

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**ABONDANCE ET PHÉNOLOGIE DES ARTHROPODES
TERRESTRES DE L'ARCTIQUE CANADIEN :
MODÉLISATION DE LA DISPONIBILITÉ DES RESSOURCES
ALIMENTAIRES POUR LES OISEAUX INSECTIVORES**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et des habitats
en vue de l'obtention du grade de maître en sciences

PAR

© **ELISE BOLDUC**

Janvier 2013

UMI Number: 1526993

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI 1526993

Published by ProQuest LLC (2014). Copyright in the Dissertation held by the Author.

Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against unauthorized copying under Title 17, United States Code



ProQuest LLC.
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106 - 1346

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

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

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

Christopher M. Buddle, codirecteur de recherche, Université McGill

Toke Thomas Høye, examinateur externe, Aarhus University

Dépôt initial le 10 septembre 2012

Dépôt final le 8 janvier 2013

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui ont contribué à ce travail tant au niveau des idées que de la logistique, des finances et du support moral.

Parmi ces nombreuses personnes, mentionnons d'abord Joël qui a été un superviseur d'un dynamisme et d'un positivisme exceptionnel. Joël a été reconnu comme scientifique de l'année en 2010, mais je pense qu'il devrait aussi recevoir un prix pour sa capacité exceptionnelle à rester calme et voir le bon côté des choses. Le plus beau de l'affaire, c'est qu'il réussit toujours à nous convaincre que tout est « cool », que ça va bien aller, qu'on est sur la bonne voie... et surtout, qu'on a presque fini! Vraiment, un gros merci Joël de m'avoir permis de vivre cette expérience et de l'avoir teintée de cet air de fête dont tu as le secret. Merci pour ta patience, merci pour ton aide.

Je tiens aussi à remercier Chris, mon cosuperviseur pour ce projet et mentor dans le domaine de l'entomologie depuis une dizaine d'années déjà. Je faisais alors mon Baccalauréat à McGill malgré mon anglais qui était lamentable parce que je tenais à suivre le plus de cours d'entomologie possible. McGill était l'université québécoise qui en offrait en effet le plus grand nombre... mais il s'agissait par contre de cours de niveau maîtrise pour la plupart. Je me suis donc retrouvée dans le bureau de Chris, en première année de bac et bredouillant l'anglais, à essayer de le convaincre de m'admettre à un de ses cours gradués (ce qu'il avait refusé d'ailleurs...). Il m'a par contre offert un emploi et permis de suivre son cours l'année suivante. Depuis, Chris a merveilleusement bien alimenté ma passion pour l'entomologie en partageant son propre enthousiasme et en m'offrant une multitude d'opportunités formidables (publications, emplois, expériences de terrain, congrès...). Je tiens à le remercier pour cela, mais aussi pour sa confiance. À travers mes

bons, ET mes moins bons coups, j'ai toujours senti qu'il avait confiance en mes capacités. Cette confiance m'a souvent aidée à me faire plus confiance moi-même.

J'aimerais aussi remercier les autres coauteurs; merci à Pierre pour son très rafraîchissant « non, mais c'est bon là... », son efficacité et ses bonnes idées. Merci à Laura pour sa grande contribution à la mise en place et la coordination de l'échantillonnage de 2005 à 2007, pour ses bons conseils, sa clarté d'esprit, son humour, et pour les nombreuses révisions de mes textes en anglais. Merci à Nicolas pour son expertise avec R, sa patience et son dévouement extraordinaires. Merci à Don, Grant, Guy, Maria et Paul d'avoir accepté d'embarquer dans le projet et d'avoir persisté même si les pièges étaient tout sauf pratiques dans des conditions arctiques.

Mes sincères remerciements vont aussi à tous ceux qui, justement, ont déployé et maintenu ces pièges sur le terrain, contre vents et ours : George-Olivier Cimon, Maryse Cloutier, Émilie D'Astous, Scott Gilbert, William Halliday, Ludovic Jolicoeur, Jean-Rémi Julien, Alice Kenney, Benoit Laliberté, Jean-François Lamarre, Pierre-Yves L'Hérault, Marie-Claude Martin, Laura McKinnon, Léonie Mercier, Martin Patenaude. Je remercie aussi les personnes qui ont participé à l'identification des insectes récoltés : Valérie Delisle-Gagnon, Annie Hibbert, Ludovic Jolicoeur, Sarah Loboda, Maude Picotin, Samuel Pina, Karine Richer, et Hironnelle Varady-Szabo. Merci également à ceux qui ont échantillonné à d'autres sites même si les données récoltées n'ont pas été incluses dans le manuscrit : Stacy Gan, Ken Abraham, Josée Lefebvre, Maarten Loonen, Céline Maurice et probablement plusieurs autres personnes qui ont été impliquées de près ou de loin avec les pièges aux différents sites, mais que je n'ai pas eu le plaisir de rencontrer.

Voici aussi, pêle-mêle, plusieurs personnes que j'aimerais remercier pour diverses raisons, dont Ludovic Jolicoeur et Maude Picotin pour avoir fait les premiers pas dans le projet en 2005-2006 en termes d'identifications et de calculs de biomasse, et toutes les personnes que j'ai eu le plaisir de côtoyer à Bylot et qui ont contribué à rendre mon séjour inoubliable. Merci aussi à Gilles Gauthier et Marie-Christine Cadieux pour la logistique à Bylot, à Luc Cournoyer pour son aide avec la gestion des données et à Alain Caron pour

ses conseils au point de vue statistique. Merci à tous les membres des laboratoires de Dominique Berteaux et de Joël Bêty de même qu'à Nicolas Lecomte, Eeva Soininen et Arnaud Tarrow pour les relectures et les commentaires. Merci aux membres du jury Dominique Berteaux et Toke Thomas Hoye pour leurs précieux commentaires.

Bien entendu, je suis redevable aux organismes qui ont apporté leurs appuis (financier ou logistique) au projet. Merci donc, au Gouvernement fédéral du Canada pour le support offert dans le cadre de l'Année Polaire Internationale à l'initiative ArcticWOLVES (Arctic Wildlife Observatories Linking Vulnerable EcoSystems). L'initiative ArcticWolves a aussi été financée par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada de même que par le ministère de l'Environnement du Canada. J'adresse aussi mes remerciements au Fonds Québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), à la Wildlife Conservation Society Canada, à la fondation W.Garfield Weston, au Programme de formation scientifique dans le Nord (Affaires autochtones et Développement du Nord Canada) et à la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski (FUQAR). Merci au Programme du plateau continental polaire (Ressources naturelles Canada) et à Parc Canada pour le support logistique.

Sur une note plus personnelle, j'aimerais remercier mes parents, Edith et André, pour m'avoir donné tout ce qu'il fallait pour que j'en arrive là. Ayant eu moi-même un enfant pendant le cours de cette maîtrise, je réalise maintenant davantage tout ce que je leur dois. J'aimerais aussi remercier Anne Malenfant, Catherine Denis, Charlotte Payette et Jo-Annie Charbonneau pour leur amitié précieuse, bien entendu, mais particulièrement pour m'avoir servi souvent d'exemple en matière « d'assumage ». Les filles, le naturel avec lequel vous assumez qui vous êtes et ce que vous avez envie (ou pas envie) de faire m'a plus d'une fois aidée à me « remettre les pieds dans mes bottines ». Merci à Hironnelle Varady-Szabo de m'avoir, encore une fois, mise sur une bonne piste en me parlant de Joël et de ce projet. Les quatre dernières années passées à Rimouski n'auraient pas été les mêmes sans la présence de Camille Crédeville, Thomas Doniol-Valcroze, et de leurs trois merveilleux enfants, Victor, Alice et Jeanne. Merci à vous cinq pour tous les bons moments partagés. Merci

aussi à tous les nouveaux amis qui ont été mis sur ma route grâce à cette maîtrise et à ceux qui y sont restés malgré la distance; les échanges et le divertissement que vous m'avez apportés ont été précieux. Un clin d'œil en passant à Elisabeth Carle qui comprend bien que certains projets, même si on y met beaucoup de cœur, finissent par durer beaucoup plus longtemps que prévu... j'ai vraiment hâte de lire son livre!

Merci à Adèle Paquet d'avoir été une source de motivation importante. Adèle, travailler efficacement a toujours été important pour moi, mais depuis que l'enjeu est de pouvoir passer plus de temps avec toi, tu ne peux pas savoir à quel point je suis motivée à être efficace.

La dernière personne, et vraiment non la moindre, que j'aimerais remercier est Frédéric Paquet pour son support à toute épreuve. Frédéric, ta patience, ta générosité, ton stoïcisme, ton respect, ton écoute, tes conseils (même si je n'ai pas toujours l'air de vouloir les entendre) et ton amour m'ont été d'une aide précieuse. Je me trouve vraiment chanceuse d'avoir un allié comme toi. Merci de prendre aussi bien soin de ta famille.

RÉSUMÉ

Dans la toundra arctique, les arthropodes constituent des proies essentielles pour de nombreux vertébrés, dont les oiseaux. Cependant, les populations d'arthropodes et leur phénologie sont susceptibles de subir des modifications face aux changements climatiques. Notre étude utilise des données sur les arthropodes terrestres provenant d'une initiative pancanadienne (Îles Southampton, Herschel, Bylot et Ellesmere), afin de modéliser la relation entre les changements saisonniers de disponibilité des arthropodes et les variables environnementales. Des pièges fournissant une mesure combinée de l'abondance et de l'activité des arthropodes ont été utilisés afin d'obtenir un indice de la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux. Dans nos modèles, trois covariables liées à la température (température, degrés-jours et degrés-jours²) expliquent 70 % de la déviance. Selon les sites et les familles d'arthropodes modélisés, les R² ajustés des modèles ont varié de 0,29 et 0,95 (moyenne de 0,67). Les modèles pour les familles d'arthropodes ayant une émergence synchronisée, comme les *Tipulidae*, avaient de meilleurs R² ajustés (0,80 en moyenne) comparativement aux groupes dont la disponibilité est plus répartie dans le temps, comme les araignées (0,60). La disponibilité des arthropodes était généralement plus grande dans les milieux humides que dans les milieux plus secs. Nos modèles pourront servir d'outil aux chercheurs qui désireraient comparer leurs données sur la reproduction des insectivores avec des données sur la disponibilité d'arthropodes dans l'Arctique canadien.

Mots clés : arthropodes, Arctique, asynchronie, climat, insectivores, modélisation, phénologie, ressources alimentaires

ABSTRACT

Arctic arthropods are essential prey for many vertebrates, including birds but arthropod populations and phenology are susceptible to climate change. The objective of this research was to model the relationship between seasonal changes in arthropod abundance and weather variables using data from a collaborative pan-Canadian (Southampton, Herschel, Bylot, and Ellesmere Islands) study on terrestrial arthropods. Arthropods were captured with passive traps that provided a combined measure of abundance and activity (a proxy for arthropod availability to foraging birds). We found that 70% of the deviance in daily arthropod availability was explained by three temperature covariates: mean daily temperature, thaw degree-day, and thaw degree-day². Models had an adjusted R² of 0.29 to 0.95 with an average among sites and arthropod families of 0.67. This indicates a moderate to strong fit to the raw data. The models for arthropod families with synchronous emergence, such as Tipulidae, had a better fit (average adjusted R² of 0.80) than less synchronous taxa, such as Araneae (R²=0.60). Arthropod abundance was typically higher in wet than in mesic habitats. Our models will serve as tools for researchers who want to compare insectivorous bird breeding data to arthropod availability in the Canadian Arctic.

Keywords : arthropods, Arctic, climate, food resources, insectivores, mismatch, modeling, phenology

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	XI
ABSTRACT	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XV
LISTE DES TABLEAUX.....	XVII
LISTE DES FIGURES.....	XIX
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 ABONDANCE ET PHÉNOLOGIE DES ARTHROPODES TERRESTRES DE L'ARCTIQUE CANADIEN : MODÉLISATION DE LA DISPONIBILITÉ DES RESSOURCES ALIMENTAIRES POUR LES OISEAUX INSECTIVORES	5
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	5
1.2 TERRESTRIAL ARTHROPOD ABUNDANCE AND PHENOLOGY IN THE CANADIAN ARCTIC : MODELING RESSOURCE AVAILABILITY FOR ARCTIC-NESTING INSECTIVOROUS BIRDS	7
CONCLUSION.....	31
<i>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</i>	37

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Moyenne annuelle de la biomasse sèche des différentes familles d'arthropodes	20
Tableau 2: Coefficients des modèles de la disponibilité des familles dominantes d'arthropodes en fonction de variables environnementales.....	21

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Piège à arthropodes sur le terrain.....	22
Figure 2: Valeurs réelles et prédites de la disponibilité totale d'arthropodes dans un milieu humide à quatre sites à travers l'Arctique canadien	23
Figure 3: Valeurs réelles et prédites de la disponibilité d'arthropodes pour chaque sites, habitats et années pour les familles d'arthropodes les plus abondantes.....	25
Figure 4 : Moyenne (+SE) des pourcentages de deviance expliqués par les différentes variables environnementales dans les modèles générés pour chaque familles et années.....	29
Figure 5 : Validation des modèles générés pour l'Île Bylot (habitat humide)	30

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les changements climatiques constituent une perturbation importante de l'environnement qui altèrera sans contredit la distribution, la démographie et la phénologie de nombreuses espèces (Berteaux et al. 2006; Høye et al. 2007; Miller-Rushing et al. 2010; Post et al. 2009; Thackeray et al. 2010; Thomas et al. 2004). En tant qu'ectothermes, les arthropodes tels que les araignées et les insectes sont particulièrement sensibles aux variations du climat puisque leur physiologie, leur biochimie et leur comportement sont dépendants de la température et que leur abondance est affectée par celle-ci (Deutsch et al. 2008; Frazier et al. 2006; Huey and Berrigan 2001; Tulp and Schekkerman 2008). Les arthropodes de l'Arctique risquent d'être particulièrement affectés par les changements du climat puisque cette région se réchauffe à un rythme disproportionné par rapport au reste de la planète (ACIA 2004). On peut donc s'attendre à des changements rapides quant à la phénologie et à la démographie des arthropodes de l'Arctique (Deutsch et al. 2008).

Dans un écosystème, des changements au niveau de la phénologie et de la démographie d'un organisme ont généralement des implications pour d'autres organismes (Miller-Rushing et al. 2010). De plus, puisque les espèces peuvent réagir différemment aux changements du climat, l'une des conséquences possibles est l'apparition d'asynchronie dans la phénologie des organismes qui interagissent (Visser and Both 2005). Par exemple, la floraison doit avoir lieu au moment où les pollinisateurs sont présents et actifs. Un changement de la phénologie qui s'opérerait sur l'un de ces organismes pourrait engendrer une perte de synchronie entre la floraison et l'émergence d'adultes pollinisateurs. Un des exemples d'asynchronie qui a été clairement démontré est le cas du Gobemouche noir, une espèce d'insectivore qui migre sur de longues distances pour se reproduire en Europe. Malgré un devancement de leur date de ponte, les gobemouches ne sont pas parvenus à

devancer suffisamment leur date d'arrivée sur l'aire de reproduction de façon à suivre les changements dans la disponibilité des chenilles, leurs principales proies (Both and Visser 2001). Il a été observé qu'une telle asynchronie peut amener une diminution importante de la population d'insectivores concernée (e.g. Both et al. 2006).

En réponse à des changements dans la phénologie et la démographie des arthropodes de l'Arctique, les oiseaux insectivores qui y nichent constituent un groupe particulièrement susceptible et sensible aux problèmes d'asynchronie. En effet, deux caractéristiques les rendent particulièrement vulnérables : 1) leur dépendance à une ressource dont la disponibilité est limitée dans le temps (les arthropodes) et 2) le fait de migrer sur de longues distances. Ces deux points font l'objet du paragraphe suivant.

De nombreux oiseaux insectivores nichant dans la toundra arctique dépendent des arthropodes terrestres pour leur survie et leur reproduction (Pearce-Higgins and Yalden 2004; Schekkerman et al. 2004). On compte parmi ces oiseaux une cinquantaine d'espèces de limicoles (Moltofte et al. 2007) ainsi que des bruants et des labbes. Dans cet environnement extrême où la saison chaude est courte, les arthropodes ne sont actifs et abondants que pendant une très courte période variant généralement de quelques jours à quelques semaines (Hodkinson et al. 1996; MacLean and Pitelka 1971; Schekkerman et al. 2004; Tulp 2007 et figure 2). C'est à ce moment qu'ils sont vraisemblablement les plus disponibles pour les insectivores qui peuvent alors les repérer plus facilement. On définit cette période comme étant un pic de disponibilité d'arthropodes pour les insectivores. Pour ces derniers, la synchronisation du pic de disponibilité des arthropodes avec l'éclosion de leurs oisillons représente un défi critique (Thomas et al. 2001) puisque le taux de croissance des oisillons semble être positivement influencé par la quantité d'arthropodes disponibles (McKinnon et al. 2012; Schekkerman et al. 2004; Schekkerman et al. 2003; Tulp and Schekkerman 2001). La synchronie peut être particulièrement difficile à atteindre chez les

migrateurs, comme les limicoles, dont les aires d'hivernage peuvent être situées à plusieurs milliers de kilomètres des aires de reproduction et qui initient leur migration à partir de stimuli qui sont partiellement ou totalement indépendants des conditions qui prévalent sur leurs aires de reproduction (Both and Visser 2001; Gwinner 1996). Considérant que les changements climatiques n'affectent pas également toutes les régions du globe, ces modifications du climat risquent d'entraîner une difficulté supplémentaire dans la synchronisation de la reproduction des insectivores avec le pic de disponibilité de ressources alimentaires. En effet, bien que la phénologie des oiseaux puisse se modifier en réponse aux changements du climat, cela risque de s'effectuer à un rythme fort différent pour les oiseaux et leurs proies qui sont exposés à un climat différent au cours de leur cycle annuel.

Évaluer la présence d'asynchronie, ou encore, en anticiper l'apparition, requiert des bases de données à long terme (Miller-Rushing et al. 2010). Ces bases de données ne sont malheureusement que peu ou pas disponibles pour les arthropodes de l'Arctique (mais voir Tulp and Schekkerman 2008). C'est dans cette optique que nous utilisons ici des données d'arthropodes s'étalant sur 2 à 4 ans (entre 2005 et 2008) provenant de différents sites à travers l'Arctique afin de construire des modèles prédictifs de la variation de disponibilité des arthropodes arctiques en fonction de certains paramètres environnementaux. Ces modèles représentent la première étape d'un projet à long terme et permettront entre autres d'estimer la disponibilité d'arthropodes (ex. : date et durée du pic d'abondance) pour des années antérieures et futures où les données de disponibilité réelle des arthropodes ne sont pas disponibles, mais où des données sur la reproduction des insectivores telles que la phénologie et la productivité annuelle sont disponibles. À partir de ces estimations basées sur des modèles, il sera alors possible de i) mieux évaluer l'état de la synchronie entre la phénologie des insectivores et de leurs ressources alimentaires et ii) de déterminer s'il y a présence ou non d'une tendance vers un devancement des dates de pic de nourriture. De

plus, il sera possible d'étudier les variations géographiques de ces deux derniers éléments en comparant des projections et tendances pour plusieurs sites à travers l'Arctique.

Les données utilisées pour mettre les modèles au point sont le fruit d'un piégeage d'arthropode de type passif effectué selon un protocole standardisé à différents sites à travers l'Arctique canadien (Îles Southampton, Herschel, Bylot et Ellesmere). Les données de disponibilité d'arthropodes ont été mises en relation avec les données climatiques enregistrées à proximité de chacun des sites à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes avec distribution poisson. L'article scientifique qui fait l'objet du présent mémoire expose plus en détail les méthodes utilisées.

ABONDANCE ET PHÉNOLOGIE DES ARTHROPODES TERRESTRES DE L'ARCTIQUE CANADIEN : MODÉLISATION DE LA DISPONIBILITÉ DES RESSOURCES ALIMENTAIRES POUR LES OISEAUX INSECTIVORES

1.1 RESUME EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Dans la toundra arctique, les arthropodes constituent des proies essentielles pour de nombreux vertébrés, dont les oiseaux. Cependant, les populations d'arthropodes et leur phénologie sont susceptibles de subir des modifications face aux changements climatiques. Notre étude utilise des données sur les arthropodes terrestres provenant d'une initiative pancanadienne (Îles Southampton, Herschel, Bylot et Ellesmere), afin de modéliser la relation entre les changements saisonniers de disponibilité d'arthropodes et les variables environnementales. Des pièges fournissant une mesure combinée de l'abondance et de l'activité des arthropodes ont été utilisés afin d'obtenir un indice de la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux. Dans nos modèles, trois covariables liées à la température (température, degrés-jours et degrés-jours²) expliquent 70 % de la déviance. Selon les sites et les familles d'arthropodes modélisés, les R^2 ajustés des modèles ont variés de 0.29 et 0.95 (moyenne de 0.67). Les modèles pour les familles d'arthropodes ayant une émergence synchronisée, comme les *Tipulidae*, avaient de meilleurs R^2 ajustés (0.80 en moyenne) comparativement aux groupes dont la disponibilité est plus répartie dans le temps, comme les araignées (0.60). La quantité d'arthropodes récoltée était généralement plus grande dans les milieux humides que dans les milieux plus secs. Nos modèles pourront servir d'outil aux chercheurs qui désireraient comparer leurs données sur la reproduction des insectivores avec des données sur la disponibilité d'arthropodes dans l'Arctique canadien.

L'article qui suit est sous presse dans la revue *The Canadian Entomologist* afin de paraître dans un numéro spécial intitulé « perspective on Arctic arthropods ». L'article a été corédigé par moi-même ainsi que le professeur Joël Bêty et son étudiant postdoctorant Pierre Legagneux. Ont collaboré également à cet article Nicolas Casajus qui a participé de façon significative aux analyses, Laura McKinnon qui a contribué à la mise au point du protocole d'échantillonnage et a coordonné l'échantillonnage de 2005-2006, Grant H. Gilchrist et Paul A. Smith (Southampton), Don Reid et Maria Leung (Herschel), Guy R. I. Morrison (Alert) ont assuré le déploiement des pièges et le suivi du protocole à leurs sites respectifs, Christopher M. Buddle a cosupervisé le projet en me faisant bénéficier de son expertise sur les arthropodes. Toutes ces personnes ont également contribué à la rédaction en fournissant de nombreux commentaires lors de leur relecture(s) du manuscrit. En tant que premier auteur, j'ai coordonné l'effort des différentes équipes sur le terrain afin de leur fournir matériel et protocole standardisé et de les guider pour le déploiement des pièges. J'ai également effectué l'échantillonnage à l'Île Bylot en 2007 et 2008. En laboratoire, j'ai effectué l'identification d'une partie des échantillons récoltés et coordonné les personnes à qui le reste de l'identification a été confié. J'ai géré et standardisé les bases de données faisant état des centaines de milliers d'individus récoltés. J'ai effectué de nombreuses analyses préliminaires et testé différents modèles avant que les analyses finales soient mises au point sous R par Nicolas Casajus à partir des choix que j'avais effectués. Finalement, j'ai rédigé l'essentiel de l'article.

Il est à noter que j'ai aussi coordonné l'échantillonnage, l'identification et la gestion des données pour deux sites supplémentaires, soit Eureka (Île Ellesmere) et l'Île Akimiski. Puisque l'échantillonnage n'a eu lieu qu'une seule année à ces sites, les données recueillies n'ont pas été utilisées pour la modélisation présentée dans mon mémoire.

1.2 TERRESTRIAL ARTHROPOD ABUNDANCE AND PHENOLOGY IN THE CANADIAN ARCTIC : MODELING RESSOURCE AVAILABILITY FOR ARCTIC-NESTING INSECTIVOROUS BIRDS

Elise Bolduc¹ (elise_bolduc@uqar.ca), Nicolas Casajus¹ (nicolas_casajus@uqar.ca), Pierre Legagneux¹ (legagneux@gmail.com), Laura McKinnon¹ (laura.mckinnon3@gmail.com), H. Grant Gilchrist², Maria Leung³, R. I. Guy Morrison², Don Reid⁴, Paul A. Smith⁵, Christopher M. Buddle⁶, Joël Bêty¹ (joel_bety@uqar.ca)

¹Département de biologie & Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Quebec, Canada G5L 3A1. Phone: 418-723 1986 ext. 1911, Fax: 418-724-1849

²National Wildlife Research Centre, Carleton University, 1125 Colonel By Drive (Raven Road), Ottawa, Ontario, Canada K1A 0H3. (grant.gilchrist@ec.gc.ca, guy.morrison@ec.gc.ca)

³Wild Tracks Ecological Consulting, 39 Harbottle Rd., Whitehorse, Yukon, Canada Y1A 5T2. Phone: 867-456-4900 (Leungreid@northwestel.net)

⁴Wildlife Conservation Society Canada, PO Box 31127, Whitehorse, Yukon, Canada Y1A 5T2. Phone: 867-456-7556, Fax: 867-456-7556 (dreid@wcs.org)

⁵Smith and Associates Ecological Research Ltd., 772 – 7th Conc. South, Pakenham, Ontario, Canada K0A 2X0. (paulsmithconsulting@gmail.com)

⁶Department of Natural Resource Sciences, McGill University 21,111 Lakeshore Rd, Ste-Anne-de-Bellevue, Quebec, Canada H9X 3V9. Phone: 514-398-8026, Fax: 514-398-7990 (christopher.buddle@mcgill.ca)

Abstract- Arctic arthropods are essential prey for many vertebrates, including birds but arthropod populations and phenology are susceptible to climate change. The objective of this research was to model the relationship between seasonal changes in arthropod abundance and weather variables using data from a collaborative pan-Canadian (Southampton, Herschel, Bylot, and Ellesmere Islands) study on terrestrial arthropods. Arthropods were captured with passive traps that provided a combined measure of abundance and activity (a proxy for arthropod availability to foraging birds). We found that 70% of the deviance in daily arthropod availability was explained by three temperature covariates: mean daily temperature, thaw degree-day, and thaw degree-day². Models had an adjusted R² of 0.29 to 0.95 with an average among sites and arthropod families of 0.67. This indicates a moderate to strong fit to the raw data. The models for arthropod families with synchronous emergence, such as Tipulidae, had a better fit (average adjusted R² of 0.80) than less synchronous taxa, such as Araneae (R²=0.60). Arthropod abundance was typically higher in wet than in mesic habitats. Our models will serve as tools for researchers who want to correlate insectivorous bird breeding data to arthropod availability in the Canadian Arctic.

Introduction

Climate change is a significant environmental disturbance that will alter the distribution and abundance of species (Berteaux et al. 2006; Post et al. 2009; Thomas et al. 2004). Changes in climate are not only associated with temperature changes but also with environmental stochasticity that directly affects life cycles of animals (Jenouvrier et al. 2009; Saether 1997; Thomas et al. 2004). As ectotherms, arthropods are particularly sensitive to climate variation since they are biochemically, physiologically, and behaviourally dependent on temperature (Frazier et al. 2006; Huey and Berrigan 2001) and their abundance is primarily driven by temperature (Deutsch et al. 2008; Tulp and Schekkerman 2008). Effects of climate change on arthropods may be most acute and significant in the Arctic since this region's climate is warming at a disproportionate rate

relative to the rest of the planet (ACIA 2004) and rapid changes in arthropod phenology, abundance or species assemblage are expected (Deutsch et al. 2008).

Arctic food webs are relatively simple (Elton 1927; Gauthier et al. 2012) and many trophic interactions in the Arctic are linked to arthropods (Hodkinson and Coulson 2004). Millions of insectivorous birds breed in the Arctic (CHASM 2004) and rely on terrestrial arthropods for their survival and reproduction (Pearce-Higgins and Yalden 2004; Schekkerman et al. 2004). On the Arctic tundra, surface-active arthropods are abundant only for a short period of time varying from a few days to a few weeks every year (Hodkinson et al. 1996; MacLean and Pitelka 1971; Schekkerman et al. 2004; Tulp 2007). In arctic-nesting shorebirds, chick growth rates appear to be influenced strongly by the availability of arthropods (McKinnon et al. 2012; Schekkerman et al. 2004; Schekkerman et al. 2003; Tulp and Schekkerman 2001). The timing and duration of this period of high arthropod availability, however, can change rapidly because of global warming as recorded over the last 10 to 30 years in Siberia and Eastern Greenland (Hoye et al. 2007; Tulp and Schekkerman 2008).

The relationship between climate change and the ecology of species is often assessed via correlations within long-term datasets including climate, primary producers and consumers (Both and Visser 2001; Dickey et al. 2008; Root et al. 2003; Visser 2008). Although long-term datasets on insectivorous birds exist, seasonal changes in Arctic arthropod abundance are poorly documented (but see Tulp and Schekkerman 2008) and this remains an obstacle in determining the effect of climate change on insectivorous bird populations.

Since climate (for which long-term data exist and are freely available; Hijmans et al. 2005) is directly related to the abundance of surface-active arthropods (Bale et al. 2002; Danks 1981; Hodkinson et al. 1998; Tulp and Schekkerman 2008), predicting or hindcasting Arctic arthropod abundance requires the selection of relevant climatic covariates to model arthropod abundance. This is the objective of our research. Here we report the results of a collaborative pan-Canadian study of surface-active Arctic arthropods

and provide predictive models of daily arthropod availability for four sites that differ in terms of their climate and arthropod communities.

Methods

Arthropod sampling

Arthropods were sampled from June to August using a rectangular pitfall trap (38 cm x 5 cm and 7 cm deep). Above the pitfall trap, a 40 cm by 40 cm mesh screen was set vertically. Above the screen, a plastic cone funneled flying insects into a collecting jar (Fig. 1). Traps were placed with the mesh perpendicular to prevailing winds, and their design was similar to traps used by Schekkerman et al. (2003). These passive traps provided a combined measure of abundance and activity levels of arthropods, and so a proxy for arthropod availability to foraging birds, and data from such methods have been correlated to chick growth rate (McKinnon et al. 2012; Schekkerman et al. 2003). Traps were used on four different Arctic Islands across the Canadian Arctic: Southampton (63°59'N, 81°40'W; mean summer temperature = 7.1 °C) from 2006 to 2008, Herschel (69°35'N, 138°55' W; 10.6 °C) in 2007 and 2008, Bylot (73°8'N, 79°58'W; 5.8°C) from 2005 to 2008 and Ellesmere (Alert) (82°29'N, 62°21'W; 3.8°C) in 2007 and 2008. At each site, five traps located 20 meters apart from each other on a straight line were set in both dry upland (mesic) or low wetland (wet) tundra, the main foraging habitats for the dominant insectivorous bird species (passerines and shorebirds) during their brood rearing period. Site-specific habitat descriptions are available in Smith et al. (2007) (Southampton), Ale et al. (2011) (Herschel), Gauthier et al. (2011) (Bylot), and Morrison et al. (2005) (Ellesmere). Traps were emptied at approximately two day intervals, and arthropods were stored in ethanol (70%) until sorting and identification in the laboratory. Insects were sorted into families, and spiders were grouped together. Springtails and mites were not included in the analyses because of their very low contribution to total arthropod biomass. Butterflies and bumblebees were also excluded because few individuals were collected due to the design of

the traps and because these few heavy specimens had a strong influence on daily variation in biomass. Moreover, adults of these taxa are not key prey for shorebirds or passerines. Sorting and identification was conducted on a sub-sample of three to five traps for each habitat and site. To standardize data and in order to calculate a daily index of arthropod availability (mg/trap), the total arthropod biomass (dry mass) was divided by the number of traps sorted and by the number of days between sampling events. To transform arthropod counts into dry mass, we used length to dry mass equations derived from our samples (Picotin 2008) or from the literature (Hodar 1996; Rogers et al. 1977; Sage 1982; Sample et al. 1993). For some of the dominant groups, we dried and weighed specimens and calculated a mean individual dry mass (Picotin 2008). When individual variation in size was high, individuals were grouped within size categories and mean dry mass was obtained for each category. A list of equations is provided in the supplementary materials of McKinnon et al. (2012).

Climate Data

Mean hourly weather data (temperature in °C, precipitation in mm, relative humidity in %, radiation in $W.m^{-2}$ and wind speed in $km.h^{-1}$) from the closest automated weather stations were used to build predictive models of daily arthropod availability. Stations were located approximately 0.5 km (Southampton), 0.5-3 km (Herschel), 1 km (Bylot) and 2 km (Ellesmere) away from the trapping sites. Radiation data were unavailable for Ellesmere and Herschel Island.

Statistical analyses

Climatic variables known to influence the phenology of emergence, activity patterns and/or abundance of arthropods (Goulson et al. 2005; Hoyer and Forchhammer 2008; Roy et al. 2001; Strathdee et al. 1993; Tulp and Schekkerman 2008; Whittaker and Tribe 1998; Wigglesworth 1972) were used to construct models of arthropod availability: daily temperature (T), relative humidity (H), precipitation (Rain), wind speed (Wi), thaw degree-days (D), and solar incidental radiation (R, log-transformed to improve normality). Correlations among meteorological variables ranged between 0.02 and 0.52 except between T and H (pearson correlation = 0.70). High multicollinearity was coming from one study site: Ellesmere (pearson correlation = 0.92). For this particular site, H and T were not entered simultaneously in the model. All variables were averaged over the number of days between trap checks except for precipitation and thaw degree-days. The sum of precipitation between trapping sessions was used (95% of the trapping sessions lasted two days, 4% lasted 1 or 3 days and 1% lasted 4 days), and thaw degree-days represented the accumulated mean daily temperatures between the first spring day above 0°C and the day of sampling (sub-zero temperatures being treated as zeros). The quadratic form of thaw degree-days (D^2) was included in the models in order to represent the curvilinear pattern of seasonal arthropod availability. We also included the interaction between T and D as a variable because i) insect development is proportional to accumulation in degree-days (Gullan and Cranston 2005; Wagner et al. 1991) and ii) temperature can affect insects differently depending on their developmental stage (Gullan and Cranston 2005).

We used Generalized Linear Mixed Models with a Poisson distribution (McCullagh and Nelder 1989) to analyze the relationships between weather variables and arthropod dry mass. To account for repeated data across years, year was treated as a random factor in the analyses. Since the purpose of our models was not to test hypotheses but rather to select the best predictors of arthropod availability, model selection was based on adjusted R^2 . When more than one model had the same adjusted R^2 (less than 1% variation), the model with the least number of parameters was preferred. For each of the four study sites, we created

separate models for all of the dominant families. A family was considered dominant for a given site if its dry mass accounted for more than 10% of the total arthropod dry mass excluding spiders for at least one year (spiders had a high biomass contribution in early season and that could interfere with the contribution of other groups during the peak in arthropod abundance). Spiders were, by default, considered a dominant group at all sites. A threshold of 10% was set in order to select a limited number of dominant families while still accounting for most of the dry mass encountered. Dominant groups accounted for between 78 and 91% of total dry mass by site. Separate models were created for wet and mesic habitats.

For each model, the associated deviance for each selected variable (based on our model selection) was calculated. We then calculated the average deviance for each covariate based on the 37 models (each site/habitat/family) presented in Table 2. Proportions of deviance were calculated based on the partial R^2 and variables that were not included in a model were set to 0% except when data was unavailable (radiation in Ellesmere and Herschel).

Using the models described above, we calculated the estimated dry mass for each study site (sum of the predictions for the dominant groups). We then compared these predictions to the actual dry mass measured for all families (dominant and no-dominant altogether).

In order to validate the models, we developed a cross validation technique to assess the fit of our models on an independent dataset. For this sake, we used data from Bylot Island, the only site for which we had a relatively large dataset available (i.e. up to 4 years). We constructed models based on three years of data (except for Araneae and Ichneumonidae, where only three and two years were available) and confronted the predicted values from these models to the independent data of the fourth year. We repeated this procedure four times (for each three year combination) for Chironomidae, Carabidae, Muscidae and Tipulidae and three or two times for Araneae and Ichneumonidae. We then calculated the adjusted R^2 and generated a figure for each year and taxon for the wet

habitat. Such approach is ideal to assess the reliability of a predictive model (Efron and Tibshirani 1993).

We also performed a Linear Mixed Model to investigate both effects of habitat and study sites on arthropod availability (all families combined). In this model, we linked arthropod availability to site, habitat, and the interaction of both. We put days and years as random factors (days nested in year) in order to account for repeatability.

Results

Descriptive results

A total of 300 days of sampling over up to four years at four different sites yielded 342 451 arthropods identified to the family level, except for spiders. In total, representatives of 92 families were found. The most common groups were Araneae, Carabidae, Chironomidae, Tipulidae, Muscidae, Ichneumonidae, Mycetophilidae, and Scatophagidae (Table 1). Diversity (expressed as the number of different families) was higher at Herschel (N = 81) than at Southampton, Bylot or Ellesmere (N = 37, 38, 26, respectively). At each site, only a few families (6 to 10) contributed significantly (more than 1%) to the total dry mass. There was considerable inter-annual variation in seasonal trends of arthropod availability in terms of timing, duration, and magnitude of peaks in total dry mass, both within and among sites (Fig.2). Although variable among sites, arthropod availability was generally highest in early July (Fig.2). On Bylot Island, for example, peaks were short-lived each year (2 to 7 days) and usually occurred within the same 17 day period (28 June to 14 July).

Modeling results

Our models had a relatively strong fit to the raw data for most arthropod families (adjusted R^2 up to 0.95; Table 2 and Fig. 3) across all sites. Seasonal change in daily availability of arthropods was determined primarily by the following environmental variables: cumulative temperatures above 0°C (thaw degree-days) and its quadratic form (mean % deviance explained = $48.5\% \pm 4.7$ S.E.), and mean daily temperature (mean % deviance explained = $23.2\% \pm 4.6$ S.E.). The other climatic variables (mean daily wind speed, mean daily relative humidity, total daily precipitation, mean daily incidental radiation and the interaction between daily temperature and thaw degree-day) each accounted for less than 10% of the deviance explained (Fig. 4).

Predicted and observed data are presented for each site, year, habitat and family in Fig.3. Based on these models, we calculated an estimated dry mass for each study site (sum of the predictions for the dominant groups), which explained well the total dry mass of arthropods measured for all dominant and non-dominant arthropods family pooled (R^2 varied from 0.30 to 0.95 depending on the site or year considered Fig. 2).

In the cross validation, models generally performed slightly less than models with full data but overall the predictive power of the validation models was still good. Average adjusted R^2 of the validation models was 0.48 ± 0.042 S.E. and 0.35 ± 0.05 S.E for the wet and mesic habitats respectively. In all the validation models, the date of the peak of abundance could be assessed with great accuracy (Fig.5 on wet habitat).

Arthropod availability differed according to habitat type. The mean dry mass was 63.37 ± 6.03 S.E. mg per trap per day and 40.84 ± 3.14 S.E. in wet and mesic habitats respectively, all sites combined (Linear Mixed Models with days nested in year: $F_{1,341} = 12.69$; $P < 0.001$). The interaction between habitat and study site was not significant ($F_{3,335} = 0.25$; $P = 0.86$) revealing that similar patterns of availability occurred in both habitats within a study site. The abundance also greatly differed according to study site ($F_{3,339} = 34.28$; $P < 0.001$).

Discussion

The objective of our study was to generate predictive models of daily arthropod availability in the Canadian Arctic. Based on data collected at four different sites that varied in terms of their climate and arthropod communities, we found part of the variation to be dependent on climatic variables measured daily such as precipitation or wind. The other part of the variation was explained by daily temperature and a larger time scale measure of weather (thaw degree-day). Indeed, with mean daily temperature, thaw degree-day, and its quadratic form, more than 70% of the daily variation in arthropod availability was explained by our models. This is a substantial portion of the deviance, emphasizing the overarching importance of both temperature and variables measured over larger time scales in determining seasonal change in arthropod availability. Our research results complement work conducted in other Arctic regions such as the Taymir Peninsula in Siberia, where cumulative degree-days was a better predictor of the number of arthropods caught than the combination of date and temperature (Schekkerman et al. 2004). Together with our results, this highlights the importance of including temperature, cumulative temperature and its quadratic form in studies aimed at forecasting arthropod abundance rather than focusing mostly on daily temperature variation as is often the case (Deutsch et al. 2008).

As ectotherms, arthropods are highly sensitive to climate variation (Bale et al. 2002; Danks 1981; Hodkinson et al. 1998). Population growth rates and development of many arthropod species is linked to temperature (Frazier et al. 2006; Huey and Berrigan 2001). As expected, we found higher dry mass (and diversity) of arthropods for sites with a warmer summer. However, predicting the effect of global warming also requires further information on possible lagged effects (like density dependence and previous summer temperature).

There was considerable variation in seasonal trends of arthropod availability in terms of timing, duration, and magnitude of peaks in total biomass both between sites and between habitats within sites. Arthropod availability was higher in wet habitats than in mesic habitats and this was consistent for all our study sites; we uncovered no significant

interaction between habitat and site. Interestingly, for a specific site, climatic variables had similar effects on the abundance and phenology of a particular family for both habitats. Knowing the habitat characteristic of a site and its temperature thus appear to be an important covariate to model Arctic arthropod availability.

Across the sites, different patterns of abundance and phenology were evident among the different arthropod families that were sampled. For example, Tipulidae (crane flies) showed very synchronized peaks of abundance whereas Araneae (spiders) were present throughout the study period. This is likely related to the biology of the different families. In certain species of crane flies, for example, all adults that emerge in a given summer overwintered in the prepupal stage (MacLean 1973). As a result, there is no feeding requirement before their emergence as adults and a more synchronized emergence is therefore possible. Studies of crane flies in the Arctic, including ours (Fig. 3), have revealed well defined peaks of abundance (MacLean and Pitelka 1971; Tulp and Schekkerman 2008) supporting the concept of a synchronized emergence. As a consequence, our climatic models for crane flies had a good fit to the data. This life-history strategy has also been observed in a number of Arctic Chironomidae (non-biting midges) species (Danks and Oliver 1972). However, the timing of emergence of non-biting midges is directly linked to the temperature of the pond in which the prepupal stage resides (Danks and Oliver 1972). Since ponds can warm up at different rates (based on depth, for example), emergence can be synchronized within ponds rather than across broad spatial scales. In our observations, there is more than one peak of non-biting midges in any given year and the peaks are not as well defined as for crane flies (see Fig. 3). Numerous peaks may also be due to several species emerging at different times considering that non-biting midges contributes a high proportion of species to the tundra insect fauna (MacLean and Pitelka 1971). In spiders, we did not observe a synchronized peak of abundance (see Fig. 3). They are present through the season and usually are active at the very beginning of snow melt (Meltøfte and Høye 2007; this study).

These contrasting patterns of arthropod phenology may be important in their role as food for birds. Both spiders and crane flies are important to successful reproduction of insectivorous birds but they likely play different roles. Spiders are active at the very beginning of snow melt and are present throughout the season (Moltofte and Høye 2007; this study). It has been found that the abundance of wolf spider *Pardosa glacialis* (Thorell, 1872) (Araneae: Lycosidae) was probably the only variable influencing the timing of reproduction of jaegers *Stercorarius longicaudus* Vieillot 1819 in Greenland (Moltofte and Høye 2007). Arthropods that are present early in the season may be especially important for the long distant migrants that arrive at their Arctic breeding grounds with little to no stored energy and must rely upon early emerging arthropods in order to rebuild fat reserves and produce eggs (Danks 1971; Klaassen et al. 2001; Moltofte et al. 2008). On the other hand, arthropods such as crane flies, which exhibit peaks later in the season may be more important for the growth and survival of offspring (Pearce-Higgins and Yalden 2004).

Arthropods with an availability that is limited in time (synchronized emergence) can provide a great source of food for chicks if hatching is synchronized with emergence. But achieving this synchrony can be challenging, especially in the context of climate change (Both and Visser 2001; Thomas et al. 2001). For example, studies have now indicated that an asynchrony between hatch of shorebird chicks and peaks in crane flies can reduce chick growth rates (McKinnon et al. 2012) and even lead to potential population declines in some shorebird species (Pearce-Higgins et al. 2005). However, abundance of arthropods rather than asynchrony may better predict population decline in different shorebirds species (Pearce-Higgins et al. 2009; Pearce-Higgins 2010).

Changes in climate are likely to induce changes in the patterns of arthropod availability with the potential to affect several trophic levels within the tundra food web. The unique data we have collected as part of this pan-Canadian effort, and the models we have tested will help us to forecast and/or hindcast arthropod availability over time, so that we can gain greater insight into the potential effects of changing arthropod availability for Arctic insectivores. Future research should continue to refine our understanding of seasonal

variation in arthropod availability and attempt to study variation at lower taxonomic levels such as genus and, if possible, species. However, with over 2000 species of arthropods in arctic North America (Danks 1992), this could prove to be a very interesting, though rather challenging task.

Acknowledgements

Funding and logistic assistance for the collection of specimens was provided by grants from the Canadian federal government's International Polar Year program, the Natural Science and Engineering Research Council of Canada and the Canadian Ministry of Environment to the Arctic Wildlife Observatories Linking Vulnerable EcoSystems International Polar Year project. Our study was also made possible due to funding by the Fonds Québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), Wildlife Conservation Society Canada, the Garfield Weston Award for Northern Research, and the Northern Scientific Training Program. Logistical support was provided by Polar Continental Shelf Project and Parks Canada. Special thanks to Ludovic Jolicoeur, Benoit Laliberté, Émilie D'astous, Pierre-Yves l'Hérault, Maryse Cloutier, Jean-Rémi Julien, Scott Gilbert, Georges-Olivier Cimon, William Halliday, Alice Kenney for field work. Thanks also to Valérie Delisle-Gagnon, Sarah Loboda, Hirondelle Varady-Szabo, Annie Hibbert, Samuel Pinna, Maude Picotin, Ludovic Jolicoeur, Karine Richer for identification of arthropods in the laboratory. Thank you to Alain Caron, Nicolas Lecomte, Arnaud Tarroux, Eeva Soininen, the members of the Bêty-Berteaux lab, and two anonymous referees for their helpful comments.

Tables and figures

Table 1: Total dry mass of the different families averaged over the number of years of sampling. Only families representing more than 1% of total biomass for at least one year are presented in the table but all families are included in the totals

	<u>Ellesmere (2007-2008)</u>		<u>Bylot (2005-2008)</u>		<u>Herschel (2007-2008)</u>		<u>Southampton (2006-2008)</u>	
	mg/year	%	mg/year	%	mg/year	%	mg/year	%
Anthomyiidae	1	<1	25	1	46	1	116	3
Araneae	110	10	476	25	1367	21	2247	49
Carabidae			165	9	2179	33	366	8
Chironomidae	185	17	226	12	260	4	414	9
Dolichopodidae			61	3	17	<1	44	1
Empididae	<1	<1	38	2	59	1	58	1
Ichneumonidae	20	2	165	9	118	2	15	<1
Muscidae	445	41	321	17	110	2	259	6
Mycetophilidae	226	21	44	2	153	2	22	<1
Scatophagidae	1	<1	18	1	110	2	316	7
Sciaridae	49	5	18	1	57	1	38	1
Syrphidae	3	<1	32	2	9	<1	2	<1
Tipulidae	14	1	208	11	1600	24	563	12
TOTAL								
Minimum	762		1133		6491		3321	
Maximum	1407		2160		6725		5504	
Average	1085		1870		6608		4583	

Table 2: Parameter estimates for the Generalized Linear Mixed Models of weather variables on availability of the dominant arthropod groups (dry-mass of arthropod expressed in mg/trap/day). Coefficients in bold were significant and where coefficients are missing, the corresponding variable was absent from the model selected. Numbers in parenthesis represent the standard errors associated with each coefficient. Certain variables were not measured (NA) at some sites

Site	Family	Habitat	Intercept	D (10 ⁻¹ °C)	D ² (10 ⁻⁴ °C ²)	T (10 ⁻² °C)	W _i (10 ⁻¹ km/h)	H (10 ⁻¹ %)	R (10 ⁻² (log(W/m ²)))	Rain (10 ⁻¹ mm)	T*D (10 ⁻³)	adjR ²	
Ellesmere	Araneae	Humid	0.24 (0.7)	0.13 (0.1)	-0.64 (0.38)	0.22 (0.04)	-0.60 (0.22)			NA	-0.43 (0.56)	0.70	
	Araneae	Mesic	7.29 (1.73)	-0.15 (0.1)	0.14 (0.41)		-0.52 (0.24)	0.53 (0.18)		NA	-0.61 (0.56)	0.76	
	Chironomidae	Humid	-0.72 (0.72)	0.82 (0.12)	-5.36 (0.62)	0.17 (0.07)	-0.84 (0.15)			NA		5.00 (0.8)	0.55
	Chironomidae	Mesic	3.16 (1.25)	-0.12 (0.03)				-0.18 (0.14)		NA	-0.68 (0.52)	0.48	
	Muscidae	Humid	10.52 (0.76)				-1.08 (0.1)	0.79 (0.07)		NA	-1.68 (0.38)	0.45	
	Muscidae	Mesic	-0.82 (0.71)	0.20 (0.03)			-0.45 (0.13)			NA	-1.11 (0.63)	0.47	
	Mycetophilidae	Humid	7.39 (1.77)	-0.14 (0.02)		0.30 (0.04)	-0.69 (0.17)			NA	-1.33 (0.29)	0.54	
	Mycetophilidae	Mesic	0.23 (1.97)	0.35 (0.29)	-2.30 (1.38)	0.51 (0.08)	-3.34 (0.53)			NA		0.78	
Bylot	Araneae	Humid	2.17 (1.63)	-0.01 (0.01)			-2.66 (0.61)	0.55 (0.09)	0.99 (0.21)	-0.43 (0.25)		0.43	
	Araneae	Mesic	-12.65 (1.24)	0.03 (0.02)		0.53 (0.04)		0.46 (0.09)	1.74 (0.14)		-1.51 (0.26)	0.51	
	Carabidae	Humid	-6.63 (1.53)	-0.13 (0.01)		0.37 (0.04)		0.42 (0.12)	0.80 (0.13)			0.67	
	Carabidae	Mesic	1.1 (0.76)	-0.12 (0.02)		0.20 (0.05)	-3.15 (1.29)			-0.29 (0.18)		0.79	
	Chironomidae	Humid	-0.83 (0.53)	0.65 (0.04)	-2.67 (0.16)	0.09 (0.02)				-0.13 (0.1)		0.58	
	Chironomidae	Mesic	-7 (2)	0.12 (0.03)		0.78 (0.11)		0.38 (0.19)				-2.47 (0.57)	0.67
	Ichneumonidae	Humid	-1.3 (0.73)	0.29 (0.04)	-0.73 (0.1)	0.06 (0.1)	-2.84 (1.12)			-0.32 (0.14)	0.56 (0.45)		0.69
	Ichneumonidae	Mesic	-1.07 (1.14)	0.36 (0.07)	-0.76 (0.14)	0.23 (0.08)	-1.43 (1.82)	0.18 (0.26)	-0.32 (0.41)	-0.43 (0.29)			0.72
	Muscidae	Humid	-10.03 (1.51)	0.01 (0.01)		0.34 (0.03)	2.94 (0.55)	0.34 (0.11)	1.17 (0.15)	0.57 (0.1)			0.50
	Muscidae	Mesic	-9.36 (1.47)	0.10 (0.01)			0.44 (0.8)			1.53 (0.2)	0.71 (0.13)		0.79
	Tipulidae	Humid	-14.41 (0.95)	2.42 (0.14)	-8.85 (0.51)	0.04 (0.02)				0.24 (0.13)			0.87
	Tipulidae	Mesic	-11.54 (6.11)	1.19 (0.24)	-4.23 (0.81)	0.59 (0.15)	-3.64 (2.55)	0.82 (0.48)		-1.01 (0.42)	-1.01 (0.31)		0.84
Herschel	Araneae	Humid	3.47 (0.75)	0.05 (0.01)	-0.12 (0.02)		-0.77 (0.1)			NA	-0.36 (0.13)	0.38	
	Araneae	Mesic	9.61 (0.58)	-0.02 (0)			-0.28 (0.07)	0.69 (0.07)		NA		0.29	
	Carabidae	Humid	2.33 (0.25)	0.03 (0.02)	-0.10 (0.03)	0.15 (0.02)	-0.42 (0.08)			NA		0.70	
	Carabidae	Mesic	11.59 (0.56)	0.00 (0.01)	-0.10 (0.02)	0.04 (0.01)	0.51 (0.04)	1.00 (0.06)		NA		0.71	
	Tipulidae	Humid	-5.73 (0.42)	0.73 (0.04)	-1.80 (0.08)	0.30 (0.01)				NA		0.95	
	Tipulidae	Mesic	-5.16 (0.81)	0.10 (0.02)		0.79 (0.05)	1.34 (0.13)			NA		-2.25 (0.22)	0.55
Southampton	Araneae	Humid	-7.05 (2.96)	0.05 (0.01)		0.18 (0.03)		0.22 (0.19)		1.17 (0.3)		0.73	
	Araneae	Mesic	-6.19 (1.98)	0.06 (0.02)		0.16 (0.02)	0.10 (0.11)			1.25 (0.32)		0.79	
	Carabidae	Humid	-7.18 (1.43)			0.19 (0.01)				1.32 (0.21)	-0.61 (0.4)	0.84	
	Carabidae	Mesic	-6.22 (1.61)	-0.10 (0.01)		0.15 (0.01)	-0.21 (0.06)			1.42 (0.19)		0.94	
	Chironomidae	Humid	-4.91 (1.84)	0.57 (0.05)	-1.34 (0.14)	0.37 (0.05)	-0.31 (0.06)	0.23 (0.16)		0.83 (0.19)		-2.27 (0.47)	0.82
	Chironomidae	Mesic	-2.3 (1.64)	0.45 (0.04)	-1.02 (0.13)	0.36 (0.04)	-0.27 (0.06)	0.26 (0.14)		0.64 (0.18)		-2.40 (0.42)	0.80
	Muscidae	Humid	-4.82 (1.05)	0.77 (0.06)	-1.84 (0.16)		-0.37 (0.07)			0.16 (0.15)	0.05 (0.2)		0.86
	Muscidae	Mesic	12.74 (1.25)	0.17 (0.01)			-0.53 (0.07)	1.50 (0.14)			0.90 (0.2)		0.60
	Scatophagidae	Humid	6.77 (1.36)	0.11 (0.01)			-0.39 (0.05)	1.05 (0.08)		0.68 (0.14)			0.39
	Scatophagidae	Mesic	-11.07 (3.04)	0.90 (0.11)	-2.70 (0.33)	0.11 (0.06)		0.72 (0.29)			-0.30 (0.28)		0.53
	Tipulidae	Humid	-9.81 (0.7)	1.67 (0.07)	-4.64 (0.21)	0.01 (0.02)	-0.36 (0.04)				0.34 (0.09)		0.94
	Tipulidae	Mesic	-11.4 (3.26)	1.05 (0.1)	-4.06 (0.35)	0.40 (0.12)	-0.34 (0.07)	0.95 (0.24)		-0.81 (0.21)	1.20 (0.26)	1.39 (0.37)	0.92

Figure 1 : Arthropod trap in the field

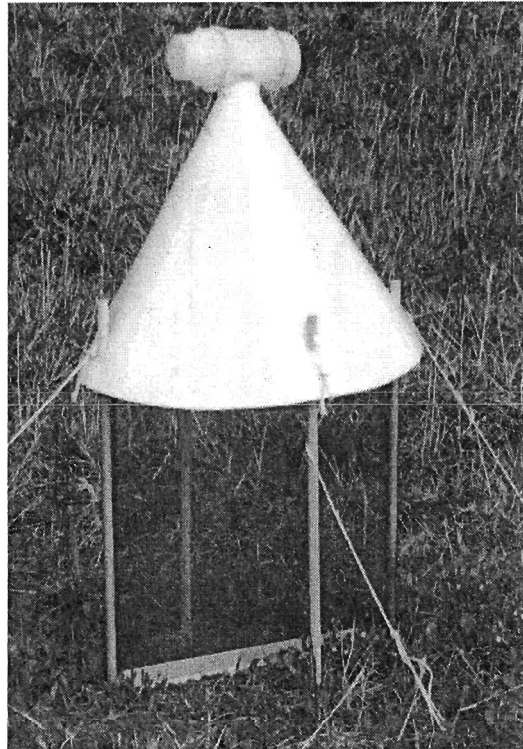
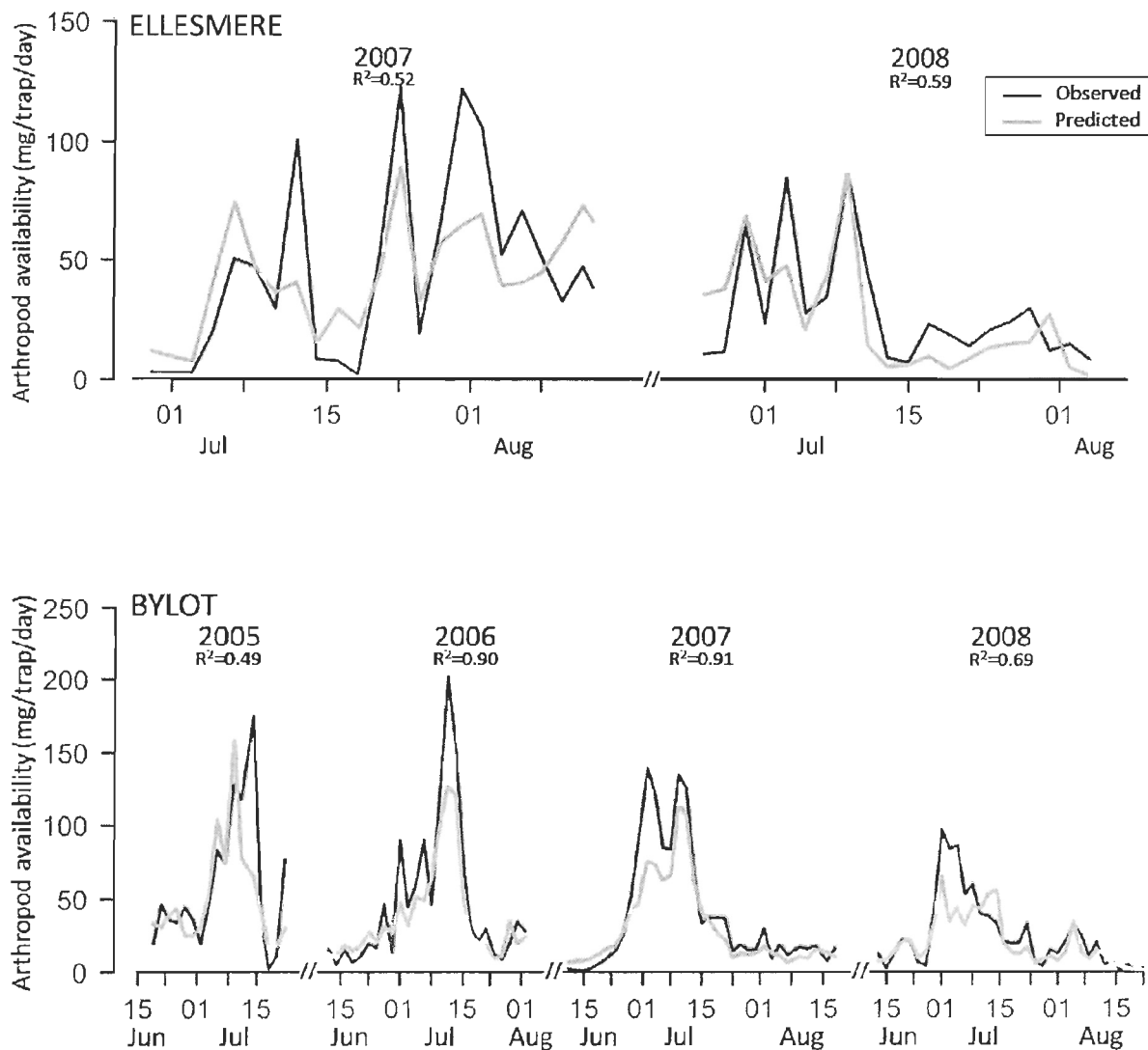


Figure 2: Predicted and observed total daily arthropod availability in wet habitat in four Canadian Arctic sites



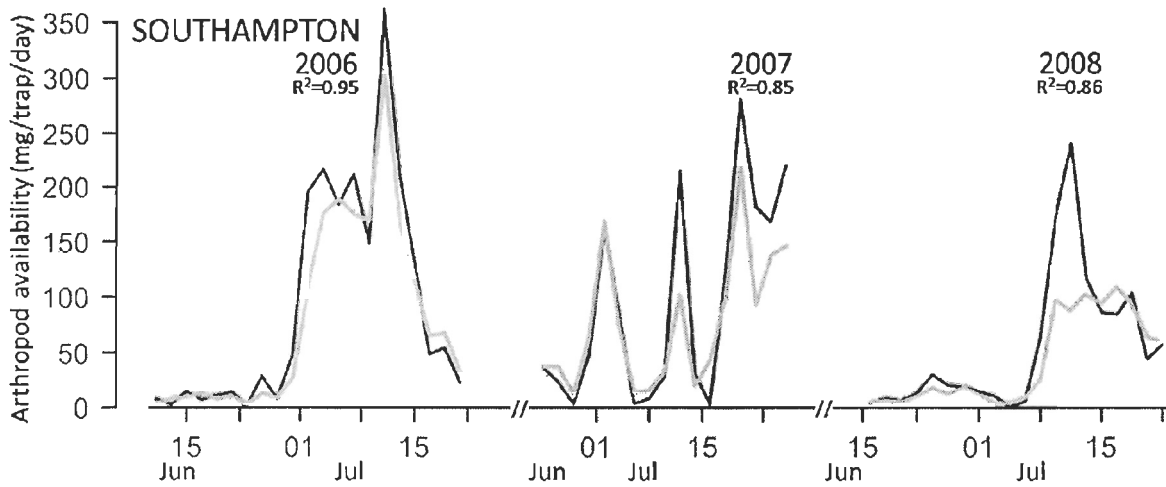
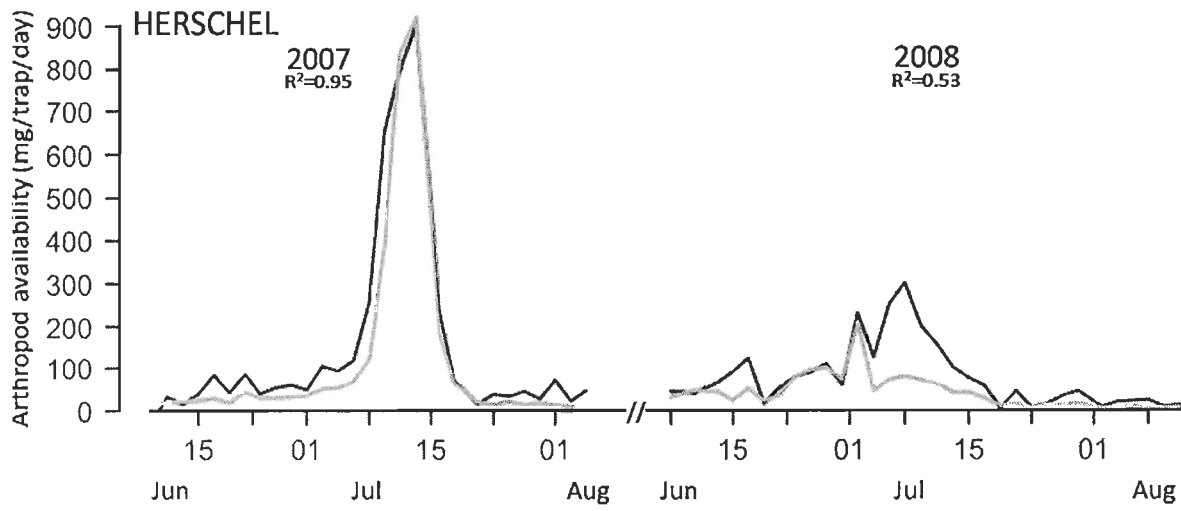
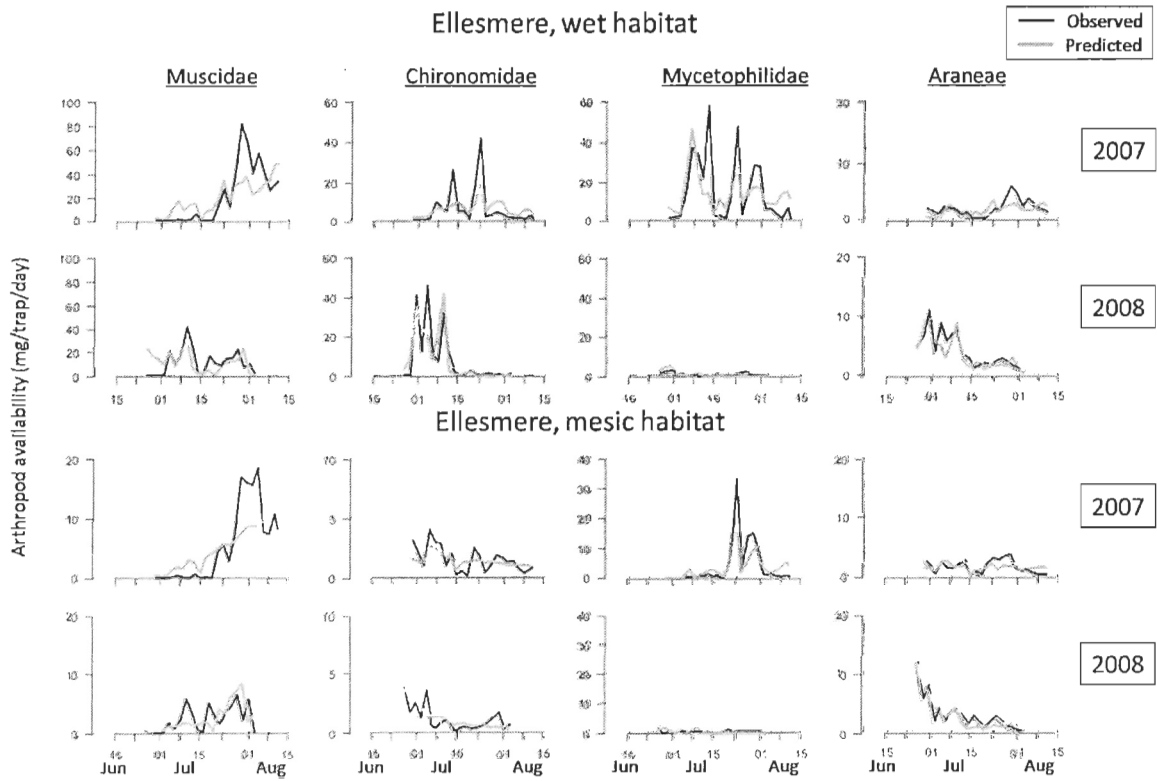
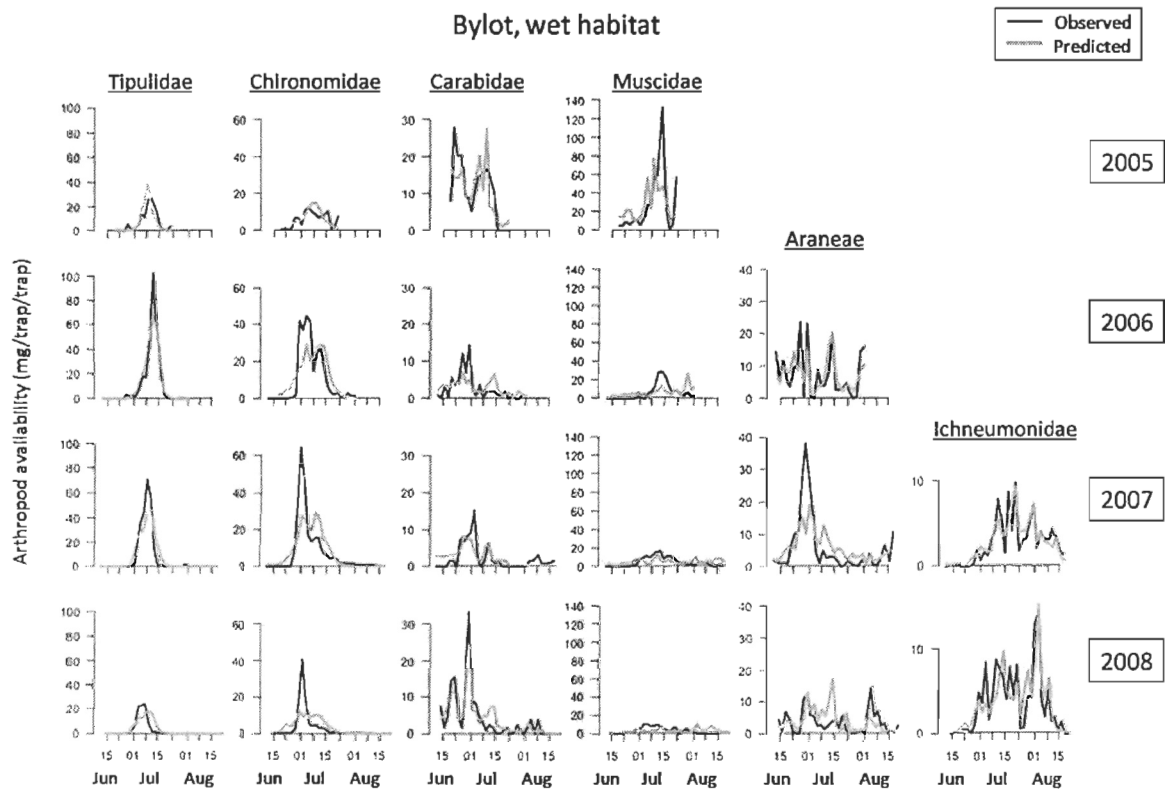


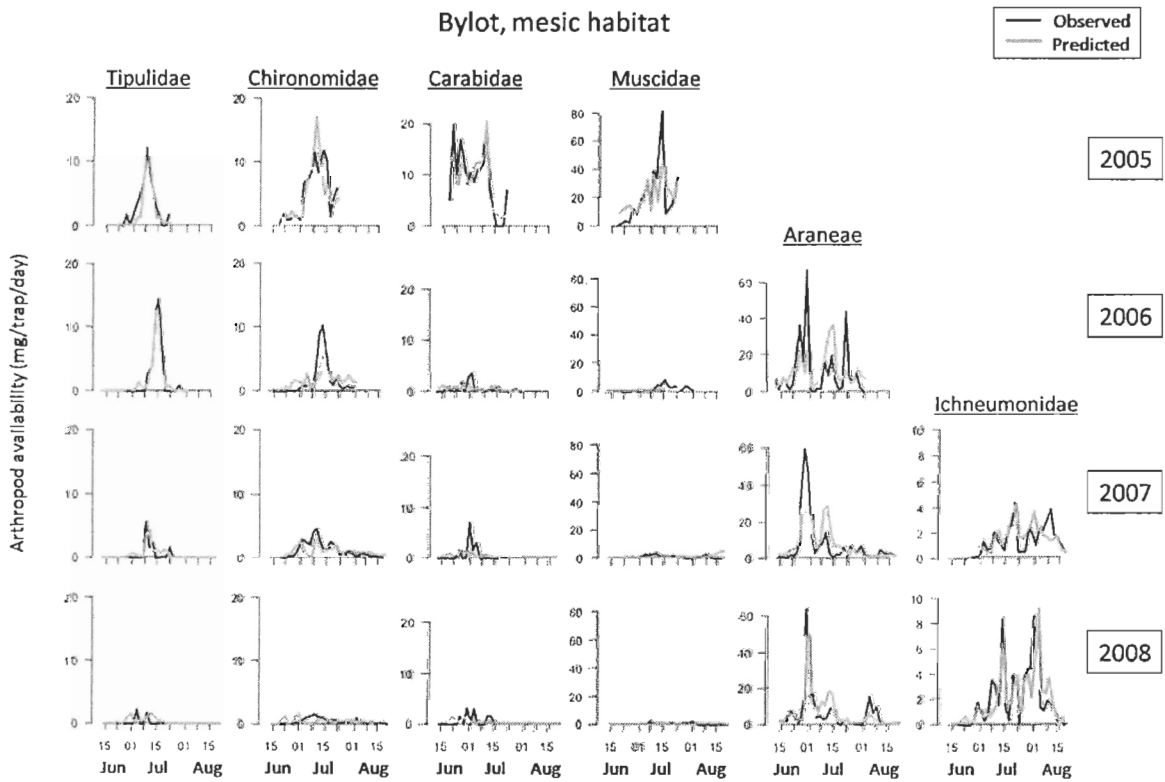
Figure 3: Predicted and observed arthropod availability split by sites, year and habitat for the most abundant families

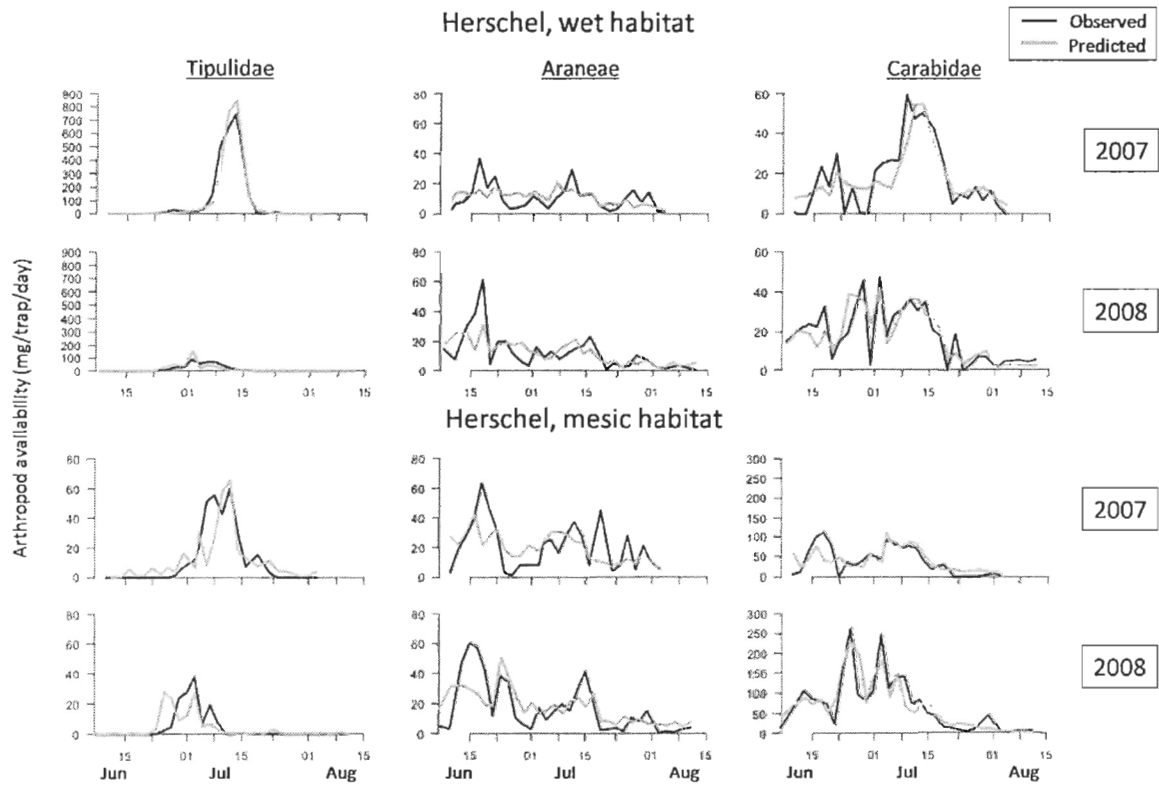


Bylot, wet habitat



Bylot, mesic habitat





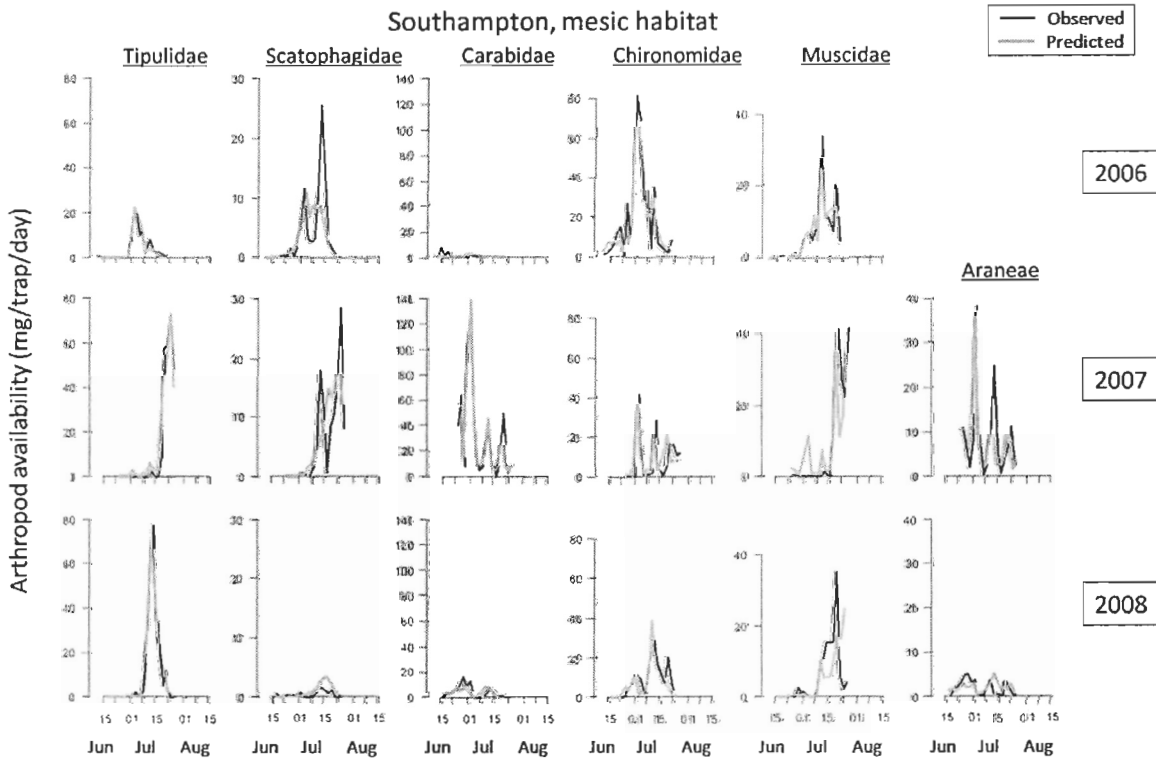
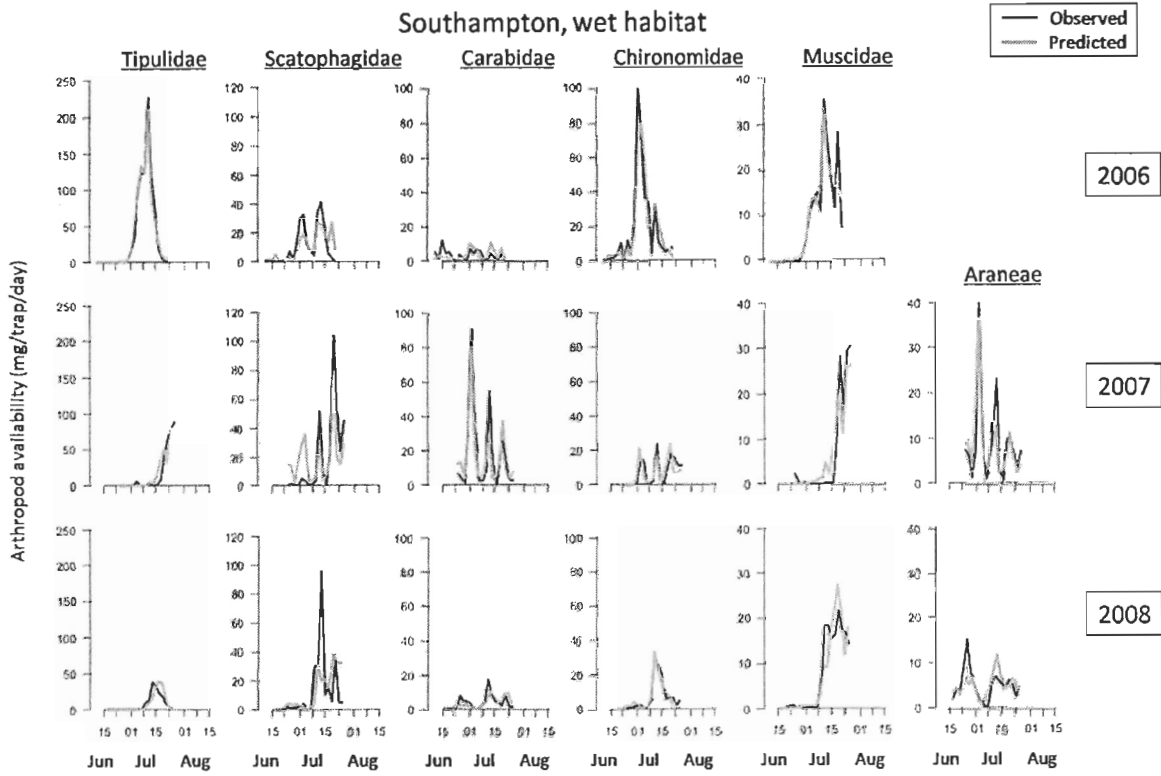


Figure 4 : Average (+SE) of the % of deviance explained by the different weather variables from models generated for each family and year.

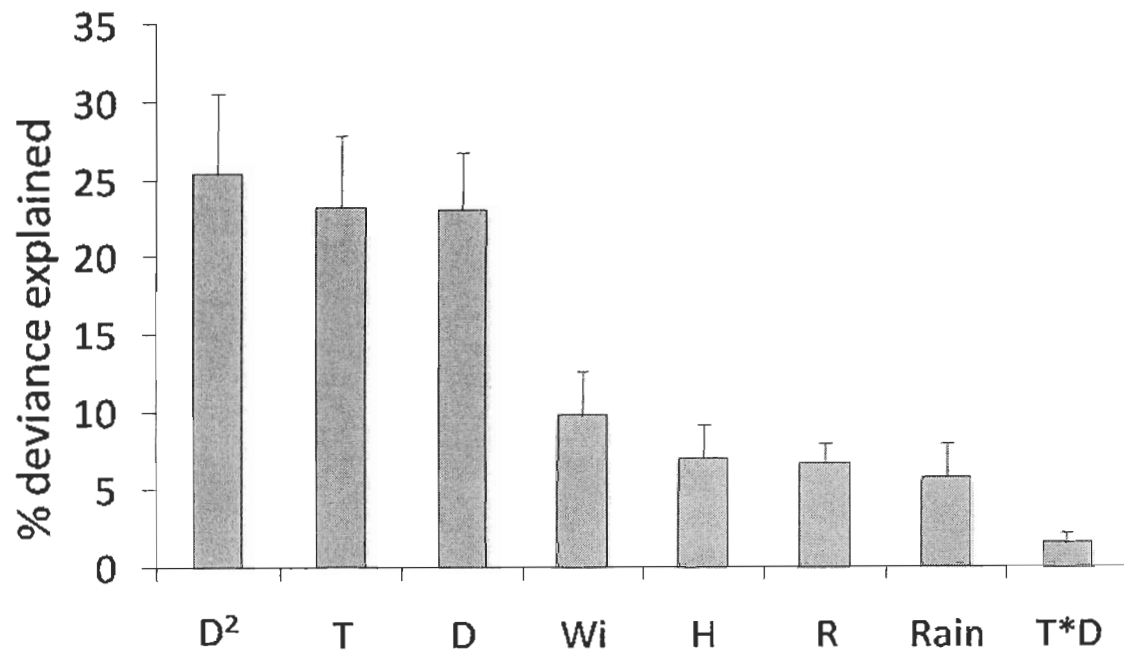
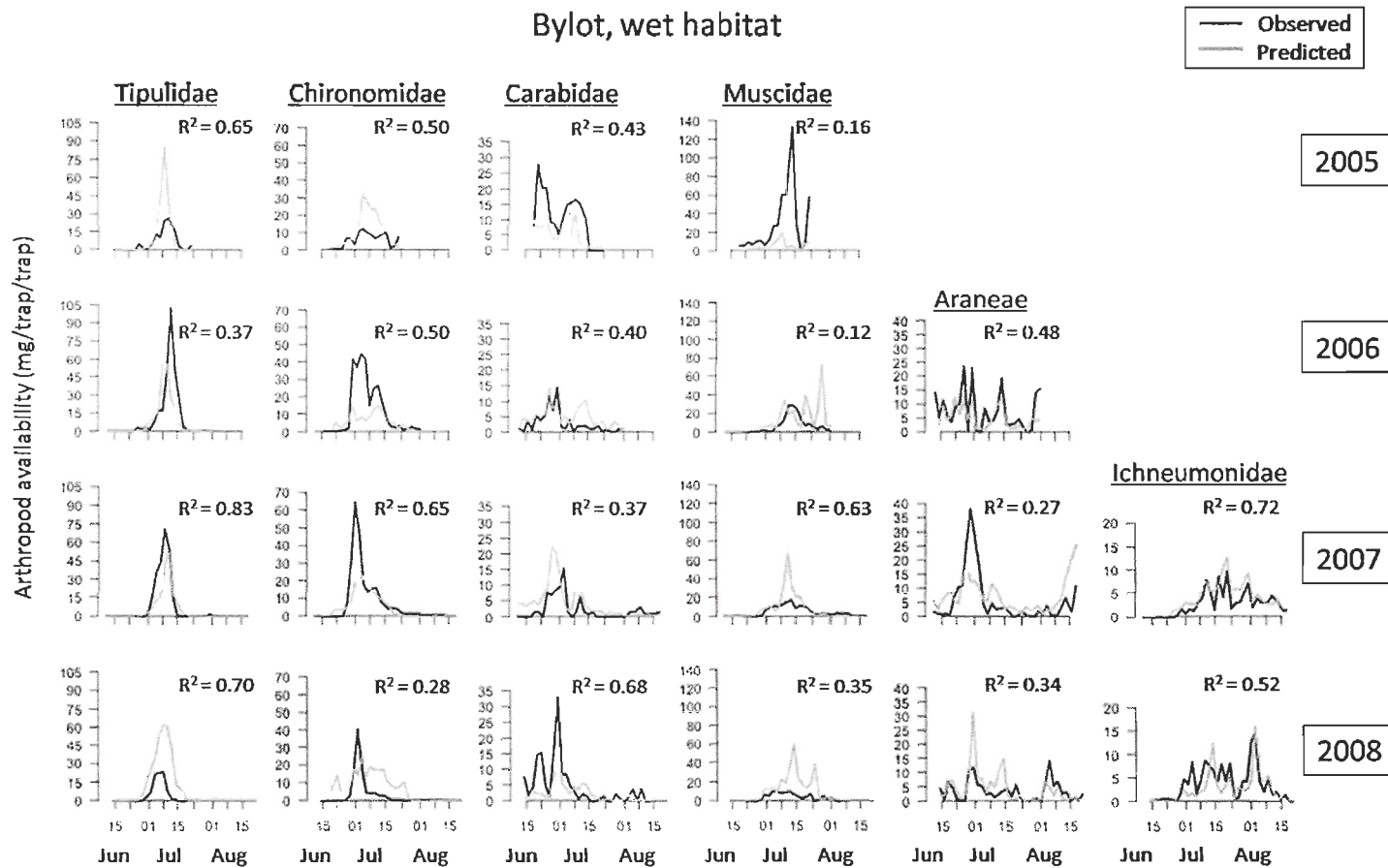


Figure 5 : Cross validation models based on data from Bylot Island. We constructed models from all the data available minus one year. The observed values from the year left out (indicated on the left of the graphs) are then contrasted with the predictions from the cross validation model.



CONCLUSION

Dans la présente étude, nous avons utilisé les données issues d'une collaboration pancanadienne afin de mettre en lien la disponibilité des arthropodes terrestres et les conditions météorologiques. Le but étant d'obtenir des modèles permettant d'estimer la disponibilité d'arthropodes à un temps donné dans des cas où ces données seraient utiles, mais impossibles à obtenir autrement. La température (quotidienne et sous forme d'accumulation au cours de la saison) s'est avérée être un facteur particulièrement important. Or, il semble que certaines variables influent sur l'abondance et la phénologie des arthropodes alors que d'autres ont surtout un effet sur le taux d'activité, affectant ainsi le nombre d'arthropodes capturés dans nos pièges comme démontré par Hoye et Forchhammer (2008). En effet, la variabilité sur une base quotidienne est vraisemblablement expliquée en bonne partie par la température quotidienne et son effet sur le taux d'activité des arthropodes. Par contre, le patron de disponibilité d'arthropodes au cours de la saison est susceptible de répondre davantage à une mesure de température qui s'échelonne sur toute la saison (degré-jours), rendant ainsi compte des conditions auxquelles ont été exposés les arthropodes depuis le début de la saison estivale et ayant potentiellement un effet sur leur croissance et leur date d'émergence. En ce sens, il aurait été intéressant d'utiliser d'autres variables qui reflètent les conditions climatiques vécues par les arthropodes dans les semaines/mois précédant leur capture. Par exemple, l'accumulation de températures de la saison précédente ou encore la date de fonte des neiges. Or, ces mesures ne présentant que très peu de variation dans nos données (une seule valeur par site par année), il n'a pas été possible de les inclure dans les modèles.

Nous avons noté que nos modèles fonctionnaient généralement mieux avec les familles d'arthropodes ayant une émergence synchronisée comme les *Tipulidae*. Il est en effet possible que l'accumulation de températures joue un rôle dans la synchronisation de l'émergence. Les arthropodes avec une émergence synchronisée sont ceux dont la présence est la plus limitée dans le temps. Leur concordance avec l'éclosion des oisillons chez les insectivores est donc plus précaire. Ainsi, il est particulièrement pertinent d'avoir de bons modèles pour ces familles, ce que nous avons maintenant grâce à notre étude.

Il est intéressant de constater qu'en modélisant les quelques familles dominantes à chaque site, nous avons obtenu d'assez bonnes prédictions de la disponibilité totale (incluant les familles dont nous n'avons pas tenu compte dans les modèles). De plus, la validation des modèles basés sur les données de Bylot confirme la qualité de nos modèles. Il aurait été intéressant de faire une telle validation en prédisant la disponibilité dans un milieu à partir des données de l'autre milieu (ex. : humide vs mesic). Dans tous les cas, la validation et la bonne correspondance entre la biomasse totale et la biomasse des familles dominantes renforcent la conclusion que nos modèles sont de bons outils pour estimer la disponibilité d'arthropodes à un site donné. À titre d'exemple, ces modèles pourraient être utilisés pour estimer certains aspects de la disponibilité d'arthropodes (ex. : date et durée du pic) pour des années antérieures où les données de disponibilité réelle d'arthropodes ne sont pas disponibles, mais où des données sur la reproduction des insectivores telles que la phénologie et la productivité annuelle ont été récoltées. Il serait alors possible de i) mieux évaluer l'état de la synchronie entre la phénologie des insectivores et de leurs ressources alimentaires et de ii) déterminer s'il y a présence ou non d'une tendance vers un devancement des dates de pic de nourriture. De plus, il serait possible d'étudier les variations géographiques de ces deux derniers éléments en comparant des projections et tendances pour plusieurs sites à travers l'Arctique. Les modèles pourraient également être utilisés pour calculer la disponibilité future des arthropodes selon différents scénarios climatiques. Il faudrait toutefois éventuellement considérer qu'avec les changements

climatiques, de nouvelles espèces risquent de faire leur apparition dans l'Arctique, et que ces dernières pourraient réagir différemment aux conditions environnementales.

Au-delà de l'aspect de modélisation de la disponibilité d'arthropodes qui est couvert dans l'article, les données récoltées nous permettent de comparer les quantités d'arthropodes récoltées d'un site à l'autre de même que les différences en termes de diversité. On observe clairement une augmentation de la biomasse en fonction de la température estivale moyenne (Tableau 1). Ce patron semble aussi s'appliquer à la diversité bien que la tendance soit moins claire à ce niveau (nombre de familles à Ellesmere: 26, Bylot: 38, Southampton: 37, Herschel: 81). Or, nos données sur la diversité sont très limitées puisque nous ne connaissons pas le nombre d'espèces. En effet, si nous observons une telle différence entre le site le plus chaud et le site le plus froid au niveau du nombre de familles, il est fort probable que cette tendance ne serait que plus claire au niveau du nombre d'espèces. Notre équipe se penchera prochainement sur ce phénomène d'augmentation de la biomasse et de la diversité avec la température et/ou la latitude en examinant les données qui ont été récoltées à d'autres sites. Pour cet aspect de la recherche, il sera nécessaire de se questionner sur les explications possibles à ce phénomène. En effet, au-delà des isoclines thermiques, y a-t-il d'autres raisons pouvant expliquer de telles différences entre les sites ? Par exemple, est-ce que la diversité est liée seulement à la température, ou peut-elle être influencée par l'histoire glaciaire ou la topographie ? Et est-ce que les individus vivant dans un écosystème où la pression de prédation est plus élevée ont une taille corporelle plus grande ?

Il importe de noter que la méthode de piégeage utilisée dans notre étude permet d'obtenir un indice à la fois de l'abondance et du taux d'activité pour la plupart des arthropodes. Or, tel que discuté dans l'article, certains groupes d'arthropodes sont moins susceptibles d'être capturés par ces pièges de type passif. Ces derniers sont essentiellement

les papillons, les bourdons, les collemboles et les mites. Bien que ces groupes ne soient pas reconnus comme étant des éléments importants de l'alimentation des insectivores de l'Arctique, il est possible qu'ils y contribuent. Nous avons tenté à l'île Bylot de mettre au point des protocoles d'échantillonnage complémentaires destinés à ces groupes, mais nous avons récolté/observé moins d'individus avec ces techniques qu'avec les pièges fausses. Pour les insectes de grande taille (papillons et bourdons), nous avons effectué des transects d'observation. Des transects au filet à papillons pourraient être considérés, mais vu le faible nombre d'observations, cela risque de mener à relativement peu de captures. Pour la mésofaune du sol (collemboles et mites), nous avons échantillonné à la main des parcelles distribuées aléatoirement dans la zone d'étude. Aussi, nous avons prélevé des parcelles de mousse que nous avons fouillées au laboratoire afin d'en retirer les insectes. Pour les années subséquentes ou pour des projets semblables, la méthode complémentaire que je préconiserais est le transect d'observation. Par contre, je pense qu'il faudrait que les transects soient d'au moins 500 mètres et qu'ils soient réalisés à heure fixe. De plus, il faudrait porter attention aux agglomérations de collemboles (qui sont souvent visible à l'œil sur le bord des étangs et qui sont plus vraisemblablement une source de nourriture pour les insectivores que les collemboles « solitaires » dissimulés dans la mousse).

En terminant, rappelons que les répercussions des changements climatiques sur les liens entre différentes composantes des écosystèmes sont difficiles à prévoir. Nous avons discuté dans cette étude du risque d'une asynchronie entre la phénologie des insectes et celles des insectivores. Cependant, il est possible qu'une augmentation de la température entraîne simplement une augmentation générale de l'abondance d'arthropodes, et que la synchronie/asynchronie avec le pic d'abondance ait moins de conséquences pour les consommateurs. Aussi, il faut noter que des changements dans la phénologie et/ou l'abondance des arthropodes peuvent avoir un effet sur d'autres composantes de l'écosystème tel que les plantes par le biais de la pollinisation et de l'herbivorie ou encore en modifiant les relations entre les insectes piqueurs et leurs hôtes. Au-delà des liens

trophiques, les mécanismes de propagation de certaines maladies ou parasites peuvent aussi être affectés par les changements phénologiques, par exemple, en permettant ou en empêchant un contact temporel entre certains hôtes et vecteurs. Pour étudier ces phénomènes, des modèles semblables aux nôtres pourraient être développés. Il faudrait cependant modéliser des taxa plus spécifiques soit au genre, ou idéalement, à l'espèce. Mais avec plus de 2000 espèces d'arthropodes dans la portion Arctique de l'Amérique du Nord (Danks 1992), cela risque de s'avérer être un défi colossal. Notre étude représente tout de même un premier pas dans cette direction.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACIA. 2004. Impacts of warming climate: Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ale, S.B., Morris, D.W., Dupuch, A. and Moore, D.E. 2011. Habitat selection and the scale of ghostly coexistence among Arctic rodents. *Oikos* 120(8): 1191-1200. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18933.x.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J. and others. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8(1): 1-16. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x.
- Berteaux, D., Humphries, M.M., Krebs, C.J., Lima, M., McAdam, A.G., Pettorelli, N., Reale, D., Saitoh, T., Tkadlec, E., Weladji, R.B. and others. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research* 32(2): 151-158.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M. and Visser, M.E. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441(7089): 81-83.
- Both, C. and Visser, M.E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411(6835): 296-298.
- CHASM. 2004. Monitoring Arctic-nesting shorebirds: An international vision for the future. *Wader Study Group Bulletin* 103: 2-5.
- Danks, H. 1992. Arctic insects as indicators of environmental change. *Arctic* 45(2): 159-166.
- Danks, H.V. 1971. A note on the early season food of arctic migrants. *Canadian Field-Naturalist* 85: 71-72.
- Danks, H.V. 1981. Arctic Arthropods A review of systematics and ecology with particular reference to the North American fauna. Entomological Society of Canada, Ottawa.
- Danks, H.V. and Oliver, D.R. 1972. Seasonal emergence of some high arctic Chironomidae (Diptera). *Canadian Entomologist* 104: 661-686.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C. and Martin, P.R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(18): 6668-6672. doi:10.1073/pnas.0709472105.
- Dickey, M.-H., Gauthier, G. and Cadieux, M.-C. 2008. Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species. *Global Change Biology* 14(9): 1973-1985. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01622.x.

- Efron, B. and Tibshirani, R.J. 1993. An Introduction to the Bootstrap. *In* Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman & Hall, London. pp. 436.
- Elton, C.S. 1927. Animal ecology. Macmillan Co., New York.
- Frazier, M.R., Huey, R.B. and Berrigan, D. 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warmer is better". *American Naturalist* 168(4): 512-520. doi:10.1086/506977.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarrow, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., Legagneux, P. and Cadieux, M.-C. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience* 18(3): 223-235. doi:10.2980/18-3-3453.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarrow, A., Therrien, J.F., McKinnon, L., Legagneux, P. and Cadieux, M.C. 2012. The arctic tundra food web in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience* 18(3): 223-235.
- Goulson, D., Derwent, L.C., Hanley, M.E., Dunn, D.W. and Abolins, S.R. 2005. Predicting calyptate fly populations from the weather, and probable consequences of climate change. *Journal of Applied Ecology* 42: 795-804.
- Gullan, P.J. and Cranston, P.S. 2005. The Insects: an outline of entomology. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gwinner, E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology* 199: 39-48.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. and Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978. doi:10.1002/joc.1276.
- Hodar, J.A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17: 421-433.
- Hodkinson, I.D. and Coulson, S.J. 2004. Are high Arctic terrestrial food chains really that simple? The Bear Island food web revisited. *Oikos* 106(2): 427-431.
- Hodkinson, I.D., Coulson, S.J., Webb, N.R., Block, W., Strathdee, A.T., Bale, J.S. and Worland, M.R. 1996. Temperature and the biomass of flying midges (Diptera: Chironomidae) in the high Arctic. *Oikos* 75(2): 241-248.
- Hodkinson, I.D., Webb, N.R., Bale, J.S., Block, W., Coulson, S.J. and Strathdee, A.T. 1998. Global change and Arctic ecosystems: Conclusions and predictions from experiments with terrestrial invertebrates on spitsbergen. *Arctic and Alpine Research* 30(3): 306-313.
- Hoye, T.T. and Forchhammer, M.C. 2008. The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecology* 8(8).
- Hoye, T.T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N.M. and Forchhammer, M.C. 2007. Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology* 17(12): R449-R451.
- Huey, R.B. and Berrigan, D. 2001. Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist* 158(2): 204-210.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Stroeve, J. and Weimerskirch, H. 2009. Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an

- emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(6): 1844-1847.
- Klaassen, M., Lindstrom, A., Meltofte, H. and Piersma, T. 2001. Ornithology - Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413(6858): 794-794. doi:10.1038/35101654.
- MacLean, S.F. and Pitelka, F.A. 1971. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow. *Arctic* 24(1): 19-40.
- MacLean, S.F.J. 1973. Life cycle and growth energetics of the Arctic Crane fly *Pedicia hannai antenatta*. *Oikos* 24(3): 436-443.
- McCullagh, P. and Nelder, J.A. 1989. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, London.
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C. and Bêty, J. 2012. Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 90(8): 961-971. doi:doi:10.1139/z2012-064.
- Meltofte, H. and Høye, T.T. 2007. Reproductive response to fluctuating lemming density and climate of the Long-tailed Skua *Stercorarius longicaudus* at Zackenberg, Northeast Greenland, 1996-2006. *Dansk Orn Foren Tidsskr* 101: 109-119.
- Meltofte, H., Høye, T.T. and Schmidt, N.M. 2008. Effects of Food Availability, Snow and Predation on Breeding Performance of Waders at Zackenberg. *In High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate*. Elsevier Academic Press Inc, San Diego. pp. 325-341.
- Meltofte, H., Piersma, T., Boyd, H., McCaffery, B., Ganter, B., Golovnyuk, V.V., Graham, K., Gratto-Trevor, C.L., Morrison, R.I.G., Nol, E. and others. 2007. Effects of climate variation on the breeding ecology of Arctic shorebirds. *Meddelelser om Grønland · Bioscience* 59.
- Miller-Rushing, A.J., Høye, T.T., Inouye, D.W. and Post, E. 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365(1555): 3177-3186. doi:10.1098/rstb.2010.0148.
- Morrison, R.I.G., Davidson, N.C. and Piersma, T. 2005. Transformations at high latitudes: Why do red knots bring body stores to the breeding grounds? *Condor* 107(2): 449-457. doi:10.1650/7614.
- Pearce-Higgins, J., Yalden, D., Dougall, T. and Beale, C. 2009. Does climate change explain the decline of a trans-Saharan Afro-Palaeartic migrant? *Oecologia* 159(3): 649-659. doi:10.1007/s00442-008-1242-4.
- Pearce-Higgins, J.W. 2010. Using diet to assess the sensitivity of northern and upland birds to climate change. *Climate Research* 45: 119-130. doi:10.3354/cr00920.
- Pearce-Higgins, J.W. and Yalden, D.W. 2004. Habitat selection, diet, arthropod availability and growth of a moorland wader: the ecology of European Golden Plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis* 146(2): 335-346.
- Pearce-Higgins, J.W., Yalden, D.W. and Whittingham, M.J. 2005. Warmer springs advance the breeding phenology of golden plovers *Pluvialis apricaria* and their prey (Tipulidae). *Oecologia* 143(3): 470-476.

- Picotin, M. 2008. Variation climatique, abondance d'arthropodes et phénologie de la reproduction chez deux espèces de limicoles nichant dans le haut Arctique. Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T. and others. 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* 325(5946): 1355-1358. doi:10.1126/science.1173113.
- Rogers, L.E., Buschbom, R.L. and Watson, C.R. 1977. Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Annals of the Entomological Society of America* 70: 51-53.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. and Pounds, J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421(6918): 57-60.
- Roy, D.B., Rothery, P., Moss, D., Pollard, E. and Thomas, J.A. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology* 70(2): 201-217.
- Saether, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution* 12(4): 143-149.
- Sage, R.D. 1982. Wet and Dry-weight Estimates of Insects and Spiders Based on Length. *American Midland Naturalist* 108(2): 407-411.
- Sample, B.E., Cooper, R.J., Greer, R.D. and Withmore, R.C. 1993. Estimation of Insect Biomass by Length and Width. *American Midland Naturalist* 129(2): 234-240.
- Schekkerman, H., Tulp, I., Calf, K.M. and de Leeuw, J.J. 2004. Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2002. *In* Alterra report 922, Wageningen, The Netherlands.
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T. and Visser, G.H. 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134(3): 332-342.
- Smith, P.A., Gilchrist, G.H. and Smith, J.N.M. 2007. Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *The Condor* 109(1): 15-31. doi:10.1650/0010-5422(2007)109[15:eonhfa]2.0.co;2.
- Strathdee, A.T., Bale, J.S., Block, W.C., Coulson, S.J., Hodkinson, I.D. and Webb, N.R. 1993. Effects of temperature elevation on a field population of *Acyrtosiphon svalbardicum* (Hemiptera: Aphididae) on Spitsbergen. *Oecologia* 96(4): 457-465.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L. and others. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427(6970): 145-148. doi:10.1038/nature02121.
- Thomas, D.W., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts, M.M. and Speakman, J.R. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291(5513): 2598-2600.
- Tulp, I. 2007. The arctic pulse, Timing of breeding in long distance migrant shorebirds. University of Groningen. .

- Tulp, I. and Schekkerman, H. 2001. Studies on breeding shorebirds at Medusa Bay, Taimyr, in summer 2001. *In* Alterra report 451, Wageningen, The Netherlands.
- Tulp, I. and Schekkerman, H. 2008. Has prey availability for arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic* 61(1): 48-60.
- Visser, M.E. 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275(1635): 649-659. doi:10.1098/rspb.2007.0997.
- Visser, M.E. and Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1581): 2561-2569. doi:10.1098/rspb.2005.3356.
- Wagner, T.L., Olson, R.L. and Willers, J.L. 1991. Modeling Arthropod Development Time. *Journal of Agricultural Entomology* 8(4): 251-270.
- Whittaker, J.B. and Tribe, N.P. 1998. Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate. *Journal of Animal Ecology* 67: 987-991.
- Wigglesworth, V.B. 1972. *The principles of insect physiology*. Chapman and Hall, London.

