	0.36			76.65		binomial(logit)	4	-68.92	145.95	2.11	0.15
DISTANCE + DEPTH*	198.12	-0.62	-0.16	0.43			8.05	binomial(logit)	5	-75.43	161.04	17.20	0.00
DISTANCE + DEPTH	207.63	-0.63	-0.17	0.43	0.95			binomial(logit)	5	-75.50	161.17	17.33	0.00
DEPTH*	459.90	-0.85	-0.41				9.79	binomial(logit)	4	-79.26	166.63	22.79	0.00
DEPTH	471.02	-0.87	-0.42		1.16			binomial(logit)	4	-79.33	166.79	22.94	0.00
DISTANCE	-32.45	-0.34	0.06	0.60				binomial(logit)	4	-80.62	169.35	25.51	0.00
null	-2.56							binomial(logit)	1	-90.06	182.13	38.29	0.00
spatial	278.64	-0.60	-0.24					binomial(logit)	3	-88.58	183.22	39.38	0.00

Table E1.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Glaucous gull nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315). Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	IsletArea	LakeArea	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE* + DEPTH* + LakeArea	-362.70	-0.33	0.35			57.05	6.57		0.45	binomial(logit)	6	-62.62	137.51	0.00	0.28
DISTANCE* + DEPTH + LakeArea	-354.99	-0.34	0.35		0.77	57.30			0.45	binomial(logit)	6	-62.69	137.66	0.15	0.26
DISTANCE* + DEPTH* + Areas	-391.57	-0.31	0.38			58.42	6.62	-0.05	0.47	binomial(logit)	7	-62.58	139.52	2.02	0.10
DISTANCE* + DEPTH + Areas	-384.54	-0.32	0.37		0.78	58.71		-0.05	0.47	binomial(logit)	7	-62.65	139.67	2.16	0.09
DISTANCE* + DEPTH*	-366.40	-0.30	0.35			65.75	5.86			binomial(logit)	5	-65.00	140.19	2.68	0.07
DISTANCE* + DEPTH	-356.12	-0.31	0.34		0.69	65.85				binomial(logit)	5	-65.07	140.34	2.84	0.07
DISTANCE* + LakeArea	-510.07	-0.15	0.48			69.94			0.38	binomial(logit)	5	-65.45	141.09	3.58	0.05
DISTANCE* + DEPTH*+ IsletArea	-366.76	-0.30	0.35			65.77	5.86	0.00		binomial(logit)	6	-65.00	142.27	4.76	0.03
DISTANCE* + DEPTH+ IsletArea	-356.72	-0.31	0.34		0.69	65.88		0.00		binomial(logit)	6	-65.07	142.42	4.92	0.02
DISTANCE*	-491.69	-0.14	0.45			76.65				binomial(logit)	4	-67.36	142.84	5.33	0.02
DISTANCE* + Areas	-521.25	-0.15	0.49			70.62		-0.02	0.38	binomial(logit)	6	-65.44	143.15	5.64	0.02
DISTANCE*+ IsletArea	-484.35	-0.14	0.45			76.11		0.02		binomial(logit)	5	-67.35	144.90	7.39	0.01
DISTANCE + DEPTH* + LakeArea	34.16	-0.56	0.01	0.29			9.42		0.39	binomial(logit)	6	-70.52	153.31	15.80	0.00
DISTANCE + DEPTH + LakeArea	42.71	-0.56	0.00	0.30	1.11				0.38	binomial(logit)	6	-70.64	153.55	16.04	0.00
DEPTH* + LakeArea	210.73	-0.73	-0.16				11.00		0.47	binomial(logit)	5	-72.16	154.52	17.01	0.00
DEPTH + LakeArea	221.36	-0.74	-0.17		1.29				0.46	binomial(logit)	5	-72.33	154.85	17.35	0.00
DISTANCE + DEPTH* + Areas	34.45	-0.56	0.01	0.29			9.42	0.00	0.39	binomial(logit)	7	-70.52	155.40	17.89	0.00
DISTANCE + DEPTH + Areas	41.45	-0.56	0.00	0.30	1.11			0.00	0.38	binomial(logit)	7	-70.64	155.64	18.14	0.00
DEPTH* + Areas	233.32	-0.74	-0.18				10.81	0.11	0.45	binomial(logit)	6	-71.94	156.16	18.65	0.00
DISTANCE + DEPTH*	18.54	-0.51	0.02	0.41			8.21			binomial(logit)	5	-72.99	156.16	18.66	0.00
DISTANCE + DEPTH	29.77	-0.52	0.01	0.41	0.97					binomial(logit)	5	-73.06	156.30	18.80	0.00
DEPTH + Areas	243.05	-0.75	-0.19		1.27			0.11	0.44	binomial(logit)	6	-72.12	156.51	19.01	0.00
DISTANCE + DEPTH*+ IsletArea	28.34	-0.51	0.01	0.40			8.20	0.02		binomial(logit)	6	-72.98	158.23	20.73	0.00
DISTANCE + DEPTH+ IsletArea	38.55	-0.52	0.00	0.40	0.97			0.02		binomial(logit)	6	-73.05	158.37	20.87	0.00
DEPTH*	244.64	-0.72	-0.19				9.80			binomial(logit)	4	-76.33	160.79	23.28	0.00
DEPTH	257.46	-0.73	-0.21		1.16					binomial(logit)	4	-76.42	160.96	23.45	0.00
DEPTH*+ IsletArea	282.03	-0.74	-0.23				9.56	0.19		binomial(logit)	5	-75.71	161.62	24.12	0.00
DEPTH+ IsletArea	293.73	-0.75	-0.25		1.13			0.19		binomial(logit)	5	-75.81	161.82	24.31	0.00
DISTANCE+ LakeArea	-160.89	-0.27	0.19	0.51					0.25	binomial(logit)	5	-77.11	164.41	26.91	0.00
DISTANCE	-146.34	-0.26	0.18	0.57						binomial(logit)	4	-78.43	164.98	27.47	0.00
DISTANCE + Areas	-159.70	-0.27	0.19	0.51				0.00	0.25	binomial(logit)	6	-77.11	166.49	28.98	0.00
DISTANCE + IsletArea	-136.42	-0.27	0.17	0.56				0.03		binomial(logit)	5	-78.41	167.02	29.52	0.00
null	-2.45									binomial(logit)	1	-87.32	176.66	39.15	0.00
spatial	148.22	-0.51	-0.11							binomial(logit)	3	-85.67	177.42	39.92	0.00

Table E2.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Cackling geese nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350). Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE* + DEPTH	538.52	-0.85	-0.50		0.66	4.85		binomial(logit)	5	-116.88	243.93	0.00	0.27
DEPTH	676.11	-0.97	-0.63		0.78			binomial(logit)	4	-117.96	244.04	0.11	0.26
DISTANCE + DEPTH	594.48	-0.89	-0.55	0.17	0.71			binomial(logit)	5	-117.28	244.72	0.79	0.18
DISTANCE* + DEPTH*	459.47	-0.77	-0.42			5.20	3.79	binomial(logit)	5	-117.77	245.71	1.77	0.11
DEPTH*	598.08	-0.88	-0.55				4.61	binomial(logit)	4	-118.99	246.10	2.16	0.09
DISTANCE + DEPTH*	513.40	-0.80	-0.47	0.19			4.09	binomial(logit)	5	-118.15	246.47	2.54	0.08
DISTANCE*	321.45	-0.62	-0.29			9.28		binomial(logit)	4	-121.79	251.70	7.77	0.01
DISTANCE	416.85	-0.66	-0.38	0.34				binomial(logit)	4	-123.14	254.39	10.46	0.00
spatial	551.35	-0.78	-0.51					binomial(logit)	3	-126.21	258.48	14.55	0.00
null	-1.99							binomial(logit)	1	-128.42	258.86	14.92	0.00

Table E2.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Cackling geese nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315). Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	IsletArea	LakeArea	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE + DEPTH + Areas	511.59	-0.83	-0.47	0.43	0.67			0.40	-1.60	binomial(logit)	7	-106.85	228.07	0.00	0.28
DISTANCE + DEPTH* + Areas	433.25	-0.74	-0.39	0.45			3.89	0.41	-1.62	binomial(logit)	7	-107.53	229.43	1.35	0.14
DISTANCE* + DEPTH + Areas	490.75	-0.82	-0.45		0.69	5.85		0.45	-1.12	binomial(logit)	7	-107.56	229.48	1.40	0.14
DEPTH + Areas	615.78	-0.93	-0.57		0.81			0.42	-0.95	binomial(logit)	6	-108.83	229.94	1.87	0.11
DISTANCE + DEPTH + LakeArea	411.60	-0.76	-0.37	0.48	0.68				-1.25	binomial(logit)	6	-109.33	230.94	2.87	0.07
DISTANCE* + DEPTH* + Areas	411.10	-0.74	-0.38			6.10	4.02	0.45	-1.11	binomial(logit)	7	-108.38	231.13	3.05	0.06
DEPTH* + Areas	532.11	-0.84	-0.49				4.77	0.43	-0.94	binomial(logit)	6	-109.76	231.78	3.71	0.04
DISTANCE + DEPTH* + LakeArea	331.05	-0.68	-0.29	0.50			3.87		-1.26	binomial(logit)	6	-110.13	232.53	4.45	0.03
DEPTH+ IsletArea	522.29	-0.86	-0.48		0.76			0.25		binomial(logit)	5	-111.74	233.68	5.61	0.02
DISTANCE* + DEPTH + LakeArea	400.25	-0.77	-0.36		0.70	5.22			-0.63	binomial(logit)	6	-110.96	234.18	6.11	0.01
DEPTH + LakeArea	527.02	-0.88	-0.48		0.82				-0.54	binomial(logit)	5	-112.02	234.23	6.16	0.01
DISTANCE* + DEPTH+ IsletArea	433.46	-0.78	-0.39		0.68	3.54		0.24		binomial(logit)	6	-111.20	234.67	6.60	0.01
DEPTH	485.39	-0.85	-0.44		0.78					binomial(logit)	4	-113.37	234.86	6.79	0.01
DEPTH*+ IsletArea	447.12	-0.78	-0.40				4.49	0.26		binomial(logit)	5	-112.62	235.43	7.35	0.01
DISTANCE + DEPTH+ IsletArea	497.40	-0.84	-0.45	0.06	0.73			0.24		binomial(logit)	6	-111.68	235.63	7.56	0.01
DISTANCE* + DEPTH	383.53	-0.76	-0.34		0.69	3.88				binomial(logit)	5	-112.72	235.64	7.57	0.01
DISTANCE + Areas	373.75	-0.62	-0.34	0.67				0.40	-1.83	binomial(logit)	6	-111.78	235.83	7.76	0.01
DISTANCE + DEPTH	426.42	-0.79	-0.38	0.14	0.72					binomial(logit)	5	-112.94	236.08	8.00	0.01
DISTANCE* + DEPTH* + LakeArea	319.86	-0.68	-0.28			5.49	4.02		-0.61	binomial(logit)	6	-111.92	236.12	8.04	0.01
DISTANCE* + DEPTH*+ IsletArea	359.11	-0.70	-0.32			3.78	3.94	0.25		binomial(logit)	6	-112.00	236.28	8.20	0.00
DEPTH* + LakeArea	444.06	-0.79	-0.40				4.81		-0.51	binomial(logit)	5	-113.08	236.36	8.28	0.00
DEPTH*	409.53	-0.77	-0.37				4.61			binomial(logit)	4	-114.34	236.82	8.74	0.00
DISTANCE + DEPTH*+ IsletArea	417.14	-0.75	-0.37	0.07			4.30	0.24		binomial(logit)	6	-112.51	237.29	9.21	0.00
DISTANCE* + DEPTH*	307.84	-0.68	-0.27			4.15	3.98			binomial(logit)	5	-113.62	237.43	9.35	0.00
DISTANCE + DEPTH*	347.83	-0.70	-0.31	0.15			4.20			binomial(logit)	5	-113.80	237.80	9.73	0.00
DISTANCE* + Areas	295.23	-0.59	-0.27			10.18		0.42	-1.04	binomial(logit)	6	-112.85	237.97	9.90	0.00
DISTANCE+ LakeArea	284.56	-0.57	-0.25	0.70					-1.46	binomial(logit)	5	-114.35	238.89	10.82	0.00
DISTANCE* + LakeArea	204.64	-0.53	-0.18			9.99			-0.57	binomial(logit)	5	-116.30	242.80	14.73	0.00
DISTANCE*+ IsletArea	256.23	-0.57	-0.23			7.83		0.24		binomial(logit)	5	-116.36	242.91	14.84	0.00
DISTANCE*	203.24	-0.54	-0.17			8.50				binomial(logit)	4	-118.00	244.13	16.06	0.00
DISTANCE + IsletArea	350.22	-0.62	-0.31	0.24				0.21		binomial(logit)	5	-117.97	246.13	18.06	0.00
DISTANCE	298.97	-0.59	-0.26	0.30						binomial(logit)	4	-119.04	246.22	18.14	0.00
spatial	419.01	-0.69	-0.38							binomial(logit)	3	-121.52	249.11	21.04	0.00
null	-1.87									binomial(logit)	1	-123.69	249.40	21.32	0.00

Table E3.1. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH) on Red-throated loons nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=350). Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE + DEPTH*	-476.36	0.34	0.47	0.34			3.17	binomial(logit)	5	-100.91	211.99	0.00	0.29
DISTANCE + DEPTH	-475.97	0.34	0.47	0.34	0.36			binomial(logit)	5	-101.03	212.23	0.25	0.26
DISTANCE	-528.68	0.43	0.52	0.43				binomial(logit)	4	-102.39	212.89	0.91	0.19
DEPTH*	-297.98	0.18	0.30				4.45	binomial(logit)	4	-103.31	214.73	2.75	0.07
DEPTH	-295.49	0.17	0.29		0.52			binomial(logit)	4	-103.48	215.08	3.09	0.06
DISTANCE* + DEPTH*	-365.00	0.23	0.36			2.63	3.84	binomial(logit)	5	-102.93	216.04	4.05	0.04
null	-2.30							binomial(logit)	1	-107.04	216.09	4.11	0.04
DISTANCE* + DEPTH	-363.61	0.23	0.36		0.44	2.68		binomial(logit)	5	-103.08	216.34	4.36	0.03
DISTANCE*	-445.53	0.32	0.43			5.15		binomial(logit)	4	-105.12	218.35	6.37	0.01
spatial	-316.27	0.24	0.31					binomial(logit)	3	-106.76	219.60	7.61	0.01

Table E3.2. Generalized linear model selection of the effects of distance to shore (DISTANCE) and water depth (DEPTH), as well as islet surface and lake surface (IsletArea and LakeArea, and Areas if both surfaces are considered) on Red-throated loons nest occurrence probability on islets during years 2018 and 2019 on Bylot Island Southwest plain (N=315). Asterisk « * » indicates that a distance weighted function was used for a given variable. Models with an AICc ≤ 2 are highlighted in grey.

Models	(Int.)	Long.	Lat.	DISTANCE	DEPTH	DISTANCE*	DEPTH*	IsletArea	LakeArea	Family	K	logLik	AICc	Δ AICc	w
DISTANCE* + DEPTH*	-566.88	0.37	0.52			38.51	3.85			binomial(logit)	5	-74.43	159.05	0.00	0.19
DISTANCE* + DEPTH	-560.15	0.37	0.52		0.45	38.60				binomial(logit)	5	-74.49	159.17	0.13	0.18
DISTANCE*	-622.84	0.47	0.57			45.34				binomial(logit)	4	-75.73	159.59	0.54	0.14
DISTANCE* + DEPTH* + LakeArea	-568.90	0.38	0.53			36.61	3.93		0.12	binomial(logit)	6	-74.29	160.84	1.79	0.08
DISTANCE* + DEPTH + LakeArea	-562.35	0.37	0.52		0.46	36.70			0.12	binomial(logit)	6	-74.35	160.97	1.92	0.07
DISTANCE* + DEPTH*+ IsletArea	-591.62	0.38	0.55			39.77	3.89	-0.07		binomial(logit)	6	-74.36	160.98	1.94	0.07
DISTANCE* + DEPTH+ IsletArea	-584.60	0.38	0.54		0.45	39.87		-0.07		binomial(logit)	6	-74.42	161.11	2.06	0.07
DISTANCE* + LakeArea	-625.97	0.47	0.57			43.99			0.09	binomial(logit)	5	-75.64	161.47	2.42	0.06
DISTANCE*+ IsletArea	-640.39	0.47	0.58			46.38		-0.06		binomial(logit)	5	-75.68	161.55	2.50	0.05
DISTANCE* + DEPTH* + Areas	-597.70	0.39	0.56			37.87	3.98	-0.08	0.14	binomial(logit)	7	-74.18	162.73	3.68	0.03
DISTANCE* + DEPTH + Areas	-590.91	0.38	0.55		0.47	37.96		-0.09	0.14	binomial(logit)	7	-74.24	162.85	3.80	0.03
DISTANCE* + Areas	-646.58	0.48	0.59			45.05		-0.07	0.10	binomial(logit)	6	-75.57	163.41	4.36	0.02
DISTANCE + DEPTH*	-361.75	0.25	0.36	0.35			5.66			binomial(logit)	5	-79.16	168.52	9.47	0.00
DISTANCE + DEPTH	-353.29	0.24	0.35	0.35	0.67					binomial(logit)	5	-79.22	168.64	9.59	0.00
DISTANCE + DEPTH*+ IsletArea	-406.89	0.28	0.40	0.40			5.69	-0.14		binomial(logit)	6	-78.93	170.13	11.09	0.00
DISTANCE + DEPTH+ IsletArea	-398.44	0.27	0.39	0.40	0.67			-0.14		binomial(logit)	6	-78.99	170.25	11.20	0.00
DISTANCE + DEPTH* + LakeArea	-360.13	0.25	0.35	0.31			5.81		0.12	binomial(logit)	6	-79.02	170.31	11.26	0.00
DISTANCE + DEPTH + LakeArea	-352.02	0.24	0.35	0.31	0.68				0.12	binomial(logit)	6	-79.09	170.44	11.39	0.00
DEPTH*	-183.54	0.07	0.18				7.05			binomial(logit)	4	-81.51	171.15	12.10	0.00
DEPTH	-173.43	0.06	0.17		0.83					binomial(logit)	4	-81.59	171.30	12.25	0.00
DEPTH* + LakeArea	-202.93	0.08	0.20				7.22		0.23	binomial(logit)	5	-80.76	171.70	12.66	0.00
DEPTH + LakeArea	-193.45	0.07	0.19		0.85				0.22	binomial(logit)	5	-80.84	171.88	12.83	0.00
DISTANCE + DEPTH* + Areas	-404.83	0.27	0.40	0.36			5.83	-0.14	0.13	binomial(logit)	7	-78.78	171.92	12.87	0.00
DISTANCE + DEPTH + Areas	-396.78	0.26	0.39	0.36	0.69			-0.15	0.13	binomial(logit)	7	-78.84	172.04	12.99	0.00
DISTANCE	-436.92	0.40	0.42	0.48						binomial(logit)	4	-82.28	172.69	13.64	0.00
DEPTH*+ IsletArea	-179.31	0.07	0.18				7.00	0.04		binomial(logit)	5	-81.49	173.17	14.12	0.00
DEPTH+ IsletArea	-169.39	0.06	0.17		0.83			0.04		binomial(logit)	5	-81.57	173.32	14.28	0.00
DEPTH* + Areas	-202.49	0.08	0.20				7.22	0.00	0.23	binomial(logit)	6	-80.75	173.78	14.73	0.00
DEPTH + Areas	-193.10	0.07	0.19		0.85			0.00	0.22	binomial(logit)	6	-80.84	173.96	14.91	0.00
DISTANCE + IsletArea	-471.04	0.42	0.46	0.53				-0.14		binomial(logit)	5	-82.06	174.31	15.26	0.00
DISTANCE+ LakeArea	-437.62	0.41	0.42	0.47					0.05	binomial(logit)	5	-82.26	174.71	15.66	0.00
DISTANCE + Areas	-471.79	0.42	0.46	0.51				-0.14	0.06	binomial(logit)	6	-82.02	176.32	17.27	0.00
null	-2.45									binomial(logit)	1	-87.32	176.66	17.61	0.00
spatial	-205.41	0.19	0.20							binomial(logit)	3	-87.25	180.57	21.52	0.00

Appendix F

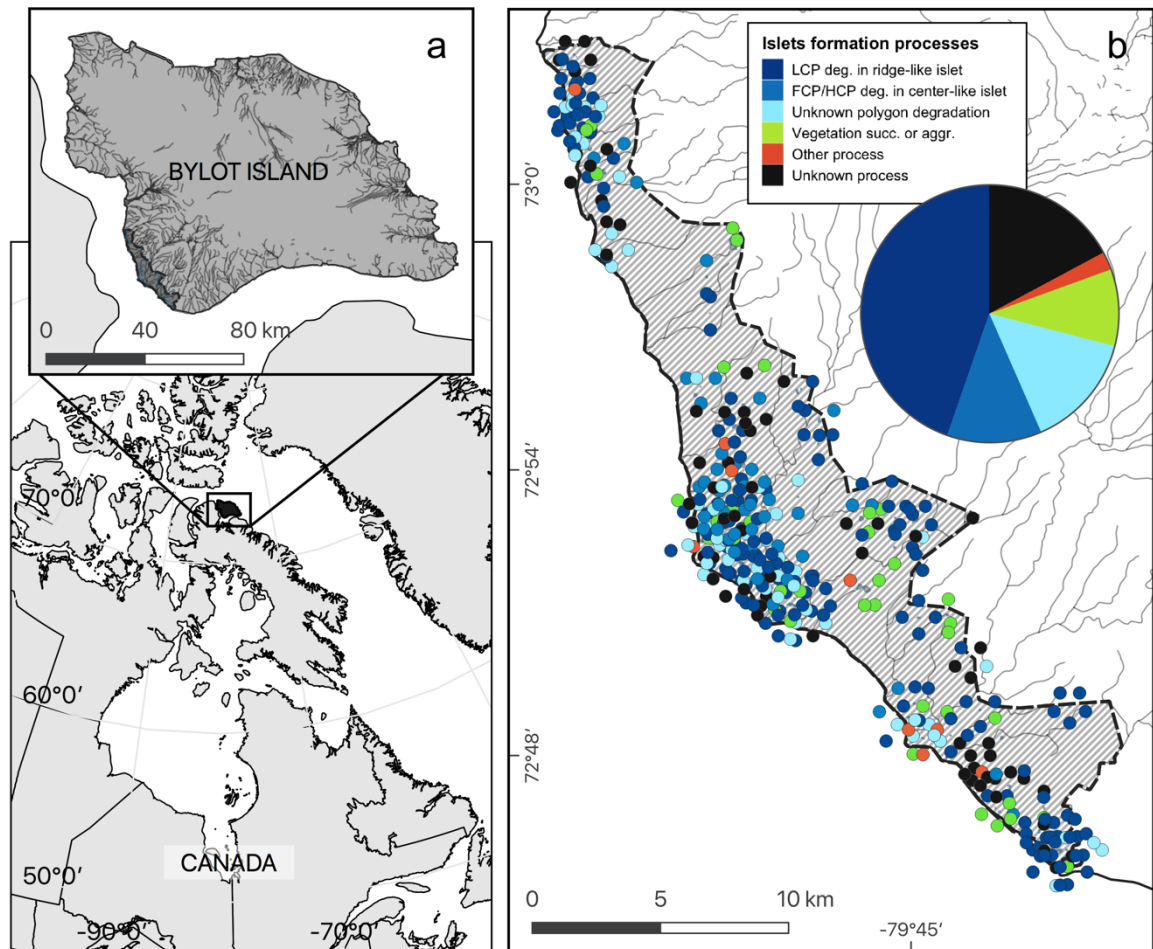


Figure F1. Map showing a) the study area (hatched area $\sim 150 \text{ km}^2$) on Bylot Island, Nunavut, Canada and b) the geomorphological or biotic processes that generated these islets ($N = 396$), based on visual field observations and analysis of a high-resolution satellite image and field observations (see also Table 1). The islets located in dense clusters were jittered in concentric circles around their centroid to reduce overlap.

Geomorphological processes: *LCP.deg* = Polygon degradation of Low centered polygon degrading in ridge-like islet; *FCP/HCP deg.* = Polygon degradation of Flat centered or High centered polygon degrading in center-like islet; *Unknown polygon degradation* = polygon degradation with unknown shape; “Other processes” = raised beach crest degradation and wetland plain degradation, or glacial boulders; *Unknown process* = unclassified. Biotic processes = Vegetation succession (succ.) or aggradation (aggr.). See table C1 for more detailed descriptions of the processes.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Contributions

En déterminant les processus géomorphologiques et biotiques à l'origine des îlots sélectionnés comme refuges anti-prédation par la faune aviaire dans le paysage de la toundra arctique de l'Île Bylot, notre étude contribue à l'établissement d'un lien concret entre biodiversité faunique et géodiversité arctique. Notre travail s'ajoute donc au corpus encore naissant de recherches en biodiversité qui intègrent des composantes de la géodiversité en milieu polaire (Tukiainen et al. 2022).

Nos modèles statistiques basés sur l'analyse de données récoltées sur quelques centaines d'îlots illustrent l'influence de paramètres physiques sur la sélection de refuges par trois espèces d'oiseaux nicheurs dans le Haut-Arctique canadien. Cette démonstration nous permet notamment d'améliorer notre compréhension des facteurs abiotiques proximaux qui déterminent la répartition des espèces à fine échelle spatiale dans un écosystème nordique et jette une lumière nouvelle sur l'impact de potentielles altérations du paysage physique sur la biodiversité.

Les approches multidisciplinaires sont de plus en plus pertinentes et sollicitées dans une optique de conservation et dans le contexte des bouleversements environnementaux auxquels la biodiversité est exposée. Nous montrons, grâce à un protocole de télédétection relativement simple couplé à un suivi annuel sur le terrain, la variété des processus engendrant des structures qui agissent comme refuges et favorisent la biodiversité en Arctique. En se penchant sur la sélection par la biodiversité aviaire des structures générées par les dynamiques du pergélisol, notre étude renforce l'importance même de celui-ci dans l'écosystème arctique. Le réchauffement global a déjà des retombées négatives sur la stabilité et la structure du pergélisol en Arctique (Jorgenson et al. 2010, Andresen et Loughheed 2015,

Liljedahl et al. 2016), ce qui peut avoir une incidence sur la structure des habitats utilisés par le vivant. De plus, les changements climatiques amènent une instabilité dans les régimes de conditions abiotiques et mitigent notre capacité à les anticiper, augmentant potentiellement le taux de changement de la structure des paysages à l'étude (Brazier et al. 2012). L'identification des processus qui génèrent les îlots utilisés comme refuges par la biodiversité aviaire nous permet de mieux comprendre la vulnérabilité potentielle de refuges anti-prédation aux changements climatiques, et ce, en fonction des dynamiques de cette composante clé qu'est le pergélisol dans le milieu arctique.

Limites de l'étude

Notre étude est basée sur des données d'inventaires d'oiseaux nicheurs récoltées sur 2 ans seulement. L'occupation par les espèces aviaires en tant que variable réponse a été traitée comme étant positive lorsque l'une des trois espèces étudiées a été trouvée nichant sur un îlot au moins une année sur deux. L'accumulation de données sur une plus longue période permettrait entre autres d'évaluer les variations interannuelles de la probabilité d'utilisation des îlots selon leurs caractéristiques et d'augmenter la précision des estimés issus des modèles sélectionnés. De plus, la présente étude ne prend pas en compte les variations interannuelles des niveaux d'eau dans les plans d'eau étudiés. Des variations importantes dans les régimes de précipitations pourraient modifier notamment la profondeur d'eau, mais aussi la forme et la surface du lac, menant à une modification de la distance à la berge. En affectant les caractéristiques des îlots entre les années, ces variations auraient potentiellement un impact sur leur probabilité d'utilisation. L'intégration des variations interannuelles pourrait permettre d'obtenir des modèles prédictifs plus performants. Malgré cette lacune temporelle, nous avons confiance que les grandes tendances qui se dégagent de notre étude sont robustes.

Plusieurs facteurs à large ou fine échelle peuvent influencer la sélection du site de nidification par un oiseau. Notre étude ne prend certes pas en compte nombre de ces facteurs,

comme la qualité ou la quantité des ressources aux alentours, la pente et l'orientation de l'îlot ou encore la présence de congénères et la distance aux ressources marines. Un compromis a également dû être réalisé dans notre sélection de modèles en mettant de côté deux paramètres pouvant influencer l'occurrence des espèces sur un îlot (la surface de l'îlot et du lac). En augmentant la taille d'échantillonnage, l'exclusion de ces deux derniers paramètres augmentait la précision des estimés des coefficients pour l'effet d'autres variables retenues dans les modèles sélectionnés, et n'affectait pas les résultats principaux de l'étude. De fait, nous nous sommes plutôt concentrés sur les deux principaux paramètres qui peuvent limiter l'accès aux nids par le principal prédateur terrestre, soit la distance et la profondeur, et ce, en fonction de ses capacités biomécaniques. En mettant l'accent sur la relation entre l'occurrence de nids sur des îlots et leurs caractéristiques physiques, le prédateur terrestre et ses mouvements dans l'espace, notre étude donne un aperçu de l'importance de certaines caractéristiques physiques du milieu à fine échelle sur la sélection de refuges dans un contexte d'interactions interspécifiques.

La méthodologie utilisée dans notre étude pour l'identification et le classement des processus auxquels sont associés les îlots est relativement simple. Les critères mis en lumière et utilisés pour la classification des îlots sont basés sur la forme, les dimensions, la coloration de l'îlot dans le spectre de lumière visible, et la structure et l'organisation des milieux autour des îlots, qui sont essentiellement déterminés à partir d'une image satellite et des observations faites sur le terrain. Malgré cette simplicité, notre protocole ne nous a pas permis d'identifier les processus ayant généré chacun des 396 îlots disponibles dans l'aire d'étude. Si la résolution de 30 cm de l'image satellite donne un aperçu très précis de la zone d'étude, certains détails nécessaires à la catégorisation manquaient parfois sur l'image utilisée et les données recueillies sur le terrain étaient insuffisantes. Le problème est probablement plus marqué pour les îlots de très petite surface, potentiellement non distinguables sur l'image satellite, et plus souvent liés à la catégorie de succession ou d'aggradation végétale. Un meilleur arrimage des données obtenues sur le terrain avec les observations faites par télédétection permettrait de pallier ces omissions et d'avoir un portrait plus juste de la répartition des processus géomorphologiques, mais aussi biotiques dans le paysage. Nous

avons cependant confiance que le classement obtenu reflète bien la diversité géomorphologique des îlots retrouvés dans notre aire d'étude et a permis d'identifier le principal processus qui génère les îlots sélectionnés.

Enfin, le contexte écologique de notre site d'étude est particulier. Située dans la plaine sud-ouest de l'Île Bylot, l'aire d'étude est exposée majoritairement au sud et bénéficie de la protection par les montagnes au nord-est. Combinées à la topographie en plateaux et en plaines, ces conditions favorisent la production végétale d'une toundra relativement luxuriante pour sa latitude (Gauthier et al. 2013). Nos conclusions portant sur l'origine des îlots utilisés comme refuges peuvent donc difficilement être extrapolées à d'autres sites d'étude situés à des latitudes similaires. Pour ce faire, il faudrait considérer le contexte géophysique à fine échelle spatiale à d'autres sites et probablement adapter certains critères utilisés pour associer les îlots à des processus géomorphologiques spécifiques. Nous croyons que le protocole d'identification et d'association développé dans ce projet pourrait être aisément bonifié de façon à couvrir une diversité de sites d'étude dans la toundra du Haut-Arctique. L'importante proportion de polygones dans notre aire d'étude refléterait cependant bien l'abondance et la répartition de systèmes polygonaux à travers les nombreuses plaines des régions arctiques, bien que leur étendue réelle soit encore difficile à identifier (Kanevskiy et al. 2013, Raynolds et al. 2019).

Perspectives

Si la présente étude contribue à mettre en lumière l'importance de la géodiversité en tant que déterminant abiotique de la répartition d'espèces d'oiseaux nicheurs en Arctique, elle génère également quelques perspectives de recherche stimulantes. Une suite logique à notre caractérisation à fine échelle des sites de nidification serait de réaliser de plus amples travaux sur les risques de prédation qui y sont associés. Encore bien des manques existent quant aux comportements et aux mouvements des renards arctiques dans les milieux humides complexes utilisés comme refuges, milieux d'importance capitale pour la biodiversité aviaire

en Arctique (Lecomte et al. 2008, Smith et al. 2020). D'une part, des observations comportementales sur le terrain et l'utilisation d'accéléromètres chez les prédateurs nous permettraient de mieux saisir leurs déplacements à fine échelle, et d'identifier les coûts (en temps et énergie) de certains mouvements en milieux humides (p.ex. la nage, l'entretien de fourrure après un passage dans la boue, le séchage). D'autre part, il serait intéressant d'améliorer notre compréhension des risques, pour le prédateur, d'attaquer des nids situés sur des îlots. Un renard immergé dans l'eau pourrait être moins efficace et plus vulnérable aux contre-attaques des oiseaux nicheurs défendant leurs nids. Il est également possible que la disponibilité des ressources alimentaires, dépendant d'un contexte écologique à plus large échelle en Arctique (p.ex. cycle d'abondance de micromammifères), ait un impact sur les coûts et bénéfices associés à la prédation sur les îlots-refuges de même que sur la probabilité d'attaque sur ces îlots. Des expériences contrôlées en milieu naturel (p.ex. grâce à l'utilisation de nids artificiels) et des observations comportementales devraient être réalisées pour identifier le risque réel de prédation associé à ces microhabitats aux caractéristiques physiques variées. Elles permettraient notamment de comparer le succès de nidification des oiseaux nichant sur des îlots présentant différentes caractéristiques physiques.

En date des étés 2018 et 2019, l'utilisation des îlots par rapport à leur disponibilité était encore relativement faible dans la zone d'étude. Nous avons observé une préférence similaire par les trois espèces d'oiseaux, où chaque espèce tend à sélectionner les îlots à grande distance et grande profondeur d'eau. Dans un scénario où l'une de ces espèces connaîtrait une forte croissance démographique, comme cela a récemment été observé chez la population de bernaches de Hutchins à l'Île Bylot (Cadieux et al. 2022), il serait intéressant d'étudier l'impact de la compétition intra et interspécifique sur la sélection des îlots dans les années à venir. Une augmentation globale du nombre d'individus nichant sur un nombre fini d'îlots disponibles pourrait mener à une compétition pour les îlots les plus recherchés, et pousser les individus n'y ayant pas accès à sélectionner des îlots sous-optimaux et potentiellement plus risqués (Rosenzweig 1981, Holt 1987). Cette exposition à un plus haut risque de prédation pourrait avoir des effets négatifs sur le succès de nidification de ces individus *via* un plus haut succès de prédation par le prédateur, comme il est attendu dans un contexte de densité-

dépendance (Sih 1987). Notre système d'étude présente donc un potentiel de recherche intéressant pour faire le maillage entre la dynamique des populations et la disponibilité de refuges dans un contexte de populations en croissance. Ceci soulève également l'importance de la mise en place de suivis à long terme pour tester en milieux naturels des hypothèses issues de concepts théoriques clés, entreprise fastidieuse et souvent complexe à réaliser.

Enfin, notre travail contribue à la solidarisation des liens inhérents entre géodiversité et biodiversité animale arctique. Cela représente une étape importante dans notre compréhension des déterminants agissant sur la répartition des espèces et permet d'améliorer notre capacité à anticiper les impacts que les changements globaux pourraient avoir sur le paysage et les espèces qui y habitent.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alahuhta, J., M. Toivanen, et J. Hjort. 2020. Geodiversity–biodiversity relationship needs more empirical evidence. *Nature Ecology and Evolution* 4:2-3.
- Andresen, C. G., et V. L. Lougheed. 2015. Disappearing Arctic tundra ponds: Fine-scale analysis of surface hydrology in drained thaw lake basins over a 65 year period (1948-2013). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 120:466-479.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, et S. Erlinge. 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* 68:34-49.
- Bartoń, K. 2020. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, et S. Walker. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1-48.
- Beardsell, A., G. Gauthier, D. Fortier, J.-F. Therrien, et J. Bêty. 2017. Vulnerability to geomorphological hazards of an Arctic cliff-nesting raptor, the rough-legged hawk. *Arctic Science* 3:203-219.
- Beardsell, A., G. Gauthier, J.-F. Therrien, et J. Bêty. 2016. Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the Rough-legged Hawk. *The Auk* 133:718-732.
- Beier, P., et F. S. de Albuquerque. 2015. Environmental diversity as a surrogate for species representation. *Conservation Biology* 29:1401-1410.
- Bergman, R. D., et D. V. Derksen. 1977. Observations on Arctic and red-throated loons at Storkersen Point, Alaska. *Arctic*:41-51.
- Berryman, A. A., et B. A. Hawkins. 2006. The Refuge as an Integrating Concept in Ecology and Evolution. *Nordic Society Oikos* 115:192-196.
- Berteaux, D., G. Gauthier, F. Domine, R. A. Ims, S. F. Lamoureux, E. Lévesque, et N. Yoccoz. 2017. Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science* 3:65--90.
- Bêty, J., G. Gauthier, J.-F. Giroux, et E. Korpimäki. 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*

93:388-400.

- Boothroyd, A., et M. M. Henry. 2019. Old processes, new movements: The inclusion of geodiversity in biological and ecological discourse. *Diversity* 11:216.
- Bouchard, F., D. Fortier, M. Paquette, V. Boucher, R. Pienitz, et I. Laurion. 2020. Thermokarst lake inception and development in syngenetic ice-wedge polygon terrain during a cooling climatic trend, Bylot Island (Nunavut), eastern Canadian Arctic. *Cryosphere* 14:2607-2627.
- Brazier, V., P. M. C. Bruneau, J. E. Gordon, et A. F. Rennie. 2012. Making Space for Nature in a Changing Climate: The Role of Geodiversity in Biodiversity Conservation. *Scottish Geographical Journal* 128:211-233.
- Brown, J. 1963. Ice-wedge chemistry and related frozen ground processes, Barrow, Alaska. Page 76 *Proceedings of the 1st International Conference on Permafrost*, Lafayette, Ind.
- Bundy, G. 1976. Breeding biology of the red-throated diver. *Bird Study* 23:249-256.
- Burek, K. A., F. M. D. Gulland, et T. M. O'Hara. 2008. Effects of climate change on arctic marine mammal health. *Ecological Applications* 18:126-134.
- Burnett, M. R., K. T. Killingbeck, P. V. August, et J. H. Brown. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity: I. A Patch-Scale perspective. *Conservation Biology* 12:363-370.
- Cadieux, M.-C., G. Gauthier, P. Legagneux, J. Lefebvre, J. Bêty, et D. Berteaux. 2022. Population study of greater snow geese and its nesting habitat on Bylot Island, Nunavut in 2022: A progress report.
- Carpenter, J., C. Aldridge, et M. S. Boyce. 2010. Sage-Grouse Habitat Selection During Winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management* 74:1806-1814.
- Clermont, J., A. Grenier-Potvin, É. Duchesne, C. Couchoux, F. Dulude-de Broin, A. Beardsell, J. Bêty, et D. Berteaux. 2021. The predator activity landscape predicts the anti-predator behavior and distribution of prey in a tundra community. *Ecosphere* 12:e03858.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities : A model and evidence from field experiments. *Ecology and Evolution of Communities*:460-490.
- Dahlén, B., et M. O. G. Eriksson. 2002. *Gavia stellata* breeding success in the Swedish core area of the species. *Ornis Svecica* 12:1-33.
- Davis, R. A. 1972. A comparative study of the use of habitat by Arctic Loons and Red-

throated Loons. Western University.

- Dickerson, A. K., Z. G. Mills, et D. L. Hu. 2012. Wet mammals shake at tuned frequencies to dry. *Journal of the Royal Society Interface* 9:3208-3218.
- Douglas, S. D., et T. E. Reimchen. 1988. Habitat characteristics and population estimate of breeding red-throated loons, *Gravia stellata*, on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Canadian field-naturalist*. Ottawa ON 102:679--684.
- Duchesne, É., J.-F. Lamarre, G. Gauthier, D. Berteaux, D. Gravel, et J. Bêty. 2021. Variable strength of predator-mediated effects on species occurrence in an arctic terrestrial vertebrate community. *Ecography* 44:1-13.
- Duebbert, H. F., J. T. Lokemoen, D. E. Sharp, et Shar. 1983. Concentrated Nesting of Mallards and Gadwalls on Miller Lake Island , North Dakota. *Journal of Wildlife Management* 47:729-740.
- Eberl, C. 1993. Effect of food, predation and climate on selection of breeding location by red-throated loons (*Gavia stellata*) in the high Arctic. University of Ottawa (Canada).
- Eberl, C., et J. Picman. 1993. Effect of Nest-Site Location on Reproductive Success of Red-Throated Loons (*Gavia Stellata*). *The Auk* 110:436-444.
- Eichholz, M. W., et J. Elmberg. 2014. Nest site selection by Holarctic waterfowl: a multi-level review. *Wildfowl*:86-130.
- Ellis, C. J., et L. Rochefort. 2004. Century-scale development of polygon-patterned tundra wetland, Bylot Island (73° N, 80° W). *Ecology* 85:963-978.
- Eveillard-Buchoux, M., et P. G. Beninger. 2022. Between a rock and a large place: the importance of multi-scale geomorphological features to seabird nest site selection. *Ecology* 103:1-4.
- Eveillard-Buchoux, M., P. G. Beninger, C. Chadenas, et D. Sellier. 2019. Small-scale natural landscape features and seabird nesting sites: the importance of geodiversity for conservation. *Landscape Ecology* 34:2295-2306.
- Farquharson, L. M., V. E. Romanovsky, W. L. Cable, D. A. Walker, S. V. Kokelj, et D. Nicolsky. 2019. Climate Change Drives Widespread and Rapid Thermokarst Development in Very Cold Permafrost in the Canadian High Arctic. *Geophysical Research Letters* 46:6681-6689.
- Fortier, D., et M. Allard. 2004. Late Holocene syngenetic ice-wedge polygons development, Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Canadian Journal of Earth Sciences* 41:997-1012.

- Fortier, D., M. Allard, et F. Pivot. 2006. A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *The Holocene* 16:635-646.
- Fortier, D., M. Allard, et Y. Shur. 2007. Observation of rapid drainage system development by thermal erosion of ice wedges on Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes* 18:229-243.
- Frampton, A., S. L. Painter, et G. Destouni. 2013. Permafrost degradation and subsurface-flow changes caused by surface warming trends. *Hydrogeology Journal* 21:271-280.
- Francis, J. A., D. M. White, J. J. Cassano, W. J. Gutowski, L. D. Hinzman, M. M. Holland, M. A. Steele, et C. J. Vörösmarty. 2009. An arctic hydrologic system in transition: Feedbacks and impacts on terrestrial, marine, and human life. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 114:1-30.
- French, H. M. 2017. *The Periglacial environment*. Page The Periglacial environment. Fourth edi. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- Gaston, K. J., et T. M. Blackburn. 1995. Mapping biodiversity using surrogates for species richness: Macro-scales and New World birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 262:335-341.
- Gauthier, G., J. Bêty, M.-C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, A. Tarroux, et D. Berteaux. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368:20120482.
- Gauthier, G., P. Legagneux, M.-A. Valiquette, M.-C. Cadieux, et J.-F. Therrien. 2015. Diet and reproductive success of an Arctic generalist predator: Interplay between variations in prey abundance, nest site location, and intraguild predation. *The Auk* 132:735-747.
- Gauthier, G., L. Rochefort, et A. Reed. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*.
- Giroux, J.-F. 1981. Use of Artificial Islands by Nesting Waterfowl in Southeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 45:669-679.
- Giroux, M. A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor, et J. Bêty. 2012. Benefiting from a migratory prey: Spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* 81:533-542.
- Gomez, D., et M. Théry. 2007. Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: Comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. *American Naturalist* 169:S42-S61.

- Gorini, L., J. D. C. Linnell, R. May, M. Panzacchi, L. Boitani, M. Odden, et E. B. Nilsen. 2012. Habitat heterogeneity and mammalian predator – prey interactions. *Mammal Review* 42:55-77.
- Gray, M. 2004. *Geodiversity: valuing and conserving abiotic nature*. John Wiley & Sons.
- Gray, M., J. E. Gordon, et E. J. Brown. 2013. Geodiversity and the ecosystem approach: The contribution of geoscience in delivering integrated environmental management. *Proceedings of the Geologists' Association* 124:659-673.
- Grenier-Potvin, A., J. Clermont, G. Gauthier, et D. Berteaux. 2021. Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: addressing intraspecific interactions, behavioural state and time. *Movement ecology* 9:1-13.
- Grosse, G., B. Jones, et C. Arp. 2013. Thermokarst Lakes, Drainage, and Drained Basins. Pages 325-353 *dans* J. F. Shroder, éditeur. *Treatise on Geomorphology*. Academic Press, San Diego.
- Hammond, M. C., et G. E. Mann. 1956. Waterfowl Nesting Islands. *Journal of Wildlife Management* 20:345-352.
- Hassol, S. J., et R. W. Corell. 2006. Arctic climate impact assessment. Page 205 *Avoiding dangerous climate change*.
- Heginbottom, J. A. 1995. *Canada-permafrost*. National Atlas of Canada.
- Hjort, J., J. E. Gordon, M. Gray, et M. L. Hunter. 2015. Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology* 29:630-639.
- Holt, R. D. 1987. *Prey Communities in Patchy Environments*. Nordic Society Oikos, Wiley 50:276-290.
- Hopkins, D. M. 1949. Thaw lakes and thaw sinks in the Imuruk Lake area, Seward Peninsula, Alaska. *The Journal of Geology* 57:119-131.
- Ims, R. A., E. Ehrich, B. C. Forbes, B. Huntley, D. A. Walker, P. A. Wookey, U. S. Bhatt, D. Berteaux, K. A. Br then, G. Gauthier, S. Gilbert, M. E. Edwards, H. E. Epstein, M. C. Forchhammer, E. Fuglei, M. Leung, I. E. Menyushina, N. G. Ovsyanikov, E. Post, D. G. Reid, M. K. Reynolds, N. M. Schmidt, A. Stien, O. I. Sumina, et der W. R. Van. 2013. *Terrestrial Ecosystems*. Pages 560, 384-440 *Arctic Biodiversity Assessment: Status and trends in Arctic biodiversity*. Conservation of Arctic Flora and Fauna.
- Ims, R. A., et E. Fuglei. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience* 55:311-322.

- Jackson, G., et A. Davidson. 1975. Geology, Bylot Island, District of Franklin. Geological Survey of Canada, Map A 1397:1.
- Johnson, D. H. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61:65-71.
- Jorgenson, M. T., M. Kanevskiy, Y. Shur, N. Moskalenko, D. R. N. Brown, K. Wickland, R. Striegl, et J. Koch. 2015. Role of ground ice dynamics and ecological feedbacks in recent ice wedge degradation and stabilization. *Journal of Geophysical Research : Earth Surface* 120:2280-2297.
- Jorgenson, M. T., V. Romanovsky, J. Harden, Y. Shur, J. O'Donnell, E. A. G. Schuur, M. Kanevskiy, et S. Marchenko. 2010. Resilience and vulnerability of permafrost to climate change. *Canadian Journal of Forest Research* 40:1219-1236.
- Kanevskiy, M., Y. Shur, M. T. Jorgenson, C.-L. Ping, G. J. Michaelson, D. Fortier, E. Stephani, M. Dillon, et V. Tumskoy. 2013. Ground ice in the upper permafrost of the Beaufort Sea coast of Alaska. *Cold Regions Science and Technology* 85:56-70.
- Kellett, D. K., R. T. Alisauskas, et K. R. Mehl. 2003. Nest-site selection , interspecific associations , and nest success of King Eiders. *The Condor*:373-378.
- Klassen, R. A. 1982. Quaternary geology and glacial history of Bylot Island, Northwest Territories. University of Illinois.
- Koenigk, T., J. Key, et T. Vihma. 2020. Climate Change in the Arctic. Pages 673-705 *dans* A. Kokhanovsky et C. Tomasi, éditeurs. *Physics and Chemistry of the Arctic Atmosphere*. Springer International Publishing, Cham.
- Lachenbruch, A. H. 1962. Mechanics of thermal contraction cracks and ice-wedge polygons in permafrost. Geological Society of America.
- Lack, D. L. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. *Journal of Animal Ecology* 39:782-784.
- Langer, M., S. Westermann, J. Boike, G. Kirillin, G. Grosse, S. Peng, et G. Krinner. 2016. Rapid degradation of permafrost underneath waterbodies in tundra landscapes - Toward a representation of thermokarst in land surface models. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 121:2446-2470.
- Langerhans, R. B. 2007. Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. Pages 177-220 *dans* A. M. T. Elewa, éditeur. *Predation in Organisms*. Springer Berlin Heidelberg.
- Laundre, J. W., L. Hernandez, et W. J. Ripple. 2010. The Landscape of Fear: Ecological

Implications of Being Afraid. *The Open Ecology Journal* 3:1-7.

- Lawler, J. J., D. D. Ackerly, C. M. Albano, M. G. Anderson, S. Z. Dobrowski, J. L. Gill, N. E. Heller, R. L. Pressey, E. W. Sanderson, et S. B. Weiss. 2015. The theory behind, and the challenges of, conserving nature's stage in a time of rapid change. *Conservation Biology* 29:618-629.
- Léandri-Breton, D.-J., et J. Bêty. 2020. Vulnerability to predation may affect species distribution: plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Scientific Reports* 10.
- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier, et J.-F. F. Giroux. 2008. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* 77:439-447.
- Leech, D. I., et H. Q. P. Crick. 2007. Influence of climate change on the abundance, distribution and phenology of woodland bird species in temperate regions. *Ibis* 149:128-145.
- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M.-C. C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, L. Mckinnon, A. Tarroux, J.-F. F. Therrien, L. Morissette, et C. J. Krebs. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93:1707-1716.
- Lepage, D., G. Gauthier, et A. Reed. 1996. Breeding-site infidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology* 74:1866-1875.
- Liljedahl, A. K., J. Boike, R. P. Daanen, A. N. Fedorov, G. V Frost, G. Grosse, L. D. Hinzman, Y. Iijima, J. C. Jorgenson, et N. Matveyeva. 2016. Pan-Arctic ice-wedge degradation in warming permafrost and its influence on tundra hydrology. *Nature Geoscience* 9:312-318.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48:25-34.
- Lima, S. L., et L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Lokemoen, J. T., et R. O. Woodward. 1992. Nesting Waterfowl and Water Birds on Natural Islands in the Dakotas and Montana. *Wildlife Society Bulletin* 20:163-171.
- Maciel, E. A., V. F. Martins, M. D. de Paula, A. Huth, F. A. G. Guilherme, R. Fischer, A. Giles, R. I. Barbosa, O. Cavassan, et F. R. Martins. 2021. Defaunation and changes in climate and fire frequency have synergistic effects on aboveground biomass loss in the brazilian savanna. *Ecological Modelling* 454.

- Mackay, J. R. 1990. Some observations on the growth and deformation of epigenetic, syngenetic and anti-syngenetic ice wedges. *Permafrost and Periglacial Processes* 1:15-29.
- Mackay, J. R. 2000. Thermally induced movements in ice-wedge polygons, western arctic coast : a long-term study. *Géographie physique et Quaternaire* 54:41-68.
- Magnússon, R., J. Limpens, J. van Huissteden, D. Kleijn, T. C. Maximov, R. Rotbarth, U. Sass-Klaassen, et M. M. P. D. Heijmans. 2020. Rapid Vegetation Succession and Coupled Permafrost Dynamics in Arctic Thaw Ponds in the Siberian Lowland Tundra. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 125:1-20.
- Mallory, M. L., et M. R. Forbes. 2011. Nest shelter predicts nesting success but not nesting phenology or parental behaviors in high arctic Northern Fulmars *Fulmarus glacialis*. *Journal of Ornithology* 152:119-126.
- Manly, B. F. L., L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, et W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic Publishers.
- McGregor, H., S. Legge, M. E. Jones, et C. N. Johnson. 2015. Feral cats are better killers in open habitats, revealed by animal-borne video. *PLoS ONE* 10:1-12.
- McKinnon, L., et J. Bêty. 2009. Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* 80:280-288.
- Menge, B. A., et J. P. Sutherland. 1976. Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American Naturalist* 110:351-369.
- Mickelson, P. G. 1975. Breeding Biology of Cackling Geese and Associated Species on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Wildlife Society Bulletin*:3-35.
- Miguet, P., L. Fahrig, et C. Lavigne. 2017. How to quantify a distance-dependent landscape effect on a biological response. *Methods in Ecology and Evolution* 8:1717-1724.
- Minke, M., N. Donner, N. Karpov, P. de Klerk, et H. Joosten. 2009. Patterns in Vegetation Composition, Surface Height and Thaw Depth in Polygon Mires in the Yakutian Arctic (NE Siberia): A Microtopographical Characterisation of the Active Layer Merten. *Permafrost and Periglacial Processes* 20:357-368.
- Nichols, W. F., K. T. Killingbeck, et P. V. August. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity: II. A landscape perspective. *Conservation Biology* 12:371-379.

- Nitzbon, J., M. Langer, S. Westermann, L. Martin, K. S. Aas, et J. Boike. 2019. Pathways of ice-wedge degradation in polygonal tundra under different hydrological conditions. *The Cryosphere* 13:1089-1123.
- Petersen, M. R. 1990. Nest-Site Selection By Emperor Geese and Cackling Canada Geese. *Wilson Bull* 102:413-426.
- Pietniz, R., P. Doran, et S. F. Lamoureux. 2008. Origin and geomorphology of lakes in the polar regions. Page *dans* W. F. Vincent et J. Laybourn-Parry, éditeurs. *Polar lakes and rivers: limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Oxford university press.
- du Plessis, K. L., R. O. Martin, P. A. R. Hockey, S. J. Cunningham, et A. R. Ridley. 2012. The costs of keeping cool in a warming world: Implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology* 18:3063-3070.
- Quinn, J. L., J. Prop, Y. Kokorev, et J. M. Black. 2003. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum. *Animal Behaviour* 65:297-307.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raynolds, M. K., D. A. Walker, A. Balser, C. Bay, M. Campbell, M. M. Cherosov, F. J. A. Daniëls, P. B. Eidesen, K. A. Ermokhina, G. V Frost, B. Jedrzejek, M. T. Jorgenson, B. E. Kennedy, S. S. Kholod, I. A. Lavrinenko, O. V Lavrinenko, B. Magnússon, N. V Matveyeva, S. Metúsalemsson, L. Nilsen, I. Olthof, I. N. Pospelov, E. B. Pospelova, D. Pouliot, V. Razzhivin, G. Schaepman-Strub, J. Šibík, M. Y. Telyatnikov, et E. Troeva. 2019. A raster version of the Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM). *Remote Sensing of Environment* 232:111297.
- Read, Q. D., P. L. Zarnetske, S. Record, K. M. Dahlin, J. K. Costanza, A. O. Finley, K. D. Gaddis, J. M. Grady, M. L. Hobi, A. M. Latimer, S. L. Malone, S. V. Ollinger, S. Pau, et A. M. Wilson. 2020. Beyond counts and averages: Relating geodiversity to dimensions of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 29:696-710.
- Reese, K. P., J. A. Kadlec, et L. M. Smith. 1987. Characteristics of islands selected by nesting Canada Geese, *Branta canadensis*. *Canadian field-naturalist*. Ottawa ON 101:539-542.
- Renaud, E., W. G. Johnston, et K. J. Finley. 1979. The avifauna of the Pond Inlet region, N.W.T. 35:119-129.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.

- Rosenzweig, M. L. 1981. A Theory of Habitat Selection. *Ecological Society of America* 62:327-335.
- Rowland, J. C., C. E. Jones, G. Altmann, R. Bryan, B. T. Crosby, G. L. Geernaert, L. D. Hinzman, D. L. Kane, D. M. Lawrence, A. Mancino, P. Marsh, J. P. McNamara, V. E. Romanovsky, H. Toniolo, B. J. Travis, E. Trochim, C. J. Wilson, et others. 2010. Arctic landscapes in transition: Responses to thawing permafrost. *Eos* 91:229-230.
- Sage, B. L. 1974. Ecological distribution of birds in the Atigun and Sagavanirktok River valleys, arctic Alaska. *Canadian Field Naturalist* 88:281-291.
- Sansom, A., J. Lind, et W. Cresswell. 2009. Individual behavior and survival: The roles of predator avoidance, foraging success, and vigilance. *Behavioral Ecology* 20:1168-1174.
- Saulnier-Talbot, É., É. Duchesne, D. Antoniades, D. Arseneault, C. Barnard, D. Berteaux, N. Bhiry, F. Bouchard, S. Boudreau, K. Cazelles, J. Comte, M.-Z. Corbeil-Robitaille, S. D. Côté, R.-M. Couture, G. de Lafontaine, F. Domine, D. Fauteux, D. Fortier, M. Garneau, G. Gauthier, D. Gravel, I. Laurion, M. Lavoie, N. Lecomte, P. Legagneux, E. Lévesque, M.-J. Naud, M. Paquette, R. P. Serge Payette, M. Rautio, A. Roy, A. Royer, M. Simard, W. F. Vincent, et J. Bêty. (s. d.). State shifts and divergent sensitivities to climate warming across northern ecosystems.
- Sih, A. 1987. Prey refuges and predator-prey stability. *Theoretical Population Biology* 31:1-12.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka, et K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:269-311.
- Sittler, B., O. Gilg, et T. B. Berg. 2000. Low abundance of king eider nests during low lemming years in Northeast Greenland. *Arctic* 53:53-60.
- Smith, P. A., L. McKinnon, H. Meltofte, R. B. Lanctot, A. D. Fox, J. O. Leafloor, M. Soloviev, A. Franke, K. Falk, M. Golovatin, V. Sokolov, A. Sokolov, et A. C. Smith. 2020. Status and trends of tundra birds across the circumpolar Arctic. *Ambio* 49:732-748.
- Stickney, A. A., B. A. Anderson, R. J. Ritchie, et J. G. King. 2002. Spatial distribution, habitat characteristics and nest-site selection by tundra swans on the Central Arctic Coastal Plain, northern Alaska. *Waterbirds* 25:226-235.
- Strang, C. A. 1976. Feeding behavior and ecology of Glaucous Gulls in western Alaska. Ph. D. dissertation, Purdue University, West Lafayette, Indiana.
- Taylor, R. J. 1984. Predation. Springer Netherlands.

- Tukiainen, H., M. Toivanen, et T. Maliniemi. 2022. Geodiversity and Biodiversity. Geological Society, London, Special Publications 530:SP530-2022-107.
- Wei, T., et V. Simko. 2021. R package « corrplot »: Visualization of a Correlation Matrix.
- Weiser, E., et G. H.G. 2020. Glaucous Gull (*Larus hyperboreus*). S. M. Billerman, Editor; Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Wilcove, D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211-1214.
- Williams, P. J., et M. W. Smith. 1989. The frozen earth: fundamentals of geocryology. Cambridge University Press Cambridge.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J.-A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M.-C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup, et J.-C. Svenning. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88:15-30.
- Woo, M. ko, et K. L. Young. 2003. Hydrogeomorphology of patchy wetlands in the High Arctic, polar desert environment. *Wetlands* 23:291-309.
- Zoellick, B. W., H. M. Ulmschneider, B. S. Cade, et A. W. Stanley. 2004. Isolation of Snake River Islands and Mammalian Predation of Waterfowl Nests. *Journal of Wildlife Management* 68:650-662.