



Université du Québec
à Rimouski

**EFFET DES INTERACTIONS INDIRECTES ENGENDRÉES PAR UN
PRÉDATEUR COMMUN SUR LES VARIATIONS
SPATIO-TEMPORELLES D'ABONDANCE DES ESPÈCES DANS UNE
COMMUNAUTÉ DE VERTÉBRÉS**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

©ÉLIANE DUCHESNE

Novembre 2020

Composition du jury :

Martin-Hugues St-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Anna Hargreaves, examinatrice externe, Université McGill

Dépôt initial le 9 juillet 2020

Dépôt final le 11 novembre 2020

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 autrice, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'autrice 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'autrice 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'autrice à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'autrice conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont elle possède un exemplaire.

Birds are very strange. Some people are like « whoa they're flying around and stuff, what's the deal with that ? »

– Daniel T. Baldassarre

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier Joël Bêty, sans qui mon parcours de maîtrise aurait été fort différent. Premièrement, merci d'avoir un été un modèle équilibré de chercheur et de superviseur. Merci pour ton ouverture d'esprit et ta capacité à remettre les choses en question. Merci d'avoir été d'une si grande écoute, d'avoir été disponible aux moments cruciaux et de toujours m'avoir encouragée et rassurée dans mes insécurités, même lorsque tu ne les comprenais pas. Tu m'as certainement aidée à grandir à travers ce projet qui me semblait si gigantesque au début. Tu m'as fait réaliser mes forces et m'as définitivement aidée à faire un pas vers la déconstruction du si puissant syndrome de l'impositrice. Merci de m'avoir fait découvrir Bylot et de m'avoir transmis ton émerveillement et ta fascination pour cet endroit si spécial.

Merci aux membres des labos Bêty, Berteaux et St-Laurent qui ont clairement été les meilleurs colocs de local qu'il aurait été possible d'avoir ! Merci pour l'entraide et le partage des petites et grandes victoires. Merci d'avoir partagé les moult fous rires et d'avoir accueilli les idées farfelues et la décoration douteuse. Un merci particulier aux étudiant.es des labos Bêty et Berteaux de m'avoir aidée dans les petits et grands défis de mon projet.

Merci à tous les collaborateurs et collaboratrices qui ont contribué de près ou de loin à mon projet, notamment pour la réalisation du suivi à long terme de l'île Bylot. Un grand merci aux personnes qui ont foulé la toundra de Bylot avec moi et mes longues pattes. Merci aux équipes lemming, oie et renard pour votre soutien technique, scientifique et émotionnel. Merci, Fred et Fred (AKA Chen Fredulescens), Aurélie, Dédé, Madeleine, Pierrot, Louis, Marianne, Mathieu, Jeanne, Alexis, Marie-Pier, Richard, les Dominiques pour la curiosité, la créativité et la folie qui vous habitent. Merci pour les rires, les centres



Chen Fredulescens, Dessin :
Madeleine-Zoé C.-R.

de table de limulettes, les chandeliers en carton, les vernissages coquins, les chansons et délires en tout genre. Merci à Madeleine pour les dessins qui colorent nos espaces et ces remerciements. Un merci tout spécial aux personnes qui se sont données corps et âme pour trouver des nids (plus ou moins pourris) en pataugeant dans des étangs louches, en grim pant des falaises ou en bravant les attaques de goélands. Merci aux professionnelles de recherche qui rendent les projets possibles dans tellement de laboratoires de recherche, mais particulièrement à Marie-Christine Cadieux, Marie-Jeanne Rioux et Élise Bolduc qui ont offert un support essentiel à la gestion des données, au fonctionnement du laboratoire et à la réalisation de la collecte de données sur le terrain.

Merci à la communauté de Mittimatalik, mais tout spécialement aux ami.es qui m'ont accueilli à travers 4 étés de terrain, pour un temps toujours trop court. Merci pour le partage des connaissances, des aventures et des recettes de ragoût de phoque.

Merci au Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies (FRQNT), au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), à la fondation W. Garfield Weston et au programme BIOS2 pour leur support financier. En plus de reconnaître mon travail à l'avancement des connaissances en sciences naturelles, ce financement m'a permis de me concentrer sur mes études et de m'impliquer à l'intérieur du laboratoire de recherche, de l'université et de la communauté.

Merci à ma famille choisie qui est maintenant éparpillée un peu partout. Vous qui m'avez soutenue, encouragée et qui avez souligné mes bons coups. Je vous aime tant. Merci de m'avoir nourrie de votre présence, de nos discussions et de nos moult projets. Merci particulièrement à Hélo, Anto, Genny, Alou, Fredou, Féfé, Coco, Béa, Anna.

Un merci tout particulier à Aurélie, ma jumelle qui me manque tant. Je n'aurai jamais assez de mots pour te dire combien tu fais une différence dans ma vie ni à quel point tu m'as aidée à passer au travers des petites et grandes blessures. Merci d'être encore là, même si tu es si loin.

Merci aussi à ma famille qui m'a supportée dans mes projets bizarres sur les poissons préhistoriques, ou non, c'était pas les oiseaux déjà ? Merci d'être fier.es de moi, même si j'évolue dans un univers qui est parfois loin du vôtre. Merci tout particulièrement à toi, Mamie, qui est une des personnes les plus émerveillées et ouvertes d'esprit que je connaisse. Merci juste d'être là, de croire en moi et de m'aimer.

Un grand merci à toutes ces merveilleuses personnes qui ont façonné mon paysage social à Rimouski et à l'UQAR. Merci à la Casa Béluga, à la nouvelle maison bleue, aux adoratrices et adorateurs de la baignade, à Élise, à Tito, à Julot et j'en passe !

Merci à ma petite famille rimouskoise, la maison de toutes les confitures, où on a réussi à passer à travers une pandémie (ou sinon bientôt j'espère !). Je vous aime mes parfait.es colocs. Malika et Marco, merci d'avoir été patient.es, compréhensif.ve.s et d'une grande douceur avec moi. Merci, Didier, de me faire rire tous les jours et de partager mes aventures et mes délires. Merci pour ton écoute incroyable et tes encouragements. Merci juste pour tout.



Une alouette qui vient de déposer son mémoire. Dessin : Madeleine-Zoé C.-R.

RÉSUMÉ

Identifier les mécanismes qui façonnent les variations d'abondance, ainsi que l'occurrence et la coexistence des espèces dans le temps et l'espace est un objectif ultime de l'écologie. Les interactions indirectes qui émergent du partage d'un prédateur commun par plusieurs proies peuvent avoir des effets importants sur l'abondance locale et la distribution des proies. Toutefois, l'effet de ces interactions demeure mal connu dans les communautés naturelles, compte tenu de la difficulté de réaliser des expériences à large échelle spatiale. Bénéficiant d'un système bien connu et d'un suivi multiespèces, nous avons examiné les interactions directes prédateur-proie et les interactions indirectes engendrées par le partage d'un prédateur commun dans une communauté de vertébrés arctique. Nous avons spécifiquement exploité les variations spatio-temporelles d'occurrence de proies, qui génèrent des réponses numériques et fonctionnelles du prédateur principal (renard arctique), pour examiner comment les effets indirects modulent l'occurrence d'autres espèces de proies dans le paysage. Il s'agit d'une des rares études empiriques réalisées à l'échelle du paysage dans une communauté naturelle pour étudier les effets indirects entre plusieurs espèces partageant un prédateur commun. Nos résultats ont montré un effet négatif indirect de la présence d'une proie clé nichant en colonie (oie des neiges) sur la probabilité d'occurrence de plusieurs oiseaux nicheurs, y compris des prédateurs aviaires. Nous avons aussi montré un effet positif indirect de l'autre proie clé (lemmings) sur certaines espèces. Nos résultats suggèrent également que la structure de l'habitat et potentiellement la taille corporelle relative des prédateurs et des proies peuvent moduler la force de ces interactions indirectes. En effet, les espèces utilisant les refuges anti-prédation disponibles dans le paysage semblent avoir été soustraites aux effets induits par le partage d'un prédateur commun. Également, l'espèce la plus petite (plectrophane lapon) ainsi qu'une des plus grosses (harfang des neiges), aussi la plus dangereuse pour le prédateur commun, ont échappé à ces effets. Globalement, nos résultats suggèrent que les interactions biotiques indirectes génèrent des variations spatio-temporelles d'occurrence dans le paysage et que la coexistence des espèces de vertébrés qui partagent un ennemi commun dans la toundra arctique pourrait dépendre, en partie, de certains traits fonctionnels et de la structure de l'habitat.

Mots clés : Distribution des espèces, coexistence des espèces, communauté de proies, interactions indirectes, partage d'un prédateur commun, refuges anti-prédation, paysage

ABSTRACT

Identifying the mechanisms that shape variations in the abundance, as well as the occurrence and coexistence of species over time and space is an ultimate goal of ecology. Indirect interactions that emerge from the sharing of a common predator by multiple prey can have important effects on local abundance and prey distribution. However, the effect of these interactions remains poorly understood in natural communities, given the difficulty of conducting experiments at large spatial scales. Benefiting of a well known system and multi-species monitoring, we examined direct predator-prey interactions and indirect interactions generated by the sharing of a common predator in an Arctic vertebrate community. We specifically exploited spatio-temporal variations in prey occurrence, which generate numerical and functional responses of the main predator (arctic fox), to examine how indirect effects modulate the occurrence of other prey species in the landscape. This is one of the few empirical studies conducted at the landscape scale in a natural community to investigate indirect effects between several species sharing a common predator. Our results showed an indirect negative effect of the presence of a key colony-nesting prey species (snow goose) on the probability of occurrence of several nesting birds, including avian predators. We also showed an indirect positive effect of the other key prey (lemmings) on some species. Our results also suggest that habitat structure and potentially relative predator and prey body size can modulate the strength of these indirect interactions. Indeed, species using prey refuges available in the landscape seemed to escape from the effects induced by the sharing of a common predator. Also, the smallest species (lapland longspur) as well as one of the largest (snowy owl), also the most dangerous for the common predator, escaped these effects. Overall, our results suggest that indirect biotic interactions generate spatio-temporal variations in species occurrence in the landscape and that coexistence of vertebrate species sharing a common enemy in the Arctic tundra may depend, in part, on some functional traits and habitat structure.

Keywords : Species distribution, species coexistence, prey community, indirect interactions, shared predator, prey refuges, landscape

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES	xvii
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
ARTICLE 1	
FORCE VARIABLE DES EFFETS INDIRECTS INDUITS PAR LE PARTAGE D'UN PRÉDATEUR COMMUN SUR L'OCCURRENCE DES ESPÈCES DANS UNE COMMUNAUTÉ DE VERTÉBRÉS TERRESTRES ARCTIQUE.	29
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	29
1.2 VARIABLE STRENGTH OF PREDATOR-MEDIATED EFFECTS ON SPECIES OCCURRENCE IN AN ARCTIC TERRESTRIAL VERTEBRATE COMMUNITY	31
1.3 ABSTRACT	31
1.4 INTRODUCTION	32
1.5 METHODS	34
1.6 RESULTS	43
1.7 DISCUSSION	48
1.8 ACKNOWLEDGMENTS	54
1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL	55
CONCLUSION GÉNÉRALE	79
RÉFÉRENCES	89

LISTE DES TABLEAUX

1	Nombre de nids par espèce trouvés de façon systématique et opportuniste dans la zone d'étude entre 2004 et 2019.	16
2	Masse moyenne adulte, habitat de nidification principal, diète et années d'échantillonnage des espèces focales du site de l'île Bylot. Ces données ont permis d'investiguer les effets de la densité de lemmings et de la présence de la colonie d'oies sur l'occurrence d'oiseaux nicheurs. Les habitats qui peuvent offrir des refuges partiels contre la prédation à fine échelle spatiale sont identifiés avec un astérisque (*). Les prédateurs généralistes se nourrissent de lemmings et d'oeufs d'oies. †	17
3	Average adult body mass, main nesting habitat, diet and sampling years used to investigate the effect of lemming density and snow goose colony on bird species interacting with the arctic fox at Bylot Island. Nesting habitat that can offer partial prey refuges (reduced predation risk) at small spatial scale are indicated with an asterisk (*). Generalist predators feed on both lemmings and goose eggs. †	39
4	Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) occurrence on transects/in nesting zones on Bylot Island (individual transects/nesting zones and years were used as random factors). Left panel presents null and competitive models ($\Delta AICc < 2$) and right panel presents best model parameter estimates and 95% confidence interval for variables of the selected model. Full model selection and summary of all models are presented in Suppl. Mat. Table S2 - Table S10. †, ‡.	44
S1	Number of nests opportunistically and systematically found in the study area between 2004 to 2019.	55
S2	Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on long-tailed jaeger occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.	69

- S3 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **rough-legged hawk** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 70
- S4 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **rough-legged hawk occurrence in nesting zones (excluding inaccessible zones)**. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 71
- S5 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **glaucous gull** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 72
- S6 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **American golden-plover** occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 73
- S7 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **lapland longspur** occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 74
- S8 Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **common ringed plover** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits. 75

S9	Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on cackling goose occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.	76
S10	Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on red-throated loon occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.	77

LISTE DES FIGURES

- 1 Localisation du site d'étude de l'île Bylot (Panneaux de gauche et du centre). Le panneau de droite montre la zone d'étude (tracé gris) ainsi que la localisation et le centroïde de la colonie de la grande oie des neiges (polygone jaune et étoile). 15
- 2 Réseau trophique des vertébrés de l'île Bylot qui indique les interactions trophiques directes entre les espèces. Le renard arctique est le prédateur principal du réseau, consommant principalement des lemmings et des oeufs d'oies, mais également les oeufs de toutes les autres espèces aviaires. Le harfang des neiges est la seule espèce qui peut exclure le renard de la périphérie de son nid. Quatre espèces aviaire communes (le harfang des neiges, le labbe à longue queue, la buse pattue et le goéland bourgmestre) et l'hermine consomment également des lemmings. Pour ces espèces, la présence de lemmings semble nécessaire à leur reproduction, alors qu'elle ne l'est pas pour les prédateurs aviaires plus généralistes. . 18
- 3 Réseau trophique simplifié des vertébrés de l'île Bylot qui montre les espèces communes avec leur masse moyenne (g), les interactions trophiques directes entre les espèces (lignes pleines) et les interactions indirectes causées par un prédateur partagé visées par l'étude (lignes pointillées). Les espèces d'oiseaux qui nichent à très faible densité dans notre aire d'étude sont exclues de ce réseau simplifié. Les interactions d'intérêt de notre étude sont identifiées par des lignes rouges. 19
- 4 L'habitat mésique est le plus abondant dans l'aire d'étude (a-f). La structure physique de cet habitat est assez simple, offre peu de contraintes au déplacement d'un prédateur terrestre et est relativement riche en proies. L'habitat est utilisé, entre autres, par les oies (c), les harfangs, les labbes (d) et plusieurs limicoles et passereaux (e-f) pour nicher est aussi très fréquenté par le renard (b). Crédits photo : a-c,e) Andréanne Beardsell, d,f) Éliane Duchesne. 21
- 5 Les milieux humides complexes sont caractérisés par des assemblages d'étangs, de canaux profonds, de péninsules et d'îles (a-c). Ils servent d'habitat de nidification à plusieurs espèces d'oiseaux marins et aquatiques tels que la bernache de Hutchins (d), le goéland bourgmestre (e) et le plongeon catmarin (f). Crédits photo : a-d) Éliane Duchesne, e-f) Andréanne Beardsell. 22

6	Les falaises sont un autre habitat refuge qui présente probablement des coûts supplémentaires au déplacement d'un prédateur terrestre (c-f). Elles sont surtout utilisées par les rapaces, dont la buse pattue, pour nicher (a-b). Crédits photo : Andréanne Beardsell.	23
7	Les bandes graveleuses situées le long des rivières sont un autre milieu refuge (a-c). Le risque de prédation des nids est plus faible dans cet habitat que dans le milieu mésique adjacent, probablement à cause de la pauvreté du milieu en proies potentielles. Cet habitat est utilisé par le pluvier grand-gravelot pour nicher (d-f). Crédits photo : a-d,f) Don-Jean Léandri-Breton, e) Joël Bêty.	24
8	Network of vertebrate species at Bylot Island (Nunavut, Canada) showing direct trophic interactions between species (plain lines) and potential predator-mediated interactions targeted by this study (dashed lines). Interactions investigated by this study are in red. Arctic fox is a predator of lemmings, goose eggs and nests of all focal bird species. Snowy owl is the only species that can effectively exclude foxes from its nest vicinity. Like the arctic fox, three focal bird species (snowy owl, long-tailed jaeger and rough-legged hawk) consume lemmings, and one (glaucous gull) consumes both lemmings and goose eggs.	35
9	Location of the Bylot Island study area (left and center panels). Right panel shows the study zone for all species (gray line), the extended study zone for the rough-legged hawk (dotted gray line), the nesting goose colony and its centroid (yellow polygon and star), and spatial distribution of the 500 m transects used to survey species nesting primarily in mesic tundra (black lines).	36
10	Mean probability of occurrence of nesting birds for species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) during years of low and high lemming abundance on Bylot Island. Probabilities of occurrence are averaged for 2-4 low lemming years and 3-5 high lemming years according to the species. Error bars shows 95% confidence interval. Probabilities of occurrence were averaged for transects or nesting zones used by a given species at least once during the study period (i.e., suitable nesting habitat, see methods). The number of suitable transects or nesting zones sampled annually for each species varied between 90-295 and 11-55, respectively.	45

- 11 Occurrence of nesting species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) in suitable nesting habitat (transect or nesting zone used by a given species at least once during the study period) on Bylot Island according to the distance from the goose colony centroid and annual lemming density. Gray and red lines represent the fitted top-ranked models for low and high lemming density, respectively. Black lines represent the fitted top ranked model when no lemming effect was found. Dashed lines show lower and upper 95% confidence intervals. Pooled observed values are shown for low lemming years (gray full circles) and high lemming years (red empty circles). Size of circle is proportional to $\log(n)$ 47
- S1 Each year, lemming density was estimated with a mark-recapture model (Fauteux et al., 2015) with live-trapping sessions in two 11-ha trapping grids each containing 144 traps. Lemming density was estimated from captures of brown and collared lemmings in wet and mesic habitats during the July trapping period. Dotted lines indicate thresholds used to categorize lemming density (High > 1.3 lemmings per hectare, Low < 0.3 lemmings per hectare). This threshold matches an increase in the proportion of fox dens with breeding at our site (Juhasz et al., 2019). . 56
- S2 The approximate boundary of the snow goose colony was traced each year between 2010 and 2019 during the nesting period with a helicopter and a GPS device. Maximum distance between centroid and boundary was relatively stable across years (mean = 9.8km, min = 9.0km, max = 10.7km. Centroid location was also relatively stable (distance between annual centroid and mean centroid: mean = 0.52km, max = 1.3km, min = 0.13km). Boundary is indicated with the gray line and centroid with an asterisk. 57

- S3 We used the spatial distribution of nests found in the study area to define the location and size of nesting zones for the five species with a patchy distribution (Table 3). To get zone locations, we a) calculated the distances between all nests locations of a given species for all sampling years. b) We then generated nest clusters by computing a complete-linkage cluster tree of these distances that we cut with a threshold value (see below), which corresponds to the diameter of the zone. c) We calculated the centroid of each cluster to get the nesting zone location. d) To get the threshold value, we calculated the distance between each nest and its nearest neighbor for each year. We then created an inter-annual distribution of the nearest neighbor distances and used a value corresponding to the 20th percentile of this distribution as the nesting zone diameter. This threshold value allowed us to detect annual variation in probability of occurrence within a nesting zone for the highest proportion of nesting zones for all species. 58
- S4 Spatial distribution of transects surveyed annually between 2010 and 2018 (gray circles). 145 to 295 transects spread in mesic tundra were surveyed each year. All birds detected within 150 m of the 500 m long transect were recorded and their reproductive status was determined. 59
- S5 Nests of snowy owl found in the study area between 2010 and 2019 (full red circles). Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 60
- S6 Transects of suitable long-tailed jaeger nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting long-tailed jaeger during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting long-tailed jaeger was detected and full red circles indicate transects with a nesting long-tailed jaeger occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 61
- S7 Nesting zones of rough-legged hawk visited during the incubation period between 2012 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no rough-legged hawk nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active rough-legged hawk nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 62
- S8 Nesting zones of glaucous gull visited during the incubation period between 2014 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no glaucous gull nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active glaucous gull nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 63

- S9 Transects of suitable American golden-plover nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting American golden-plover during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting American golden-plover was detected and full red circles indicate transects with a nesting American golden-plover occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 64
- S10 Transects of suitable lapland longspur nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting lapland longspur during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting lapland longspur was detected and full red circles indicate transects with a nesting lapland longspur occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 65
- S11 Nesting zones of common ringed plover visited during the incubation period between 2014 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no common-ringed plover nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active common ringed plover nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 66
- S12 Nesting zones of cackling goose visited during the incubation period in 2014 and between 2016 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no cackling goose nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active cackling goose nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 67
- S13 Nesting zones of red-throated loon visited during the incubation period in 2014 and between 2016 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no red-throated loon nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active red-throated loon nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel. 68

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mécanismes qui affectent les variations d'abondance des espèces

Toutes les espèces ne sont pas présentes partout. En effet, l'abondance des organismes varie grandement dans l'espace et même dans le temps. Comprendre pourquoi les espèces sont distribuées comme elles le sont et identifier ce qui détermine les variations d'abondance de chacune représente un des objectifs ultimes de l'écologie (Chesson, 2000; Holt, 2003; Sutherland et al., 2013). Répondre à ces questions fondamentales est essentiel pour comprendre quelles sont les conditions dans lesquelles les espèces peuvent persister dans le temps et coexister les unes avec les autres, mais également pour mieux prévoir et limiter les effets des activités anthropiques sur la biodiversité.

D'incidence écologique, culturelle, sociale et économique, l'effritement de la biodiversité est une préoccupation majeure (Committee on Noneconomic and Economic Value of Biodiversity., 1999). Le taux d'extinction actuel des espèces est près de 1000 fois supérieur à ceux observés dans les archives fossiles (Millennium Ecosystem Assessment Board, 2010). L'impact direct et indirect des activités humaines sur les systèmes naturels est indéniable : altération et rétrécissement des milieux naturels, réchauffement climatique, augmentation des événements climatiques extrêmes et changements des régimes de précipitations (Hagen et al., 2012; IPCC, 2014). Ces changements pèsent sur la biodiversité, entraînant notamment des déclin d'espèces, des changements de distribution des espèces et l'introduction d'espèces exotiques (Schmitz et al., 2003; Tylianakis, 2008; Hagen et al., 2012; Pimm et al., 2014). En revanche, notre compréhension partielle des mécanismes qui façonnent les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces nous empêche de bien comprendre et anticiper la réponse des communautés écologiques et de la biodiversité à ces perturbations.

La question est complexe puisque la réponse des espèces aux changements dans leur environnement est influencée notamment par leur réponse aux paramètres abiotiques, leur capacité de dispersion ainsi que leurs interactions avec d'autres espèces (Schmitz et al., 2003; Hargreaves et al., 2014). Pour ajouter encore plus de complexité, tous ces facteurs varient dans le temps et dans l'espace et sont en interaction les uns avec les autres (Lortie et al., 2004; Boulangeat et al., 2012; Wisz et al., 2013). Parmi ces facteurs, les paramètres abiotiques sont ceux dont l'effet sur la distribution et l'abondance des espèces est le plus souvent examiné et considéré comme le plus important, surtout à l'échelle globale (Naeem, 2002; Soberón, 2007; Boulangeat et al., 2012). Ainsi, l'effet des changements environnementaux sur la distribution des espèces est souvent traité en observant seulement l'impact de la modification des conditions abiotiques sur les espèces individuelles. D'autres changements potentiellement importants comme la perturbation des interactions entre les espèces sont, au contraire, généralement ignorés (Van der Putten et al., 2010; Zarnetske et al., 2012).

Étudier l'effet des interactions biotiques sur les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces

Les communautés écologiques sont composées de réseaux d'espèces évoluant dans un même milieu et interagissant les unes avec les autres (Hagen et al., 2012). Les interactions biotiques directes peuvent être décrites par le changement du taux de croissance d'une espèce qui est directement causé par une autre espèce (Godsoe et al., 2017). Ces interactions sont antagonistes lorsqu'elles affectent négativement le taux de croissance d'une ou des espèces, par exemple lorsqu'une espèce en consomme une autre (prédation ou herbivorie), ou lorsque deux espèces compétitionnent pour les mêmes ressources (compétition). Elles sont facilitatives lorsque les effets sur le taux de croissance d'une ou des espèces sont positifs, par exemple lorsqu'une espèce contribue à la pollinisation d'une seconde espèce (mutualisme) (Wootton, 1994; Morales-Castilla et al., 2015).

L'effet des interactions biotiques sur la distribution des espèces est fortement débattu (Boulangéat et al., 2012; Godsoe et al., 2017). Les interactions entre les espèces sont généralement considérées comme des forces structurantes majeures des communautés écologiques à l'échelle locale, mais leur effet sur la distribution des espèces est souvent considéré comme négligeable à l'échelle globale (Naeem, 2002; Soberón, 2007). Conséquemment, les interactions biotiques sont généralement omises des modèles explicatifs et prédictifs de distribution des espèces (p.ex. species distribution models SDMs). Pourtant, des modèles théoriques (Case et al., 2005) ainsi que de nombreux indices issus d'observations (Wisz et al., 2013) et d'expériences en milieu naturel (Hargreaves et al., 2014; Léandri-Breton et Bêty, 2020) démontrent que les interactions biotiques peuvent contribuer à façonner la distribution des espèces, et ce, même à l'échelle globale. De plus, l'inclusion d'informations sur les interactions biotiques dans les modèles de distribution des espèces peut améliorer considérablement leur pouvoir prédictif (De Araújo et al., 2014; Anderson, 2017).

Un intérêt grandissant est porté sur l'effet des interactions biotiques sur la distribution des espèces, particulièrement dans un contexte de changements globaux. En effet, des changements dans les conditions environnementales, en plus d'affecter individuellement les organismes, peuvent altérer les interactions biotiques qui lient les espèces (Dunson et Travis, 1991; Schmitz et al., 2003; Norberg, 2004). De telles perturbations ont le potentiel de multiplier l'effet des changements environnementaux en les disséminant à travers les réseaux d'espèces, occasionnant des changements majeurs dans la structure des communautés et la distribution des espèces (Zarnetske et al., 2012; Ockendon et al., 2014). Ainsi, les effets indirects causés par l'altération des interactions peuvent être beaucoup plus intenses que les effets directs des changements environnementaux, en allant parfois jusqu'à renverser ces effets directs (Suttle et al., 2007; Ockendon et al., 2014).

À l'échelle locale, l'effet des interactions directes sur l'abondance des espèces et la structure des communautés a été démontré à l'aide d'expériences contrôlées dans de nombreux systèmes (Paine, 1966; Hebblewhite et al., 2005; Suraci et al., 2014). Il existe également certains exemples de leur effet sur la distribution des espèces à plus large échelle, dont une grande partie provient de l'introduction d'espèces exotiques qui évincent des espèces indigènes moins compétitives ou plus vulnérables à la prédation, par exemple (p.ex. Bertolino, 2008; Wisz et al., 2013). Toutefois, comprendre comment et à quel point les interactions biotiques affectent l'occurrence et la coexistence des espèces à plusieurs échelles spatio-temporelles reste un défi de taille (Wisz et al., 2013; Hargreaves et al., 2014; Godsoe et al., 2017).

Pour bien cerner l'effet des interactions biotiques sur les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces, il faut bien comprendre les mécanismes impliqués et les facteurs qui peuvent moduler ces effets. Ces mécanismes sont loin d'être simples, puisque, tout d'abord, les espèces sont connectées les unes aux autres dans des réseaux d'espèces par divers types d'interactions. Ensuite, des interactions indirectes peuvent émerger de ces réseaux par les chaînes d'interactions reliant les espèces. Finalement, la force de ces interactions peut notamment être influencée par des facteurs environnementaux (ex. structure de l'habitat) et des facteurs intrinsèques des organismes (ex. taille corporelle relative des espèces).

Les interactions biotiques indirectes

Un premier défi relié à la compréhension de l'effet des interactions biotiques sur la distribution et l'abondance des espèces réside dans la nature complexe des réseaux d'espèces composant les communautés écologiques. La combinaison des liens qui relie les espèces entre elles peut générer des interactions indirectes dans les communautés. L'effet d'une interaction entre deux espèces peut voyager à travers le réseau trophique et donner lieu à des interactions indirectes entre des espèces qui n'interagissent pas

directement (Carter et Rypstra, 1995; Croll et al., 2005; Hebblewhite et al., 2005). Ainsi, une interaction indirecte existe 1) lorsqu'une variation d'abondance d'une espèce peut affecter indirectement l'abondance d'une autre en changeant l'abondance d'une espèce intermédiaire qui interagit avec les deux premières (chaîne d'interactions) ou 2) lorsqu'une variation d'abondance d'une espèce peut indirectement affecter l'abondance d'une deuxième espèce en modifiant l'interaction entre la deuxième espèce et une troisième espèce (modification d'une interaction) (Strauss, 1991; Wootton, 1994). Un exemple notable d'interaction indirecte engendrée par une chaîne d'interactions est la cascade trophique qui peut se produire lorsqu'un prédateur affecte indirectement plusieurs niveaux de la chaîne trophique par son interaction directe avec ses proies. C'est le cas au Parc national de Banff dans l'Ouest canadien où la présence du loup gris *Canis lupus* favorise la croissance de la végétation en diminuant la densité de cervidés qu'il chasse. Conséquemment, sa présence profite indirectement aux mammifères et oiseaux riverains qui dépendent de cette végétation (Hebblewhite et al., 2005).

Une attention grandissante est portée sur les interactions indirectes pour tenter de quantifier à quel point elles sont répandues dans les communautés naturelles et dans quelle mesure elles peuvent affecter la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes (Sutherland et al., 2013). Des effets importants d'interactions indirectes sur l'abondance locale des espèces ont été documentés dans divers écosystèmes (p.ex. Norbury, 2001; Roemer et al., 2002; Sessions et Kelly, 2002; Castorani et Hovel, 2015; Werner et al., 2016). Plusieurs études indiquent que ces interactions peuvent avoir des implications probablement aussi importantes et parfois même plus que les interactions directes dans les communautés écologiques (Strauss, 1991; Wootton, 1994). De plus, la propriété des réseaux d'espèces d'être composés d'un enchevêtrement de chaînes d'interactions directes multiplie le nombre d'interactions indirectes potentielles.

L'effet des interactions indirectes sur l'occurrence et la coexistence des espèces dans le temps et l'espace demeure toutefois peu connu et très difficile à démontrer

(Cazelles et al., 2016). Entre autres, l'utilisation de données de présence et d'absence des espèces à large échelle spatiale (occurrence et co-occurrence) ne permet pas de discerner les interactions directes des interactions indirectes et donc d'aborder les mécanismes en action (Blanchet et al., 2020). Aussi, il est très difficile de réaliser des manipulations et des expériences à l'échelle du paysage pour bien décortiquer ces effets (Gilg et Yoccoz, 2010; Léandri-Breton et Bêty, 2020). Finalement, la nécessité de considérer plusieurs espèces, voire la communauté dans son entièreté, représente un défi de taille. Ainsi, l'effet des interactions indirectes sur les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces à l'échelle de communautés naturelles, et encore davantage à l'échelle globale, demeure mal connu.

La prédation

La prédation est une interaction biotique qui joue un rôle central dans la dynamique des écosystèmes ainsi que dans les processus évolutifs (Menge et Sutherland, 1976; Sih et al., 1985; Abrams, 1990). Cette interaction biotique peut affecter les organismes (physiologie, morphologie, comportement : Cresswell, 2008; Sheriff et al., 2009; Walters et al., 2017), la démographie des populations (survie et reproduction des organismes, taille des populations, cycles de populations : Festa-Bianchet et al., 2006; Zanette et al., 2011; Fauteux et al., 2015), la dynamique des communautés (diversité, patrons d'abondance des espèces : Ellingsen et al., 2015; Spiller et Schoener, 2001; Fortin et al., 2005; Hebblewhite et al., 2005) et même le fonctionnement des écosystèmes (décomposition, cycle biogéochimique : Lawrence et Wise, 2000; Krebs et al., 2001; Schmitz et al., 2003). À première vue, la prédation agit par un mécanisme assez intuitif : les prédateurs tuent des proies. Cet effet létal a longtemps été considéré comme le mécanisme principal par lequel la prédation affecte la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes (Sih et al., 1985; Peckarsky et al., 2008). Toutefois, la

prédation peut également agir de façon non létale sur les proies (Lima, 1998; Creel et Christianson, 2008).

Les effets non létaux résultent des compromis engendrés par l'adoption par les proies de stratégies pour éviter d'être tuées. Les proies vont, par exemple, modifier leur morphologie, leur comportement ou leur physiologie pour les rendre plus difficiles à détecter, à capturer et à consommer par les prédateurs (Lima et Dill, 1990; Tollrian et Harvell, 1999; Werner et Peacor, 2003; Creel et Christianson, 2008). Elles peuvent par exemple développer des structures morphologiques défensives qui les rendent plus difficiles à capturer (Brönmark et Miner, 1992; McCollum et Buskirk, 1996), adopter un comportement d'évitement des zones risquées (Fortin et al., 2005; Morosinotto et al., 2010) ou encore entrer en état d'alerte physiologique (Slos et Stoks, 2008; Sheriff et al., 2009). Bien que ces stratégies diminuent le risque pour une proie d'être tuée, elles impliquent généralement une dépense supplémentaire d'énergie ou une diminution d'acquisition de ressources pour cette proie.

Ainsi, les coûts imposés par les stratégies anti-prédatrices entraînent souvent une diminution de la survie (McCollum et Buskirk, 1996), de la croissance (Peckarsky et al., 1993) ou de la reproduction des proies (Sheriff et al., 2009; Zanette et al., 2011). Un exemple notable provient du suivi à long terme d'une population de chèvres de montagne *Oreamnos americanus* dans l'Ouest canadien, où l'augmentation de l'occurrence de prédateurs, tels le grizzly *Ursus arctos*, le loup gris et le cougar *Puma concolor*, entraîne une augmentation du niveau de stress chez cet ongulé. Le stress entraîne à son tour une baisse notable de la reproduction de cette proie (Dulude-de Broin et al., 2020).

Plusieurs suggèrent que les effets non létaux ont souvent des conséquences aussi importantes, et même plus importantes que les effets létaux (Preisser et al., 2005; Creel et Christianson, 2008). En effet, l'action létale de la prédation n'affecte que le nombre restreint d'individus qui sont capturés par un prédateur, mais la seule présence du

prédateur peut générer des effets non létaux chez tous les individus qui réagissent au risque de prédation.

Les interactions indirectes issues de la prédation

Les espèces qui partagent un ennemi commun sont indirectement reliées les unes aux autres par la chaîne d'interactions qui les lie individuellement à cet ennemi commun. C'est le cas de plusieurs proies qui partagent un même prédateur (Wootton, 1994; Holt, 1977; Holt et Lawton, 1994). Dans de tels cas, la présence ou la densité d'une des proies peut avoir un impact indirect sur les autres proies par un changement dans le comportement (réponse fonctionnelle) ou la densité (réponse numérique) du prédateur (Holt, 1977). Par exemple, une augmentation de la disponibilité totale de proies causée par la présence de plus d'une espèce peut, à court terme, augmenter l'effort de recherche d'un prédateur (Schmidt et Whelan, 1998; Castorani et Hovel, 2015) ou encore, à plus long terme, entraîner une augmentation de la densité du prédateur (Roemer et al., 2002). Ainsi, de par leur interaction avec un prédateur commun, les proies peuvent être négativement affectées par la présence de l'autre et vivre de la compétition apparente. Inversement, deux espèces de proies ont une interaction de mutualisme apparent lorsque la présence d'une proie diminue le taux de prédation sur l'autre proie par la réponse fonctionnelle (ex. sélectivité, satiété) du prédateur partagé (Holt, 1977; Holt et Lawton, 1994).

Les interactions de compétition ou de mutualisme apparents qui existent entre les proies sont souvent asymétriques. Cette asymétrie peut provenir des différences dans la productivité des proies et dans leur vulnérabilité à la prédation (Castorani et Hovel, 2015). D'autre part, puisque la taille, la valeur nutritionnelle, les prédateurs montrent souvent des préférences alimentaires qui engendrent la distinction de proies principales, alternatives et accidentelles (Chaneton et Bonsall, 2000). L'asymétrie des

interactions indirectes peut, dans certains cas, favoriser la coexistence des proies (Paine, 1966; Wootton, 1994; Chesson, 2000), mais peut également mener certaines proies près de l'extinction, notamment quand ces dernières sont plus vulnérables et moins productives (Holt, 1984; Roemer et al., 2002). Un exemple notable est l'introduction d'une espèce envahissante de moule *Arcuatula senhousia* dans le sud de la Californie, qui en attirant davantage de prédateurs, engendre une augmentation de la pression de prédation sur les moules indigènes, et particulièrement sur une espèce à coquille petite et mince, plus vulnérable à la prédation (Castorani et Hovel, 2015).

Des interactions indirectes causées par le partage d'un prédateur commun ont notamment été observées chez les invertébrés (Castorani et Hovel, 2015; Stige et al., 2018), les oiseaux (Schmidt et Whelan, 1998; Bêty et al., 2002; McKinnon et al., 2013), les mammifères (Roemer et al., 2002; Werner et al., 2016) et même entre des espèces appartenant à différents groupes taxonomiques (Norbury, 2001). Elles peuvent avoir des répercussions importantes sur la dynamique des populations et la structure des communautés, notamment en diminuant la croissance de population d'une espèce, en permettant l'essor d'une autre espèce (Roemer et al., 2002) et en modifiant la richesse (Amundrud et al., 2015) et la diversité (Wootton, 1994) spécifiques de la communauté. Jusqu'ici, les effets des interactions indirectes engendrées par le partage d'un prédateur commun ont souvent été examinés sur deux proies à la fois, même si beaucoup de prédateurs ont de nombreuses espèces de proies (Norbury, 2001; Bêty et al., 2002; Oliver et al., 2009; Lamarre et al., 2017). Étudier ces effets entre toutes les proies présentes permettrait certainement de mieux comprendre les effets relatifs des interactions biotiques directes et indirectes à l'intérieur des communautés naturelles.

Les variations spatio-temporelles du risque de prédation

Le risque de prédation est rarement uniforme dans le temps et dans l'espace. De nombreux facteurs tels que la distribution et l'abondance des proies (Lamarre et al., 2017), des facteurs intrinsèques aux prédateurs (p.ex. territorialité, état reproducteur : Sergio et al., 2003) et même l'heure de la journée (Kohl et al., 2018) peuvent façonner les variations spatio-temporelles du risque de prédation (Gaynor et al., 2019). La structure de l'habitat est l'un des principaux facteurs pouvant moduler le risque de prédation dans l'espace en affectant notamment le taux de rencontre (Kalinkat et al., 2013) et la détectabilité des proies, ainsi que les mouvements et le taux de succès d'attaque des prédateurs (Whittingham et Evans, 2004; Lecomte et al., 2008). Ainsi, l'hétérogénéité physique du paysage - l'assemblage de parcelles aux caractéristiques physiques variées (topographie, type et densité de la végétation, luminosité, etc.) - peut générer des variations spatiales du risque de prédation. Ce risque peut affecter à son tour les proies par des effets létaux et non létaux. Par exemple, le retrait de nombreuses proies par un prédateur dans une zone à fort risque de prédation ou encore l'évitement de cette zone perçue comme risquée par les proies pourrait causer une diminution locale de la densité de proies. Les proies pourraient être également présentes dans une zone risquée, mais en modifiant leur comportement pour éviter d'être tuées (Gaynor et al., 2019).

Le concept du paysage de la peur a été développé pour mieux comprendre comment les proies réagissent aux variations du risque de prédation (Laundré et al., 2001, 2010). Gaynor et al. (2019) proposent un cadre conceptuel intéressant pour relier le paysage physique, le paysage du risque de prédation, le paysage de la peur et la réponse des proies. Tout d'abord, la structure physique de l'habitat (p.ex. végétation, topographie, air, eau, couvert neigeux, etc.) interagit avec la biologie et la distribution des prédateurs et des proies pour façonner le paysage du risque de prédation. Ce risque peut être plus ou moins bien évalué par les proies et mener à un paysage du risque perçu ou « paysage de la peur ». L'utilisation d'indices directs (p.ex. carcasses, traces

du prédateur) et indirects (p.ex. végétation, exposition, présence de refuges) par les proies pour évaluer le risque de prédation mène à un paysage de la peur qui n'est pas nécessairement représentatif du paysage du risque. Notamment, ces indices peuvent ne pas représenter exactement le risque de prédation réel et les proies peuvent être limitées par rapport à leur cognition, leur acuité sensorielle et leurs capacités d'apprentissage. Finalement, les proies réagissent au risque perçu selon leur condition physiologique et le rapport des coûts et bénéfices des réponses possibles. Ainsi, les proies peuvent changer leur comportement (p.ex., vigilance, mouvements) ou éviter certaines zones selon le niveau de risque perçu, affectant conséquemment leur distribution spatio-temporelle (Gaynor et al., 2019).

Le cadre conceptuel de Gaynor et al. (2019) est particulièrement intéressant dans un contexte de proies qui sont temporairement contraintes à une zone durant une période de leur cycle annuel, par exemple des oiseaux qui occupent un site de nidification. La réponse au risque perçu peut avoir des conséquences importantes, non seulement sur la survie et le succès reproducteur des individus, mais également sur la dynamique des populations et la composition des communautés (Szymkowiak et Thomson, 2019). La capacité de certains oiseaux à évaluer le risque de prédation et à sélectionner des sites où le risque est plus faible a été démontrée dans plusieurs systèmes. Notamment, certains oiseaux évitent les zones dans lesquelles des enregistrements de prédateurs sont joués (Zanette et al., 2011; Szymkowiak et Thomson, 2019), installent leur nid loin du nid de prédateurs (Lima, 2009; Morosinotto et al., 2010) ou encore utilisent des sites dont l'accès par les prédateurs est réduit (Vermeer, 1970; Bêty et al., 2001; Mallory et Forbes, 2011; Gauthier et al., 2015).

Le rôle des refuges contre la prédation

Certaines caractéristiques des habitats peuvent limiter ou empêcher les prédateurs d'avoir accès à un endroit spécifique dans le paysage. Ces habitats sont caractérisés par un risque de prédation faible ou nul et sont donc considérés comme des refuges contre la prédation. La présence de refuges dans le paysage résulte généralement d'une interaction entre des facteurs intrinsèques au prédateur et des caractéristiques physiques du paysage (Hixon et Beets, 1993; Toscano et Griffen, 2013; Gauthier et al., 2015). Les refuges offrent différents degrés de protection contre la prédation, allant de l'incapacité totale d'un prédateur d'accéder au refuge (refuge total : Hixon et Beets, 1993; Mallory et Forbes, 2011; Donelan et al., 2017), à une plus faible probabilité de visite par les prédateurs (refuge partiel : Gauthier et al., 2015; Lecomte et al., 2008; Léandri-Breton et Bêty, 2020).

Une faible probabilité de visite d'un type d'habitat peut être causée par un faible bénéfice pour le prédateur dû à la rareté des proies potentielles dans un habitat donné, ou bien à un coût élevé associé à l'accès au refuge (p.ex. un coût énergétique, un risque de blessure ou de mortalité pour le prédateur). Par exemple, la territorialité d'un prédateur peut générer des zones à faible risque de prédation entre les territoires des différents individus qui évitent les rencontres agressives (Sergio et al., 2003). De plus, un îlot situé au milieu d'un lac ou d'un étang devrait représenter de plus grands coûts de mouvements pour un prédateur terrestre qui voudrait accéder à une proie située à cet endroit, rendant cet îlot plus sécuritaire pour une proie que les sites terrestres avoisinants (Vermeer, 1970; Giroux, 1981; Gauthier et al., 2015). Finalement, la présence d'une espèce agressive capable de repousser les prédateurs peut générer un refuge dans le paysage pour des espèces plus vulnérables (Bêty et al., 2001; Quinn et al., 2003).

Le rôle de la masse corporelle relative des prédateurs et des proies

La taille relative d'une proie par rapport à celle d'un prédateur peut également affecter le risque de prédation perçu et vécu par la proie ainsi que sa réponse au risque (Preisser et Orrock, 2012). Généralement, le taux d'attaque et le succès d'attaque d'un prédateur sont maximaux pour ses proies de taille intermédiaire, les plus petites étant plus difficiles à détecter et les plus grosses à capturer (Brose, 2010; Legagneux et al., 2014). Ainsi, à l'intérieur d'une communauté de proies partageant un prédateur commun, la masse corporelle relative des proies peut influencer leur vulnérabilité à la prédation et conséquemment la force des interactions directes et indirectes en jeu (Royer-Boutin, 2015).

Problématique

Bien que les interactions biotiques jouent un rôle important dans les communautés écologiques, la compréhension de leurs effets indirects sur l'occurrence et la coexistence des espèces est encore fragmentaire. Plusieurs défis statistiques et logistiques limitent notre compréhension de leur rôle. Étudier les interactions indirectes à l'échelle du paysage dans une communauté naturelle pourrait permettre de mieux comprendre comment elles peuvent affecter les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces. De plus, étudier les interactions indirectes entre des espèces de différents niveaux trophiques et guildes interagissant dans un paysage hétérogène devrait améliorer notre compréhension de l'effet synergique de facteurs biotiques et abiotiques sur l'occurrence et la coexistence des espèces.

Objectif général du projet

Nous présentons une étude qui tire profit d'un système naturel bien connu pour examiner les effets des interactions prédateur-proie directes et des interactions indirectes engendrées par un prédateur commun sur l'occurrence des espèces d'une communauté de vertébrés. Nous profitons d'un système dans lequel il existe de fortes variations spatio-temporelles naturelles d'abondance de proies clés du système, qui nous permettent d'étudier comment les interactions biotiques modulent les variations spatio-temporelles dans l'occurrence de plusieurs espèces d'oiseaux dans le paysage.

Site d'étude

Notre site d'étude est situé à l'île Bylot (73°08'N, 80°00'O ; Fig. 1) dans l'Arctique canadien. Plus de 35 espèces d'oiseaux, incluant des oiseaux aquatiques et marins, des limicoles, des rapaces et des passereaux, nichent dans la zone d'étude durant l'été (Lepage et al., 1998, voir le tableau 1 pour les nids trouvés dans la zone d'étude entre 2004 et 2019).

Une des particularités du site est la présence d'une colonie de la grande oie des neiges *Chen caerulescens atlantica* de 20 000 couples nicheurs qui s'étend sur environ 70 km² (Fig. 1). Les oeufs d'oies sont une source abondante et prévisible de nourriture, mais qui est présente dans une zone restreinte de l'île (Fig. 1). Une autre caractéristique importante du site est la présence de deux espèces de petits mammifères, le lemming brun *Lemmus trimucronatus* et le lemming variable *Dicrostonyx groenlandicus*. Les populations de ces deux espèces connaissent des cycles d'abondance de 3-4 ans (Gauthier et al., 2013, Fig. S1). Les lemmings sont la proie principale de plusieurs prédateurs, surtout lors des années durant lesquelles ces petits rongeurs sont très abondants (Gauthier et al., 2004; Gilg et al., 2006; Gauthier et al., 2015).

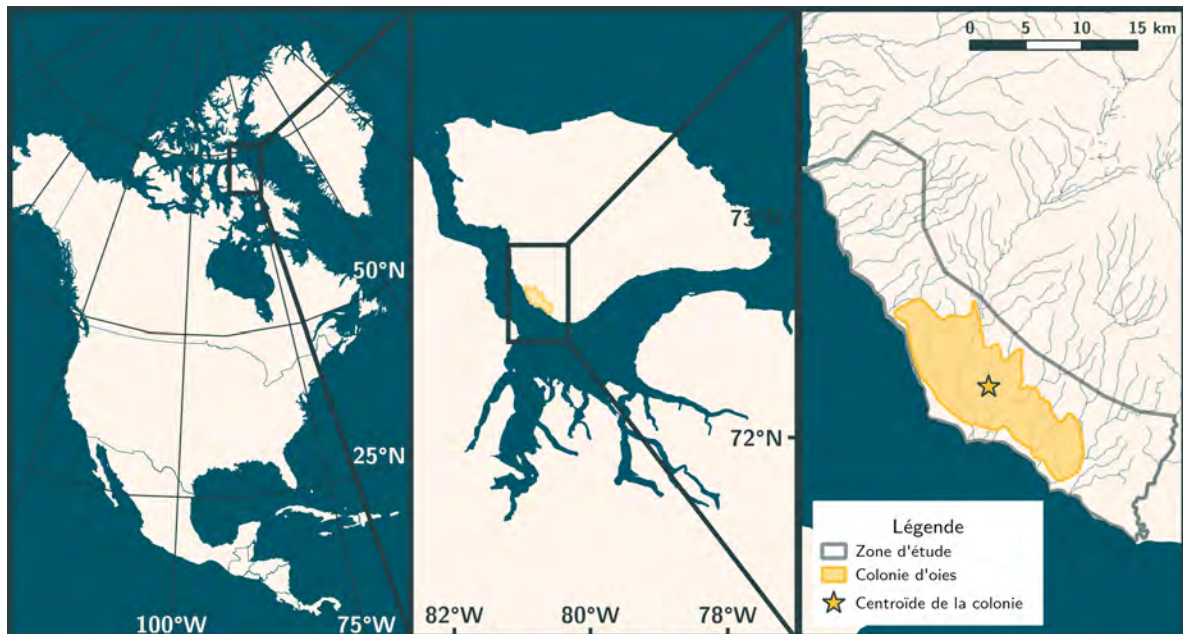


Figure 1: Localisation du site d'étude de l'île Bylot (Panneaux de gauche et du centre). Le panneau de droite montre la zone d'étude (tracé gris) ainsi que la localisation et le centroïde de la colonie de la grande oie des neiges (polygone jaune et étoile).

Le renard arctique est un prédateur territorial généraliste qui dépend fortement des lemmings pour se reproduire avec succès (Giroux et al., 2012). Étant très opportuniste, il est aussi le prédateur principal des nids d'oies et des autres oiseaux nichant au sol (Fig. 2 : Bêty et al., 2001; Mckinnon et Bêty, 2009). Les renards profitent grandement des oeufs d'oies et montrent une réponse agrégative à la présence de la colonie d'oies (chevauchement entre les territoires de renards plus grand et distance entre les tanières actives voisines plus faible dans la colonie, occurrence de renards plus élevée vers le centre de la colonie : Giroux et al., 2012; Lai, 2017; Lamarre et al., 2017). Parmi les autres prédateurs, plusieurs espèces aviaires sont présentes, les plus communes comprenant la buse pattue *Buteo lagopus*, le labbe à longue queue *Stercorarius longicaudus* et le harfang des neiges *Bubo scandiacus* qui consomment principalement des lemmings, mais qui contrairement au renard, ne consomment pas d'oeufs d'oies (Fig. 2). Le goéland bourgmestre *Larus hyperboreus*, un autre prédateur commun, est

Tableau 1: Nombre de nids par espèce trouvés de façon systématique et opportuniste dans la zone d'étude entre 2004 et 2019.

Species	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	total
Pluvier bronzé <i>Pluvialis dominica</i>	-	-	1	1	11	8	64	66	44	74	98	43	39	36	20	20	525
Sterne arctique <i>Sterna paradisaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	3	-	2	7
Bécasseau de Baird <i>Calidris bairdii</i>	-	-	1	-	2	1	2	5	4	6	7	4	3	2	3	-	40
Pluvier argenté <i>Pluvialis squatarola</i>	-	-	-	-	3	3	6	8	4	7	11	-	1	-	1	-	44
Bécasseau roussâtre <i>Calidris subruficollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2
Bernache de Hutchins <i>Branta hutchinsii</i>	-	-	-	-	-	-	4	4	3	5	14	3	17	27	44	61	182
Grand corbeau <i>Corvus corax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	3	6
Pluvier grand-gravelot <i>Charadrius hiaticula</i>	-	-	1	-	-	-	5	2	2	4	18	28	31	22	3	3	119
Goéland bourgmestre <i>Larus hyperboreus</i>	1	1	7	6	11	16	9	8	5	18	23	13	26	21	25	22	212
Alouette hausse-col <i>Eremophila alpestris</i>	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	3	-	-	-	-	1	9
Eider à tête grise <i>Somateria spectabilis</i>	-	-	-	-	-	2	-	1	-	-	2	-	2	-	-	3	10
Plectrophane lapon <i>Calcaris lapponicus</i>	-	-	1	22	-	-	49	53	29	40	17	23	3	-	-	21	258
Harelde kakawi <i>Clangula hyemalis</i>	-	-	-	-	-	-	3	-	2	1	1	-	2	-	-	3	12
Labbe à longue queue <i>Stercorarius longicaudus</i>	1	8	3	14	16	1	22	31	6	-	49	18	26	-	-	20	215
Labbe parasite <i>Stercorarius parasiticus</i>	-	-	1	1	1	2	2	3	2	2	4	1	4	5	4	4	36
Faucon pèlerin <i>Falco peregrinus</i>	-	-	1	-	1	-	1	-	1	4	5	3	4	4	2	3	29
Bécasseau à poitrine cendrée <i>Calidris melanotos</i>	-	-	-	1	-	-	5	-	-	1	1	-	-	1	1	-	10
Phalarope à bec étroit <i>Phalaropus lobatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2
Phalarope à bec large <i>Phalaropus fulicarius</i>	-	-	1	2	3	-	5	5	-	1	-	-	-	-	-	-	17
Buse pattue <i>Buteo lagopus</i>	-	-	1	8	5	2	4	4	4	-	13	9	14	4	2	16	86
Oie de Ross <i>Anser rossii</i>	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Lagopède alpin <i>Lagopus muta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Plongeon catmarin <i>Gavia stellata</i>	-	-	-	1	3	6	4	6	4	8	9	3	17	19	18	31	129
Tournepièrre à collier <i>Arenaria interpres</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	4
Grue du Canada <i>Antigone canadensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2	-	3	2	1	4	14
Plectrophane des neiges <i>Plectrophenax nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Harfang des neiges <i>Bubo scandiacus</i>	9	-	-	15	10	-	21	-	-	-	57	-	3	-	-	2	117
Cygne siffleur <i>Cygnus columbianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	1	4
Bécasseau à croupion blanc <i>Calidris fuscicollis</i>	-	3	3	1	-	2	7	9	5	10	3	4	5	2	13	4	71

très généraliste et consomme une grande diversité de proies y compris des lemmings et des oeufs d'oies (Gauthier et al., 2015). Le renard arctique peut également consommer les nids des prédateurs aviaires lorsque ceux-ci sont accessibles (Gauthier et al., 2015; Beardsell et al., 2016). Le harfang des neiges est la seule espèce qui, grâce à sa taille importante (Tableau 2), son agressivité et ses serres acérées, est capable d'exclure les renards de la périphérie de son nid (Bêty et al., 2001). Le réseau trophique des principaux vertébrés présents durant l'été est présenté à la figure 2. Le réseau simplifié à la figure 3 montre seulement les espèces focales de l'étude et les stades de vie considérés

(les nids des oiseaux). Ces espèces occupent différents niveaux trophiques et présentent des masses corporelles et des stratégies de nidification variées (Tableau 2).

Tableau 2: Masse moyenne adulte, habitat de nidification principal, diète et années d'échantillonnage des espèces focales du site de l'île Bylot. Ces données ont permis d'investiguer les effets de la densité de lemmings et de la présence de la colonie d'oies sur l'occurrence d'oiseaux nicheurs. Les habitats qui peuvent offrir des refuges partiels contre la prédation à fine échelle spatiale sont identifiés avec un astérisque (*). Les prédateurs généralistes se nourrissent de lemmings et d'oeufs d'oies.†

Espèce	Masse	Habitat de nidification	Diète	Années d'échantillonnage
Renard arctique	2500g	-	prédateur généraliste†	-
Lemmings	50g	-	herbivore	2010-2019
Grande oie des neiges	3000g	toundra mésique	herbivore	2010-2019
Harfang des neiges	1830g	toundra mésique	lemming specialist	2010-2019
Labbe à longue queue	300g	toundra mésique	lemming specialist	2010-2018
Buse pattue	990g	falaise*	lemming specialist	2012-2019
Goéland bourgmestre	1400g	îlots/milieus humides*	prédateur généraliste†	2014-2019
pluvier bronzé	145g	toundra mésique	insectivore	2010-2018
Plectrophane lapon	27g	toundra mésique	insectivore	2010-2018
Pluvier grand-gravelot	60g	bandes riveraines graveleuses*	insectivore	2014-2019
Bernache de Hutchins	1600g	îlots/milieus humides*	herbivore	2014, 2016-2019
Plongeon catmarin	1400g	îlots/milieus humides*	piscivore	2014, 2016-2019

Le site d'étude de l'île Bylot offre une rare opportunité d'étudier l'effet des interactions indirectes sur les variations spatio-temporelles d'abondance de nombreuses espèces à l'échelle du paysage. Premièrement, le site fait l'objet d'un suivi multiespèces à long terme et de plusieurs expériences réalisées en milieu naturel qui ont amélioré la compréhension de la dynamique du système d'étude. Deuxièmement, les deux proies clés du système connaissent d'importantes variations d'abondance dans l'espace ou dans le temps : la colonie de grande oie des neiges est concentrée dans une région d'environ 70 km² (Fig. 1) et les lemmings connaissent des fluctuations annuelles d'abondance (Figure S1). Ces variations d'abondance offrent un cadre idéal pour étudier l'effet des interac-

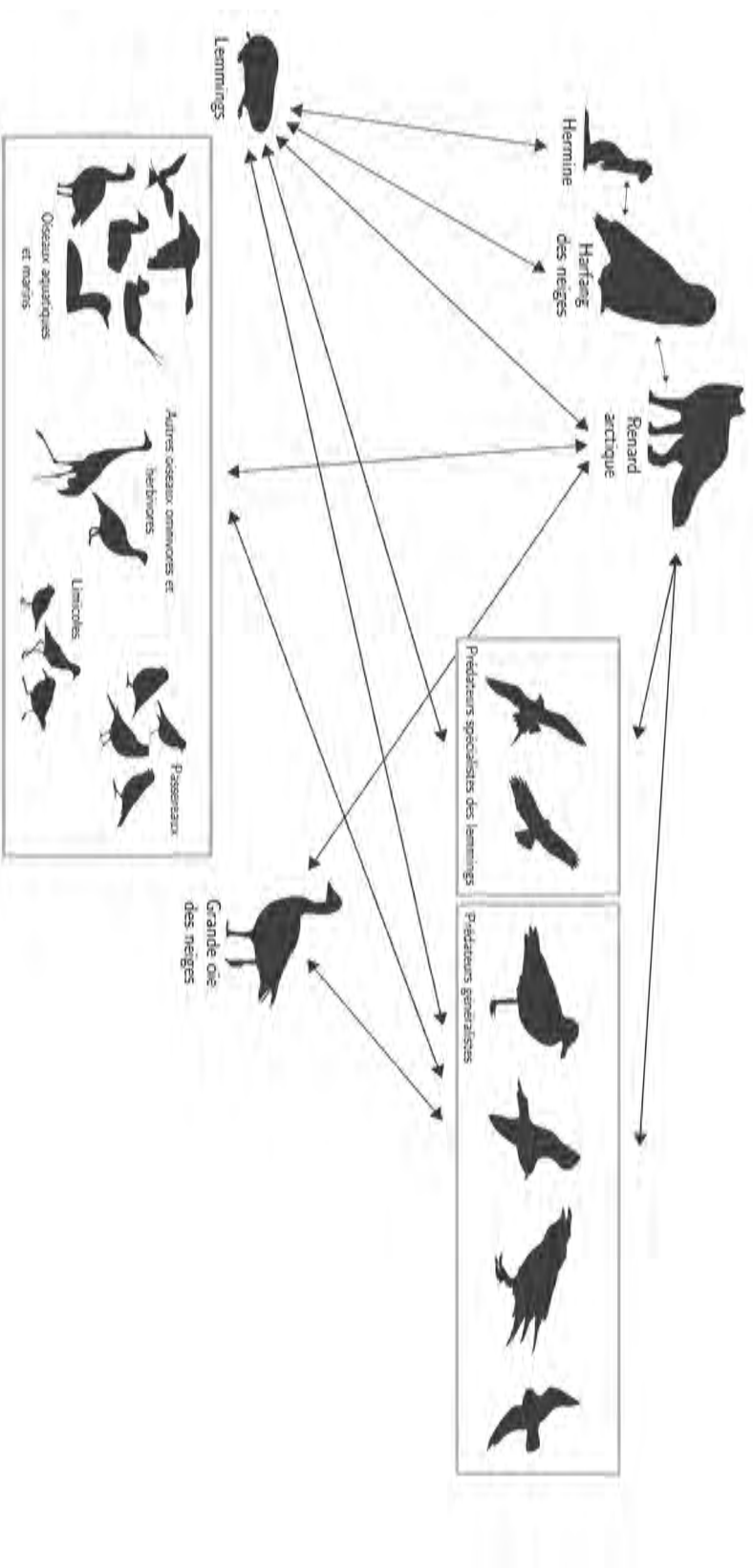


Figure 2: Réseau trophique des vertébrés de l'île Bylot qui indique les interactions trophiques directes entre les espèces. Le renard arctique est le prédateur principal du réseau, consommant principalement des lemmings et des oeufs d'ois, mais également les oeufs de toutes les autres espèces aviaires. Le harfang des neiges est la seule espèce qui peut exclure le renard de la périphérie de son nid. Quatre espèces aviaires communes (le harfang des neiges, le labbe à longue queue, la buse patruie et le goéland bourgmestre) et l'hermine consomment également des lemmings. Pour ces espèces, la présence de lemmings semble nécessaire à leur reproduction, alors qu'elle ne l'est pas pour les prédateurs aviaires plus généralistes.

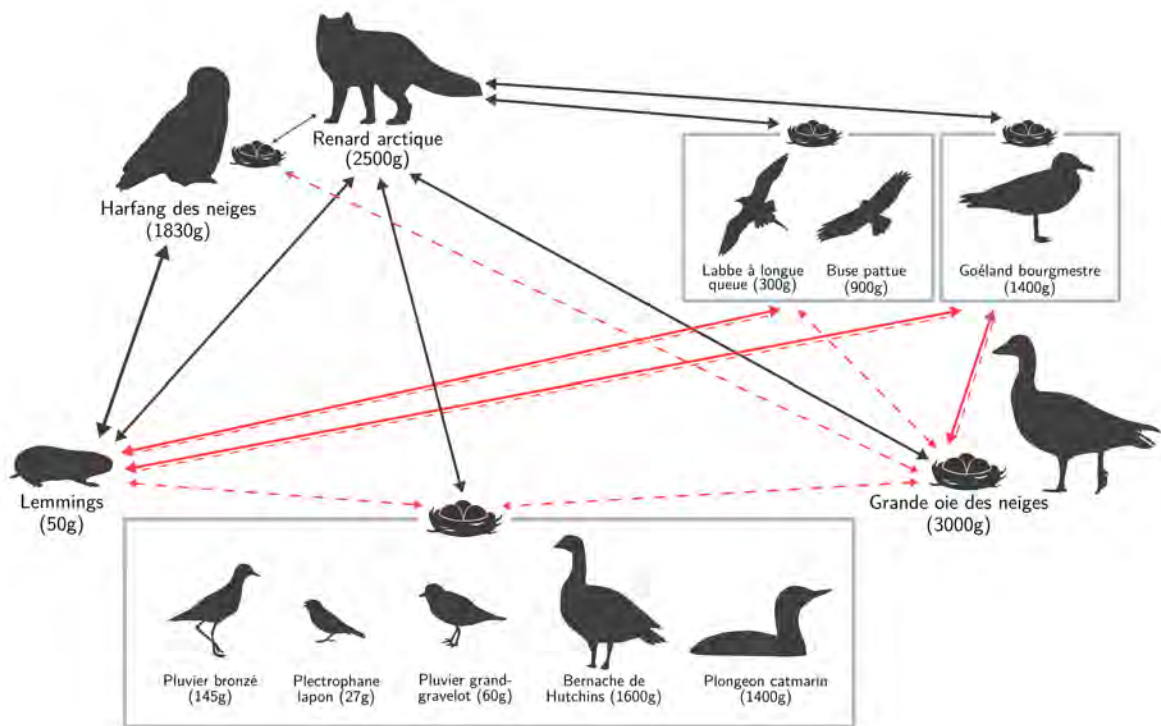


Figure 3: Réseau trophique simplifié des vertébrés de l'île Bylot qui montre les espèces communes avec leur masse moyenne (g), les interactions trophiques directes entre les espèces (lignes pleines) et les interactions indirectes causées par un prédateur partagé visées par l'étude (lignes pointillées). Les espèces d'oiseaux qui nichent à très faible densité dans notre aire d'étude sont exclues de ce réseau simplifié. Les interactions d'intérêt de notre étude sont identifiées par des lignes rouges.

tions indirectes engendrées par la présence d'un prédateur commun sur les variations spatio-temporelles d'occurrence des espèces à travers toute la zone d'étude. La présence de la colonie d'oies engendre notamment une augmentation de la densité de renards à l'intérieur des limites de la colonie, avec des territoires plus petits qu'à l'extérieur de la colonie (Giroux et al., 2012; Lai, 2017). Cela entraîne un risque de prédation accru au coeur de la colonie d'oies, risque qui diminue plus on s'en éloigne (Lamarre et al., 2017). Les renards répondent également aux fluctuations d'abondance de lemmings et le risque de prédation des nids est généralement moins élevé lors des années de forte abondance de lemmings (Lamarre et al., 2017). Bien que les mécanismes proximaux soient encore mal connus, il semble que cet effet résulte principalement de la réponse fonctionnelle des renards et non d'une réponse numérique aux variations d'abondance de lemmings (Royer-Boutin, 2015). Finalement, la vaste zone d'étude couvre un paysage composé d'une mosaïque de parcelles d'habitat présentant différents niveaux d'accessibilité aux prédateurs terrestres. L'utilisation de parcelles d'habitat variées par les espèces offre la possibilité d'investiguer comment la structure de l'habitat et l'hétérogénéité du paysage affectent les interactions indirectes et les variations spatio-temporelles d'occurrence des espèces.

Habitats de nidification

Les oiseaux visés par le suivi à long terme utilisent des parcelles d'habitat aux caractéristiques variées pour nicher (Tableau 2). L'habitat le plus abondant dans l'aire d'étude est la toundra mésique. La structure physique de cet habitat est assez simple, offre peu de contraintes au déplacement d'un prédateur terrestre et est relativement riche en proies (Fig. 4, Lecomte et al., 2008). Cet habitat qui est utilisé, entre autres, par les oies, les harfangs, les labbes et plusieurs limicoles et passereaux pour nicher est aussi très fréquenté par le renard. Il est donc relativement plus risqué que d'autres

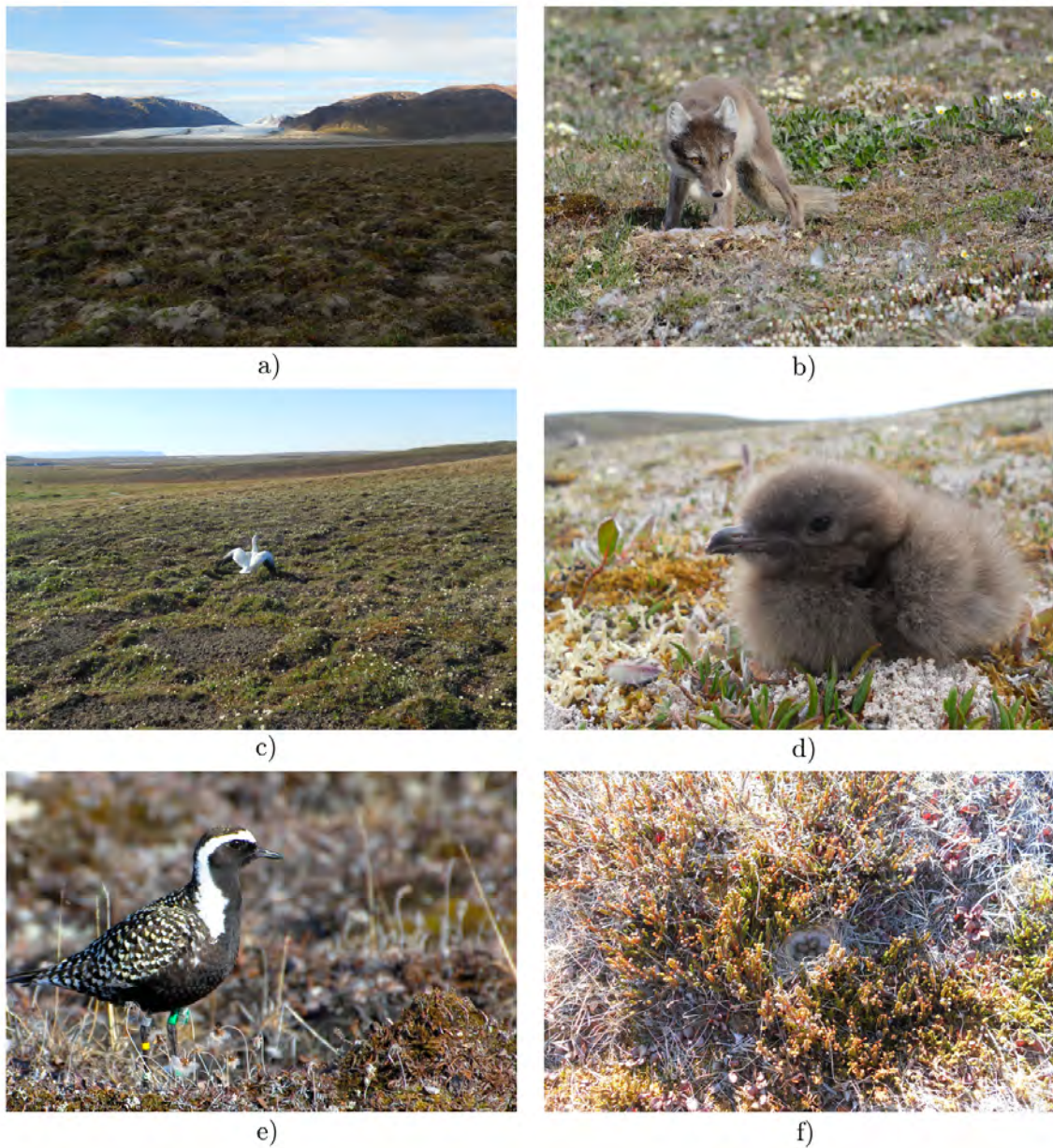


Figure 4: L'habitat mésique est le plus abondant dans l'aire d'étude (a-f). La structure physique de cet habitat est assez simple, offre peu de contraintes au déplacement d'un prédateur terrestre et est relativement riche en proies. L'habitat est utilisé, entre autres, par les oies (c), les harfangs, les labbes (d) et plusieurs limicoles et passereaux (e-f) pour nicher est aussi très fréquenté par le renard (b). Crédits photo : a-c,e) Andréanne Beardsell, d,f) Éliane Duchesne.



Figure 5: Les milieux humides complexes sont caractérisés par des assemblages d'étangs, de canaux profonds, de péninsules et d'îles (a-c). Ils servent d'habitat de nidification à plusieurs espèces d'oiseaux marins et aquatiques tels que la bernache de Hutchins (d), le goéland bourgmestre (e) et le plongeon catmarin (f). Crédits photo : a-d) Éliane Duchesne, e-f) Andréanne Beardsell.

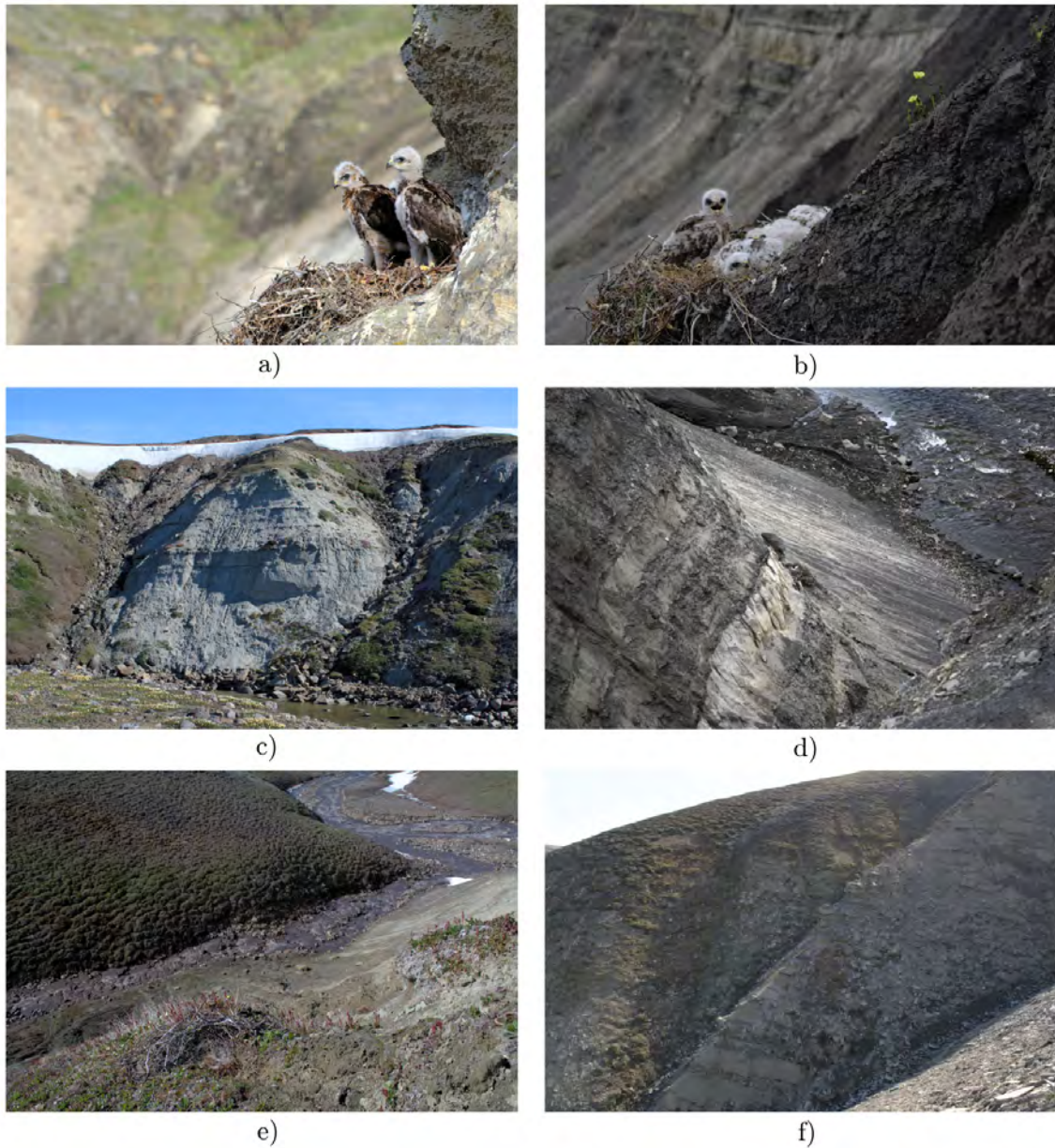


Figure 6: Les falaises sont un autre habitat refuge qui présente probablement des coûts supplémentaires au déplacement d'un prédateur terrestre (c-f). Elles sont surtout utilisées par les rapaces, dont la buse pattue, pour nicher (a-b). Crédits photo : Andréanne Beardsell.

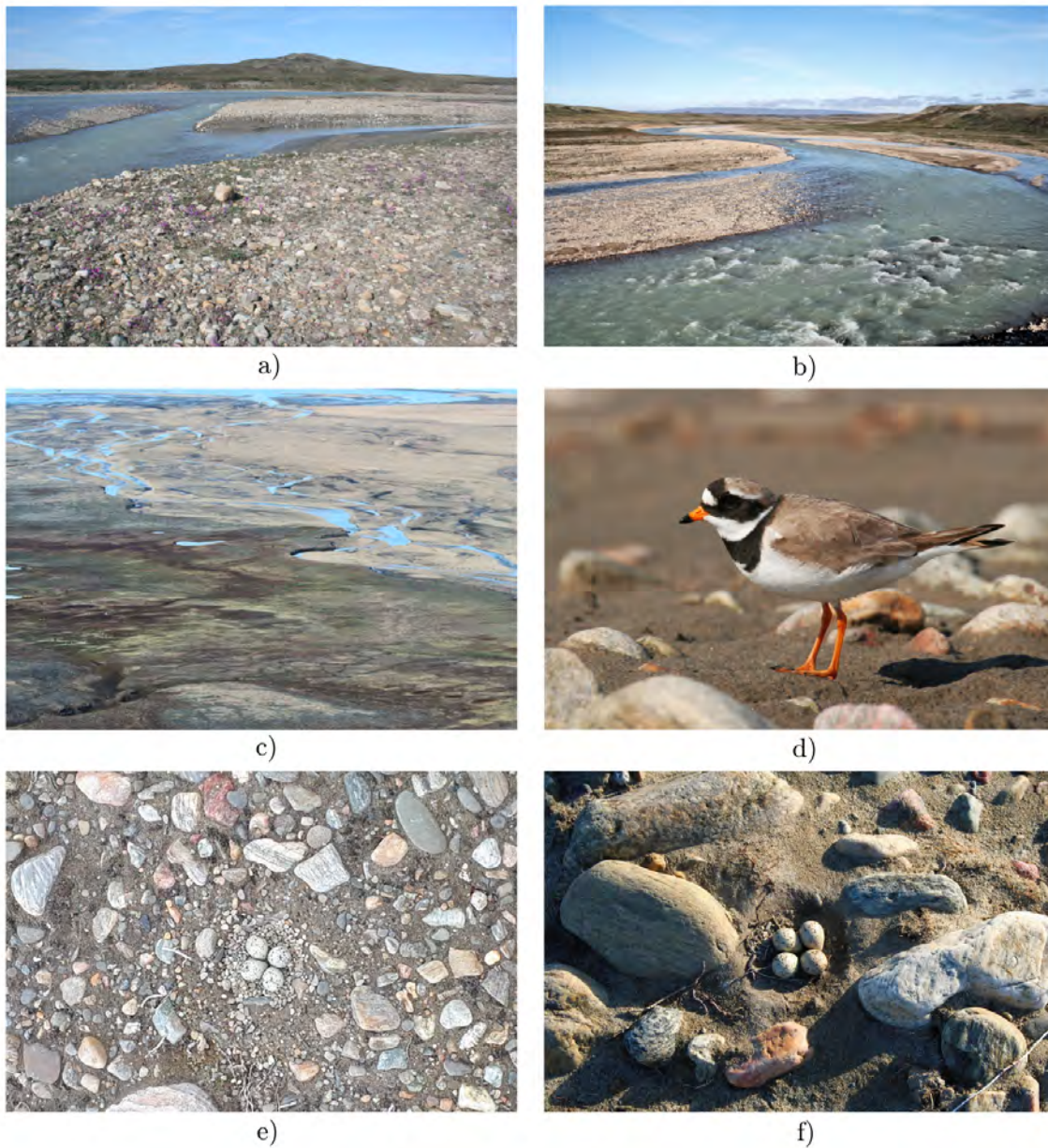


Figure 7: Les bandes graveleuses situées le long des rivières sont un autre milieu refuge (a-c). Le risque de prédation des nids est plus faible dans cet habitat que dans le milieu mésique adjacent, probablement à cause de la pauvreté du milieu en proies potentielles. Cet habitat est utilisé par le pluvier grand-gravelot pour nicher (d-f). Crédits photo : a-d,f) Don-Jean Léandri-Breton, e) Joël Bêty.

habitats comme les milieux riverains et les milieux humides (Lecomte et al., 2008; Léandri-Breton et Bêty, 2020).

En effet, certains types d'habitats sont plus sûrs pour les oiseaux nicheurs. Notamment, les milieux humides complexes, caractérisés par des assemblages d'étangs, de canaux profonds, de péninsules et d'îles (ci-après : milieux humides) servent d'habitat de nidification à plusieurs espèces d'oiseaux marins et aquatiques tels que la bernache de Hutchins *Branta hutchinsii*, le goéland bourgmestre et le plongeon catmarin *Gavia stellata*. Ces milieux sont plus complexes et présentent des entraves aux déplacements des renards, ce qui génère des refuges contre la prédation (Fig. 5, Lecomte et al., 2008; Gauthier et al., 2015). Les îlots comportent un coût supplémentaire pour un renard en quête d'oeufs, puisque ce dernier doit se mouiller et parfois nager pour attendre le nid (Vermeer, 1970; Giroux, 1981). Les falaises sont un autre habitat refuge surtout utilisé par les rapaces, dont la buse pattue (Fig. 6). Le niveau d'accessibilité des nids aux prédateurs varie, mais globalement, ce milieu semble comporter des coûts supplémentaires pour un prédateur terrestre et donc un milieu moins risqué pour les espèces qui y nichent (Anderson et al., 2015; Beardsell et al., 2016). Un autre milieu refuge est situé dans les bandes graveleuses le long des rivières (Fig. 7). Cet habitat est utilisé par le pluvier grand-gravelot *Charadrius hiaticula* pour nicher et le risque de prédation des nids y est plus faible que dans le milieu mésique adjacent, potentiellement à cause d'un effort de recherche plus faible de la part du renard dans ce milieu assez pauvre en proies potentielles (Léandri-Breton et Bêty, 2020). La plupart des refuges offrent une protection partielle contre la prédation, puisque bien que leur accès nécessite des coûts supplémentaires, ils demeurent théoriquement accessibles aux renards.

Objectif spécifique, hypothèses et prédictions

Bénéficiant de fortes variations naturelles d'abondance des proies clés du système, nous avons examiné les effets directs et indirects de la prédation sur la probabilité

d'occurrence de multiples espèces aviaires nichant dans ce paysage comprenant des refuges contre la prédation.

En sachant que le risque de prédation sur les nids est modulé par la distribution et l'abondance de deux proies importantes, à savoir les lemmings et les nids d'oies, nous devrions observer des interactions indirectes entre ces deux proies et les nombreux oiseaux nicheurs dans le paysage. La probabilité d'occurrence des oiseaux nicheurs devrait être plus faible aux endroits et aux moments où le risque de prédation est plus élevé, à cause d'un évitement du risque par les proies ou de la prédation accrue entraînant des échecs hâtifs de nidification. En considérant que la réponse fonctionnelle des renards à l'abondance de lemmings augmente le risque de prédation sur les nids durant les années de faible abondance de lemmings, la probabilité d'occurrence des oiseaux nicheurs devrait être plus faible durant ces années. Étant donné que la réponse agrégative des renards à la présence de la colonie d'oies se traduit par un risque de prédation accru au coeur de la colonie d'oies, la probabilité d'occurrence des oiseaux nicheurs devrait augmenter avec la distance au centroïde de la colonie. Autrement dit, l'abondance de lemmings devrait avoir un effet positif, et la présence de la colonie d'oies devrait avoir un effet négatif sur l'occurrence des oiseaux nicheurs dans le paysage.

D'autre part, l'emplacement des espèces dans le réseau trophique devrait influencer leur réponse à la densité de lemmings : les oiseaux prédateurs spécialistes des lemmings devraient voir leur probabilité d'occurrence augmenter durant les années de forte densité de lemmings par un effet direct issu de cette relation prédateur-proie. La présence de refuges contre la prédation devrait permettre aux espèces qui les utilisent de se soustraire aux interactions indirectes avec les lemmings et les oies. Ainsi, l'abondance de lemmings et la présence de la colonie d'oies ne devraient pas influencer leur probabilité d'occurrence. Finalement, puisque la taille corporelle peut influencer la force des interactions prédateur-proie, elle devrait moduler la force des interactions indirectes potentielles entre les lemmings, les oies et les autres oiseaux nicheurs. Ainsi, les espèces les

plus petites, ainsi que les plus grosses et les plus dangereuses pour le renard devraient être moins affectées par ces interactions indirectes.

ARTICLE 1

FORCE VARIABLE DES EFFETS INDIRECTS INDUITS PAR LE PARTAGE D'UN PRÉDATEUR COMMUN SUR L'OCCURRENCE DES ESPÈCES DANS UNE COMMUNAUTÉ DE VERTÉBRÉS TERRESTRES ARCTIQUE.

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Comprendre comment les interactions biotiques indirectes affectent l'occurrence et la coexistence des espèces dans le temps et l'espace est un défi important en écologie. Les effets indirects résultant du partage d'un prédateur commun par plusieurs proies peuvent façonner les variations spatio-temporelles d'occurrence des espèces. Cependant, le rôle de ces effets est mal connu dans les communautés naturelles composées d'espèces de différentes guildes et de différents niveaux trophiques qui interagissent dans des paysages hétérogènes. Bénéficiant d'un réseau trophique de vertébrés bien connu et d'importantes variations naturelles dans l'abondance des proies principales à l'échelle du paysage, nous avons examiné les effets prédateur-proie directs et les effets indirects engendrés par un prédateur commun dans une communauté de vertébrés arctique. Nous avons spécifiquement exploité les variations temporelles et spatiales de la densité de proies clés du système pour examiner comment les effets induits par les prédateurs communs modulent la probabilité d'occurrence d'autres espèces dans un paysage offrant des habitats adéquats et des refuges anti-prédation. Nous avons constaté un effet positif d'une proie (lemmings), ainsi qu'un effet négatif d'une autre proie nichant en colonie (oie des neiges) sur l'occurrence d'espèces (oiseaux nichant au sol) appartenant à différentes guildes et différents niveaux trophiques. Cependant, l'espèce la plus petite (un passereau) et une des plus grandes et la plus dangereuse pour le prédateur commun (harfang), tout comme celles qui utilisent des refuges anti-prédation disponibles dans le paysage, ont échappé à ces interactions indirectes. Notre étude fournit l'une des rares preuves empiriques d'effets indirects induits par le partage d'un prédateur commun qui remontent la chaîne trophique (i.e. l'effet négatif d'un herbivore sur un prédateur). Elle souligne également comment la structure de l'habitat et les caractéristiques des espèces peuvent moduler la force des effets indirects dans les communautés naturelles.

Cet article, intitulé « *Variable strength of predator-mediated effects on species occurrence in an arctic terrestrial vertebrate community* » sera soumis pour publication

dans une revue scientifique à l'automne 2020. Il fut rédigé par moi-même ainsi par le professeur Joël Bêty. En tant que première autrice, ma contribution à ce travail représente la formulation des hypothèses, la revue de littérature, la récolte d'une partie des données sur le terrain de 2016 à 2019, la synthèse des données, la réalisation des analyses statistiques et finalement la rédaction de l'article. Jean-François Lamarre, deuxième auteur, est agent des sciences à Savoir Polaire Canada. Il a conçu une partie du plan d'échantillonnage et a grandement contribué à la collecte de données. Il a également participé à plusieurs réflexions sur le projet et à la révision de l'article. Gilles Gauthier et Dominique Berteaux sont respectivement professeur au département de biologie de l'Université Laval et professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Comme troisième et quatrième auteurs, ils ont contribué à la coordination du suivi à long terme de l'île Bylot, à la collecte de données ainsi qu'à la révision de l'article. Dominique Gravel, cinquième auteur, est professeur au département de biologie de l'Université de Sherbrooke. Il a contribué à de nombreuses réflexions sur le projet, a donné des idées en lien avec les analyses statistiques et a contribué à la révision de l'article. Joël Bêty, le dernier auteur, est professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. En tant que superviseur de recherche, il m'a épaulée et guidée tout au long du projet. Il a développé l'idée originale du projet et est responsable de la coordination de la collecte de données à long terme qui ont été utilisées dans ce projet. Il a grandement contribué à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée sous forme d'affiche lors du *ArcticNet Annual Scientific Meeting* à Halifax (NS, Canada) à l'automne 2019 et sous forme de présentation orale au *Colloque annuel du Centre d'Études Nordiques* à Montréal (QC, Canada) à l'hiver 2020.

1.2 VARIABLE STRENGTH OF PREDATOR-MEDIATED EFFECTS ON SPECIES OCCURRENCE IN AN ARCTIC TERRESTRIAL VERTEBRATE COMMUNITY

Éliane Duchesne✉^{1,2}, Jean-François Lamarre^{1,2,3}, Gilles Gauthier^{2,4},
Dominique Berteaux^{1,2,5,6}, Dominique Gravel^{2,6,7} and Joël Bêty✉^{1,2}

¹ Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, G5L 3A1, Canada.

² Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Québec, G1V 0A6, Canada.

³ Programme de science et de technologie, Savoir polaire Canada, Cambridge Bay, Nunavut, X0B 0C0, Canada.

⁴ Département de biologie, Université Laval, Québec, G1V 0A6, Canada.

⁵ Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, G5L 3A1, Canada

⁶ Centre de la science de la biodiversité du Québec, McGill University, Montréal, H3A 1B1, Canada.

⁷ Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, J1R 2R1, Canada.

✉ Corresponding authors: eliane.duchesne@uqar.ca; joel_bety@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

Understanding how indirect biotic interactions affect species occurrence and co-existence over time and space is an important challenge in ecology. Predator-mediated effects resulting from prey sharing the same predator can shape spatio-temporal variations in species occurrence. However, the role of such effects is poorly known in natural communities composed of species from different guilds and trophic levels interacting in heterogeneous landscapes. Benefiting from a well-known vertebrate food web and important spatio-temporal variations in the abundance of key prey species at the landscape scale, we examined the effects of direct predator-prey and indirect predator-mediated effects in an arctic vertebrate community. We specifically exploited the temporal and spatial variation in density of two key prey species to examine how predator-mediated effects modulate the occurrence of other species in a landscape offering suitable habitat and refuges for prey. We found a positive effect of one prey (lemmings), as well as a negative effect of another prey (colonial nesting snow geese) on the occurrence of species (ground-nesting birds) belonging to different guilds and trophic levels. However, the smallest (a passerine) and the largest and most dangerous species (an owl) for the shared predator, as well as those using prey refuges, escaped from these predator-mediated effects. Our study provides one of the rare empirical evidence of predator-mediated effects ascending the food web (i.e., negative effect of an herbivore on a predator) induced by the sharing of a common enemy. It also underlines

how habitat structure and species traits can modulate the strength of indirect effects in natural communities.

1.4 INTRODUCTION

Identifying drivers of spatial and temporal variation in the abundance of organisms is a central question in ecology (Chesson, 2000; Holt, 2003). The role of biotic interactions in shaping species distribution is strongly debated, and understanding exactly how and to what extent they influence species occurrence and coexistence is a major challenge (Wisiz et al., 2013; Hargreaves et al., 2014; Godsoe et al., 2017). This is especially true for indirect biotic interactions arising from chains of direct interactions because large scale occurrence and co-occurrence data alone does not inform about the nature and strength of biotic interactions (Cazelles et al., 2016; Blanchet et al., 2020). One way to circumvent these constraints is to investigate the mechanisms by which direct and indirect interactions affect species occurrence at the landscape scale, and examine how these effects interact with other environmental factors (Morales-Castilla et al., 2015; Godsoe et al., 2017).

At the landscape scale, complex interweaving of abiotic and biotic factors can drive species occurrence and abundance (Menge and Sutherland, 1976; Dunson and Travis, 1991; Brown et al., 2001), but their relative importance and interactions are poorly understood (Chesson, 2000; Sutherland et al., 2013; Godsoe et al., 2017). Among biotic factors, predation is a widespread interaction that can shape prey distribution and abundance through consumptive (i.e., prey removal by predators) and non-consumptive effects (i.e., costs induced by prey response to a change in predation risk) (Menge and Sutherland, 1976; Lima, 1998; Wisiz et al., 2013). Non-consumptive effects can lead to avoidance by prey of risky areas and, like consumptive effects, can ultimately affect species occurrence and reduce density (Gervasi et al., 2013; Fortin et al., 2005). When multiple prey share a common predator, changes in the abundance

of one prey can spread through the food web and affect community structure through both consumptive and non-consumptive effects of predation on other prey (Angelstam et al., 1984; Werner et al., 2016; Lamarre et al., 2017). These predator-mediated effects can lead to positive or negative indirect interactions among prey, such as apparent competition or apparent mutualism (Strauss, 1991; Holt and Lawton, 1994; Wootton, 1994). Although the impacts of predator-mediated effects on one or two focal species have been demonstrated (e.g., Bêty et al., 2002; Roemer et al., 2002; Werner et al., 2016), studying these effects on the occurrence of species belonging to different guilds and trophic levels interacting in heterogeneous landscapes is notoriously difficult and remain poorly known in natural communities (Boutin et al., 1995; Schmidt and Whelan, 1998; Suraci et al., 2014).

A variety of means allow prey to escape predation, a common one being avoidance. Some physical characteristics of the environment can affect predator movements and create habitat patches with reduced predation risk (i.e. prey refuges: Mallory and Forbes, 2011; Anderson et al., 2015; Gauthier et al., 2015). The presence of such refuges in the landscape could affect the strength of predator-mediated effects generated by changes in the abundance and distribution of other prey. Although habitat structure has been identified as a key factor in resource-consumer models (Ellner et al., 2001; Janssen et al., 2007; Kalinkat et al., 2013), its effect on indirect species interactions in ecological communities remains virtually unexplored, except in simple systems of two prey sharing a common predator (Holt, 1984, 1987; Oliver et al., 2009). Studying multiple species sharing a common enemy in heterogeneous landscapes is a key step to improve our understanding of the effect of habitat structure on indirect interactions and species occurrence in natural communities.

We took advantage of a well-known terrestrial vertebrate community to examine both direct and indirect effects of predation on the occurrence of multiple prey at the landscape scale. We exploited long-term monitoring data, spatio-temporal variations

in the abundance of key prey species, and the presence of refuges in the landscape, to examine how predator-mediated interactions modulate the occurrence of other species in suitable habitat. In our study system located in the High-Arctic, arctic fox *Vulpes lagopus* is the main predator of bird eggs. The risk of nest predation varies annually with lemming density and spatially with colonial goose distribution (Fig. 8; McKinnon et al., 2013; Lamarre et al., 2017). The numerical and behavioral responses of foxes to cyclic fluctuations in lemming density result in annual variation in nest predation risk (lower risk at high lemming density; Bêty et al., 2002; Royer-Boutin, 2015; Lamarre et al., 2017). The presence of a nesting goose colony causes a predator aggregative response, resulting in increasing nest predation risk towards the center of the colony (Lamarre et al., 2017).

We examined how this spatio-temporal variation in main prey abundance, and thus predation risk, affects the probability of occurrence of nesting avian species. We tested the hypothesis that the abundance of the main fox prey (lemmings and geese) induced a corresponding variation in the occurrence of other breeding avian species in the landscape (Fig. 8). We predicted that bird occurrence probability in suitable nesting habitat should be highest during years of high lemming density and away from the goose colony either because of risk avoidance or because of early nest predation. However, the use of prey refuges by some species could allow them to escape, at least partly, from such predator-mediated effects.

1.5 METHODS

Study site and species

Bylot Island (72°54'N, 79°54'W; Fig. 9) is located north of Baffin Island in the Canadian Arctic. Most of the study area is covered with mesic tundra in the uplands and an assemblage of mesic tundra and wetlands in the lowlands (Gauthier et al.,

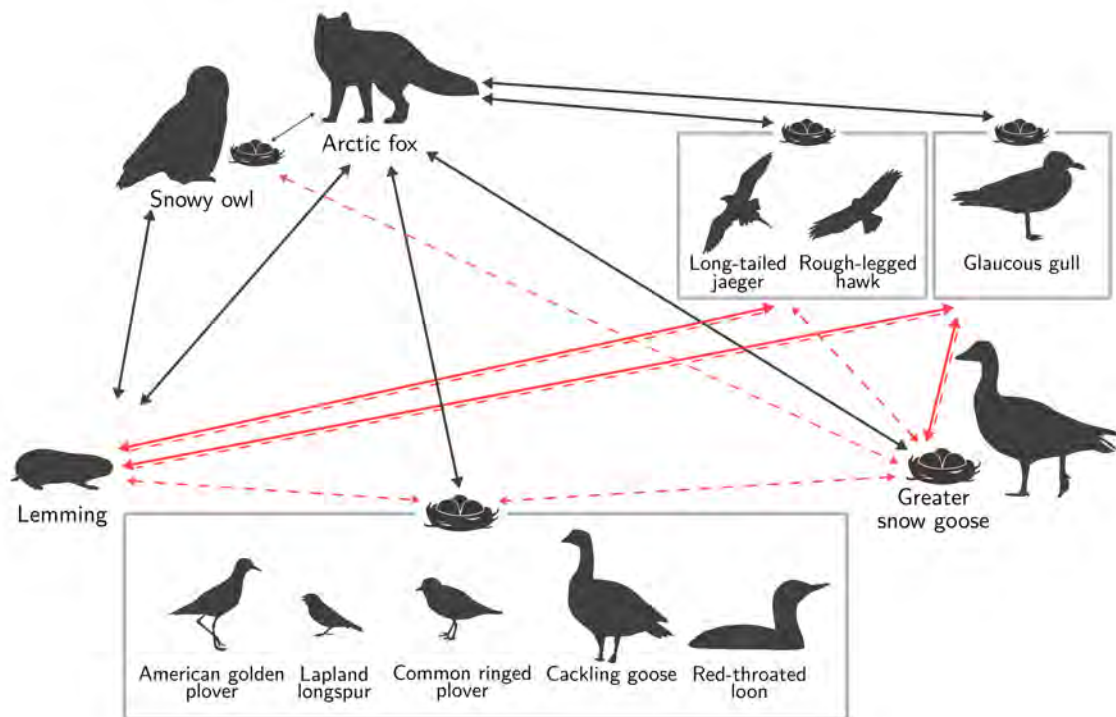


Figure 8: Network of vertebrate species at Bylot Island (Nunavut, Canada) showing direct trophic interactions between species (plain lines) and potential predator-mediated interactions targeted by this study (dashed lines). Interactions investigated by this study are in red. Arctic fox is a predator of lemmings, goose eggs and nests of all focal bird species. Snowy owl is the only species that can effectively exclude foxes from its nest vicinity. Like the arctic fox, three focal bird species (snowy owl, long-tailed jaeger and rough-legged hawk) consume lemmings, and one (glaucous gull) consumes both lemmings and goose eggs.

2013). More than 35 bird species, including waterfowl, shorebirds, seabirds, raptors, and passerines nest on the island (Lepage et al., 1998). Approximately 20 000 pairs of greater snow geese *Chen caerulescens atlantica* nest mostly in a large colony of ca. 70 km² (Fig. 9; Reed et al., 2002). Population and colony size on Bylot have remained relatively stable in the past 20 years and the colony represents an abundant and predictable food source for predators (Giroux et al., 2012; Gauthier et al., 2013; Lefebvre et al., 2017). Other herbivores include brown lemming *Lemmus trimucronatus* and collared lemming

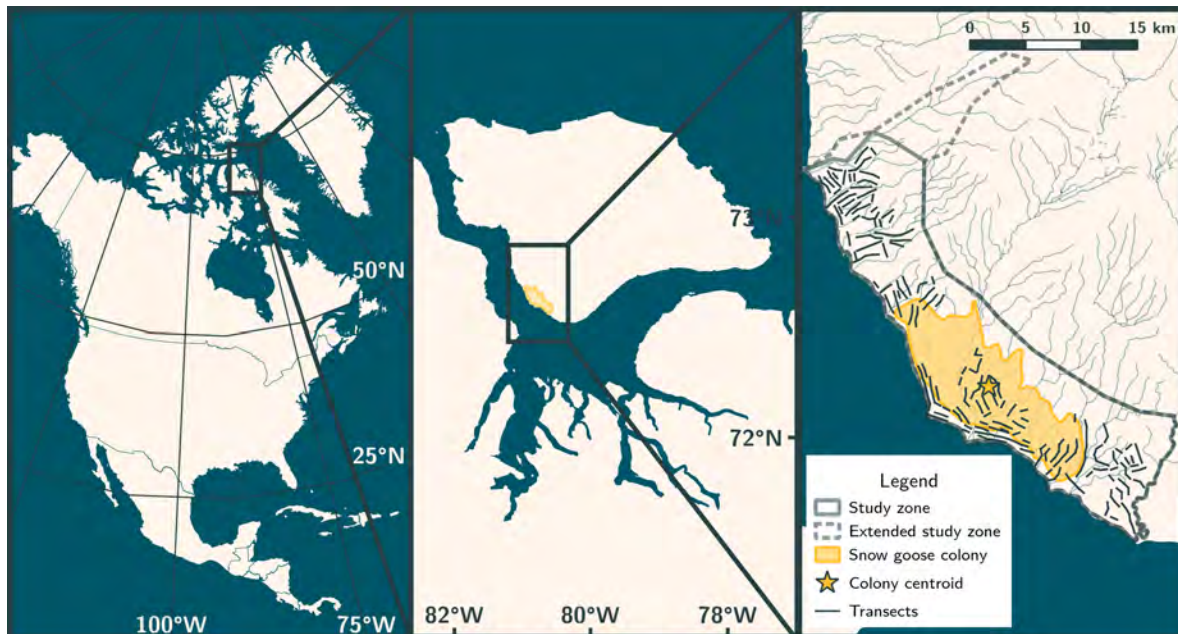


Figure 9: Location of the Bylot Island study area (left and center panels). Right panel shows the study zone for all species (gray line), the extended study zone for the rough-legged hawk (dotted gray line), the nesting goose colony and its centroid (yellow polygon and star), and spatial distribution of the 500 m transects used to survey species nesting primarily in mesic tundra (black lines).

Dicrostonyx groenlandicus, both showing 3-4 years cycles of abundance (Gauthier et al., 2013).

The arctic fox, the main predator in this system, relies primarily on lemmings to breed successfully (Fig. 8), but also shows an aggregative response to the snow goose colony (larger overlap between adjacent territories, smaller distance between neighboring reproductive dens, higher occurrence: Giroux et al., 2012; Lai, 2017; Lamarre et al., 2017). Foxes also prey upon eggs of various bird species during the summer, mostly waterfowl, shorebirds and passerines (Bêty et al., 2002; Mckinnon and Bêty, 2009; Giroux et al., 2012). Common avian predators include the rough-legged hawk *Buteo lagopus*, long-tailed jaeger *Stercorarius longicaudus*, snowy owl *Bubo scandiacus*, (which all feed primarily on lemmings, and do not prey upon goose eggs) and the glaucous gull *Larus*

hyperboreus which consumes both lemmings and goose eggs (Fig. 8 & Table 3). Foxes can prey upon avian predator eggs when nests are accessible (Fig. 8; Beardsell et al., 2016; Gauthier et al., 2015). Snowy owl, because of its large body size and aggressiveness, is the only avian predator that can effectively exclude foxes from its nest vicinity (Bêty et al., 2001). The list of species included in this study is presented in Table 3. Other bird species nest in very low abundance in the study area (see Table S1 in Suppl. Mat. for nests found in the study area between 2004 and 2019).

Lemming density and distance to the goose colony

Lemming density was estimated from 2010 to 2019 with live-trapping sessions in two 11-ha trapping grids (one in mesic and one in wetland habitats). Each grid contained 144 traps and was visited every twelve hours for three days. We estimated lemming density with a capture-recapture method in July to match bird sampling period and pooled densities of brown and collared lemmings (see details in Fauteux et al., 2015). Lemming density obtained using this approach has been shown to affect goose and shorebird annual nest survival rates (Bêty et al., 2001; Royer-Boutin, 2015), as well as predation risk measured using artificial nests in our study area (Lamarre et al., 2017). Considering the distribution of the annual lemming density, we used two categories for the analyses: low density, ≤ 0.3 lemmings/ha, and high density, ≥ 1.3 lemmings/ha (Suppl. Mat. Fig. S1). This threshold matches an increase in the proportion of fox dens with breeding at our site (Juhász et al., 2019).

The border of the snow goose colony was traced each year during the nesting period with a helicopter and a GPS receiver. Maximum distance between centroid and boundary was relatively stable across years (mean = 9.8km, min = 9.0km, max = 10.7km, Suppl. Mat. Fig. S2). Centroid location was also relatively stable (distance between annual centroid and mean centroid: mean = 0.52km, max = 1.3km, min = 0.13km, Suppl. Mat. Fig. S2). Euclidean distance between the goose colony centroid

and each transect/nesting zone was calculated with the `sf` package in R (Pebesma, 2018; R Core Team, 2018). We used this distance, as well as two categories of lemmings density because they had been previously linked to predation risk at our site. An artificial nest experiment conducted by Lamarre et al. (2017) showed that predation risk decreased by 0.5% and 0.9% per km away from the colony centroid at high and low annual lemming density, respectively.

Prey refuges in the landscape

At a relatively fine spatial scale, habitat characteristics can affect predator movements and activity, and thus generate patches with different levels of predation risk. Mesic tundra is the dominant nesting habitat and is easily accessible to foxes, rich in prey (such as lemmings) and is thus riskier for nesting birds (Léandri-Breton and Bêty, 2020; Lecomte et al., 2008). It is used by snow geese, American golden-plovers *Pluvialis dominica*, lapland longspurs *Calcarius lapponicus*, long-tailed jaegers and snowy owls. Within the boundary of the colony, snow geese nest in smaller patches of wetlands occurring in polygon-patterned ground (Lecomte et al., 2007). Wetlands composed of ponds with islets and peninsulas as well as complex water channels can limit arctic fox movements compared to surrounding mesic patches and act as partial refuges (Lecomte et al., 2008; Gauthier et al., 2015). Wetlands are also predominantly used by nesting glaucous gull, cackling goose *Branta hutchinsii* and red-throated loon *Gavia stellata*. Similarly, cliffs and stony riverbanks can act as partial refuges for nesting rough-legged hawk and common ringed plover *Charadrius hiaticula*, respectively. Field experiments and nest monitoring showed that nest predation risk is lower in riverbanks compared to the surrounding mesic tundra (Léandri-Breton and Bêty, 2020) and for some cliff edges or steep hillsides used by hawks and inaccessible to foxes (Beardsell et al., 2016).

Table 3: Average adult body mass, main nesting habitat, diet and sampling years used to investigate the effect of lemming density and snow goose colony on bird species interacting with the arctic fox at Bylot Island. Nesting habitat that can offer partial prey refuges (reduced predation risk) at small spatial scale are indicated with an asterisk (*). Generalist predators feed on both lemmings and goose eggs.†

Species	Mass	Nesting habitat	Diet	Sampling years
Arctic fox	2500g	-	generalist predator†	-
Lemmings	50g	-	herbivore	2010-2019
Greater snow goose	3000g	mesic	herbivore	2010-2019
Snowy owl	1830g	mesic	lemming specialist	2010-2019
Long-tailed jaeger	300g	mesic	lemming specialist	2010-2018
Rough-legged hawk	990g	cliffs*	lemming specialist	2012-2019
Glaucous gull	1400g	islets/wetlands*	generalist predator†	2014-2019
American golden-plover	145g	mesic	insectivore	2010-2018
Lapland longspur	27g	mesic	insectivore	2010-2018
Common ringed plover	60g	stony riverbanks*	insectivore	2014-2019
Cackling goose	1600g	islets/wetlands*	herbivore	2014, 2016-2019
Red-throated loon	1400g	islets/wetlands*	piscivore	2014, 2016-2019

Spatio-temporal variation in probability of occurrence of bird species

Occurrence of nesting birds in the study area was determined annually during the bird incubation period (Table 3). For three species dispersed in the landscape and nesting primarily in mesic tundra (i.e., American golden-plover, long-tailed jaeger, lapland longspur), probability of occurrence was derived from observations of nesting individuals along transects. Transects were dispersed in patches of vegetation suitable for nesting American golden-plovers, long-tailed jaegers and lapland longspurs (mesic tundra with low vegetation; Drury, 1961; Andersson, 1971; Connors et al., 1993). We surveyed each year 145 to 295 transects spread within the study area (total of 2171

surveys between 2010 and 2018) and conducted between June 21 and July 14 (Fig. 9, see also Lamarre et al., 2017). All birds detected within 150m each side of the 500m long transects were recorded and their reproductive status was determined. For plovers, distraction displays (broken wing, rodent run) and insistent calls indicated a nesting individual (Byrkjedal, 1989; Lamarre et al., 2017). Status was confirmed by moving towards the individuals. Birds that did not react to the presence of the observer or were foraging, flying by, or resting were considered non-breeders. For jaegers, we considered that any detection of one or two individuals along a transect indicated a nesting pair, as jaegers typically leave their nesting territory when they fail or skip breeding. Given that non-incubating jaegers typically feed in groups, and often in coastal habitats (Andersson, 1976; De Korte, 1984), we identified as non-breeders individuals observed in groups of three or more. We considered that all lapland longspurs detected were nesting because they were usually signing and performing display flights, or responded to our approach with alarm calls (Drury, 1961; Hunt et al., 1995).

We conducted annual intensive snowy owl nest searches between June 21 and July 14. We followed ridges and scanned the surrounding landscape from vantage points. Owls nest on conspicuous, elevated mounds and can be seen from a relatively long distance sitting on the nest or flushing from the nest. They also reveal their presence with alarm calls or nest defense displays. We are confident that nest detection probability was very high given the open landscape (see Therrien et al., 2014).

Five bird species (rough-legged hawk, glaucous gull, common ringed plover, cackling goose and red-throated loon) use specific nesting habitats that have a patchy distribution in the study area. We visited annually and searched for nests of these species in their specific nesting habitat patches throughout the study area during the incubation period (see Table 3 for sampling years). Rough-legged hawk nests were searched in an extended study area to cover an important stream valley where exposed bedrock provides suitable breeding sites (Fig. 9; Beardsell et al., 2016). All these species can

reuse the approximate nest location from year to year (Dickson, 1993; Jackson, 1994; Gauthier et al., 2015; Beardsell et al., 2016). For each species, we used a cluster analysis to define a number of nesting zones that had a species-specific diameter and that can be used repeatedly (annually) for nesting (see Suppl. Mat. Fig. S3 for details). We obtained a total of 205 unique nesting zones (all five species combined) in which presence or absence of a nesting bird in a given year was determined 881 times (20-193 nesting zones surveyed per year). For rough-legged hawk, we determined the potential accessibility by arctic foxes of each nesting zone based on Beardsell et al. (2016) characterization of all known nest cups used by this species in the study area. Zones containing at least one inaccessible nest cup were considered inaccessible to foxes.

The sampling of transects and nesting habitat patches located near and far from the goose colony was alternated during the field season to control for the effect of decreasing detection probability over the season due to nest failure (see Lamarre et al., 2017). We only used nesting zones and transects located in suitable nesting habitat in our subsequent, species-specific analyses (i.e., for each species, we only used sites that provided characteristics suitable to lay and incubate eggs). This allowed us to exclude the potential effect of spatial variation in availability of nesting habitat per se on the occurrence of avian species in the landscape. Transects used at least once by a nesting bird during the study period were considered located in suitable nesting habitat and were kept for the analyses. Hence, we assumed that any association between the probability of occurrence in a suitable nesting habitat with lemming density or distance to the snow goose colony was caused by three main mechanisms: 1) birds avoiding nesting in suitable habitat due to high predation risk, 2) early nest failure (i.e failure that happened before our sampling period) caused by direct predation and, 3) for species consuming lemmings, inability to initiate breeding or early failure due to lack of food resources. Our approach could, however, underestimate the effect of the goose colony if birds never nest in areas of high goose nest density or are never detected in such areas

due to strong apparent competition (McKinnon et al. 2013, see also Lamarre et al. 2017 for the specific case of the American golden-plover).

Statistical analyses

We modeled the probability of occurrence of nesting bird species along a transect or in a suitable nesting zone (see above) as a function of lemming density and distance to the snow goose colony. To use data from annual systematic visits of nesting zones only, we considered the years following the first time a nesting bird was detected in a given nesting zone during the study.

We modeled separately the occurrence of each nesting bird species (except snowy owl, see below) using generalized linear mixed models (GLMMs, package lme4; Bates et al. 2015 in R 3.5.2, R Core Team 2018). We used a logit-link function and a binomial distribution for the occurrence response variable (a nesting bird on transect or in nesting zone = 1, no nesting bird on transect or in nesting zone = 0). Fixed effects included in full model were lemming density level (**lem**), distance to goose colony centroid in km (**dist**, scaled by its standard deviation) and their interaction (**lem X dist**). We added transect or nesting zone ID and year as random effects in all models. For rough-legged hawks, we ran a second set of models, removing the nesting zones containing inaccessible nests to foxes (see details above). The GLMMs were fitted using the Laplace approximation and the “bobyqa” optimiser (lme4 package; Bates et al. 2015) and were checked for presence of outliers, homogeneity and approximate normality of residuals. We compared models with the corrected Akaike information criterion (AICc) and considered models with $\Delta\text{AICc} < 2$ as competitive. Effects are presented with the slope and 95% confidence interval.









Snowy owls almost never nest on Bylot when lemming densities are low (Therrien et al., 2014), so we only examined if the snow goose colony affected the spatial

distribution of their nests. To do so we tested whether nest distribution was random relative to the distance to the goose colony centroid. Years with fewer than three nests in the study area were excluded. We computed distance between each nest of a given year and the goose colony centroid of that year. Then, we sampled the same number of random points in the study area (Fig. 9), removing unsuitable habitats (wetlands and lakes). We constrained the distance between random points to minimum 438m, the smallest distance observed between owl nests. We compared the mean distance of nests and random points to the colony centroid with a t-test (R Core Team, 2018). We repeated this process 500 times and extracted the mean p-value and its 95% confidence interval.

1.6 RESULTS

We observed 6 years of high lemming density and 4 years of low density (Suppl. Mat. Fig. S1) during the study period. The simultaneous effect of lemming density and snow goose colony on the probability of occurrence of nesting bird species in suitable habitat could be tested on nine species, including four lemming consumers and 5 species not consuming lemmings. Five of the nine species nest primarily in habitats offering some refuge against fox predation (Table 3). The average annual number of transects with a nesting bird ranged from 35 for long-tailed jaeger to 219 for lapland longspur. The average number of nesting zones with a nesting pair ranged from 9 per year for rough-legged hawk to 22 for common ringed plover (see Suppl. Mat. Fig. S4- Fig. S5 for mapped data for each species). Average probability of occurrence of nesting birds in a suitable nesting habitat varied from 0.92 in high lemming years for lapland longspur to 0.11 in low lemming years for long-tailed jaeger (Fig. 10).

Table 4: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) occurrence on transects/in nesting zones on Bylot Island (individual transects/nesting zones and years were used as random factors). Left panel presents null and competitive models ($\Delta\text{AICc} < 2$) and right panel presents best model parameter estimates and 95% confidence interval for variables of the selected model. Full model selection and summary of all models are presented in Suppl. Mat. Table S2 - Table S10. †, ‡.

Model selection					Best model summary				
Species	Model name	K	ΔAICc	W_i	Parameter	Estimate	Std error	Lower limit	Upper limit
a) Long-tailed jaeger 	lem X dist	6	0.00	1.00	Intercept	-1.54	0.45	-2.41	-0.66
	null	3	21.20	0.00	dist	-0.53	0.13	-0.80	-0.27
					lem high	0.41	0.58	-0.72	1.54
					lem X dist	0.68	0.16	0.38	0.99
b) Rough-legged hawk 	lem + dist	5	0.00	0.55	Intercept	-4.91	1.29	-7.44	-2.39
	lem X dist	6	1.49	0.26	dist	0.92	0.44	0.06	1.78
	null	3	14.21	0.00	lem high	3.77	0.81	2.19	5.36
					lem X dist	-	-	-	-
c) Glaucous gull 	null	3	0.00	0.45	Intercept	-0.74	0.29	-1.31	-0.17
	dist	4	1.47	0.22	dist	-	-	-	-
	lem	4	1.84	0.18	lem high	-	-	-	-
					lem X dist	-	-	-	-
d) American golden-plover 	lem X dist	6	0.00	0.77	Intercept	-1.11	0.27	-1.65	-0.57
	null	3	10.72	0.00	dist	-0.04	0.11	-0.24	0.17
					lem high	-0.01	0.36	-0.71	0.70
					lem X dist	0.31	0.14	0.042	0.58
e) Lapland longspur 	null	3	0.00	0.35	Intercept	2.41	0.15	2.12	2.70
	lem	4	0.67	0.25	dist	-	-	-	-
	dist	4	1.51	0.17	lem high	-	-	-	-
					lem X dist	-	-	-	-
f) Common ringed plover 	dist	4	0.00	0.48	Intercept	-0.90	0.25	-1.39	-0.40
	lem X dist	6	1.16	0.27	dist	0.40	0.13	0.15	0.65
	lem + dist	5	1.50	0.23	lem high	-	-	-	-
					lem X dist	-	-	-	-
g) Cackling goose 	dist	4	0.00	0.42	Intercept	-0.54	0.53	-1.58	0.50
	null	3	0.85	0.28	dist	0.51	0.30	-0.08*	1.10*
					lem high	-	-	-	-
					lem X dist	-	-	-	-
h) Red-throated loon 	null	3	0.00	0.47	Intercept	0.24	0.38	-0.51	0.99
	dist	4	1.75	0.20	dist	-	-	-	-
	lem	4	1.97	0.18	lem high	-	-	-	-
					lem X dist	-	-	-	-

† Models variables abbreviations: lem = annual lemming density (low/high), dist = distance to goose colony centroid (in km, scaled by its standard deviation). When there was an interaction (X) between two factors, each individual factor was also retained in the model.

‡ K = number of parameters; ΔAICc = difference in AICc between the current and top-ranked model, W_i = AICc weight in favor of the model. Confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold and those slightly overlapping 0 are indicated with an asterisk (*).

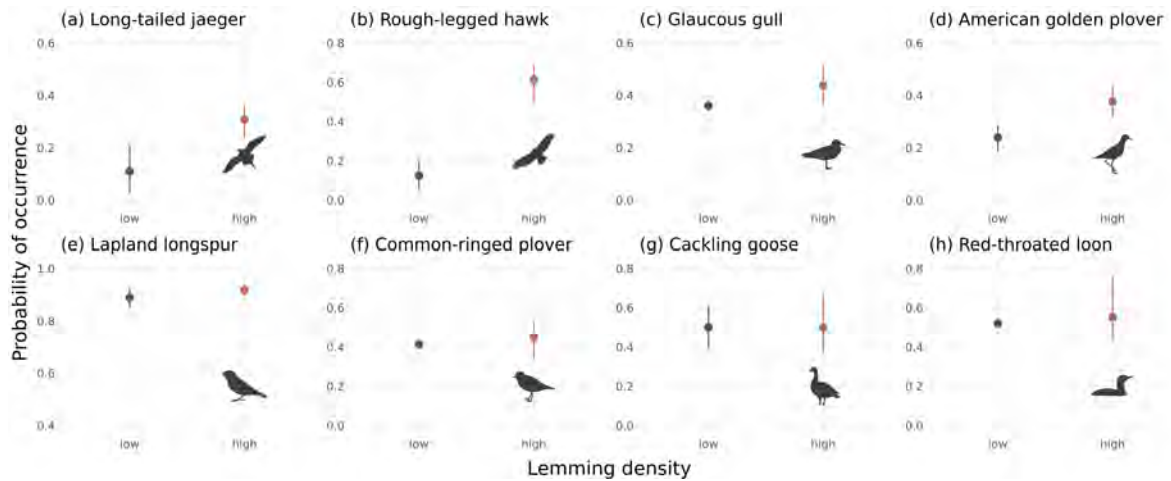


Figure 10: Mean probability of occurrence of nesting birds for species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) during years of low and high lemming abundance on Bylot Island. Probabilities of occurrence are averaged for 2-4 low lemming years and 3-5 high lemming years according to the species. Error bars shows 95% confidence interval. Probabilities of occurrence were averaged for transects or nesting zones used by a given species at least once during the study period (i.e., suitable nesting habitat, see methods). The number of suitable transects or nesting zones sampled annually for each species varied between 90-295 and 11-55, respectively.

Lemming consumers

Snowy owl nests were abundant in 2010 (19 nests) and 2014 (47 nests), two years of very high lemming density (4.0 and 6.3 lem/ha), but they were rare in 2016 and 2019 (≤ 2 nests) when lemmings densities were moderate (2.3 and 1.4 lem/ha), and absent in other years. However, high lemming density does not seem to be a sufficient condition in itself to explain the presence of the owl within the study area because no nest was found in the high lemming year of 2011 (6.9 lem/ha). We found no effect of the snow goose colony on owl distribution as owl nests were randomly distributed relative to the colony centroid in both 2010 and 2014. The mean distance between owl nests and goose colony centroid (9.2km in 2010 and 10.3km in 2014) did not differ from the mean distance between random points and goose colony centroid (9.4km and 9.7km) ($p = 0.833$ 95% CI [0.829–0.836] and $p = 0.459$ [0.456–0.461]).

The probability of occurrence of two other lemming specialists (long-tailed jaeger and rough-legged hawk) generally increased with lemming density (Table 4 a & b). For the long-tailed jaeger, there was a significant interaction between distance to goose colony centroid and lemming density, as the probability of occurrence decreased with distance to the goose colony during low lemming years ($\beta=-0.53$ 95% CI [-0.80 – -0.27]), but it tended to increase during high lemming years ($\beta=0.15$ [-0.003 – 0.31], Fig. 11 a). Close to the colony centroid, the probability of occurrence was similar for high and low lemming years (0.24 [0.14-0.40] and 0.18 [0.08-0.34] respectively) whereas 20km away from the colony centroid, it was 10 times higher in high compared to low lemming years (0.35 [0.22-0.52] and 0.03[0.01-0.08] respectively). The probability of occurrence of rough-legged hawk also increased with distance to goose colony centroid (Fig. 11 b). Excluding nesting zones offering inaccessible sites to foxes led to a similar result ($\beta=0.74$ [-0.1 – 1.6]). Finally, the occurrence of glaucous gull, a generalist predator, was not affected by lemming density nor distance to the goose colony centroid (constant probability of occurrence of 0.32 95% CI [0.21-0.46]; Fig. 11 c & Table 4 c).

Species not consuming lemmings

The effect of lemming density on the probability of occurrence of the American golden-plover interacted with distance to the goose colony (Table 4 d). The probability of occurrence increased with distance to the goose colony centroid during high lemming years ($\beta=0.28$ 95% CI [0.10 – 0.46]), but not during low lemming years ($\beta=-0.036$ [-0.24 – 0.17]). Close to the goose colony, the probability of occurrence was relatively low and not affected by lemming density (probability of occurrence of 0.25 [0.16-0.36] and 0.25 [0.17-0.34] for low and high years, respectively; Fig. 11 d), whereas 20km away from the centroid, the occurrence was almost twice higher in high lemming years than in low years (probability of occurrence of 0.23[0.16-0.31] and 0.46 [0.37-0.55] for low and high years, respectively). The probability of occurrence of nesting lapland longspur was

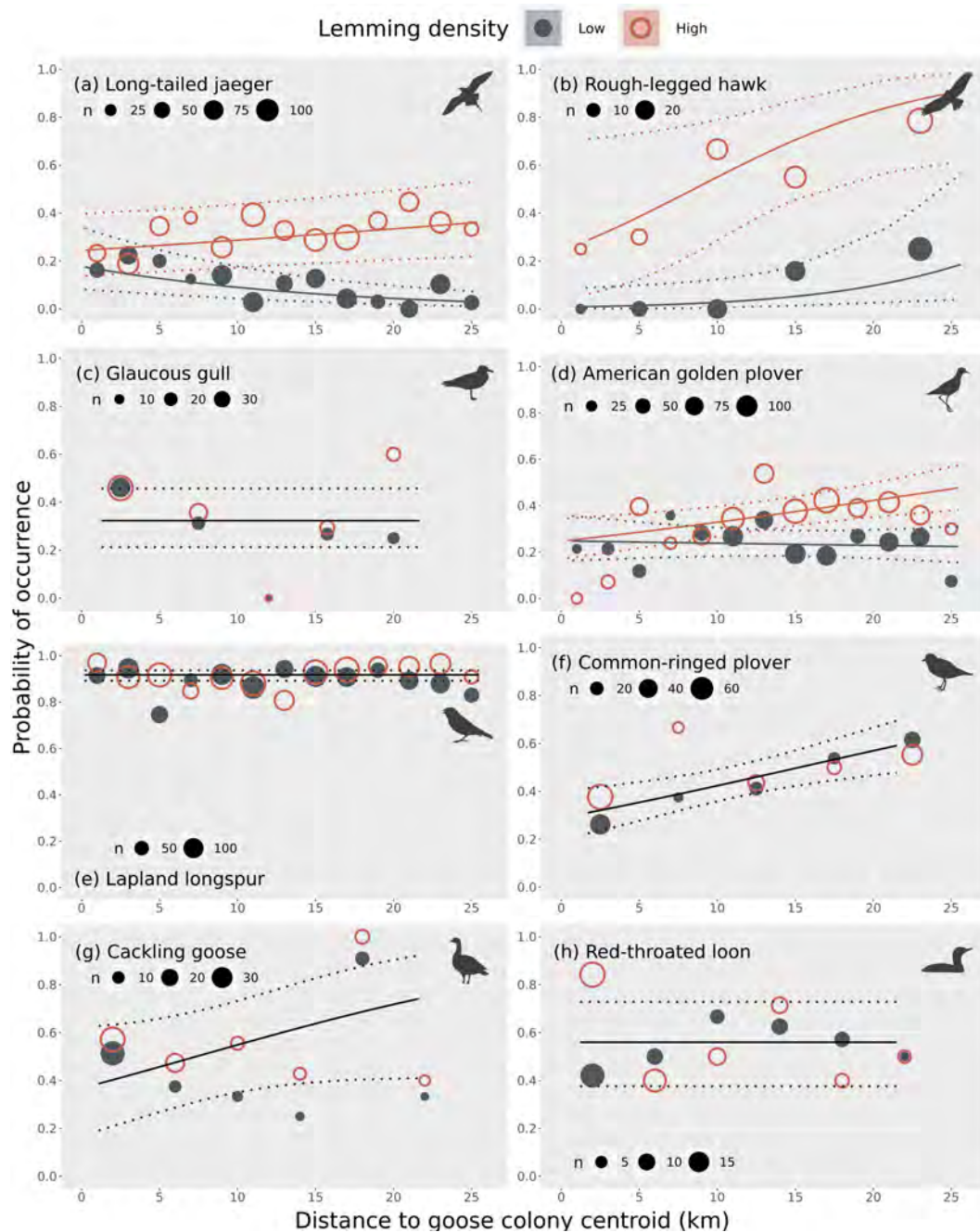


Figure 11: Occurrence of nesting species consuming lemmings (a-c) and species not consuming lemmings (d-h) in suitable nesting habitat (transect or nesting zone used by a given species at least once during the study period) on Bylot Island according to the distance from the goose colony centroid and annual lemming density. Gray and red lines represent the fitted top-ranked models for low and high lemming density, respectively. Black lines represent the fitted top ranked model when no lemming effect was found. Dashed lines show lower and upper 95% confidence intervals. Pooled observed values are shown for low lemming years (gray full circles) and high lemming years (red empty circles). Size of circle is proportional to $\log(n)$.

always high over the entire study area (0.92, 95% CI [0.89-0.94]) and was not affected by distance to goose colony nor lemming density (Table 4 e & Fig 11 e).

No evidence was found that lemming density affected probability of occurrence of bird species that do not consume lemmings and that nest in habitats offering partial prey refuges (i.e., common ringed plover, cackling goose and red-throated loon; Table 4 f, g & h). However, probability of occurrence increased with distance to goose colony centroid for the common ringed plover and a similar non-significant trend was observed for the cackling goose (Fig.11 f & g). We did not detect any spatio-temporal variation in the probability of occurrence of the red-throated loon (constant probability of occurrence of 0.56[0.38-0.73] (Table 4 h & Fig. 11 h).

1.7 DISCUSSION

Investigating the role of indirect predator-mediated effects in shaping spatio-temporal variations in species occurrence at the landscape scale is challenging in natural vertebrate communities. We took advantage of annual and spatial variation in predation risk caused by changes in density of two key prey species to evaluate the strength of such effects in a bird community sharing a common enemy. As predicted, we found that a large nesting snow goose colony affected the probability of occurrence of several nesting birds in the landscape, with negative effects detected in 5 out of 9 species in years of relatively high lemming density (i.e., high food abundance for lemming consumers). These results indicate that predator-mediated effects can have important consequences on the occurrence of species of different trophic levels and guilds. Interestingly, the occurrence of species nesting almost exclusively in habitats offering prey refuges, as well as the occurrence of the smallest (a passerine) and largest and most dangerous species (owl) for the shared predator, was less (or not) affected by predator-mediated effects. Our results also indicate that habitat structure, as well as species body size and defense ability, can affect the strength of predator-mediated effects in natural communi-

ties. Overall, our study suggests that the occurrence of vertebrate species in the arctic tundra is partly driven by an interplay between direct and indirect biotic interactions, which are modulated by habitat structure and species functional traits.

Predator-mediated effect of the goose colony

As predicted, the occurrence of some nesting bird species was lower near the center of the snow goose colony, which is characterized by much higher predator activity and nest predation risk (McKinnon et al., 2013; Lamarre et al., 2017). The negative effect of geese on shorebird occurrence was recently demonstrated in our study area (Lamarre et al., 2017) and at other Arctic sites (Flemming et al., 2019*a*). Our results now provide evidence that this negative predator-mediated interaction may affect a wide variety of tundra bird species, and even some avian predators. This is, to our knowledge, one of few empirical evidences of predator-mediated negative effects ascending in the food web (from an herbivorous bird to an avian predators sharing a common enemy, see also Roemer et al., 2002).

The lower probability of occurrence near the goose colony could be due to direct nest predation or avoidance of suitable nesting habitat associated with higher predation risk. Our data does not allow us to tease apart consumptive and non-consumptive effects of predation. However, the lemming effect far away from the goose colony on the occurrence of some species that do not eat lemmings suggests that consumptive effects contribute to the observed patterns. Indeed, suitable nesting habitats are available in all years far away from the colony and lower occurrence of some species in low lemming years most likely result from direct predation and not from birds skipping reproduction in those years. High risk areas generated by the presence of the goose colony could potentially limit the local population growth rate of vulnerable prey species and hence reduce their ability to coexist (Lamarre et al., 2017). However, the use of habitats providing prey refuges could allow species to maintain viable breeding populations even

within risky areas generated by the presence of nesting geese. Similarly, the frequent release in predation pressure at high lemming densities was proposed as a potential mechanism allowing some vulnerable species to persist in the tundra landscape (Gilg and Yoccoz, 2010; Léandri-Breton and Bêty, 2020).

Spatio-temporal variation in the occurrence of nesting bird species in a suitable habitat could also be affected by factors not considered in our analyses. For instance, lower occurrence of nesting birds in the goose colony could result from habitat degradation caused by heavy goose grazing, as reported elsewhere (Sammler et al., 2008; Peterson et al., 2014; Flemming et al., 2019*b*). This is unlikely at our study site because goose grazing intensity is too low to cause habitat degradation (Gauthier et al., 2004), and even if it is relatively high in wetland patches (polygon fens), it is relatively low in the dominant habitat in the landscape (mesic habitat) (Duclos, 2002). Moreover, goose grazing occurs throughout the entire study area as geese disperse outside the goose nesting colony after hatch (Valéry et al., 2010). On the other hand, the lower occurrence of hawks and jaegers close to the goose colony centroid during high lemming years could be due to an unknown small spatial scale variation in lemming density. However, this is also unlikely as the presence of the goose colony did not affect the distribution of the snowy owl, a lemming specialist that can effectively protect its nest against foxes. Hence, the random distribution of owl nests strongly suggests that lemming density is similar close and away from the goose colony.

The quality of individual nesting sites is another factor that could have affected species occurrence. For instance, suitable rough-legged hawk nesting zones used in our analyses could be of lower quality close to the snow goose colony. Beardsell et al. (2017) showed that probability of nest reuse by hawks decreased with the risk of nest destruction (cliff collapsing) and we observed that this risk decreases with increasing distance to goose colony centroid in our study area (Pearson correlation: $r = -0.55$, 95%CI $[-0.70 - -0.36]$, $n=67$). Although we cannot fully exclude such alternative explanations,

our results suggest that the occurrence of hawks in the landscape is at least partly affected by predator-mediated effects for two reasons: 1) we modeled the probability of occurrence only for nesting zones offering suitable nesting habitat, and 2) we found consistent patterns in two avian predators (rough-legged hawk and long-tailed jaeger), both unable to effectively protect their nest against arctic foxes and using different nesting habitats.

The apparent positive effect of the goose colony on breeding jaegers in low lemming years is puzzling and could be due to limitations of our sampling technique. Although we excluded groups of non-breeders, we assumed that one or two long-tailed jaegers detected on transects were nesting individuals. However, it is possible that individuals that failed or skipped reproduction stayed for a longer period in the goose colony area and hence were detected during our surveys. Indeed, the goose colony centroid is located only ca. 4km from the mouth of a glacial river where large groups of jaegers are seen in early summer (presumably non-breeders and failed breeders; De Korte, 1984), especially during years of low lemming density. We may have detected individuals from those groups along our survey transects located close to the goose colony centroid.

Predator-mediated effect of lemmings

Our results highlight the strong influence of cyclic small mammals on the occurrence of both avian predators and other nesting birds in the Arctic tundra. The direct effect of lemming density on some avian predators is well known and our results showing that probability of occurrence of rough-legged hawk and long-tailed jaeger varied 3-5 fold between low and high lemming years away from the goose colony is consistent with previous findings (Gilg et al., 2006; Therrien et al., 2014; Beardsell et al., 2016). Although we cannot tease apart direct food-related and indirect predator-mediated effects of lemmings on the occurrence of these species, the effects of the goose colony on the occurrence of jaegers and hawks suggest that both direct and indirect effects

of lemmings are likely to contribute to the observed patterns. Hence, the pronounced annual variation in the probability of occurrence away from the goose colony could be partly due to nest predation occurring early during the breeding cycle of these avian predators, and not only caused by the lack of food resources.

As for the glaucous gull, a generalist avian predator, our results show that neither lemming density nor the presence of the goose colony affect their probability of occurrence. Although gulls can heavily feed on goose eggs, they usually initiate their nest prior to or at the same time as geese (Bêty et al., 2001; Gauthier et al., 2015), and hence they may not benefit from this additional food source prior to nest initiation. Virtually all gull nests were on islets in our study area (>90%) and our results showing a lack of lemming effect on their occurrence are consistent with previous findings indicating that gulls nesting on islets are less affected by annual variation in nest predation risk (Gauthier et al., 2015). The absence of lemming effects on gulls and other species using prey refuges (red-throated loon, common ringed plover and cackling goose) but having highly different food habits strongly supports our hypothesis that the use of refuges can allow species to escape predator-mediated effects generated by changes in the abundance of key prey species for the main predator of the system. However, predator-mediated effects could potentially emerge if some breeding pairs are forced to nest in risky areas because population size exceeds the availability of refuges (Holt, 1987; Anderson et al., 2015).

Role of body size and defense ability

Our results indicate that the smallest species as well as the largest and most dangerous species for foxes were not affected by predator-mediated effects. Our results are consistent with Legagneux et al. (2014) who showed a lower effect of predation on tundra species of small size and Brose (2010) models showing lower attack rates on smaller prey. Our results also suggest that, in multi-prey systems, predator and prey relative

body sizes could affect the strength of predator-mediated effects, an effect that was investigated in very few ecosystems (see also Frid and Marliave, 2010). High concealment and lower detectability of nests of a small bird such as lapland longspur probably make it less likely to be preyed upon by foxes. Combined with a lower profitability for the predator, a lower detection probability of the smallest prey species may explain why longspur nests are less affected by variation in predation risk than bird species that have larger body and egg size (e.g., American golden-plover: Royer-Boutin, 2015). On the other hand, attacking the nest of a relatively large and dangerous species like snowy owl is risky for a predator like the arctic fox (Larsen et al., 1996; Smith and Edwards, 2018). Snowy owls have sharp and powerful talons and can exclude arctic foxes from their nest vicinity up to 500 m (Bêty et al., 2002; Quinn et al., 2003).

Role of habitat structure and refuge quality

Our empirical results are among the few showing the effect of habitat structure on multiple species interacting through shared enemies (see also Oliver et al., 2009). Theoretical models suggest that landscape heterogeneity and habitat partitioning can contribute to the coexistence of species indirectly interacting through shared predators (Holt, 1984). In addition, the presence of very low risk patches could potentially allow the coexistence of more vulnerable species that would be excluded by predator-mediated effects otherwise (Holt, 1987). Our empirical results showed that species nesting in habitats offering prey refuges seemed to avoid predator-mediated effects. Prey refuges throughout the study area most likely present absolute lower predation risk than patches such as mesic tundra (Lecomte et al., 2008; Gauthier et al., 2015; Léandri-Breton and Bêty, 2020) and probably allow the persistence of species with higher vulnerability to predation.

This is consistent with our results showing that some species nesting in prey refuges could escape predator-mediated effects and persist within risky areas like the

snow goose colony. However, predator-mediated effects were also detected among species using refuges, and this could result from the degree of protection offered by the different habitat patches used by different species. A better assessment of the quality and quantity of refuges available in the landscape could likely improve our understanding of the effect of habitat structure on species interactions and coexistence in natural communities.

1.8 ACKNOWLEDGMENTS

This research was made possible by the logistical support provided by the Bylot Island field station 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 NPC for supporting the Bylot Island long term monitoring program. Funding was provided by Arctic Goose Joint Venture, Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies (FRQNT), Indigenous and Northern Affairs Canada, Natural Resources Canada (Polar Continental Shelf Program), Université du Québec à Rimouski, Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC), W. Garfield Weston Award for Northern Research as well as EnviroNord and BIOS2 (NSERC CREATE Training Programs). We are grateful to all the people that supported and participated in the Bylot Island long term monitoring program that has been going on for more than 30 years. We especially thank A. Beardsell, A. Chagnon-Lafortune, E. Chalifour, M.-Z. Corbeil-Robitaille, C. Doucet, F. Dulude, A. Florea, D.-J. Léandri-Breton, F. Letourneux, L. Moisan, J. Ootovak, L. Paquette, S. Piugaatualuk, M. Trudel and P. Royer-Boutin as well as the incredible lemming and fox teams for their help on the field. M.-C. Cadieux, É. Bolduc and M.-J. Rioux provided essential support through coordination of field work campaigns and data management. Finally, we thank the legendary A. Caron who provided support with the statistical analyses.

1.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1: Number of nests opportunistically and systematically found in the study area between 2004 to 2019.

Species	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	total
American golden-plover <i>Pluvialis dominica</i>	-	-	1	1	11	8	64	66	44	74	98	43	39	36	20	20	525
Arctic tern <i>Sterna paradisaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	3	-	2	7
Baird's sandpiper <i>Calidris bairdii</i>	-	-	1	-	2	1	2	5	4	6	7	4	3	2	3	-	40
Black-bellied plover <i>Pluvialis squatarola</i>	-	-	-	-	3	3	6	8	4	7	11	-	1	-	1	-	44
Buff-breasted sandpiper <i>Calidris subruficollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2
Cackling goose <i>Branta hutchinsii</i>	-	-	-	-	-	-	4	4	3	5	14	3	17	27	44	61	182
Common raven <i>Corvus corax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	3	6
Common-ring-necked plover <i>Charadrius hiaticula</i>	-	-	1	-	-	-	5	2	2	4	18	28	31	22	3	3	119
Glaucous gull <i>Larus hyperboreus</i>	1	1	7	6	11	16	9	8	5	18	23	13	26	21	25	22	212
Horned lark <i>Eremophila alpestris</i>	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	3	-	-	-	-	1	9
King eider <i>Somateria spectabilis</i>	-	-	-	-	-	2	-	1	-	-	2	-	2	-	-	3	10
Lapland longspur <i>Calcarius lapponicus</i>	-	-	1	22	-	-	49	53	29	40	17	23	3	-	-	21	258
Long-tailed duck <i>Clangula hyemalis</i>	-	-	-	-	-	-	3	-	2	1	1	-	2	-	-	3	12
Long-tailed jaeger <i>Stercorarius longicaudus</i>	1	8	3	14	16	1	22	31	6	-	49	18	26	-	-	20	215
Parasitic jaeger <i>Stercorarius parasiticus</i>	-	-	1	1	1	2	2	3	2	2	4	1	4	5	4	4	36
Peregrine falcon <i>Falco peregrinus</i>	-	-	1	-	1	-	1	-	1	4	5	3	4	4	2	3	29
Pectoral sandpiper <i>Calidris melanotos</i>	-	-	-	1	-	-	5	-	-	1	1	-	-	1	1	-	10
Red-necked phalarope <i>Phalaropus lobatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2
Red phalarope <i>Phalaropus fulicarius</i>	-	-	1	2	3	-	5	5	-	1	-	-	-	-	-	-	17
Rough-legged hawk <i>Buteo lagopus</i>	-	-	1	8	5	2	4	4	4	-	13	9	14	4	2	16	86
Ross goose <i>Anser rossii</i>	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Rock ptarmigan <i>Lagopus muta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Red-throated loon <i>Gavia stellata</i>	-	-	-	1	3	6	4	6	4	8	9	3	17	19	18	31	129
Ruddy turnstone <i>Arenaria interpres</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	4
Sandhill crane <i>Antigone canadensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2	-	3	2	1	4	14
Snow bunting <i>Plectrophenax nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Snowy owl <i>Bubo scandiacus</i>	9	-	-	15	10	-	21	-	-	-	57	-	3	-	-	2	117
Tundra swan <i>Cygnus columbianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	1	4
White-rumped sandpiper <i>Calidris fuscicollis</i>	-	3	3	1	-	2	7	9	5	10	3	4	5	2	13	4	71

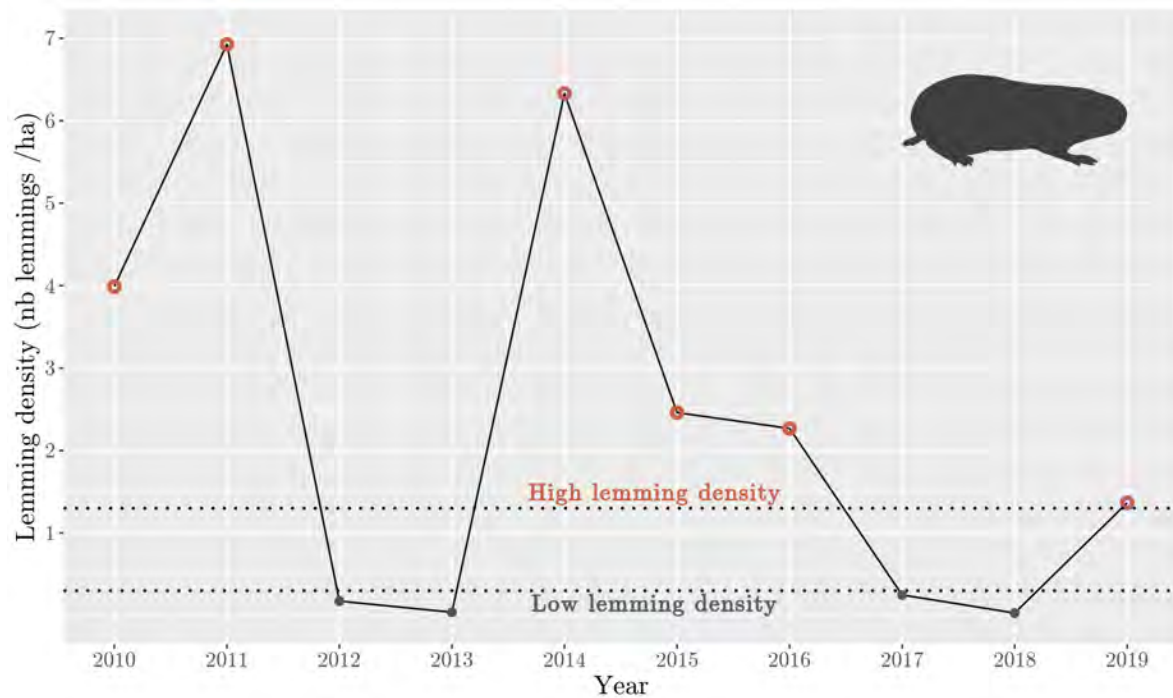


Figure S1: Each year, lemming density was estimated with a mark-recapture model (Fauteux et al., 2015) with live-trapping sessions in two 11-ha trapping grids each containing 144 traps. Lemming density was estimated from captures of brown and collared lemmings in wet and mesic habitats during the July trapping period. Dotted lines indicate thresholds used to categorize lemming density (High > 1.3 lemmings per hectare, Low < 0.3 lemmings per hectare). This threshold matches an increase in the proportion of fox dens with breeding at our site (Juhász et al., 2019).

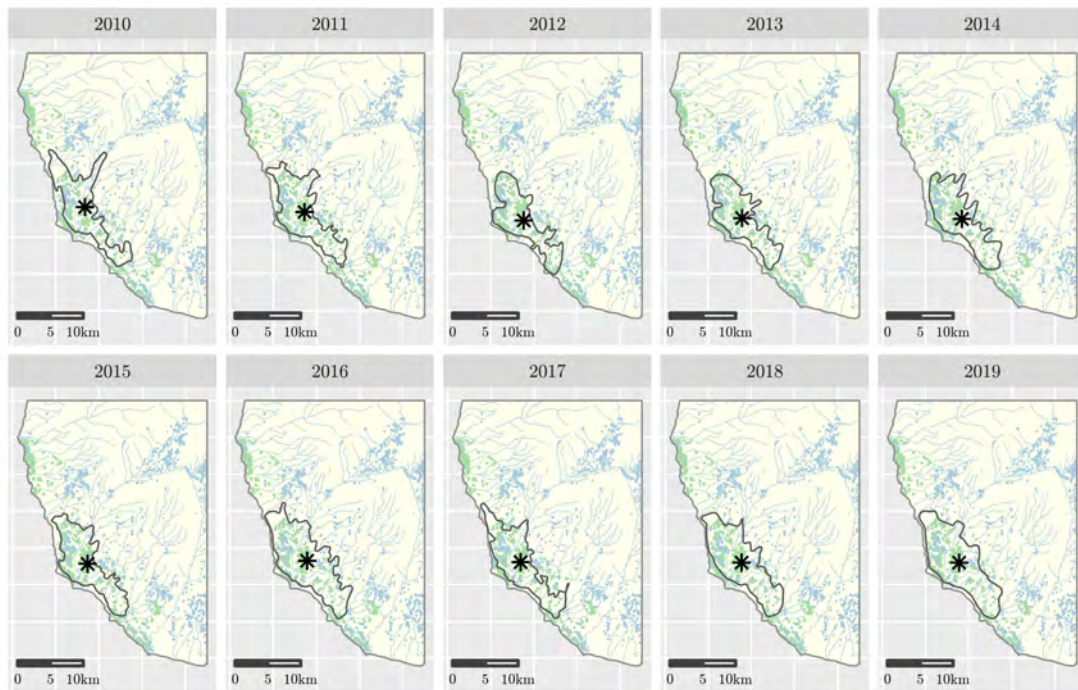


Figure S2: The approximate boundary of the snow goose colony was traced each year between 2010 and 2019 during the nesting period with a helicopter and a GPS device. Maximum distance between centroid and boundary was relatively stable across years (mean = 9.8km, min = 9.0km , max = 10.7km. Centroid location was also relatively stable (distance between annual centroid and mean centroid: mean = 0.52km, max = 1.3km, min = 0.13km). Boundary is indicated with the gray line and centroid with an asterisk.

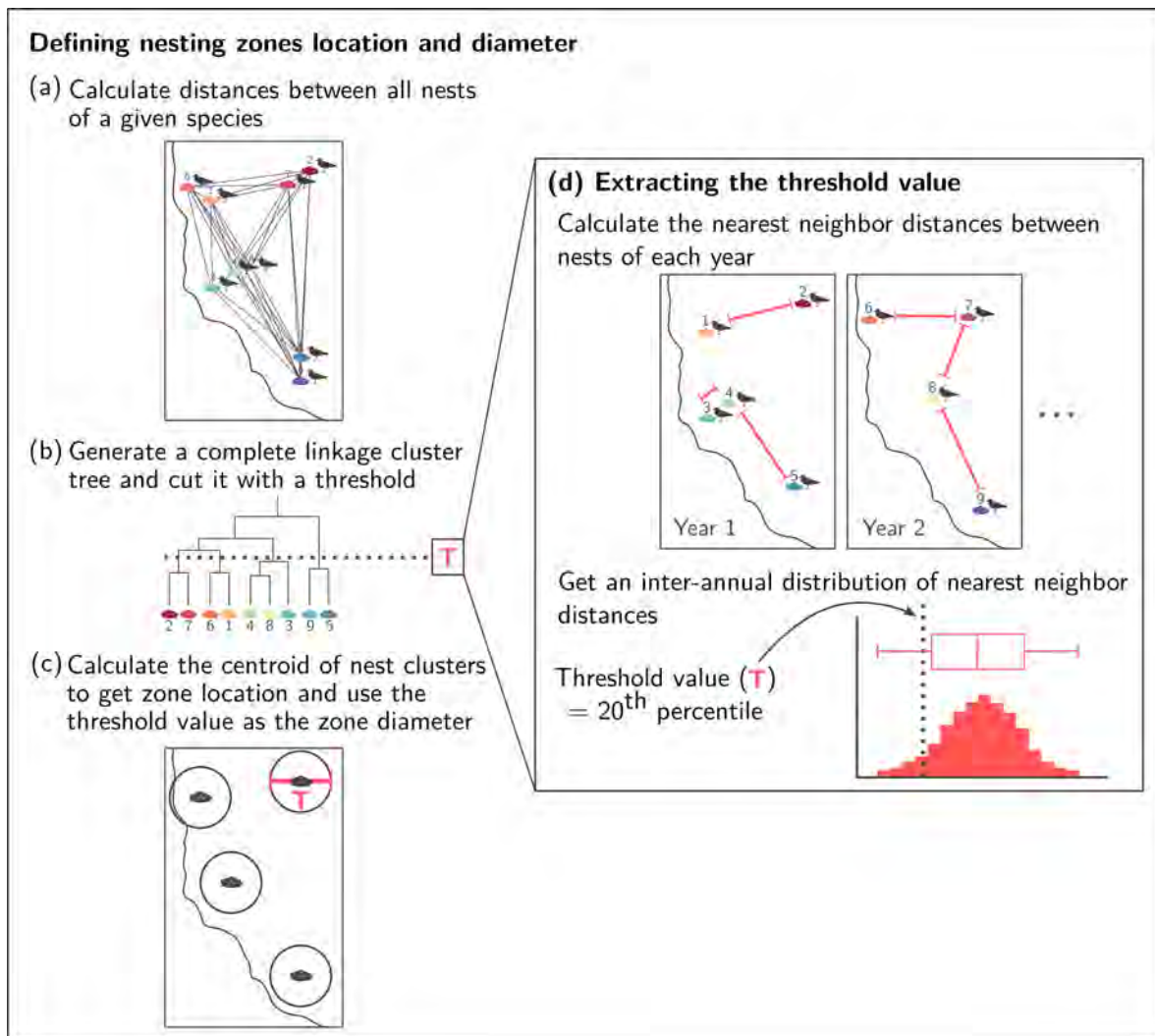


Figure S3: We used the spatial distribution of nests found in the study area to define the location and size of nesting zones for the five species with a patchy distribution (Table 3). To get zone locations, we a) calculated the distances between all nests locations of a given species for all sampling years. b) We then generated nest clusters by computing a complete-linkage cluster tree of these distances that we cut with a threshold value (see below), which corresponds to the diameter of the zone. c) We calculated the centroid of each cluster to get the nesting zone location. d) To get the threshold value, we calculated the distance between each nest and its nearest neighbor for each year. We then created an inter-annual distribution of the nearest neighbor distances and used a value corresponding to the 20th percentile of this distribution as the nesting zone diameter. This threshold value allowed us to detect annual variation in probability of occurrence within a nesting zone for the highest proportion of nesting zones for all species.

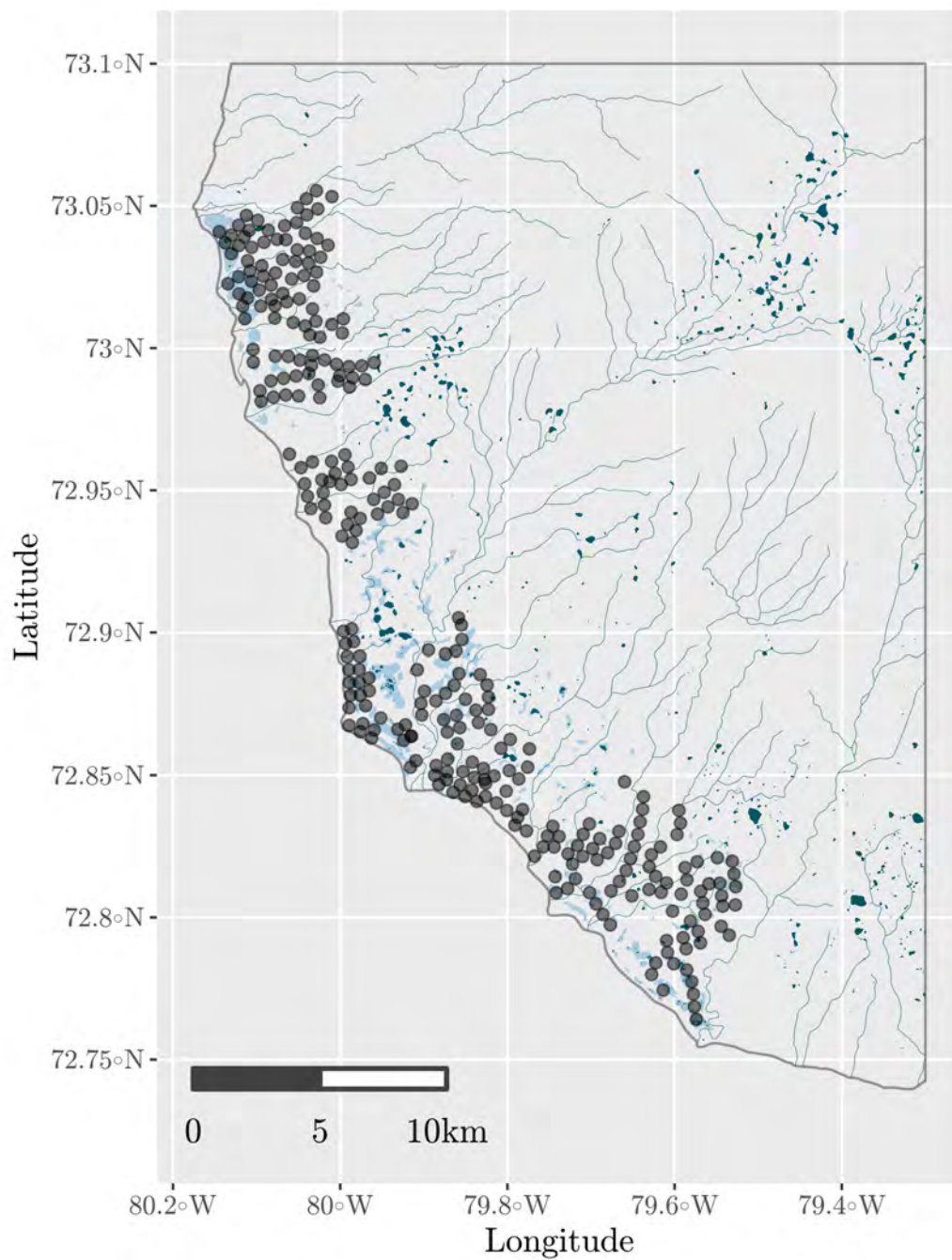


Figure S4: Spatial distribution of transects surveyed annually between 2010 and 2018 (gray circles). 145 to 295 transects spread in mesic tundra were surveyed each year. All birds detected within 150 m of the 500 m long transect were recorded and their reproductive status was determined.

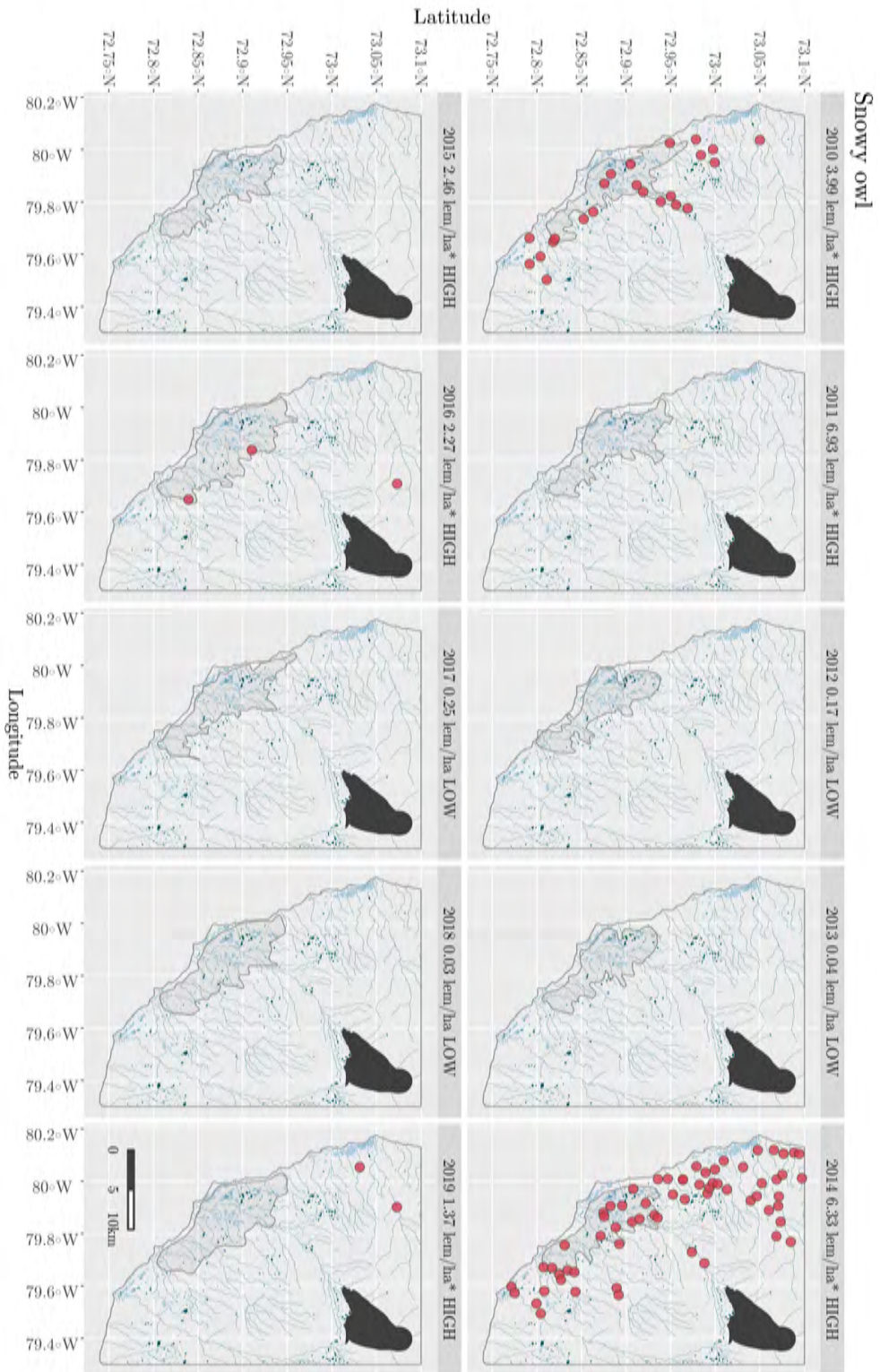


Figure S5: Nests of snowy owl found in the study area between 2010 and 2019 (full red circles). Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

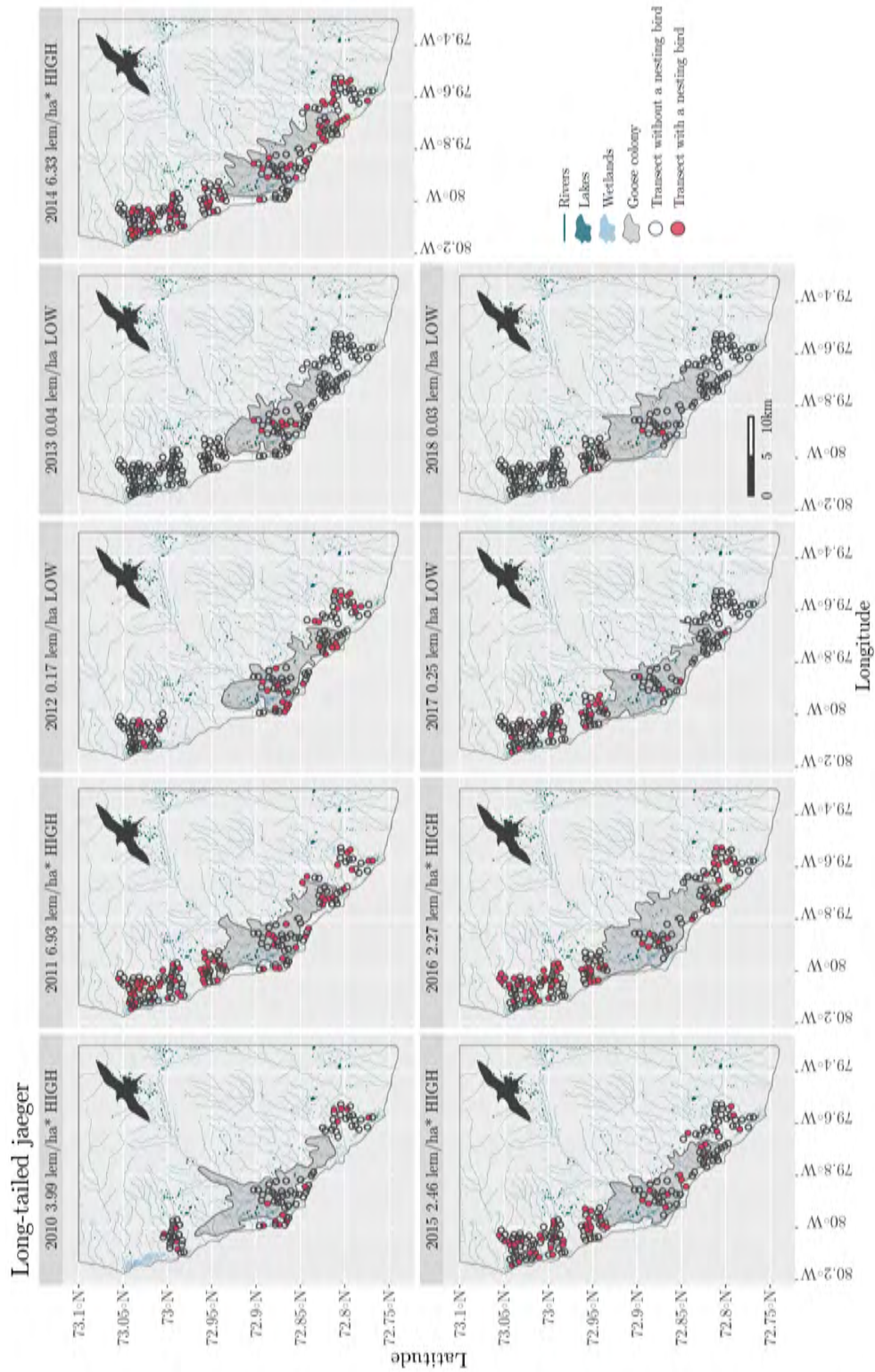


Figure S6: Transects of suitable long-tailed jaeger nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting long-tailed jaeger during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting long-tailed jaeger was detected and full red circles indicate transects with a nesting long-tailed jaeger occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

Rough-legged Hawk

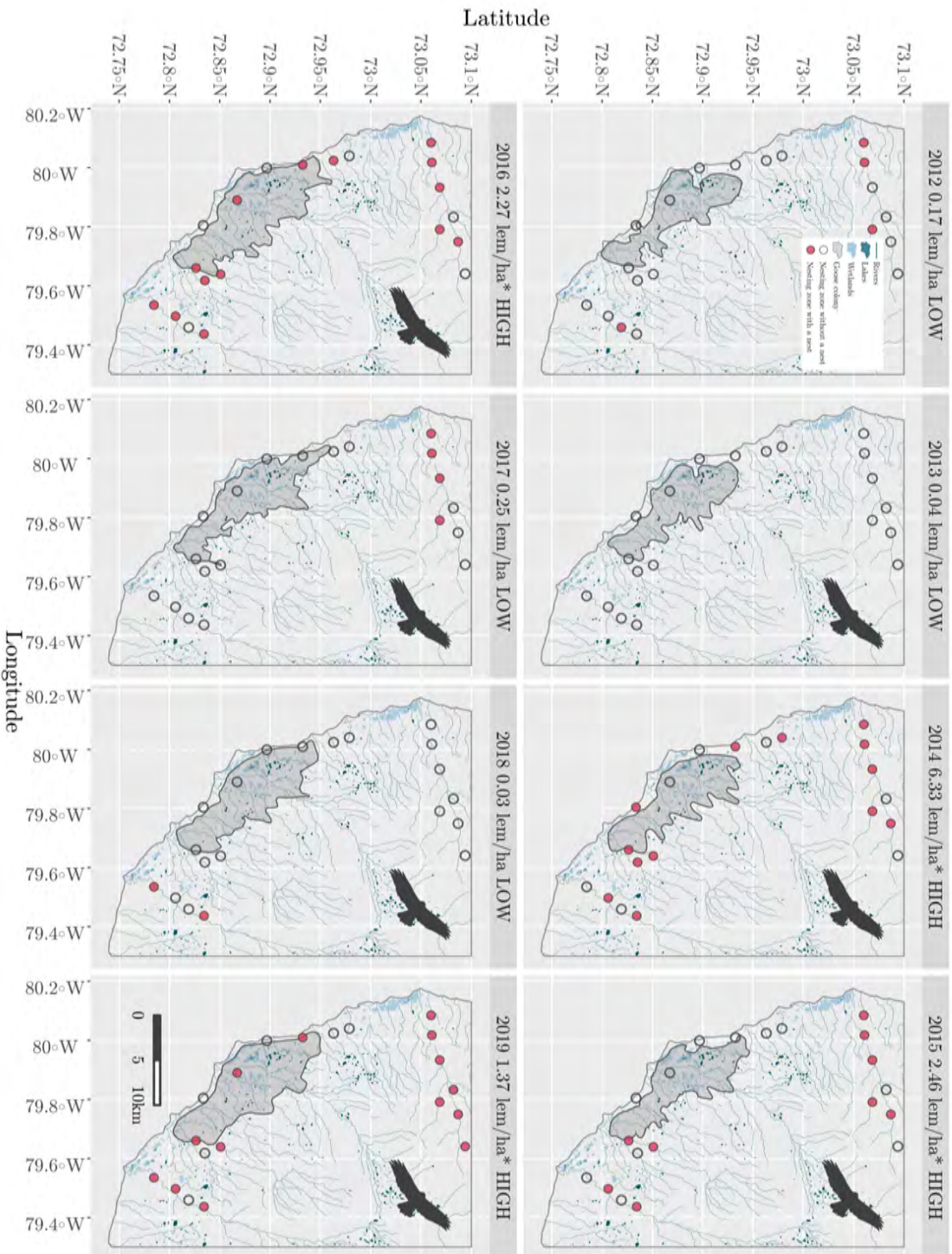


Figure S7: Nesting zones of rough-legged hawk visited during the incubation period between 2012 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no rough-legged hawk nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active rough-legged hawk nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

Glaucous gull

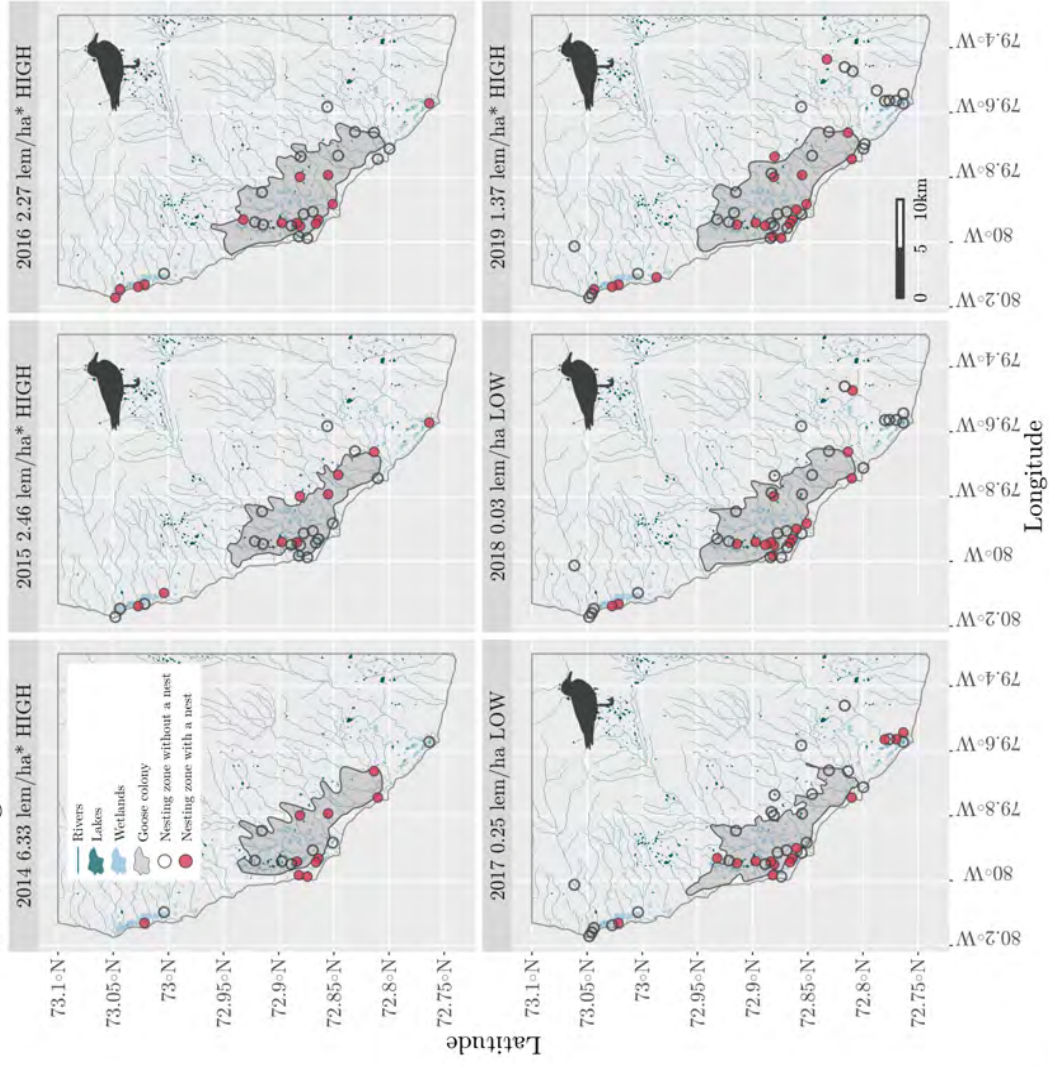


Figure S8: Nesting zones of glaucous gull visited during the incubation period between 2014 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no glaucous gull nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active glaucous gull nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

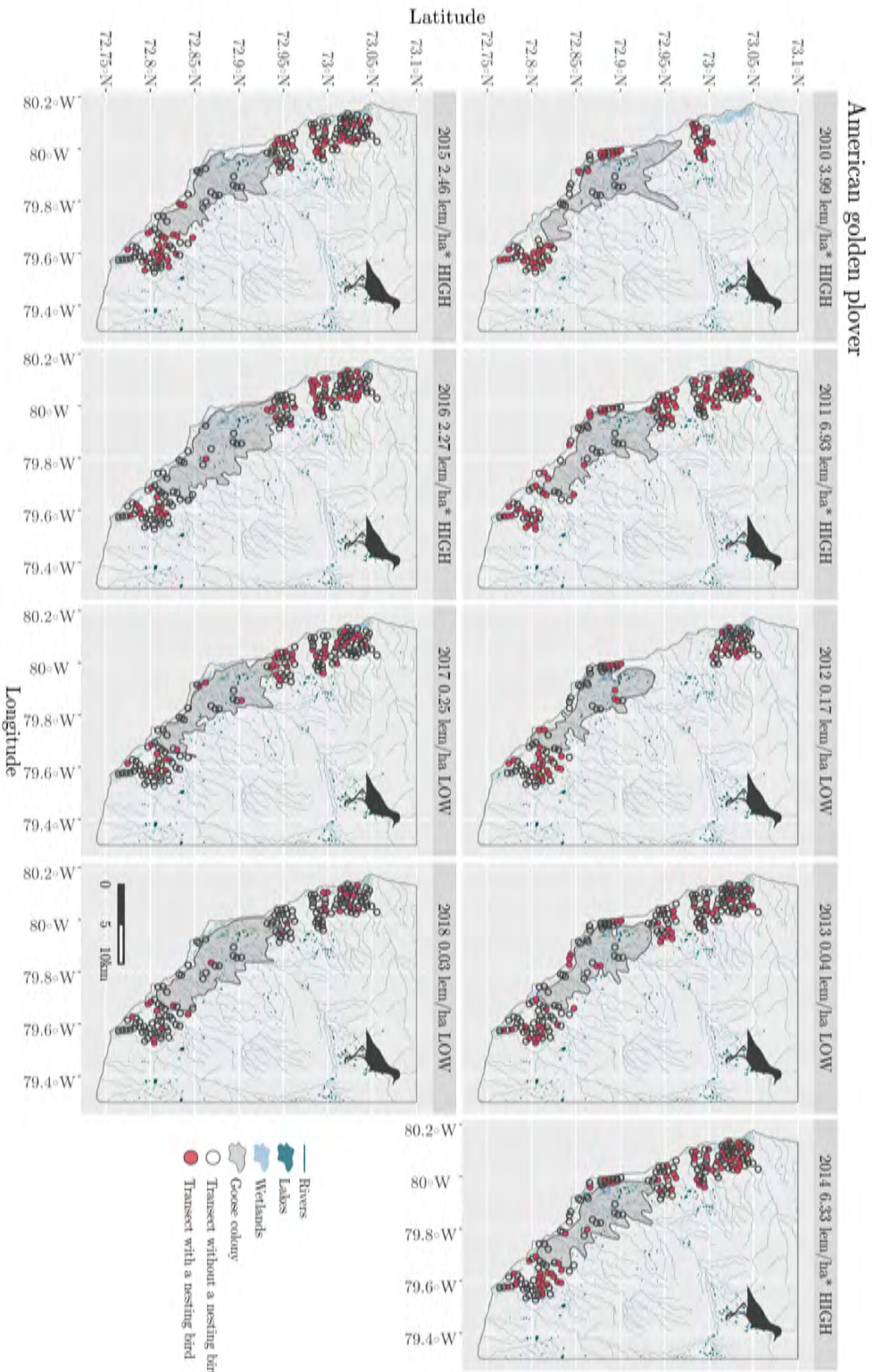


Figure S9: Transects of suitable American golden-plover nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting American golden-plover during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting American golden-plover was detected and full red circles indicate transects with a nesting American golden-plover occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

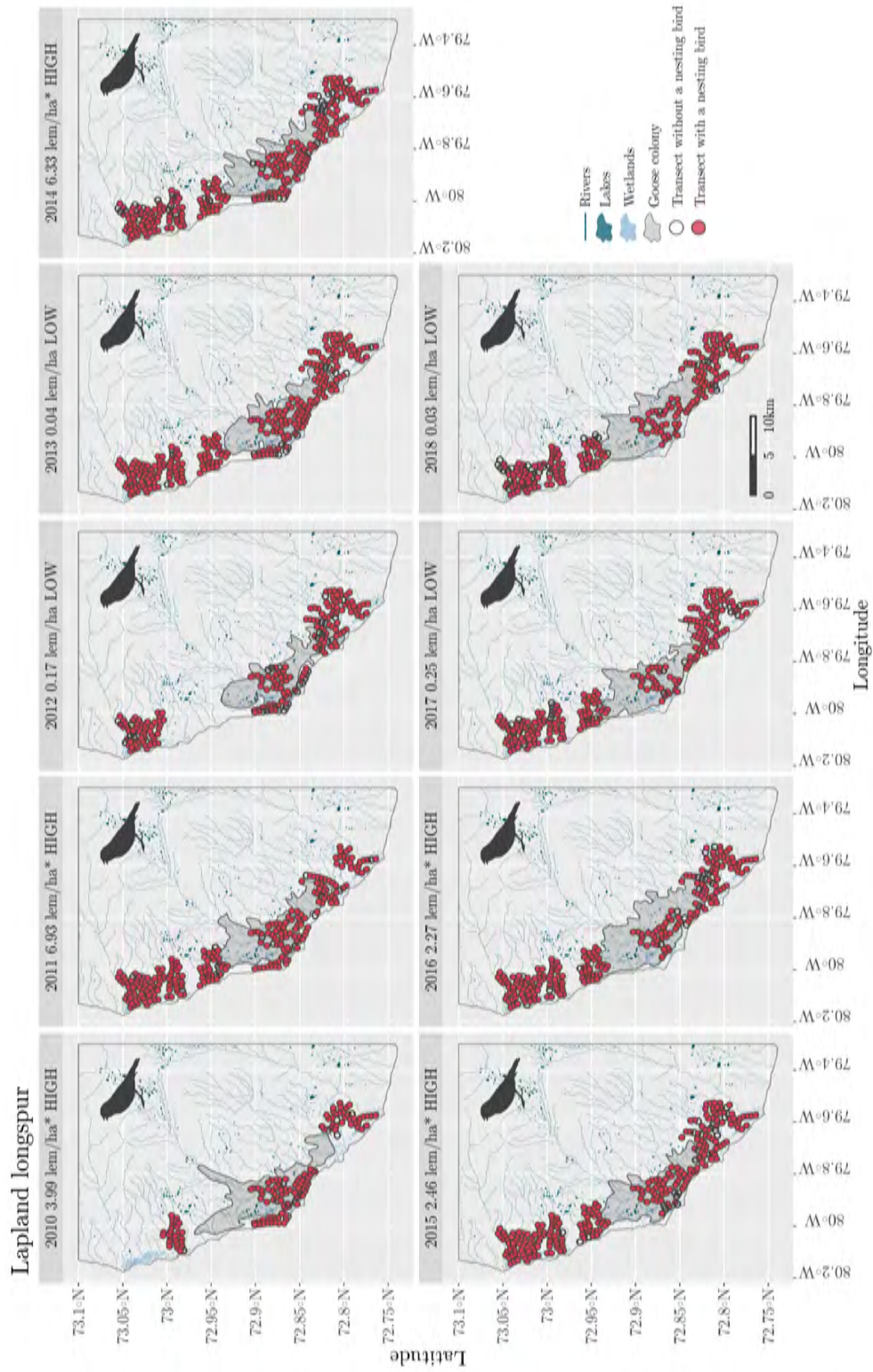


Figure S10: Transects of suitable lapland longspur nesting habitat (i.e. transects used at least once by a nesting lapland longspur during the study period) surveyed during the incubation period between 2010 and 2018. Empty circles indicate surveyed transects where no nesting lapland longspur was detected and full red circles indicate transects with a nesting lapland longspur occurrence. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

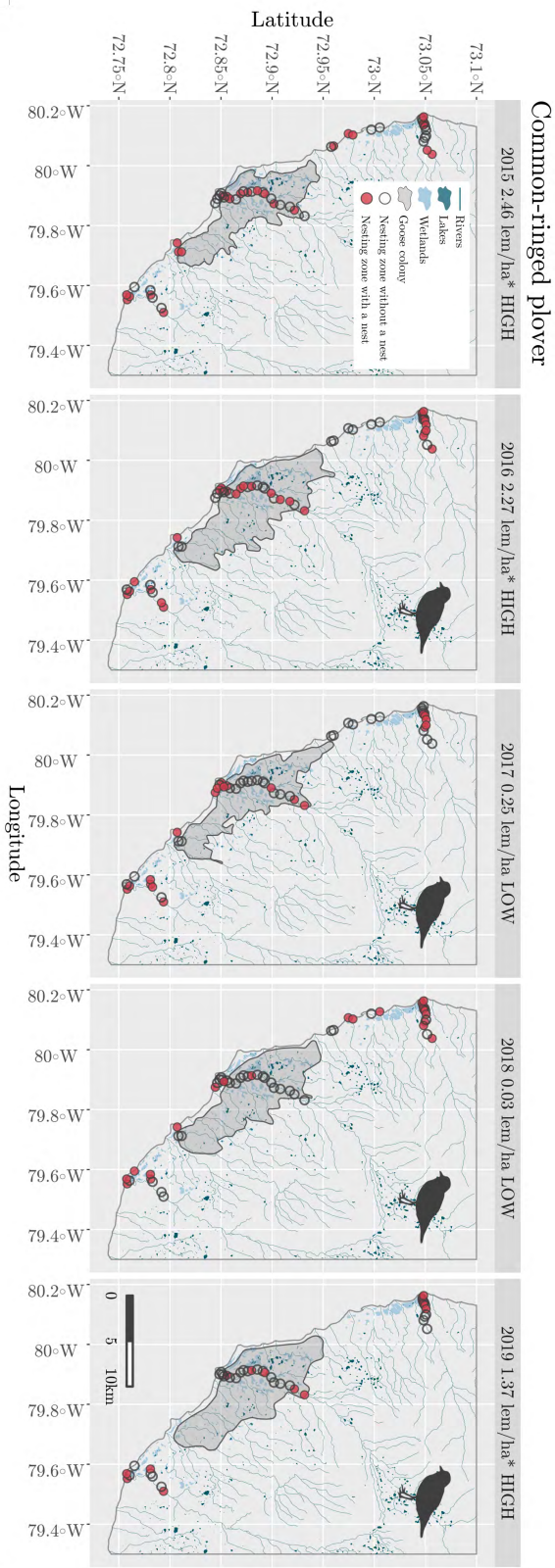


Figure S11: Nesting zones of common ringed plover visited during the incubation period between 2014 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no common-ringed plover nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active common ringed plover nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

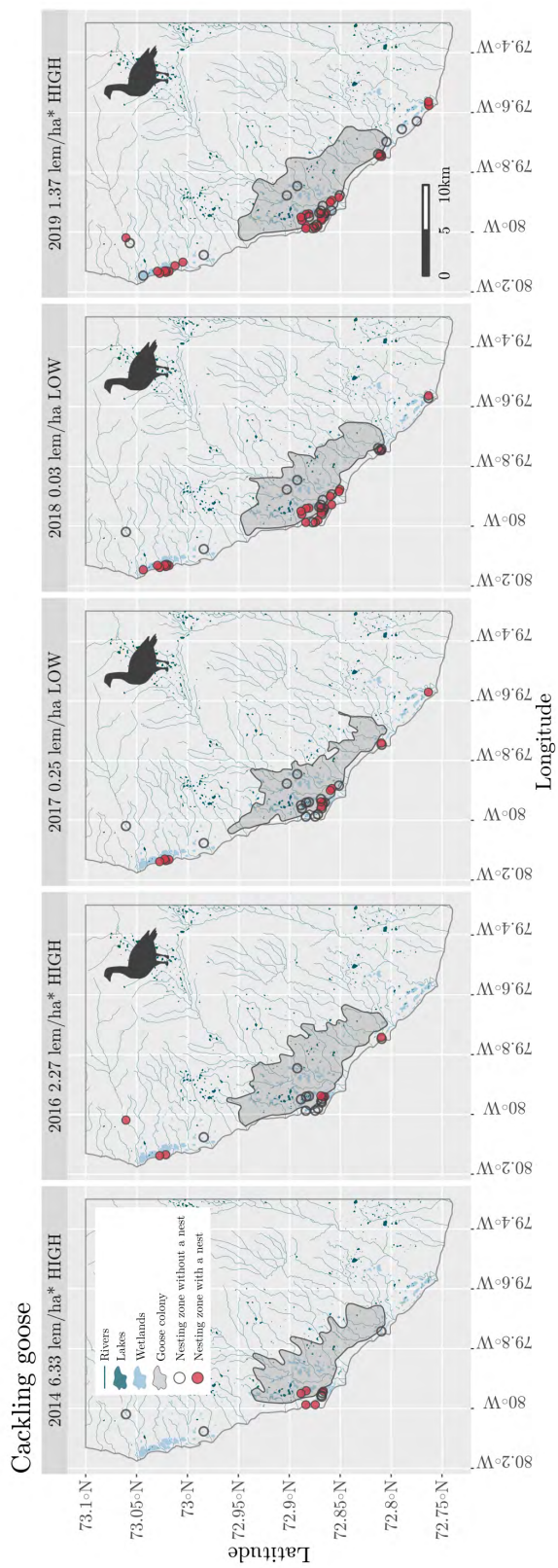


Figure S12: Nesting zones of cackling goose visited during the incubation period in 2014 and between 2016 and 2019. Empty circles indicate nesting zones where no cackling goose nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active cackling goose nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

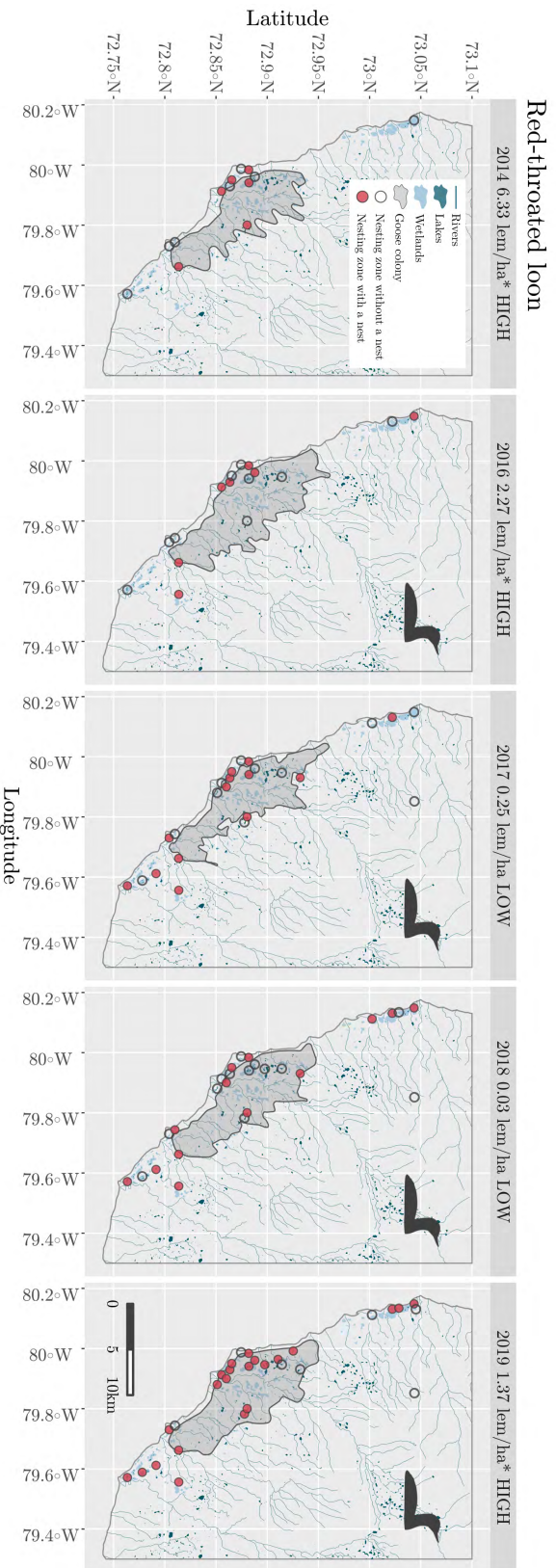


Figure S13: Nesting zones of red-throated loon visited during the incubation period in 2014 and between 2016 and 2019. Empty circles indicate visited nesting zones where no red-throated loon nest was found and full red circles indicate a nesting zone where an active red-throated loon nest was found. Annual lemming density is indicated at the top of each panel.

Table S2: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **long-tailed jaeger** occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
lem X dist	6.00	1361.51	0.00	1.00	1.00	-674.73	1.00
lem	4.00	1377.80	16.29	0.00	0.00	-684.89	1.00
lem + dist	5.00	1379.59	18.08	0.00	0.00	-684.77	1.00
null	3.00	1382.71	21.20	0.00	0.00	-688.35	1.00
dist	4.00	1384.45	22.95	0.00	0.00	-688.21	1.00

Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-1.54	0.45	-3.43	0.00	-2.41	-0.66
	dist	-0.53	0.13	-3.97	0.00	-0.80	-0.27
	lem high	0.41	0.58	0.71	0.48	-0.72	1.54
	lem X dist	0.68	0.16	4.39	0.00	0.38	0.99
lem + dist	Intercept	-2.41	0.42	-5.78	0.00	-3.23	-1.59
	dist	-0.03	0.07	-0.48	0.63	-0.16	0.10
	lem high	1.63	0.52	3.15	0.00	0.62	2.65
dist	Intercept	-1.51	0.40	-3.79	0.00	-2.30	-0.73
	dist	-0.03	0.07	-0.52	0.61	-0.16	0.10
lem	Intercept	-2.48	0.40	-6.24	0.00	-3.25	-1.70
	lem high	1.63	0.52	3.16	0.00	0.62	2.65
null	Intercept	-1.58	0.38	-4.16	0.00	-2.32	-0.83

Table S3: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **rough-legged hawk** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
lem + dist	5.00	151.71	0.00	1.00	0.55	-70.66	0.55
lem X dist	6.00	153.20	1.49	0.47	0.26	-70.33	0.82
lem	4.00	153.94	2.23	0.33	0.18	-72.84	1.00
dist	4.00	163.70	11.99	0.00	0.00	-77.72	1.00
null	3.00	165.92	14.21	0.00	0.00	-79.88	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-5.89	1.88	-3.14	0.00	-9.58	-2.21
	dist	1.31	0.67	1.95	0.05	-0.01	2.62
	lem high	5.01	1.84	2.73	0.01	1.41	8.61
	lem X dist	-0.53	0.66	-0.80	0.42	-1.82	0.77
lem + dist	Intercept	-4.91	1.29	-3.81	0.00	-7.44	-2.39
	dist	0.92	0.44	2.09	0.04	0.06	1.78
	lem high	3.77	0.81	4.66	0.00	2.19	5.36
dist	Intercept	-3.14	1.30	-2.42	0.02	-5.69	-0.59
	dist	0.92	0.43	2.14	0.03	0.08	1.77
lem	Intercept	-2.99	0.74	-4.06	0.00	-4.44	-1.55
	lem high	3.75	0.80	4.68	0.00	2.18	5.32
null	Intercept	-1.23	0.92	-1.33	0.18	-3.03	0.58

Table S4: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **rough-legged hawk occurrence in nesting zones (excluding inaccessible zones)**. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
lem + dist	5.00	137.46	0.00	1.00	0.47	-63.51	0.47
lem	4.00	138.20	0.74	0.69	0.32	-64.96	0.79
lem X dist	6.00	139.11	1.65	0.44	0.21	-63.25	1.00
dist	4.00	151.13	13.66	0.00	0.00	-71.42	1.00
null	3.00	151.88	14.41	0.00	0.00	-72.85	1.00

Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-5.40	1.84	-2.94	0.00	-9.00	-1.79
	dist	1.10	0.68	1.63	0.10	-0.23	2.43
	lem high	4.81	1.80	2.68	0.01	1.29	8.33
	lem X dist	-0.48	0.67	-0.72	0.47	-1.79	0.83
lem + dist	Intercept	-4.52	1.24	-3.63	0.00	-6.96	-2.08
	dist	0.74	0.44	1.70	0.09	-0.11	1.60
	lem high	3.72	0.76	4.88	0.00	2.22	5.21
dist	Intercept	-2.77	1.27	-2.17	0.03	-5.26	-0.27
	dist	0.75	0.43	1.73	0.08	-0.10	1.60
lem	Intercept	-2.99	0.71	-4.19	0.00	-4.39	-1.59
	lem high	3.70	0.75	4.90	0.00	2.22	5.18
null	Intercept	-1.24	0.89	-1.39	0.16	-2.98	0.51

Table S5: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **glaucous gull** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	3.00	260.95	0.00	1.00	0.45	-127.41	0.45
dist	4.00	262.42	1.47	0.48	0.22	-127.11	0.67
lem	4.00	262.78	1.84	0.40	0.18	-127.29	0.85
lem + dist	5.00	264.29	3.34	0.19	0.09	-126.99	0.94
lem X dist	6.00	264.91	3.96	0.14	0.06	-126.24	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-0.20	0.59	-0.35	0.73	-1.36	0.95
	dist	-0.50	0.38	-1.33	0.18	-1.25	0.24
	lem high	-0.40	0.58	-0.69	0.49	-1.55	0.74
	lem X dist	0.47	0.39	1.21	0.22	-0.29	1.24
lem + dist	Intercept	-0.54	0.52	-1.03	0.30	-1.57	0.49
	dist	-0.23	0.30	-0.77	0.44	-0.82	0.36
	lem high	0.17	0.35	0.48	0.63	-0.52	0.86
dist	Intercept	-0.44	0.48	-0.91	0.36	-1.38	0.51
	dist	-0.23	0.30	-0.78	0.43	-0.82	0.35
lem	Intercept	-0.84	0.35	-2.39	0.02	-1.53	-0.15
	lem high	0.17	0.34	0.50	0.62	-0.50	0.85
null	Intercept	-0.74	0.29	-2.55	0.01	-1.31	-0.17

Table S6: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **American golden-plover** occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
lem X dist	6.00	1719.66	0.00	1.00	0.77	-853.80	0.77
lem + dist	5.00	1722.78	3.12	0.21	0.16	-856.37	0.93
lem	4.00	1725.01	5.35	0.07	0.05	-858.49	0.98
dist	4.00	1727.97	8.31	0.02	0.01	-859.97	1.00
null	3.00	1730.38	10.72	0.00	0.00	-862.18	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-1.11	0.27	-4.04	0.00	-1.65	-0.57
	dist	-0.04	0.11	-0.35	0.73	-0.24	0.17
	lem high	-0.01	0.36	-0.02	0.98	-0.71	0.70
	lem X dist	0.31	0.14	2.27	0.02	0.04	0.58
lem + dist	Intercept	-1.50	0.22	-6.91	0.00	-1.93	-1.08
	dist	0.14	0.07	2.07	0.04	0.01	0.28
	lem high	0.66	0.20	3.29	0.00	0.27	1.06
dist	Intercept	-1.13	0.21	-5.33	0.00	-1.55	-0.72
	dist	0.15	0.07	2.12	0.03	0.01	0.28
lem	Intercept	-1.19	0.15	-7.97	0.00	-1.48	-0.90
	lem high	0.65	0.20	3.35	0.00	0.27	1.04
null	Intercept	-0.82	0.15	-5.55	0.00	-1.11	-0.53

Table S7: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **lapland longspur** occurrence on transects. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	3.00	1345.15	0.00	1.00	0.35	-669.57	0.35
lem	4.00	1345.82	0.67	0.71	0.25	-668.90	0.61
dist	4.00	1346.66	1.51	0.47	0.17	-669.32	0.77
lem + dist	5.00	1347.30	2.15	0.34	0.12	-668.64	0.90
lem X dist	6.00	1347.60	2.45	0.29	0.10	-667.78	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	2.32	0.28	8.25	0.00	1.77	2.87
	dist	-0.04	0.11	-0.33	0.74	-0.24	0.17
	lem high	-0.05	0.36	-0.13	0.90	-0.76	0.66
	lem X dist	0.20	0.15	1.34	0.18	-0.09	0.49
lem + dist	Intercept	2.14	0.24	8.84	0.00	1.66	2.61
	dist	0.06	0.08	0.74	0.46	-0.10	0.22
	lem high	0.30	0.25	1.21	0.22	-0.19	0.80
dist	Intercept	2.31	0.21	11.23	0.00	1.90	2.71
	dist	0.06	0.08	0.72	0.47	-0.10	0.21
lem	Intercept	2.25	0.19	11.61	0.00	1.87	2.63
	lem high	0.30	0.25	1.20	0.23	-0.19	0.79
null	Intercept	2.41	0.15	16.19	0.00	2.12	2.70

Table S8: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **common ringed plover** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
dist	4.00	344.07	0.00	1.00	0.48	-167.95	0.48
lem X dist	6.00	345.23	1.16	0.56	0.27	-166.45	0.76
lem + dist	5.00	345.57	1.50	0.47	0.23	-167.66	0.99
null	3.00	351.81	7.75	0.02	0.01	-172.86	1.00
lem	4.00	353.30	9.24	0.01	0.00	-172.57	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-1.42	0.42	-3.43	0.00	-2.24	-0.61
	dist	0.64	0.21	3.13	0.00	0.24	1.05
	lem high	0.86	0.51	1.70	0.09	-0.13	1.85
	lem X dist	-0.39	0.25	-1.54	0.12	-0.89	0.11
lem + dist	Intercept	-1.02	0.30	-3.39	0.00	-1.60	-0.43
	dist	0.40	0.13	3.17	0.00	0.15	0.66
	lem high	0.20	0.27	0.76	0.45	-0.32	0.72
dist	Intercept	-0.90	0.25	-3.54	0.00	-1.39	-0.40
	dist	0.40	0.13	3.16	0.00	0.15	0.65
lem	Intercept	-0.37	0.22	-1.69	0.09	-0.79	0.06
	lem high	0.20	0.27	0.76	0.45	-0.32	0.72
null	Intercept	-0.25	0.15	-1.66	0.10	-0.54	0.04

Table S9: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **cackling goose** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
dist	4	207.56	0	1	0.42	-99.65	0.42
null	3	208.41	0.85	0.66	0.28	-101.12	0.7
lem + dist	5	209.65	2.09	0.35	0.15	-99.62	0.85
lem	4	210.47	2.9	0.23	0.1	-101.1	0.95
lem X dist	6	211.82	4.26	0.12	0.05	-99.62	1

Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-0.61	0.69	-0.89	0.37	-1.96	0.74
	dist	0.5	0.38	1.32	0.19	-0.24	1.24
	lem high	0.13	0.83	0.16	0.88	-1.5	1.76
	dist X lem high	0.01	0.44	0.03	0.97	-0.85	0.88
lem + dist	Intercept	-0.62	0.65	-0.95	0.34	-1.89	0.65
	dist	0.51	0.3	1.68	0.09	-0.08	1.09
	lem high	0.14	0.69	0.21	0.83	-1.2	1.49
dist	Intercept	-0.54	0.53	-1.02	0.31	-1.58	0.5
	dist	0.51	0.3	1.68	0.09	-0.08	1.1
lem	Intercept	-0.07	0.57	-0.12	0.9	-1.2	1.05
	lem high	0.16	0.72	0.22	0.82	-1.24	1.56
null	Intercept	0.02	0.42	0.04	0.97	-0.81	0.84

Table S10: Generalized linear mixed model selection of the effects of lemmings (lem; years categorized as high or low lemming density), distance from the goose colony centroid (dist) and two-way interactions on **red-throated loon** occurrence in nesting zones. Top panel presents model selection and bottom panel presents model parameter estimates, standard error, z and p values and 95% confidence limits.

Model selection							
Model	K	AICc	DeltaAICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
null	3.00	148.58	0.00	1.00	0.47	-71.17	0.47
dist	4.00	150.33	1.75	0.42	0.20	-70.97	0.67
lem	4.00	150.54	1.97	0.37	0.18	-71.08	0.85
lem X dist	6.00	152.14	3.57	0.17	0.08	-69.66	0.93
lem + dist	5.00	152.35	3.78	0.15	0.07	-70.88	1.00
Models summary							
Model	Parameter	Estimate	Std. Error	z value	p value	Lower limit	Upper limit
lem X dist	Intercept	-0.14	0.79	-0.17	0.86	-1.67	1.40
	dist	0.19	0.45	0.42	0.67	-0.69	1.07
	lem high	1.26	0.93	1.35	0.18	-0.57	3.10
	lem x dist	-0.82	0.54	-1.54	0.12	-1.87	0.23
lem + dist	Intercept	0.37	0.67	0.55	0.58	-0.94	1.68
	dist	-0.22	0.35	-0.62	0.54	-0.90	0.47
	lem high	0.27	0.62	0.43	0.67	-0.94	1.48
dist	Intercept	0.52	0.59	0.88	0.38	-0.63	1.67
	dist	-0.22	0.35	-0.63	0.53	-0.91	0.47
lem	Intercept	0.10	0.49	0.20	0.84	-0.86	1.05
	lem high	0.28	0.60	0.46	0.65	-0.91	1.46
null	Intercept	0.24	0.38	0.63	0.53	-0.51	0.99

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONTRIBUTIONS

Les interactions biotiques contribuent à façonner les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces

L'étude de l'effet des interactions biotiques indirectes sur les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces est d'un grand intérêt en écologie, mais demeure un défi de taille (Wisiz et al., 2013; Godsoe et al., 2017). Bénéficiant d'un suivi multiespèces à long terme dans une communauté naturelle bien connue, ainsi que de fortes variations spatio-temporelles de l'abondance de proies clés du système, nous avons étudié l'effet des interactions indirectes sur les variations spatio-temporelles d'occurrence des espèces d'une communauté d'oiseaux partageant un ennemi commun.

Nos résultats soutiennent notre hypothèse générale que les interactions indirectes entre les proies principales du site (les oies et les lemmings) et les autres proies affectent l'occurrence de ces dernières par la réponse de leur prédateur commun (le renard arctique). Notamment, nous avons trouvé un effet négatif indirect de la présence de la colonie de grande oie des neiges sur la probabilité d'occurrence de 5 des 9 espèces nicheuses étudiées, et ce, durant les années de forte densité de l'autre proie principale (les lemmings). Cet effet négatif a notamment été trouvé entre un herbivore (oie des neiges) et un prédateur aviaire (buse pattue), montrant un des rares exemples empiriques d'une interaction indirecte remontant dans le réseau trophique (voir aussi Roemer et al., 2002). Nous avons également trouvé un effet positif de l'abondance de lemmings sur la probabilité d'occurrence des espèces aviaires consommatrices des lemmings, mais aussi sur des espèces qui n'en consomment pas.

Les interactions indirectes pourraient affecter la persistance et la coexistence des espèces

Bien que notre étude n'ait pas pu distinguer avec certitude les effets directs et indirects de la prédation, notre compréhension du système et l'étude simultanée de plusieurs espèces de proies appartenant à différents niveaux trophiques, différentes guildes et utilisant différents habitats de nidification nous a permis d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes en jeu. Notamment, en sachant que des espèces qui ne consomment pas de lemmings ont les conditions nécessaires à leur reproduction durant les années de faible densité de lemmings, mais que leur probabilité d'occurrence diminue fortement durant ces années, il est probable que cela soit dû à une prédation accrue des nids. Ainsi, une forte abondance de lemmings pourrait potentiellement permettre aux oiseaux de maintenir un taux de croissance plus élevé, permettant la persistance de leurs populations. D'un autre côté, la plus faible occurrence de ces oiseaux à proximité de la colonie d'oies pourrait découler d'un plus fort taux de prédation des nids, causant une diminution du taux de croissance de l'espèce. Selon nos résultats, les interactions causées par le partage d'un prédateur commun dans cette communauté pourraient favoriser la coexistence des oiseaux avec les lemmings, mais limiter leur coexistence avec les oies nichant en colonie, surtout pour les espèces plus vulnérables à la prédation.

En effet, puisque la prédation est une cause importante de l'échec de reproduction chez les oiseaux (Ibáñez-álamo et al., 2015), il est attendu que ces effets indirects affectent le taux de croissance des populations. Une évaluation précise des effets sur la démographie des espèces serait nécessaire pour vérifier ces hypothèses. Toutefois, notre approche à l'échelle d'une communauté bien connue nous a permis de faire des progrès en ce sens et de soulever des mécanismes probables par lesquels les interactions indirectes affectent la persistance et la coexistence des espèces dans le temps et l'espace. Ultiment, une bonne compréhension de ces mécanismes pourrait permettre de considérer dans quelle mesure les interactions biotiques façonnent les aires de distribution des espèces et d'incorporer adéquatement les interactions biotiques dans les modèles de

distributions d'espèces (Wisz et al., 2013; Morales-Castilla et al., 2015; Godsoe et al., 2017).

Une des difficultés dans la réalisation de modèles théoriques qui tentent de prédire la présence et les effets des interactions entre les espèces est la difficulté de prédire l'absence d'interactions et la force relative des interactions, en particulier dans le cas d'interactions indirectes (Morales-Castilla et al., 2015). Notre étude à l'échelle de la communauté a permis de déceler l'absence d'interactions indirectes entre certaines espèces ainsi que la force variable de ces interactions indirectes et a même permis de relier ces variations à des facteurs environnementaux et des facteurs intrinsèques aux espèces.

La structure de l'habitat et la taille relative des espèces pourraient affecter la force des interactions indirectes

Comprendre les liens qui existent entre les interactions biotiques et les facteurs environnementaux est très difficile. Notre approche à l'échelle d'une communauté d'oiseaux nicheurs dans un paysage hétérogène nous a permis de comparer la force des interactions indirectes entre des proies principales et les autres proies qui utilisent différents habitats pour nicher. Nos résultats supportent notre hypothèse secondaire que les espèces nichant presque exclusivement dans des habitats offrant des refuges contre la prédation devraient se soustraire aux interactions indirectes. En effet, mis à part une espèce consommatrice de lemmings, l'occurrence d'aucune des espèces nichant dans ces habitats n'était affectée par la densité annuelle de lemmings. Une seule espèce, le pluvier grand-gravelot, nichant dans les bandes graveleuses le long des rivières était tout de même affectée par la présence de la colonie d'oies, et une tendance semblable a aussi été observée pour la bernache de Hutchins nichant sur des îlots et dans des milieux humides complexes. Ces espèces pourraient possiblement éviter de nicher dans un milieu risqué comme la colonie d'oie des neiges puisque, après l'éclosion, les parents et leurs jeunes doivent généralement quitter l'habitat offrant un refuge.

Nos résultats soutiennent également que la taille corporelle et la capacité de défense du nid des espèces peuvent moduler la force des interactions indirectes. En effet, la plus petite espèce étudiée (plectrophane lapon) ainsi que la plus grosse et la plus dangereuse (harfang des neiges) pour le renard n'étaient pas affectées par les variations spatio-temporelles d'abondance des proies principales du renard. La faible détectabilité du nid du plectrophane lapon combinée à une rentabilité assez faible pour le prédateur explique probablement qu'ils soient moins affectés que d'autres oiseaux légèrement plus gros (p.ex. pluvier bronzé ; Royer-Boutin, 2015). Dans le cas du harfang, sa taille importante et ses serres acérées semblent assez dissuasives pour exclure les renards de la proximité de leur nid (Bêty et al., 2002; Quinn et al., 2003). Ces résultats viennent s'ajouter à plusieurs études qui montrent un lien entre la taille corporelle des proies et la force des interactions impliquant la prédation (Larsen et al., 1996; Preisser et Orrock, 2012; Smith et Edwards, 2018).

Il est important de comprendre le rôle des interactions biotiques dans un contexte de changements globaux

En établissant des liens importants entre les interactions biotiques et la structure de l'habitat, cette étude soulève de nouveaux questionnements en lien avec l'accélération du réchauffement et des changements globaux. Les refuges contre la prédation semblent affecter l'occurrence et la distribution de plusieurs espèces. En Arctique, les caractéristiques physiques du paysage pourraient rapidement être modifiées par les changements climatiques. Notamment, le réchauffement et les changements du régime de précipitations peuvent entraîner un dégel du pergélisol, une fonte accrue de la neige et de la glace, ainsi que des perturbations de la dynamique hydrique du système. Ces changements, en affectant le niveau d'eau des lacs et milieux humides (Smol et Douglas, 2007), la crue et le débit des rivières (Holmes et al., 2013), ainsi que la stabilité de structures comme les falaises (Beardsell et al., 2017), ont le potentiel d'affecter les espèces qui dépendent des refuges contre la prédation comme les îlots, les bandes riveraines graveleuses et les falaises pour nicher. Or, les impacts des changements globaux sur la distribution des

espèces ainsi que la biodiversité locale et circumpolaire pourraient découler de la diminution de la prévisibilité, du changement de la distribution, et même de la disparition des refuges dans le paysage.

Également, la multitude de liens directs et indirects qui existent entre les espèces a le potentiel d'amplifier encore plus les effets des changements globaux (Zarnetske et al., 2012; Ockendon et al., 2014). À certains sites arctiques en Europe, les cycles de lemmings se sont affaiblis depuis la fin des années 90. Cette abondance faible et constante de lemmings semblerait reliée aux mauvaises conditions de neige qui nuisent à ces rongeurs en hiver. Ces mauvaises conditions de neige sont notamment causées par les fluctuations de température au cours de l'hiver et une humidité élevée, deux conditions qui sont devenues de plus en plus fréquentes et qui le deviendront probablement davantage (Kausrud et al., 2008). Notre étude s'ajoute à d'autres qui montrent que plusieurs espèces aviaires bénéficient directement et indirectement des pics d'abondance de lemmings (Sittler et al., 2000; Bêty et al., 2001; Gilg et al., 2006; Therrien et al., 2014; Beardsell et al., 2016; Lamarre et al., 2017), espèces qui seraient sujettes à être indirectement affectées par les changements climatiques (Ims et al., 2008).

Des explosions démographiques chez certaines espèces peuvent aussi être causées par les activités humaines. Par exemple, un accroissement des subsides agricoles disponibles durant l'hiver a causé l'explosion démographique de plusieurs espèces d'oies en Europe et en Amérique du Nord (Fox et al., 2005; Lefebvre et al., 2017). Dans un tel contexte, ces oiseaux coloniaux qui représentent une source de nourriture abondante pour les prédateurs sur leur aire de reproduction pourraient potentiellement avoir un effet disproportionné sur des espèces qui partagent les mêmes prédateurs.

Ces constats soulignent l'importance de notre étude qui permet de faire un pas en avant afin de mieux comprendre les interactions existantes et leur impact sur les variations spatio-temporelles d'abondance des espèces dans les systèmes écologiques.

Néanmoins, beaucoup de travail reste à faire pour espérer contrer les impacts en cascade des changements globaux dans les réseaux d'interactions.

LIMITES DE L'ÉTUDE

Certaines limites méthodologiques de l'étude méritent d'être soulevées. Premièrement, l'utilisation de fortes variations d'abondance des proies et d'un gradient de risque de prédation ne peut évidemment pas mener à des conclusions aussi solides qu'une expérience contrôlée. L'occurrence des oiseaux nicheurs pourrait être affectée par des facteurs qui n'ont pas été contrôlés ni pris en compte dans les analyses. L'effet de plusieurs de ces facteurs a été écarté par notre connaissance du système ou par l'échantillonnage, mais d'autres, comme la qualité de l'habitat et le risque de prédation à très fine échelle n'ont pas été considérés dans notre étude. L'ajout de ces variables dans nos modèles aurait certainement amélioré leur pouvoir prédictif.

Nos données nous ont tout de même permis de détecter l'effet de la présence et de l'abondance de deux proies principales du renard arctique sur l'occurrence de plusieurs de ses autres proies. Notre approche à l'échelle de la communauté nous a également permis de comparer la force relative de ses effets sur des espèces différant de par leur taille, leurs capacités de défense et leur utilisation d'habitat offrant des refuges contre la prédation, nous permettant ainsi d'investiguer sur l'interaction entre ces facteurs et la force des interactions indirectes entre de nombreuses proies partageant le même prédateur. Ces corrélations pourraient certainement être confirmées par des expériences ou des manipulations dans le système à l'échelle du paysage, mais étant donné la difficulté logistique et les enjeux éthiques liés à la réalisation d'une expérience contrôlée à l'échelle du paysage, notre approche corrélatrice est probablement la plus robuste qu'il est possible de réaliser avec les données actuellement disponibles. En effet, peu de cadres expérimentaux peuvent générer autant de données empiriques issues d'un échantillonnage systématique à long terme sur un aussi grand nombre d'espèces et

dans une zone d'étude aussi vaste. Les conclusions sont supportées par une très bonne compréhension du système acquise par de nombreuses expériences contrôlées à plus petite échelle (Bêty et al., 2001; Lecomte et al., 2008; Lamarre et al., 2017; Léandri-Breton et Bêty, 2020). Également, les effets cohérents des interactions indirectes sur la probabilité d'occurrence de plusieurs espèces très différentes et suivies pendant plusieurs années renforcent la validité des conclusions.

Une autre limite méthodologique réside dans l'utilisation de méthodes différentes pour évaluer l'impact des variations spatio-temporelles des proies clés du système sur la probabilité d'occurrence des autres proies. Effectivement, l'occurrence d'individus nicheurs a été échantillonnée à l'aide de transects pour une partie des espèces et grâce à de la recherche systématique de nids pour l'autre partie. Ces deux méthodes ayant probablement des probabilités de détection différentes auraient pu affecter les estimés des modèles réalisés, particulièrement parce qu'elles ne visaient pas les mêmes espèces ni les mêmes habitats (Gu et Swihart, 2004). Pour éviter ce biais méthodologique, nous avons donc modélisé indépendamment l'occurrence de chacune des espèces, nous assurant ainsi que les données utilisées dans un modèle proviennent de la même méthode d'échantillonnage et visent une seule espèce dans un type d'habitat. Ainsi, la modélisation indépendante de l'occurrence de chaque espèce à l'intérieur des sites considérés comme appropriés pour la nidification a permis d'examiner leur interaction avec les proies principales du système. Il a ensuite été possible de comparer la présence ou l'absence de réponse chez les différentes espèces.

Les séries temporelles disponibles pour chacune des espèces n'étaient pas toutes égales, avec certaines espèces pour lesquelles les données étaient disponibles pour de courtes périodes seulement (4-5 ans). La petite taille d'échantillon pour certaines espèces pourrait avoir affecté les estimations des modèles. Toutefois, l'approche explicative de l'étude a surtout misé sur les tendances générales et non des prédictions précises des patrons d'occurrence de chaque espèce. Un suivi standardisé de toutes ces espèces au

même moment dans le temps et prenant en compte la probabilité de détection de chacune (p.ex. méthode de «distance sampling») serait certainement une étape importante permettant d'intégrer toutes les espèces dans un même modèle et d'obtenir des résultats plus robustes.

Finalement, notre échantillonnage n'a pas permis de distinguer avec certitude les effets létaux et non létaux de la prédation sur la probabilité d'occurrence des espèces aviaires nicheuses. Nous avons quand même pu inférer quelques mécanismes à partir de notre connaissance du système et des résultats obtenus pour certaines espèces. Il est probable que les effets létaux et non létaux aient tous les deux contribué aux patrons observés, mais l'acquisition de nouvelles données pourrait permettre de quantifier leur importance relative.

AMÉLIORATIONS POSSIBLES ET PERSPECTIVES

Les avancées technologiques sur le plan de la miniaturisation et de la précision des appareils de suivi du déplacement, des interactions et du comportement des organismes (p.ex. GPS, accéléromètres, microphones et caméras) pourraient certainement permettre une meilleure compréhension des interactions entre les organismes et de leur effet sur les variations d'abondance des espèces. Avec de très petits appareils, il serait possible de connaître les déplacements à fine échelle de toutes les espèces étudiées dans le paysage. De plus, l'utilisation d'appareils d'accélérométrie sur les prédateurs pourrait permettre de distinguer certains comportements clés (quête alimentaire, repos, etc.) qui, couplés aux déplacements nous permettrait de décrire à fine échelle le paysage du risque de prédation (Gaynor et al., 2019). Ce paysage du risque pourrait être relié aux déplacements, au comportement, au succès reproducteur et à la condition des oiseaux avant, pendant et après la nidification. Ceci nous permettrait de mieux comprendre la réponse des proies au risque de prédation, notamment en distinguant les effets létaux des effets non létaux.

Une autre approche pourrait être la caractérisation à fine échelle des sites de nidification. Notamment, la caractérisation des habitats et la réalisation d'expériences permettraient de mieux comprendre ce qui module le risque de prédation à fine échelle spatiale. Dans le cas des habitats offrant des refuges partiels contre la prédation, une avenue serait de caractériser chaque site de nidification (p.ex., en fonction de la profondeur d'eau, la complexité du milieu, l'angle du terrain) et de relier ces caractéristiques au succès de nidification des oiseaux qui utilisent ces sites. Une avenue complémentaire serait la réalisation d'expériences de nids artificiels pour mesurer le risque de prédation relatif associé à des habitats ayant des caractéristiques contrastées.

Une suite intéressante à cette étude serait un projet plus poussé des habitats refuges étant donné le rôle qu'ils semblent jouer dans la distribution des espèces dans la zone d'étude. Ces habitats refuges sont généralement des structures physiques qui limitent l'accès au renard arctique, diminuent son succès d'attaque ou qui sont simplement moins fréquentés par ce dernier (Lecomte et al., 2008; Gauthier et al., 2015; Léandri-Breton et Bêty, 2020). Une avenue intéressante serait d'étudier les caractéristiques géomorphologiques de ces habitats refuges pour comprendre leur formation, leur dynamique et leur résilience aux changements environnementaux. Ceci pourrait nous permettre d'illustrer à plusieurs échelles spatiales et temporelles certains liens entre les processus géomorphologiques et écologiques.

Finalement, cette étude soulève l'importance de la mise en place et de la pérennité des suivis à long terme. Notre évaluation du rôle des interactions indirectes et des mécanismes sous-jacents aurait été très difficile à réaliser sans la connaissance fine du système d'étude (Gauthier et al., 2004; Legagneux et al., 2012; Lamarre et al., 2017). Mais surtout, les données à long terme issues d'échantillonnage systématique à travers toute une zone sont indispensables pour tester ce genre d'hypothèses et permettent parfois de déceler des interactions complexes et inattendues (Brown et al., 2001). L'utilisation de données d'occurrence et de co-occurrence des espèces à grande échelle n'aurait pas

nécessairement permis de comprendre la nature des liens qui relient les espèces étudiées. La pérennité du suivi à long terme à l'île Bylot et une compréhension de plus en plus raffinée du système d'étude permettront certainement de tester des hypothèses écologiques de plus en plus complexes et d'accroître notre compréhension globale des systèmes naturels.

RÉFÉRENCES

- Abrams, P. A. 1990. The evolution of anti-predator traits in prey in response to evolutionary change in predators. *Oikos* 59:147–156.
- Amundrud, S. L., D. S. Srivastava, and M. I. O'Connor. 2015. Indirect effects of predators control herbivore richness and abundance in a benthic eelgrass (*Zostera marina*) mesograzer community. *Journal of Animal Ecology* 84:1092–1102.
- Anderson, H. B., J. Madsen, E. Fuglei, G. H. Jensen, S. J. Woodin, and R. van der Wal. 2015. The dilemma of where to nest: Influence of spring snow cover, food proximity and predator abundance on reproductive success of an arctic-breeding migratory herbivore is dependent on nesting habitat choice. *Polar Biology* 38:153–162.
- Anderson, R. P. 2017. When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography* 44:8–17.
- Andersson, M. 1971. Breeding behaviour of the long-tailed skua *Stercorarius longicaudus* (Vieillot). *Ornis Scandinavica* 2:35–54.
- Andersson, M. 1976. Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *The Journal of Animal Ecology* 45:537–559.
- Angelstam, P., E. Lindström, and P. Widén. 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* 62:199–208.
- Baldassarre, D. T. 2020. What's the Deal with Birds ? *Scientific Journal of Research and Reviews* pages 1–9.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. 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, and 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, and J. Bêty. 2016. Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the Rough-legged Hawk. *The Auk* 133:718–732.
- Bertolino, S. 2008. Introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: A case study in biological invasion. *Current Science* 95:903–906.
- Bêty, J., G. Gauthier, J. F. Giroux, and E. Korpimäki. 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* 93:388–400.

- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J. F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: Lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71:88–98.
- Blanchet, F. G., K. Cazelles, and D. Gravel. 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters* 23:1050–1063.
- Boulangéat, I., D. Gravel, and W. Thuiller. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15:584–593.
- Boutin, S., C. J. Krebs, R. Boonstra, M. R. T. Dale, S. J. Hannon, K. Martin, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, R. Turkington, M. Blower, A. Byrom, F. I. Doyle, C. Doyle, D. Hik, L. Hofer, A. Hubbs, T. Karels, D. L. Murray, V. Nams, M. O’Donoghue, C. Rohner, and S. Schweiger. 1995. Population changes of the vertebrate community during a snowshoe hare cycle in Canada’s boreal forest. *Oikos* 74:69.
- Brönmark, C., and J. G. Miner. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. *Science* 258:1348–1350.
- Brose, U. 2010. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology* 24:28–34.
- Brown, J. H., T. G. Whitham, S. K. M. Ernest, and C. A. Gehring. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science* 293:643–650.
- Byrkjedal, I. 1989. Nest defense behavior of lesser golden-plovers. *The Wilson bulletin* 101:579–590.
- Carter, P. E., and A. L. Rypstra. 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: Spider density affects herbivore damage. *Oikos* 72:433–439.
- Case, T. J., R. D. Holt, M. A. McPeck, and T. H. Keitt. 2005. The community context of species’ borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos* 108:28–46.
- Castorani, M. C., and K. A. Hovel. 2015. Invasive prey indirectly increase predation on their native competitors. *Ecology* 96:1911–1922.
- Cazelles, K., M. B. Araújo, N. Mouquet, and D. Gravel. 2016. A theory for species co-occurrence in interaction networks. *Theoretical Ecology* 9:39–48.
- Chaneton, E. J., and M. B. Bonsall. 2000. Enemy-mediated apparent competition: Empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88:380–394.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343–366.

- Committee on Noneconomic and Economic Value of Biodiversity. 1999. Perspectives on Biodiversity: Valuing its Role in an Everchanging World. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Connors, G., B. J. Mccaffery, and J. L. Maron. 1993. Speciation in golden-plovers, *Pluvialis dominica* and *P. fulva*: evidence from the breeding grounds. *The Auk* 110:9–20.
- Creel, S., and D. Christianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194–201.
- Cresswell, W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150:3–17.
- Croll, D. A., J. L. Maron, J. A. Estes, E. M. Danner, and G. V. Byrd. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* 307:1959–1961.
- De Araújo, C. B., L. O. Marcondes-Machado, and G. C. Costa. 2014. The importance of biotic interactions in species distribution models: A test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *Journal of Biogeography* 41:513–523.
- De Korte, J. 1984. Ecology of the Long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieillot, 1819) at Scoresby Sund, east Greenland. Part two: Arrival, site tenacity and departure. *Beaufortia* 34:1–14.
- Dickson, D. L. 1993. Breeding biology of Red-throated loons in the Canadian Beaufort Sea region. *Arctic* 46:1–7.
- Donelan, S. C., J. H. Grabowski, and G. C. Trussell. 2017. Refuge quality impacts the strength of nonconsumptive effects on prey. *Ecology* 98:403–411.
- Drury, W. H. 1961. Studies of the breeding biology of Horned lark, Water pipit, Lapland longspur, and Snow bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *Bird-Banding* 32:1–46.
- Duclos, I. 2002. Milieux mésiques et secs de l'île Bylot, Nunavut (Canada) : caractérisation et utilisation par la Grande Oie des neiges. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Québec, Canada.
- Dulude-de Broin, F., S. Hamel, G. F. Mastromonaco, and S. D. Côté. 2020. Predation risk and mountain goat reproduction: Evidence for stress-induced breeding suppression in a wild ungulate. *Functional Ecology* 34:1003–1014.
- Dunson, W. A., and J. Travis. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138:1067–1091.

- Ellingsen, K. E., M. J. Anderson, N. L. Shackell, T. Tveraa, N. G. Yoccoz, and K. T. Frank. 2015. The role of a dominant predator in shaping biodiversity over space and time in a marine ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 84:1242–1252.
- Ellner, S. P., E. McCauley, B. E. Kendall, C. J. Briggs, P. R. Hosseini, S. N. Wood, A. Janssen, M. W. Sabelis, P. Turchin, R. M. Nisbet, and W. W. Murdoch. 2001. Habitat structure and population persistence in an experimental community. *Nature* 412:538–543.
- Fauteux, D., G. Gauthier, and D. Berteaux. 2015. Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology* 84:1412–1422.
- Festa-Bianchet, M., T. Coulson, J. M. Gaillard, J. T. Hogg, and F. Pelletier. 2006. Stochastic predation events and population persistence in bighorn sheep. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1537–1543.
- Flemming, S. A., E. Nol, L. V. Kennedy, A. Bédard, M. A. Giroux, and P. A. Smith. 2019a. Spatio-temporal responses of predators to hyperabundant geese affect risk of predation for sympatric-nesting species. *PLoS ONE* 14:1–16.
- Flemming, S. A., E. Nol, L. V. Kennedy, and P. A. Smith. 2019b. Hyperabundant herbivores limit habitat availability and influence nest site selection of Arctic-breeding birds. *Journal of applied ecology* 56:976–987.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330.
- Fox, A. D., J. Madsen, H. Boyd, E. Kuijken, D. W. Norriss, I. M. Tombre, and D. A. Stroud. 2005. Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Global Change Biology* 11:881–893.
- Frid, A., and J. Marliave. 2010. Predatory fishes affect trophic cascades and apparent competition in temperate reefs. *Biology Letters* 6:533–536.
- Gauthier, G., J. Bêty, J. F. Giroux, and L. Rochefort. 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology* 44:119–129.
- Gauthier, G., S. Lai, A. Tarroux, M. Doiron, and D. Berteaux. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical transactions of the royal society* 368:1–12.

- Gauthier, G., P. Legagneux, M.-A. Valiquette, M.-C. Cadieux, and J.-F. Therrien. 2015. Diet and reproductive success of an Arctic generalist predator: Interplay between variations in prey abundance, nest site location, and intraguild predation. *The Auk* 132:735–747.
- Gaynor, K. M., J. S. Brown, A. D. Middleton, M. E. Power, and J. S. Brashares. 2019. Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology and Evolution* 34:355–368.
- Gervasi, V., H. Sand, B. Zimmermann, J. Mattisson, P. Wabakken, J. D. Linnell, and J. D. Linnell. 2013. Decomposing risk: Landscape structure and wolf behavior generate different predation patterns in two sympatric ungulates. *Ecological Applications* 23:1722–1734.
- Gilg, O., B. Sittler, B. Sabard, A. Hurstel, R. Sané, P. Delattre, and I. Hanski. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113:193–216.
- Gilg, O., and N. G. Yoccoz. 2010. Explaining bird migration. *Science* 327:276–277.
- Giroux, J.-F. 1981. Use of artificial islands by nesting waterfowl in southeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 45:669–679.
- Giroux, M. A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor, and 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.
- Godsoe, W., J. Jankowski, R. D. Holt, and D. Gravel. 2017. Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology and Evolution* 32:488–499.
- Gu, W., and R. K. Swihart. 2004. Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116:195–203.
- Hagen, M., W. D. Kissling, C. Rasmussen, M. A. De Aguiar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. Guimarães, G. B. Jenkins, P. Jordano, C. N. Kaiser-Bunbury, M. E. Ledger, K. P. Maia, F. M. Marquitti, Ó. McLaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O’Gorman, K. Trøjelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vidal, G. Woodward, and J. M. Olesen. 2012. Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* 46:89–120.
- Hargreaves, A. L., K. E. Samis, and C. G. Eckert. 2014. Are species’ range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *American Naturalist* 183:157–173.

- Hebblewhite, M., C. A. White, C. G. Nietvelt, J. A. McKenzie, T. E. Hurd, J. M. Fryxell, S. E. Bayley, and P. C. Paquet. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86:2135–2144.
- Hixon, M., and J. P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* 63:77–101.
- Holmes, R. M., M. T. Coe, G. J. Fiske, T. Gurtovaya, J. W. McClelland, A. I. Shiklomanov, R. G. M. Spencer, S. Tank, and A. V. Zhulidov. 2013. Climate change impacts on the hydrology and biogeochemistry of Arctic rivers. Pages 3–26 *in* Climatic change and global warming of inland waters.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12:197–229.
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist* 124:377–406.
- Holt, R. D. 1987. Prey communities in patchy environments. *Oikos* 50:276–290.
- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5:159–178.
- Holt, R. D., and J. H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:495–520.
- Hunt, K., J. C. Wingfield, L. B. Astheimer, W. A. Buttemer, T. P. Hahn, A. Buttemer, William, and T. P. Hahn. 1995. Temporal patterns of territorial behavior and circulating testosterone in the lapland longspur and other arctic passerines. *Integrative and Comparative Biology* 35:274–284.
- Ibáñez-álamó, J. D., R. D. Magrath, J. C. Oteyza, A. D. Chalfoun, T. M. Haff, K. A. Schmidt, R. L. Thomson, and T. E. Martin. 2015. Nest predation research: Recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology* 156:S247–S262.
- Ims, R. A., J. A. Henden, and S. T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23:79–86.
- IPCC. 2014. Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K. & Meyer, L.A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Jackson, D. B. 1994. Breeding dispersal and site-fidelity in three monogamous wader species in the Western Isles, U.K. *Ibis* 136:463–473.

- Janssen, A., M. W. Sabelis, S. Magalhães, M. Montserrat, and T. Van Der Hammen. 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88:2713–2719.
- Juhász, C. C., B. Shipley, G. Gauthier, and N. Lecomte. 2019. Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology* 89:704–715.
- Kalinkat, G., U. Brose, and B. C. Rall. 2013. Habitat structure alters top-down control in litter communities. *Oecologia* 172:877–887.
- Kausrud, K. L., A. Mysterud, H. Steen, J. O. Vik, E. Østbye, B. Cazelles, E. Framstad, A. M. Eikeset, I. Mysterud, T. Solhøy, and N. C. Stenseth. 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456:93–98.
- Kohl, M. T., D. R. Stahler, M. C. Metz, J. D. Forester, M. J. Kauffman, N. Varley, P. J. White, D. W. Smith, and D. R. MacNulty. 2018. Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecological Monographs* 88:638–652.
- Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin, and A. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of Snowshoe hares? *BioScience* 51:25–35.
- Lai, S. 2017. Organisation socio-spatiale et stratégie de mouvement d'une population de renards arctiques dans un contexte de fluctuations spatio-temporelles des ressources. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.
- Lamarre, J. F., P. Legagneux, G. Gauthier, E. T. Reed, and J. Bêty. 2017. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere* 8:1–13.
- Larsen, T., T. A. Sordahl, and I. Byrkjedal. 1996. Factors related to aggressive nest protection behavior: A comparative study of Holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 58:409–439.
- Laundré, J. W., L. Hernández, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401–1409.
- Laundré, J. W., L. Hernandez, and W. J. Ripple. 2010. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal* 3:1–7.
- Lawrence, K. L., and D. H. Wise. 2000. Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia* 44:33–39.
- Léandri-Breton, D.-J., and J. Bêty. 2020. Vulnerability to predation may affect species distribution: Plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Scientific Reports* 10:1–8.

- Lecomte, N., V. Careau, G. Gauthier, and J. F. Giroux. 2008. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* 77:439–447.
- Lecomte, N., G. Gauthier, J.-f. Giroux, N. Lecomte, and G. Gauthier. 2007. Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: The influence of habitat and nesting success in Greater snow geese. *Oecologia* 155:33–41.
- Lefebvre, J., G. Gauthier, J. F. Giroux, A. Reed, E. T. Reed, and L. Bélanger. 2017. The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus*: Managing an overabundant population. *Ambio* 46:262–274.
- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M. C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, L. Mckinnon, A. Tarroux, J. F. Therrien, L. Morissette, and C. J. Krebs. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93:1707–1716.
- Legagneux, P., G. Gauthier, N. Lecomte, N. M. Schmidt, D. Reid, M. C. Cadieux, D. Berteaux, J. Bêty, C. J. Krebs, R. A. Ims, N. G. Yoccoz, R. I. G. Morrison, S. J. Leroux, M. Loreau, and D. Gravel. 2014. Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change* 4:379–383.
- Lepage, D., D. N. Nettleship, and A. Reed. 1998. Birds of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* 51:125–141.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *BioScience* 48:25–34.
- Lima, S. L. 2009. Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews* 84:485–513.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433–438.
- Mallory, M. L., and M. R. Forbes. 2011. Nest shelter predicts nesting success but not nesting phenology or parental behaviors in high arctic Northern fulmars *Fulmarus glacialis*. *Journal of Ornithology* 152:119–126.
- McCollum, S. A., and J. V. Buskirk. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution* 50:583–593.
- McKinnon, L., D. Berteaux, G. Gauthier, and J. Bêty. 2013. Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos* 122:1042–1048.

- Mckinnon, L., and 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., and J. P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: Synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* 110:351–369.
- Millennium Ecosystem Assessment Board. 2010. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*.
- Morales-Castilla, I., M. G. Matias, D. Gravel, and M. B. Araújo. 2015. Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology and Evolution* 30:347–356.
- Morosinotto, C., R. L. Thomson, and E. Korpimäki. 2010. Habitat selection as an antipredator behaviour in a multi-predator landscape : all enemies are not equal. *Journal of Animal Ecology* 79:327–333.
- Naeem, S. 2002. Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss : the Evolution of a Paradigm. *Ecology* 83:1537–1552.
- Norberg, J. 2004. Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. *Limnology and Oceanography* 49:1269–1277.
- Norbury, G. 2001. Conserving dryland lizards by reducing predator-mediated apparent competition and direct competition with introduced rabbits. *Journal of Applied Ecology* 38:1350–1361.
- Ockendon, N., D. J. Baker, J. A. Carr, E. C. White, R. E. A. Almond, T. Amano, E. Bertram, R. B. Bradbury, C. Bradley, S. H. M. Butchart, N. Doswald, W. Foden, D. J. C. Gill, R. E. Green, W. J. Sutherland, E. V. J. Tanner, and J. W. Pearce-Higgins. 2014. Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations: Altered species interactions are more important than direct effects. *Global Change Biology* 20:2221–2229.
- Oliver, M., J. J. Luque-Larena, and X. Lambin. 2009. Do rabbits eat voles? Apparent competition, habitat heterogeneity and large-scale coexistence under mink predation. *Ecology Letters* 12:1201–1209.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65–75.
- Pebesma, E. 2018. Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *The R Journal* 10:439–446.

- Peckarsky, B. L., P. A. Abrams, D. I. Bolnick, L. M. Dill, J. H. Grabowski, B. Luttbeg, J. L. Orrock, S. D. Peacor, E. L. Preisser, O. J. Schmitz, and G. C. Trussell. 2008. Revisiting the classics: Considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator-prey interactions. *Ecology* 89:2416–2425.
- Peckarsky, B. L., C. A. Cowan, M. A. Penton, and C. Anderson. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74:1836–1846.
- Peterson, S. L., R. F. Rockwell, C. R. Witte, and D. N. Koons. 2014. Legacy effects of habitat degradation by Lesser snow geese on nesting Savannah sparrows. *The Condor* 116:527–537.
- Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts, and J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344:1–10.
- Preisser, E. L., D. I. Bolnick, and M. F. Benard. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* 86:501–509.
- Preisser, E. L., and J. L. Orrock. 2012. The allometry of fear: Interspecific relationships between body size and response to predation risk. *Ecosphere* 3:1–27.
- Quinn, J. L., J. Prop, Y. Kokorev, and 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. 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Reed, A., R. J. Hughes, and H. Boyd. 2002. Patterns of distribution and abundance of Greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl* 53:53–65.
- Roemer, G. W., C. J. Donlan, and F. Courchamp. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:791–796.
- Royer-Boutin, P. 2015. Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d’oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.
- Sammler, J. E., D. E. Andersen, and S. K. Skagen. 2008. Population trends of tundra-nesting birds at Cape Churchill, Manitoba, in relation to increasing goose populations. *The Condor* 110:325–334.
- Schmidt, K. A., and C. J. Whelan. 1998. Predator-mediated interactions between and within guilds of nesting songbirds: Experimental and observational evidence. *The American Naturalist* 152:393–402.

- Schmitz, O. J., E. Post, C. E. Burns, and K. M. Johnston. 2003. Ecosystem responses to global climate change: Moving beyond color mapping. *BioScience* 53:1199–1205.
- Sergio, F., L. Marchesi, and P. Pedrini. 2003. Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *Journal of Animal Ecology* 72:232–245.
- Sessions, L., and D. Kelly. 2002. Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium australe* (Ophioglossaceae), in New Zealand. *Oikos* 96:102–109.
- Sheriff, M. J., C. J. Krebs, and R. Boonstra. 2009. The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology* 78:1249–1258.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka, and 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, and T. B. Berg. 2000. Low abundance of king eider nests during low lemming years in Northeast Greenland. *Arctic* 53:53–60.
- Slos, S., and R. Stoks. 2008. Predation risk induces stress proteins and reduces antioxidant defense. *Functional Ecology* 22:637–642.
- Smith, P. A., and D. B. Edwards. 2018. Deceptive nest defence in ground-nesting birds and the risk of intermediate strategies. *PLOS One* 13:1–12.
- Smol, J. P., and M. S. Douglas. 2007. Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:12395–12397.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1–9.
- Spiller, D. A., and T. W. Schoener. 2001. An experimental test for predator-mediated interactions among spider species. *Ecology* 82:1560–1570.
- Stige, L. C., K. Kvile, B. Bogstad, and Ø. Langanen. 2018. Predator-prey interactions cause apparent competition between marine zooplankton groups. *Ecology* 99:632–641.
- Strauss, S. Y. 1991. Indirect effects in community ecology: Their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* 6:206–210.

- Suraci, J. P., M. Clinchy, L. Y. Zanette, C. M. Currie, and L. M. Dill. 2014. Mammalian mesopredators on islands directly impact both terrestrial and marine communities. *Oecologia* 176:1087–1100.
- Sutherland, W. J., R. P. Freckleton, H. C. J. Godfray, S. R. Beissinger, T. Benton, D. D. Cameron, Y. Carmel, D. A. Coomes, T. Coulson, M. C. Emmerson, R. S. Hails, G. C. Hays, D. J. Hodgson, M. J. Hutchings, D. Johnson, J. P. Jones, M. J. Keeling, H. Kokko, W. E. Kunin, X. Lambin, O. T. Lewis, Y. Malhi, N. Mieszkowska, E. J. Milner-Gulland, K. Norris, A. B. Phillimore, D. W. Purves, J. M. Reid, D. C. Reuman, K. Thompson, J. M. Travis, L. A. Turnbull, D. A. Wardle, and T. Wiegand. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58–67.
- Suttle, K. B., M. A. Thomsen, and M. E. Power. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315:640–642.
- Szymkowiak, J., and R. L. Thomson. 2019. Nest predator avoidance during habitat selection of a songbird varies with mast peaks and troughs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 73:1–11.
- Therrien, J. F., G. Gauthier, E. Korpimäki, and J. Bêty. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* 95:56–67.
- Tollrian, R., and C. D. Harvell. 1999. The evolution of inducible defences: current ideas. Pages 306–321 *in* The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press.
- Toscano, B. J., and B. D. Griffen. 2013. Predator size interacts with habitat structure to determine the allometric scaling of the functional response. *Oikos* 122:454–462.
- Tylianakis, J. M. 2008. Understanding the web of life: The birds, the bees, and sex with aliens. *PLoS Biology* 6:0224–0228.
- Valéry, L., M.-C. Cadieux, and G. Gauthier. 2010. Spatial heterogeneity of primary production as both cause and consequence of foraging patterns of an expanding Greater snow goose colony. *Écoscience* 17:9–19.
- Van der Putten, W. H., M. Macel, and M. E. Visser. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: Why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2025–2034.
- Vermeer, K. 1970. A study of Canada geese, *Branta canadensis*, nesting on islands in southeastern Alberta. *Canadian journal of zoology* 48:235–240.

- Walters, B. T., T. N. N. Cheng, J. Doyle, C. G. Guglielmo, M. Clinchy, and L. Y. Zanette. 2017. Too important to tamper with: predation risk affects body mass and escape behaviour but not escape ability. *Functional Ecology* 31:1405–1417.
- Werner, E. E., and S. D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083–1100.
- Werner, J. R., E. A. Gillis, R. Boonstra, and C. J. Krebs. 2016. You can hide but you can't run: apparent competition, predator responses and the decline of Arctic ground squirrels in boreal forests of the southwest Yukon. *PeerJ* 4:1–17.
- Whittingham, M. J., and K. L. Evans. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* 146:210–220.
- 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, and 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.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 25:443–466.
- Zanette, L. Y., A. F. White, M. C. Allen, and M. Clinchy. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science* 334:1398–1401.
- Zarnetske, P. L., D. K. Skelly, and M. C. Urban. 2012. Biotic multipliers of climate change. *Science* 336:1516–1518.

