



**Étude à large échelle spatiale pour évaluer l'effet de la température sur la disponibilité
des arthropodes pour les oiseaux insectivores en Arctique**

Mémoire présenté

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

PAR

©Aurélie Chagnon-Lafortune

Juillet 2020

Composition du jury :

François Vézina, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Dominique Berteaux, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Olivier Gilg, examinateur externe, Université de Bourgogne Franche-Comté

Dépôt initial le 2 avril 2020

Dépôt final le 5 juillet 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 il possède un exemplaire.

À la Aurélie de 16 ans, qui
a juré de ne plus jamais faire
de sciences, mais surtout à la fa-
mille qui l'a soutenue avec amour
même lorsqu'elle a changé d'idée.

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à Joël Bêty, sans qui je ne serais jamais passée à travers cette aventure. Merci d'avoir ressorti ton dossier bibittes quand je suis allée frapper à ta porte, et merci de m'avoir fait confiance pour le faire avancer. Merci de croire en moi et en mon travail, surtout quand moi, j'y crois un peu moins. Merci aussi de m'avoir écoutée, conseillée et gardée sur le droit chemin, même si j'ai toujours envie de m'éparpiller dans tous les sens. Merci d'avoir contaminé mon esprit à jamais avec les mots « big picture », « analyses de sensibilité », « take-home message », « back-burner » et le sentiment que mes phrases sont toujours trop longues. Je suis convaincue que ces concepts continueront de me hanter pour le reste de ma vie de scientifique ! Merci pour toutes ces discussions autour de gribouillis qui ont participé à développer mon esprit critique et de synthèse. Merci, juste.

Merci aussi à mon codirecteur, Dominique Berteaux. Malgré ton rôle plus en retrait, tu m'as soutenue, encouragée et fait réfléchir à chaque fois que j'en avais besoin, et même plus.

Un merci infini à Alain Caron pour son soutien inestimable, ses connaissances solides en statistiques et sa créativité face à mes données posant leur lot de défis. Grâce à toi, je m'approche toujours un peu plus d'avoir ma propre personnalité statistique !

Merci à Nicolas Casajus, pour m'avoir initiée au monde merveilleux des geeks. Tu m'as donné envie de voir la programmation comme un jeu et les graphiques comme des œuvres d'art, ouvrant la porte à des possibilités infinies !

Je tiens à remercier mille fois les innombrables personnes qui, à travers l'Arctique et les années, ont collecté jour après jour le contenu souvent peu ragoûtant des trappes à arthropodes. Dans la même veine, je tiens à remercier les personnes tout aussi essentielles qui ont trié, mesuré et pesé des milliers d'arthropodes. Ensemble, ces étudiantes et étudiants anonymes ont créé les données qui sont la matière première de ma maîtrise.

Je tiens aussi à remercier les organismes subventionnaires qui m'ont permis de me

dévouer pleinement à mon projet de maîtrise. Il s'agit du Conseil de recherche en sciences naturelles et génie (CRSNG), du Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), de la fondation Garfield-Weston et du programme BIOS2 - Computational Biodiversity Science and Services.

Merci aux membres du comité d'évaluation de ce mémoire pour vos réflexions stimulantes, vos commentaires encourageants et vos yeux de lynx.

Moult mercis à tous les membres du labo Bêty-Berteaux (et nos voisins Saint-Laurent, bien sûr !) pour leur solidarité et camaraderie de qualité supérieure. Merci pour votre générosité, pour le temps que vous avez pris, en groupe ou individuellement, pour m'aider à démêler mes idées ; merci surtout de créer cet environnement qu'on n'a jamais envie de quitter.

Un immense merci dans une petite tasse à Éliane, ma jumelle, mon alliée, ma complice. Je n'ai pas vraiment de mots pour bien décrire à quel point tu as fait une différence durant ma maîtrise. Je pense que tu le sais déjà de toute façon.

Merci à ma famille choisie, mes cétacés d'amour qui m'ont accompagnée dans les montagnes russes quotidiennes de cette aventure. Merci à vous de m'avoir écoutée même quand je parlais dans une langue complètement étrangère ! Votre soutien est trop significatif pour que j'arrive à vous le dire alors je dirai ceci : votre amour est le gaz de mon moteur.

Finalement, celles et celui qui ont appris la définition du mot arthropode pour pouvoir expliquer à leur entourage ce que leur fille/sœur fait, ma famille gagnée à la loterie de la vie, merci. Merci de me soutenir avec amour à travers les sinuosités de la vie, même si ça multiplie souvent les kilomètres qui nous séparent. Merci d'être exactement les personnes que vous êtes et de m'aider à être celle que je suis (et deviendrai).

RÉSUMÉ

Les arthropodes arctiques sont une ressource essentielle à la reproduction des oiseaux insectivores nichant en Arctique. Cependant, le réchauffement climatique en cours est susceptible d'avoir un effet sur la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux, notamment en affectant leur phénologie. Dans le but de mieux évaluer la possibilité d'une désynchronisation trophique entre les oiseaux et leurs proies, nous avons examiné l'effet de la température sur la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux de l'Arctique. À l'aide de données provenant de 19 sites d'étude distribués le long d'un large gradient de température (du Subarctique à l'extrême Haut Arctique), nous avons examiné comment la température est reliée à la phénologie et à la biomasse d'arthropodes disponible pour les oiseaux durant leur saison de reproduction. Nos prédictions étaient que des températures plus élevées seraient associées à des dates de pic de biomasse d'arthropodes plus hâtives et à des biomasses maximales et saisonnières plus élevées. Tel qu'attendu, nos résultats montrent que la date du pic de biomasse est devancée quand la température estivale est plus élevée. Cet effet n'est cependant pas très marqué, avec un pic d'arthropodes devancé de 4 jours pour une augmentation de température estivale de 80 degrés-jours (soit environ 2°C d'augmentation de la température moyenne estivale). Nos résultats montrent aussi que la relation entre la température et la biomasse (maximale et saisonnière) n'est pas linéaire. En effet, les températures plus élevées sont associées à des biomasses d'arthropodes plus élevées, mais seulement en-dessous d'un certain seuil de température estivale (<114-177 degrés-jours). Au-delà de ce seuil, nous n'avons observé aucune relation entre la température et la biomasse d'arthropodes disponible. En se basant sur l'approche de substitution du temps par l'espace, et en considérant les effets combinés de la température sur la phénologie et la biomasse des arthropodes, notre étude suggère que les risques de désynchronisation trophique causée par le réchauffement pourraient être moindres que suggérées par des études antérieures, pour les oiseaux du Haut Arctique qui se nourrissent d'une grande diversité d'arthropodes.

Mots clés : disponibilité des arthropodes, oiseaux insectivores, changements climatiques, collaboration pan-Arctique

ABSTRACT

Arctic arthropods are an essential resource for the reproduction of insectivorous birds nesting in the Arctic. However, current climate warming is likely to have an effect on arthropod availability for birds by affecting their phenology. In order to better evaluate the possibility of a trophic mismatch between birds and their prey, we investigated the effect of temperature on arthropod availability for arctic birds. Using data from 19 study sites distributed along a large temperature gradient (from the Subarctic to the extreme High Arctic), we investigated the effect of temperature variation on arthropod phenology and biomass available to birds during their breeding season. Our predictions were that higher temperatures would be associated with an earlier peak arthropod biomass, as well as a higher peak biomass and seasonal biomass of arthropods. As expected, our results show that the date of peak biomass advances when summer temperature is higher. However, this effect is relatively weak across our temperature gradient, with a 4-day shift in peak arthropod biomass date for an increase of 80 degree days (roughly equivalent to 2°C in average summer temperature). Our results also show that the relationship between temperature and arthropod biomass is not linear. Indeed, higher temperatures are associated to higher peak arthropod biomass values, but only under a temperature threshold (<114-177 degree-days). Above this threshold, no relationship was observed between temperature and arthropod biomass. Based on a space for time approach, and considering the combined effects of temperature on arthropod phenology and biomass, our study suggests that the risk of trophic mismatch caused by warming could be lower than what previous studies suggest for High Arctic birds feeding on a wide diversity of arthropods.

Keywords : arthropod availability, insectivorous birds, climate change, pan-Arctic collaboration

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vi
RÉSUMÉ	viii
ABSTRACT	ix
TABLE DES MATIÈRES	x
LISTE DES TABLEAUX	xii
LISTE DES FIGURES	xiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1	
LE RÉCHAUFFEMENT PEUT AVANCER LA PHÉNOLOGIE ET AUGMENTER LA DISPONIBILITÉ D'ARTHROPODES POUR LES OISEAUX DU HAUT ARCTIQUE	16
1.1 Résumé en français de l'article	16
1.2 Abstract	20
1.3 Introduction	20
1.4 Methods	22
1.5 Results	26
1.6 Discussion	27
1.7 Figures	30
1.8 Tables	34
CONCLUSION GÉNÉRALE	36
ANNEXE I	
STANDARDISATION DES INDICES DE DISPONIBILITÉ DES ARTHROPODES	40
S1 Dry biomass estimation	40
S2 Trap type conversion	41
ANNEXE II	
STATISTIQUES DESCRIPTIVES ET ANALYSES	44
S3 Weather variables	45
S4 Dominant taxa by site	46

S5	Model selection	47
S6	Comparison of weighted linear regressions and mixed models	49
RÉFÉRENCES		50

LISTE DES TABLEAUX

1	Description of study sites	34
2	Model selection of the effect of weather on peak date, peak biomass and seasonal biomass.	35
S5-1	Detailed model selection for the effect of weather on peak date	47
S5-2	Detailed model selection for the effect of weather on peak biomass	48
S5-3	Detailed model selection for the effect of weather on seasonal biomass	49
S6	Comparison of slope estimates obtained with weighted linear regression and mixed models using within-group centering	49

LISTE DES FIGURES

1	Schématisation des scénarios de synchronisation et de désynchronisation trophique.	2
2	Exemple de migration printanière du pluvier grand-gravelot	3
3	Exemples d'oiseaux insectivores nichant en Arctique.	4
4	Exemples d'arthropodes consommés par les oiseaux insectivores de l'Arctique.	6
5	Méthodes de mesure de la disponibilité quotidienne d'arthropodes.	8
6	Schématisation des paramètres de la disponibilité des arthropodes.	14
7	Schematic representation of the potential effects of warming on arthropod availability for insectivorous birds.	30
8	Circumpolar map indicating study site locations and their respective bioclimatic zones.	31
9	Relationship between temperature and arthropod phenology, peak arthropod biomass and seasonal arthropod biomass	32
10	Illustration of the potential effects of warming on the availability of arthropods for generalist insectivorous arctic birds	33
S2-1	Biomass data used to build conversion equation	42
S2-2	Conversion of biomass values for Medusa Bay	42
S2-3	Conversion of biomass values for Zackenberg	43
S2-4	Conversion of biomass values for Hochstetter	43
S3	Summary of weather variables	45
S4	Dominant taxa by site.	46

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AMAP Arctic Monitoring and Assessment Program

ASDN Arctic Shorebird Demographics Network

CAFF Conservation of Arctic Flora and Fauna

CAVM Circumpolar Arctic Vegetation Map

IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Phénologie et changements climatiques

La phénologie est l'étude des événements périodiques de la vie d'un organisme, tels que la reproduction, la mue ou la migration. La phénologie de ces événements chez les organismes dépend de cycles endogènes et de signaux de l'environnement (Gwinner, 1996). Dans les environnements très saisonniers, comme la toundra arctique, le désert polaire ou la forêt boréale, la phénologie de la reproduction des organismes doit nécessairement être en phase avec la courte saison favorable à la production des jeunes. Les différentes étapes de la vie des espèces polaires sont généralement régulées par des signaux liés aux saisons, comme la photopériode et la température. De manière similaire, la phénologie des organismes tropicaux est davantage régulée par le régime de précipitations, qui, dans ce cas, définit mieux les cycles saisonniers (Cohen et al., 2018).

La qualité des signaux utilisés pour les ajustements phénologiques peut être altérée par les changements globaux. Bien que la photopériode ne soit pas sensible aux changements climatiques, il en est évidemment tout autrement pour la température et les précipitations (IPCC, 2014). La phénologie des organismes arctiques est particulièrement susceptible d'être modifiée par les changements climatiques en cours, puisque le réchauffement est nettement plus accentué en Arctique (IPCC, 2014). En effet, la température a augmenté deux fois plus rapidement en milieu polaire qu'ailleurs au monde au cours des 50 dernières années (AMAP, 2017). On constate aussi une diminution draconienne du couvert neigeux en Arctique, tant en terme de période de couverture de neige que d'ampleur de la surface couverte, ainsi qu'une perturbation du régime de précipitations (AMAP, 2017).

Des modifications de la phénologie en lien avec le réchauffement climatique ont déjà été constatées dans différents écosystèmes, et les conséquences possibles d'une désynchronisation entre les niveaux trophiques retiennent particulièrement l'attention des écologistes

(Parmesan and Yohe, 2003; Cohen et al., 2018; Renner and Zohner, 2018). Cette préoccupation vient notamment du fait que les groupes taxonomiques n'ajustent pas tous leur phénologie de la même manière ou à la même vitesse dans un système en changement (Thackeray et al., 2010; Chmura et al., 2019). Par exemple, la phénologie des producteurs et des consommateurs primaires a tendance à changer plus rapidement que celle des consommateurs secondaires suite à une modification du climat, ce qui peut créer une désynchronisation entre ceux-ci (Thackeray et al., 2016).

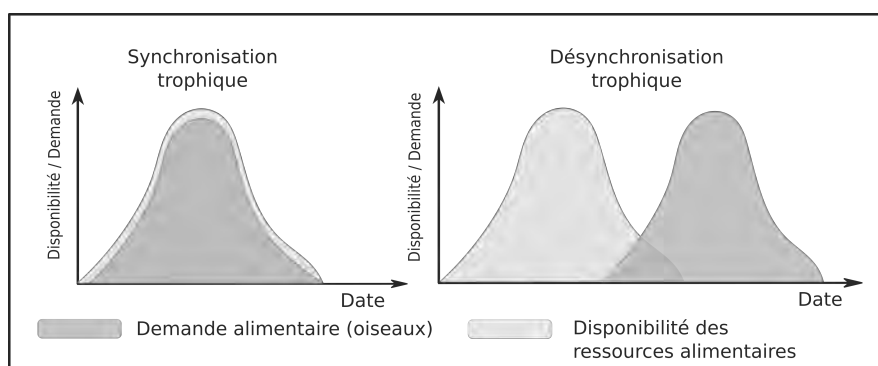


Figure 1: Schématisation des scénarios de synchronisation et de désynchronisation trophique.

Ce phénomène de désynchronisation trophique (en anglais : *trophic mismatch*, Figure 1) a notamment été rapporté chez la mésange charbonnière (*Parus major*; Visser et al., 1998), une espèce qui fait l'objet de suivis à long terme en Europe, et dont les jeunes se nourrissent de chenilles qui sont présentes pendant une période relativement courte durant l'année (Van Balen, 1973). Dans une étude pionnière, Visser et ses collaboratrices-teurs ont montré que l'abondance maximale de ces chenilles (liée à leur émergence) était devancée en lien avec le réchauffement climatique, mais que la phénologie de reproduction des mésanges restait inchangée, créant ainsi une désynchronisation entre le consommateur et sa proie (Visser et al., 1998). Ce phénomène de désynchronisation a depuis été largement observé chez les oiseaux de régions tempérées (Visser et al., 2012). Il a même été identifié comme une cause potentielle du déclin de certaines populations d'oiseaux migrateurs, un lien qui reste cependant difficile à

démontrer en raison de la multitude de facteurs en jeu (Both et al., 2006; Both, 2010; Miller-Rushing et al., 2010).

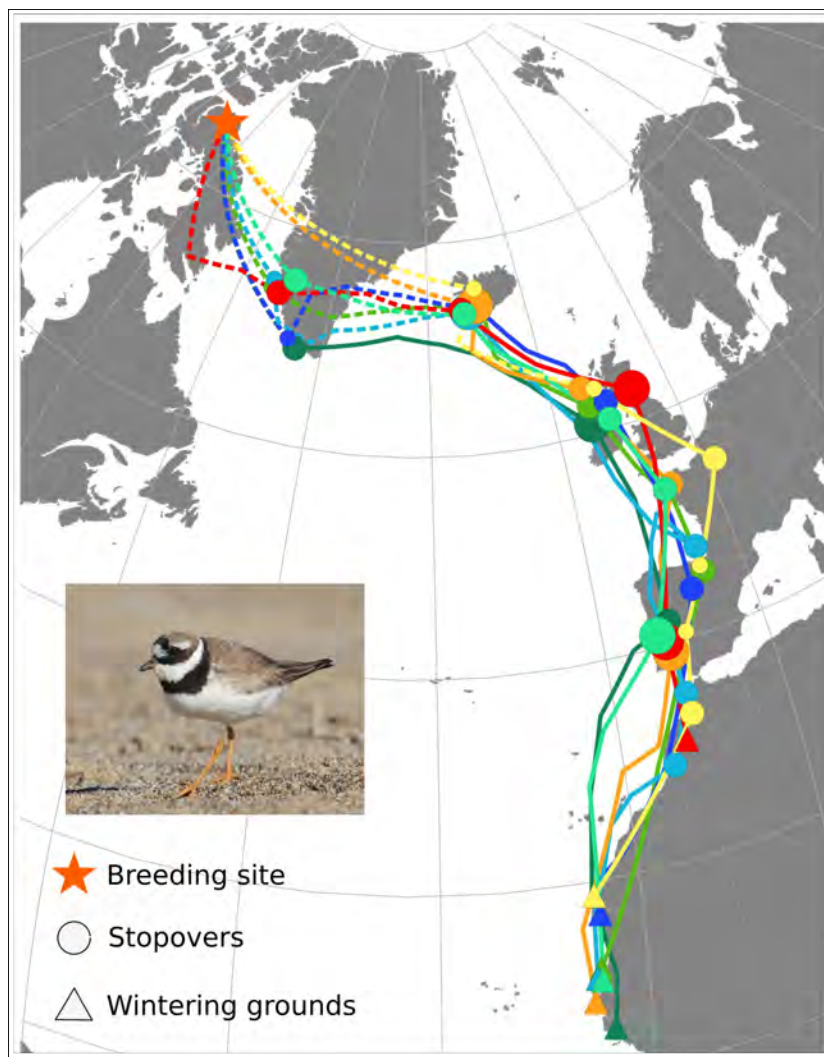


Figure 2: Exemple de migration printanière du pluvier grand-gravelot (*Charadrius hiaticula*), un limicole nichant dans le Haut Arctique. Figure tirée de Léandri-Breton et al. (2019). Photo par Aaron Maizlish.

Les oiseaux qui migrent sur de longues distances sont considérés comme étant particulièrement à risque d'être exposés au phénomène de désynchronisation (Both, 2010; Both et al., 2010). En effet, il est difficile pour ces oiseaux de prévoir les conditions qu'ils rencontreront sur leurs aires de reproduction, lorsque celles-ci se trouvent à des milliers de ki-

lomètres de leurs aires d'hivernage et que le réchauffement n'est pas uniforme le long de leur corridor migratoire (Gwinner, 1996; Both, 2010; AMAP, 2017). La phénologie de la reproduction peut aussi être influencée par plusieurs autres facteurs externes, tels que les conditions durant la migration, la période de fonte de la neige ou l'abondance de prédateurs sur les aires de reproduction (Ahola et al., 2004; Liebezeit et al., 2014; Smith et al., 2010).

Oiseaux insectivores de l'Arctique

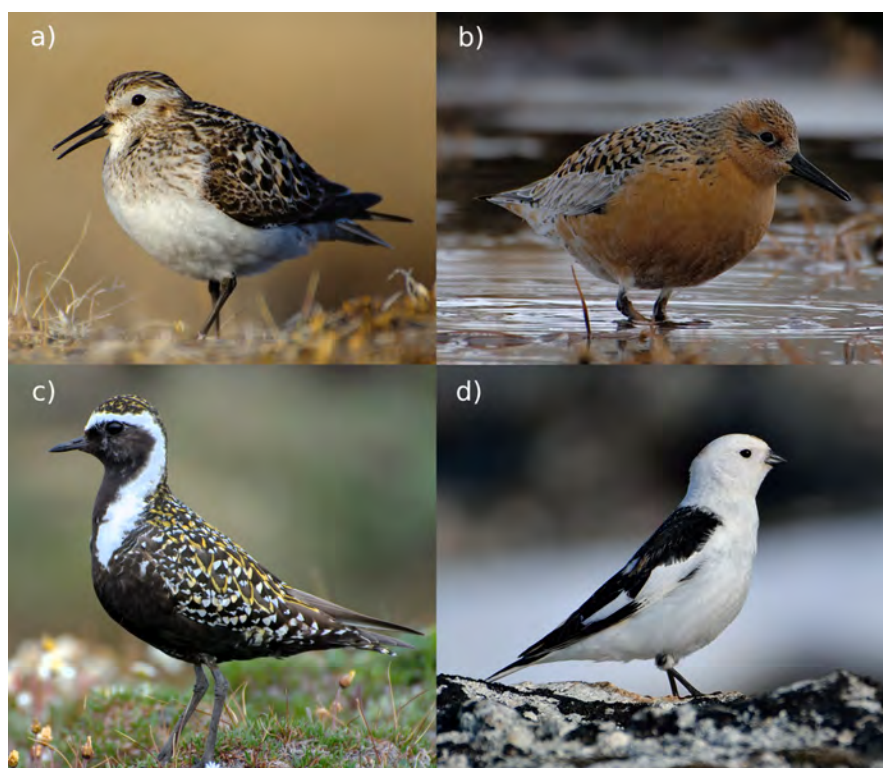


Figure 3: Exemples d'oiseaux insectivores nichant en Arctique. a) Bécasseau de Baird (*Calidris bairdii*); b) Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*); c) Pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*); d) Plectrophane des neiges (*Plectrophenax nivalis*). Photos par Andréanne Beardsell.

Les oiseaux insectivores, qui regroupent entre autres les passereaux et les limicoles (oiseaux de rivage), constituent un des principaux groupes de vertébrés terrestres qui fréquentent l'Arctique en été (Figure 3; Richards and Gaston, 2018). Ils font partie des consommateurs

à risque d'une perte de synchronie avec leurs ressources alimentaires. En effet, ils se reproduisent dans un environnement très saisonnier et migrent sur de longues distances (Figure 2). Afin de mener à bien leur reproduction, ces oiseaux dépendent de la consommation d'arthropodes, comprenant des insectes et des araignées (Richards and Gaston, 2018). Après leur longue migration printanière et avant que le court été arctique ne se termine, ces oiseaux doivent acquérir des ressources pour produire et incuber leurs œufs, élever leurs jeunes et effectuer leur migration vers le Sud (Klaassen et al., 2001; Piersma et al., 2003).

Toutes les étapes du cycle de reproduction des oiseaux insectivores génèrent une demande énergétique importante, tout particulièrement l'élevage des jeunes. En quelques semaines, les jeunes devront passer du poids d'un minuscule poussin naissant au poids d'un oiseau capable de migrer sur des milliers de kilomètres (Morrison and Hobson, 2004; Piersma et al., 2003; Schekkerman et al., 1998). Cet enjeu est un peu différent pour les limicoles et pour les passereaux, qui sont respectivement nidifuges et nidicoles. En effet, alors que les jeunes passereaux sont nourris par leurs parents au nid, les jeunes limicoles quittent le nid dès les premiers jours et s'alimentent de manière autonome, en repérant les arthropodes se déplaçant sur la toundra (Holmes, 1966; Schekkerman and Boele, 2009). Il est donc probable que les jeunes limicoles soient plus sensibles à une variation de disponibilité de nourriture, étant donné leur inexpérience et leur plus grand besoin énergétique dû à une plus grande activité motrice (Schekkerman and Visser, 2001). Le régime alimentaire des jeunes passereaux et limicoles est toutefois assez diversifié, comprenant des araignées et des insectes adultes ou larvaires, incluant beaucoup de diptères, notamment des chironomes et des tipules (larves et adultes), ainsi que des coléoptères, selon leur disponibilité (Baker, 1977; McDermott, 2017; Seastedt, 1980; Wirta et al., 2015).

Les arthropodes arctiques sont une ressource alimentaire dont la disponibilité est limitée dans le temps. En effet, en raison d'adaptations diverses liées à la forte saisonnalité de l'Arctique, une grande part des insectes apparaît massivement durant une courte durée, ce qui tend à générer un « pic » de disponibilité d'arthropodes pour les oiseaux insectivores (Danks,

2004; Maclean and Pitelka, 1971; Corbet and Danks, 1973). Ainsi, les oiseaux insectivores ont avantage à synchroniser l'élevage de leurs jeunes avec cette période de forte disponibilité d'arthropodes, pour maximiser le taux de croissance des jeunes (McKinnon et al., 2012; Meltofte et al., 2007) et donc la probabilité de produire des descendants matures (Drent and Daan, 1980).



Figure 4: Exemples d'arthropodes consommés par les oiseaux insectivores de l'Arctique. a) *Diptera* : *Tipulidae*, b) *Araneae* : *Lycosidae*, c) *Diptera* : *Culicidae* d) *Diptera* : *Muscidae*. Photos par Fiona Paton.

Disponibilité des arthropodes

Bien évaluer les risques de désynchronisation trophique pour les oiseaux insectivores de l'Arctique ne peut se faire sans examiner les facteurs pouvant influencer la disponibilité de leur source de nourriture principale, les arthropodes. La disponibilité des arthropodes pour les oiseaux est définie ici comme une combinaison de leur activité et de leur abondance, qui déterminent ensemble ce qui est disponible pour les oiseaux cherchant leur nourriture sur le sol (Bolduc et al., 2013; Schekkerman et al., 1998; Richards and Gaston, 2018). L'activité

et l'abondance des arthropodes sont influencées par différents paramètres environnementaux via plusieurs mécanismes.

Tout d'abord, puisqu'ils sont ectothermes, le développement et la croissance des arthropodes dépendent de la température (Schowalter, 2016). En effet, la croissance des arthropodes ne peut se faire qu'à partir d'un certain seuil de température, qui peut être aussi bas que le point de congélation chez les espèces arctiques (Danks, 2004; Birkemoe and Leinaas, 2000). D'autre part, le temps nécessaire pour compléter le développement des arthropodes est plus court à des températures plus chaudes. Par exemple, une espèce de collembole arctique se développe deux fois plus rapidement à 10°C qu'à 5°C (Birkemoe and Leinaas, 2000). Une relation analogue existe aussi chez des moustiques se développant dans les mares arctiques, qui se développent plus rapidement et émergent donc plus tôt lorsque ces mares sont plus chaudes (Culler et al., 2015). Les arthropodes arctiques sont donc très sensibles à la température quotidienne, dont l'effet additif est exprimé en degrés-jours, un terme qui traduit l'accumulation, au cours de la saison, des températures au-dessus d'un certain seuil (p. ex : somme des températures quotidiennes au-dessus de 0°C ; Schowalter, 2016). En Arctique, la température cumulative permet de prédire, avec la température quotidienne, une part importante de la variation de disponibilité quotidienne d'arthropodes à un site donné (Bolduc et al., 2013; Tulp and Schekkerman, 2008; Shaftel and Rinella, 2017).

La variation quotidienne de disponibilité des arthropodes est aussi reliée à la variation du niveau d'activité des arthropodes arctiques (p. ex. vol ou mouvement au sol), qui est lui-même affecté par la température extérieure (Danks and Oliver, 1972; Høye and Forchhammer, 2008b; Asmus et al., 2018). De plus, l'abondance totale d'arthropodes est également susceptible d'être influencée par la température, puisque le taux de croissance maximal des populations d'insectes arctiques est lié positivement à la température. Cela suggère que dans un contexte arctique, des températures plus élevées devraient être associées à une plus grande abondance d'arthropodes (Frazier et al., 2006).

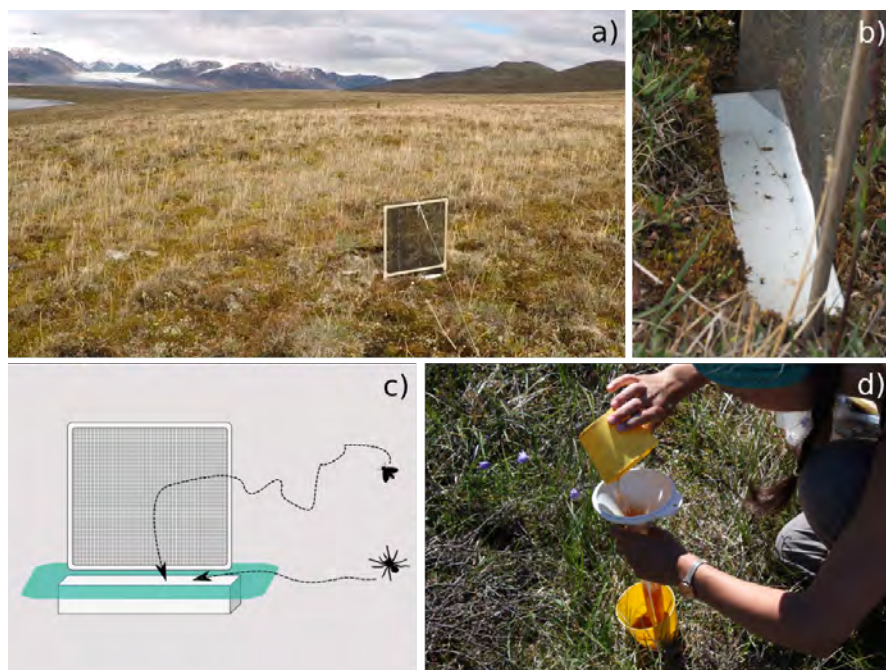


Figure 5: Méthodes de mesure de la disponibilité quotidienne d'arthropodes. a) et b) Modèle de piège à fosse modifié utilisé dans la majorité des sites d'études (ici, à l'île Bylot), c) schématisation du fonctionnement des pièges à fosse modifiés d) Collecte d'échantillon au moyen des pièges à fosse (pièges Barber) utilisés à Zackenberg (Groenland ; ici, à Narsarsuaq, Groenland).

L'effet de la température sur les arthropodes est modulé par celui de la radiation incidente (Asmus et al., 2018). Ainsi, plusieurs arthropodes arctiques présentent des adaptations morphologiques ou comportementales leur permettant de maximiser la radiation incidente à laquelle ils sont exposés et ainsi d'augmenter leur température corporelle (Danks, 2004; Strathdee and Bale, 1998). L'effet de la radiation sur l'activité est cependant plus marqué chez les arthropodes se déplaçant directement sur le sol que chez ceux volant à basse altitude (Høye and Forchhammer, 2008b; Bolduc et al., 2013).

La couverture de neige est un autre facteur qui affecte la disponibilité des arthropodes pour les consommateurs, et les mécanismes qui modulent son effet sont variables. Par exemple, un couvert neigeux fondant rapidement permet aux insectes ayant hiverné sous la neige de devancer leur cycle de reproduction et favorise le réchauffement du sol via la

radiation incidente (Danks, 2004; Strathdee and Bale, 1998; Bowden et al., 2015b). La date de fonte de la neige peut donc avoir une influence directe sur la date d'émergence (Høye and Forchhammer, 2008a). De plus, la quantité de neige au printemps peut affecter la disponibilité de l'eau pour les arthropodes durant l'été, notamment pour les larves se développant dans des étangs issus de l'eau de fonte (Bowden et al., 2015b; Lamarre et al., 2018; Danks, 2007). De la même manière, les précipitations durant l'été sont indicatrices de la disponibilité en eau, mais sont également susceptibles d'avoir des effets négatifs sur les déplacements et l'activité d'arthropodes volant, et d'ainsi réduire leur disponibilité quotidienne pour les consommateurs (Bolduc et al., 2013; Asmus et al., 2018).

L'effet des facteurs météorologiques sur les arthropodes prend plusieurs formes et est donc très complexe. En effet, ils peuvent avoir une influence différente selon les groupes fonctionnels ou les espèces, ainsi que selon les stades du cycle de vie, qui ne sont pas tous aussi sensibles aux signaux extérieurs (Bowden et al., 2015b; Danks, 1999). Ces facteurs peuvent également avoir des effets indirects sur les arthropodes. Par exemple, le réchauffement peut mener à une augmentation de la productivité primaire associée à une perte de qualité nutritionnelle qui peut négativement impacter l'abondance des arthropodes herbivores (Wolti et al., 2020). Malgré toute la variabilité inhérente à la biologie spécifique des différents taxons, les éléments détaillés ici montrent qu'il y a lieu de s'attendre à ce que le bouleversement des conditions environnementales en Arctique entraîne des changements dans la disponibilité globale des arthropodes pour les oiseaux insectivores. En fait, de telles modifications ont déjà été observées, particulièrement au niveau de la phénologie des arthropodes, qui a tendance à devenir de plus en plus hâtive dans le Haut Arctique (Høye et al., 2007; Reneerkens et al., 2016). Suite à une hausse de la température, des changements ont aussi été observés dans l'abondance et la composition des communautés (Bowden et al., 2018; Loboda et al., 2017; Koltz et al., 2018).

Désynchronisation trophique en Arctique : état de la situation

Considérant la sensibilité des arthropodes ectothermes à la température, le réchauffement observé et prévu en Arctique pourrait mener à un décalage entre la reproduction des oiseaux insectivores et le pic d'abondance de leurs ressources alimentaires. Le réchauffement pourrait cependant augmenter la quantité globale d'arthropodes disponibles pour les oiseaux durant leur période de reproduction et ainsi réduire les effets d'une désynchronisation.

Des exemples de désynchronisation trophique ont été observés chez des oiseaux insectivores en Arctique, mais l'ampleur du décalage est assez hétérogène (Senner et al., 2017; Saalfeld et al., 2018; Reneerkens et al., 2016; Kwon et al., 2019). De plus, les conséquences de cette possible désynchronisation sont loin de faire l'objet d'un consensus. En effet, alors que certaines études rapportent des conséquences négatives d'une désynchronisation sur le taux de croissance ou la survie des jeunes limicoles, plusieurs rapportent une absence d'effet (McKinnon et al., 2012; Senner et al., 2017; Leung et al., 2018; Corkery et al., 2019). Un élément plus consensuel est l'effet de la quantité de nourriture disponible, qui a été identifiée à plusieurs reprises comme un élément affectant le succès de la reproduction des oiseaux insectivores en Arctique (Pérez et al., 2016; Machín et al., 2018; Meltofte et al., 2007).

Des études récentes montrent que la synchronie entre les oiseaux et leurs ressources n'est pas le seul facteur à prendre en compte pour comprendre la dynamique de disponibilité des arthropodes pour les oiseaux insectivores. Par exemple, une étude réalisée à Zackenberg (Groenland) montre que ce n'est pas la désynchronisation trophique, mais plutôt l'interaction entre l'abondance maximale et la durée du pic d'abondance qui affecte la croissance des jeunes limicoles (Reneerkens et al., 2016). A Utqiagvik (Alaska), il a aussi été montré que le degré de désynchronisation trophique n'est pas un indicateur fiable de la quantité de nourriture disponible pour les jeunes oiseaux, vraisemblablement en raison de la variabilité quotidienne due à la météo (Saalfeld et al., 2018). D'autre part, McKinnon et ses collaboratrices-teurs ont obtenu des résultats montrant qu'à Churchill (Manitoba), lorsque

les jeunes limicoles sont désynchronisés avec leurs ressources et que la température ambiante est plus élevée, un taux de croissance élevé peut être maintenu grâce à la réduction des coûts énergétiques associés à la thermorégulation (McKinnon et al., 2013). Ainsi, bien que la désynchronisation trophique et le manque d'arthropodes puissent avoir des conséquences négatives sur les oiseaux, il est nécessaire de prendre en compte plusieurs paramètres pour espérer comprendre l'effet net du réchauffement sur les ressources alimentaires et la démographie des oiseaux.

Problématique

La problématique de mon étude se situe à l'intersection de plusieurs enjeux. D'une part, il est indéniable que les conditions météorologiques influencent les paramètres de la disponibilité des arthropodes et que ces conditions sont en grande transformation en raison des changements climatiques. D'autre part, il est clair que des transformations de la disponibilité des arthropodes peuvent avoir des impacts sur les oiseaux insectivores, même s'il n'existe pas de consensus à ce sujet. Cela dit, comment prédire les changements futurs de cette dynamique, puisque nous n'avons jamais assisté à une transformation des conditions environnementales aussi grande que celle qui est prévue ? Plusieurs équipes se sont penchées sur cette question, malgré les défis liés à la rareté des suivis à long terme en Arctique. Des modèles prédictifs de la disponibilité quotidienne des arthropodes en fonction des conditions météorologiques locales ont donc été créés pour divers sites, permettant dans certains cas d'étendre les prédictions de modèles au passé pour comprendre l'ampleur des changements historiques (Bolduc et al., 2013; Tulp and Schekkerman, 2008; Shaftel and Rinella, 2017). De plus, un suivi de près de 30 ans a permis de constater localement des changements dans la phénologie des arthropodes en lien avec les changements climatiques (Høye et al., 2007; Bowden et al., 2018). Bien qu'importantes pour la compréhension des effets de la météo sur les arthropodes, ces études ne couvrent au final qu'une faible variation de température comparativement à l'ampleur attendue du réchauffement (p. ex. van der Bilt et al., 2019).

Substituer le temps par l'espace

Pour améliorer notre capacité à anticiper l'impact potentiel du réchauffement sur la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux arctiques, il est possible d'utiliser une approche de substitution du temps par l'espace (en anglais : *space-for-time* ; Pickett, 1989). Le principe de cette approche est d'utiliser la variation contemporaine d'un paramètre à travers l'espace pour comprendre ou prédire les variations de ce paramètre dans le temps (Blois et al., 2013). Il s'agit donc de se baser sur ce qui peut être mesuré actuellement pour émettre des hypothèses et enrichir notre compréhension de phénomènes qui ne sont pas observables sur une courte échelle de temps. Cette approche est couramment utilisée en écologie pour anticiper les conséquences associées aux changements climatiques (p. ex. Berteaux et al., 2014; Becker-Scarpitta et al., 2019; Kankaanpää et al., 2019). Il est aussi intéressant de noter que la substitution du temps par l'espace est largement utilisée dans les médias grand-public et dans l'imaginaire collectif, par exemple lorsqu'on anticipe que le climat de la ville de Montréal ressemblera à celui de Washington D.C. dans 30 ans (Lepage, 2019).

L'approche de la substitution du temps par l'espace comporte certaines limites et soulève plusieurs débats dans la littérature scientifique. En effet, alors que certaines équipes ont pu montrer une bonne performance de modèles basés sur cette approche (Blois et al., 2013; Elmendorf et al., 2015), d'autres ont obtenu des résultats beaucoup moins concluants (La Sorte et al., 2009). De plus, les travaux d'Elmendorf et ses collaboratrices-teurs montrent que cette approche peut avoir tendance à surestimer l'effet du réchauffement climatique sur certains processus écologiques, ce qui peut biaiser l'estimation de l'amplitude des effets des changements climatiques (Elmendorf et al., 2015). Cependant, une étude récente portant sur des processus biologiques du sol subarctique montre que la réaction d'un système aux variations météorologiques peut être plus marquée à court terme qu'à long terme (Walker et al., 2020). De tels résultats montrent que des conclusions basées sur des suivis à plus court terme sont à analyser avec précaution et que dans le contexte présent, l'approche de la substitution du temps par l'espace pourrait mieux représenter les conséquences à long terme des

changements climatiques. D'autre part, les prédictions basées sur les relations dans l'espace ont tendance à être plus adéquates pour des mesures synthétiques (p.ex. les traits d'une communauté écologique ; Elmendorf et al., 2015).

L'échelle temporelle des processus écologiques étudiés doit aussi être considérée pour identifier la meilleure approche à utiliser pour prédire les impacts potentiels des changements climatiques. En effet, il peut y avoir des délais variables entre un changement environnemental et une réponse écologique à un endroit donné. Ainsi, la performance de l'approche de substitution du temps par l'espace devrait varier selon l'ampleur du délai et la vitesse du changement climatique (Damgaard, 2019; La Sorte et al., 2009). En réponse à ces diverses considérations, plusieurs autrices-teurs recommandent de combiner, lorsque possible, des données de séries temporelles (suivies à moyen ou long terme) avec des données spatiales pour mieux prédire les impacts du réchauffement climatique (Frenne et al., 2013; Damgaard, 2019).

Objectifs et hypothèses

L'objectif de cette étude est d'examiner la relation entre la température estivale et la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux insectivores nichant dans l'Arctique. Nous proposons d'utiliser une approche multi-site et de substitution du temps par l'espace pour évaluer les impacts potentiels du réchauffement sur les arthropodes. Notre hypothèse générale est que la température cumulative durant l'été est une variable structurant les variations de disponibilité des arthropodes pour les oiseaux. Nous prédisons que plus la température cumulative sera élevée, plus la date du pic d'abondance des arthropodes sera hâtive. Nous prédisons également que plus la température cumulative sera élevée, plus la biomasse d'arthropodes disponible pour les oiseaux sera élevée au cours d'un été donné.

Pour tester ces hypothèses, nous avons réuni les données de suivis de phénologie et de biomasse d'arthropodes provenant de 19 sites répartis dans l'Arctique circumpolaire et

le Subarctique. Ces sites couvrent près de 30 degrés de latitude et sont tous des lieux de nidification d'oiseaux insectivores. Pour chaque saison d'échantillonnage, nous avons extrait trois paramètres décrivant la phénologie et la biomasse d'arthropodes disponible pour les oiseaux insectivores (Figure 6).

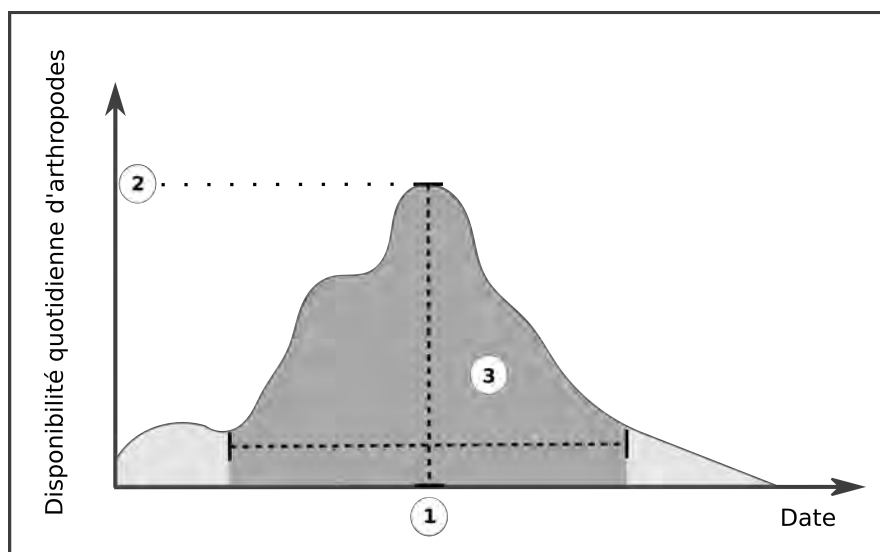


Figure 6: Schématisation des paramètres de la disponibilité des arthropodes. 1) Date du pic de biomasse. 2) Biomasse maximale (ou pic de biomasse). 3) Biomasse saisonnière (aire sous la courbe, en gris foncé).

Premièrement, la date du pic de biomasse est un paramètre qui renseigne sur la phénologie des arthropodes. La date du pic est un indice qui informe, dans une certaine mesure, sur le meilleur moment pour élever les jeunes oiseaux insectivores durant l'été. Deuxièmement, la valeur maximale de biomasse d'arthropodes capturés dans les trappes donne un indice de la quantité maximale de nourriture disponible pour les oiseaux durant l'été. La biomasse maximale est un paramètre extractible de manière standardisée et facilement comparable entre les années et les sites échantillonnés. Finalement, la biomasse saisonnière, qui peut être visualisée comme l'aire sous la courbe durant une période fixe entourant la date du pic de biomasse, donne une indication plus élargie de la quantité de nourriture potentiellement disponible pour les jeunes oiseaux durant leur période de croissance. Il est pertinent de prendre en compte un tel paramètre, puisque la période de forte demande énergétique des jeunes

dure un certain temps et qu'une quantité de nourriture suffisamment élevée doit être disponible durant toute cette période pour que la croissance des jeunes soit optimale. Ensemble, ces trois paramètres renseignent sur la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux insectivores. Pour évaluer la relation entre les conditions météorologiques et la disponibilité des arthropodes, nous avons élaboré des modèles incluant la température estivale cumulative et d'autres covariables (phénologie de la fonte de la neige, précipitations, radiation) comme variables explicatives.

CHAPITRE 1

LE RÉCHAUFFEMENT PEUT AVANCER LA PHÉNOLOGIE ET AUGMENTER LA DISPONIBILITÉ D'ARTHROPODES POUR LES OISEAUX DU HAUT ARCTIQUE

1.1 Résumé en français de l'article

La disponibilité des arthropodes est un l'un des éléments essentiels au succès de la reproduction des oiseaux insectivores nichant en Arctique. En effet, la croissance optimale des jeunes ne peut se réaliser que s'ils sont en mesure de s'alimenter adéquatement durant cette période. Les organismes arctiques sont particulièrement exposés au réchauffement climatique actuel et sont donc susceptibles d'être particulièrement affectés par celui-ci. De plus, l'effet du réchauffement climatique sur leur phénologie est susceptible d'être variable selon les groupes, ce qui pourrait engendrer une désynchronisation trophique (en anglais: *trophic mismatch*) entre les oiseaux et leurs proies. Afin de mieux évaluer le risque que les oiseaux se désynchronisent par rapport à leurs proies, un des éléments à considérer est la sensibilité des arthropodes au réchauffement du climat. Au moyen de données provenant de 19 sites arctiques et subarctiques répartis le long d'un large gradient de température, nous avons donc examiné l'effet de la température sur la phénologie et la biomasse d'arthropodes disponible pour les oiseaux durant la reproduction. Nos prédictions étaient que des températures plus élevées seraient associées à des dates de pic de biomasse d'arthropodes plus hâtives et à des biomasses maximales et saisonnières plus élevées. Tel qu'attendu, nos résultats montrent que la date du pic de biomasse est devancée quand la température estivale est plus élevée. Cet effet n'est cependant pas très marqué à l'échelle de notre gradient. En effet, pour une augmentation de température estivale de 80 degrés-jours (soit environ 2°C d'augmentation de la température moyenne estivale) nos résultats montrent un devancement de la date du pic de biomasse de

seulement 4 jours. Nos résultats montrent aussi que la relation entre la température et la biomasse (maximale et saisonnière) n'est pas linéaire. En effet, les températures plus élevées sont associées à des biomasses d'arthropodes plus élevées, mais seulement en-dessous d'un certain seuil de température estivale (< 114 à 177 degrés-jours). Au delà de ce seuil, nous n'avons observé aucune relation entre la température et la biomasse d'arthropodes. En se basant sur l'approche de substitution du temps par l'espace (en anglais: *space for time*), et en considérant les effets combinés de la température sur la phénologie et la biomasse des arthropodes, notre étude suggère que les risques de désynchronisation trophique pourraient être moindres qu'anticipé, particulièrement pour les oiseaux du Haut Arctique.

L'article présenté ici est intitulé «*Warming can advance phenology and increase arthropod availability for High Arctic birds*». Il est le fruit d'une large collaboration internationale et sera soumis à la revue *Global Change Biology*. En tant que première autrice, j'ai rassemblé les données récoltées par les différentes équipes, participé à la récolte et au tri des arthropodes de Bylot, réalisé les analyses statistiques, rédigé la première version de l'article et coordonné ses corrections. Pierre Legagneux a participé à l'idéation du projet, aux réflexions quant aux analyses statistiques et à la rédaction. Laura McKinnon a partagé les données d'arthropodes de Churchill et a participé à la révision de l'article. Jeroen Reneerkens a partagé des données de longueur d'arthropodes pour Zackenberg, a participé à la réflexion quant à la conversion des données d'abondance en biomasse pour ce même site et a participé à la révision de l'article. Nicolas Casajus a extrait les données météorologiques et les a converties dans un format utilisable pour les analyses. Élise Bolduc a contribué à la mise en place du protocole standardisé de récolte des arthropodes et a réalisé une première vague de standardisation des données d'arthropodes pour Alert, Bylot, Herschel et Southampton. Toke Høye a participé à l'idéation du projet et à la définition de ses objectifs ainsi qu'aux réflexions sur l'interprétation biologique des résultats. Dominique Berteaux a participé à diverses réflexions tout au long du projet ainsi qu'à la révision du mémoire. Joël Bêty m'a supportée et guidée lors de chacune des étapes de ce projet, dont l'identification des objectifs et hypothèses, la collecte de données auprès des collaborateurs, le choix des approches statistiques, l'interprétation biologique des

résultats et la rédaction du mémoire. Il est également en charge du suivi à long terme des arthropodes à l'île Bylot. Finalement, les autres autrices et auteurs qui suivent ont partagé les données récoltées à leurs sites d'étude respectifs, tel que détaillé ici :

- Kenneth F. Abraham : Akimiski
- H. River Gates : Cape Krusenstern
- Olivier Gilg : Hochstetter (à noter que ces données ont été ajoutées après l'évaluation du mémoire, suite à des discussions avec Olivier Gilg.)
- Marie-Andrée Giroux et Nicolas Lecomte : Igloolik
- Kirsty Gurney : Chipp River
- Richard Lanctôt et Sarah Saalfeld : Utqiagvik (anciennement Barrow)
- David B. Lank et Brett Sandercock : Nome
- Maria Leung et Don Reid : Herschel
- Joseph Liebezeit : Ikpikpuk et Prudhoe
- R.I. Guy Morrison : Alert
- Erica Nol et Laura McKinnon : Churchill
- David C. Payer : Canning River
- Jennie Rausch : Mackenzie Delta
- Daniel Ruthrauff : Colville
- Hans Schekkerman et Ingrid Tulp : Medusa Bay
- Paul A. Smith : Southampton Island
- Niels Martin Schmidt: Zackenberg

Warming can advance phenology and increase availability of arthropods for High Arctic birds

Aurélie Chagnon-Lafortune^{1,2}, Pierre Legagneux³, Laura McKinnon⁴, Jeroen Reneerkens⁵, Nicolas Casajus^{1,2}, Kenneth F. Abraham⁶, Élise Bolduc^{1,2}, H. River Gates^{7,8}, Olivier Gilg⁹, Marie-Andrée Giroux¹⁰, Kirsty Gurney^{11,12}, Richard Lanctot⁷, David B. Lank¹³, Nicolas Lecomte¹⁰, Maria Leung¹⁴, Joseph Liebezeit¹⁵, R.I. Guy Morrison¹⁶, Erica Nol⁴, David C. Payer¹⁷, Jennie Rausch¹⁸, Don Reid¹⁹, Daniel Ruthrauff²⁰, Sarah Saalfeld⁷, Brett Sandercock²¹, Hans Schekkerman²², Paul A. Smith²³, Niels Martin Schmidt²⁴, Ingrid Tulp²⁵, Toke Thomas Høye²⁶, Dominique Berteaux^{1,2} and Joël Bêty^{1,2}

¹Département de Biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada; ²Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique; ³Département de biologie, Chaire de recherche Sentinelle Nord sur l'impact des migrations animales sur les écosystèmes nordiques et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada; ⁴Department of Biology, Trent University, Peterborough, Ontario; ⁵Rudi Drent Chair in Global Flyway Ecology, Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), University of Groningen, Groningen, The Netherlands; ⁶Wildlife Research and Monitoring Section, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry, DNA Building, Trent University, Peterborough, Ontario; ⁷Migratory Bird Management, U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska, USA; ⁸Manomet Center for Conservation Sciences, Manomet, Massachusetts, USA; ⁹Laboratoire Chrono-environnement, UMR 6249 CNRS-UFC, Université de Franche-Comté, 25000 Besançon, France and Groupe de Recherche en Écologie Arctique, 21440 Francheville, France; ¹⁰Canada Research in Polar and Boreal Ecology and Centre d'études nordiques, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada; ¹¹Science and Technology Branch, Environment and Climate Change Canada, Saskatoon, Saskatchewan, Canada; ¹²Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada; ¹³Department of Biological Sciences, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada; ¹⁴Wild Tracks Ecological Consulting, Whitehorse, Yukon, Canada; ¹⁵Audubon Society of Portland, Portland, Oregon, USA; ¹⁶National Wildlife Research Centre, Environment and Climate Change Canada, Ottawa, Ontario, Canada; ¹⁷Alaska Region, US National Park Service, Anchorage, Alaska, USA; ¹⁸Canadian Wildlife Service, Environment and Climate Change Canada, Yellowknife, Northwest Territories, Canada; ¹⁹Wildlife Conservation Society Canada, Whitehorse, Yukon, Canada; ²⁰US Geological Survey, Alaska Science Center, Anchorage, Alaska, USA; ²¹Division of Biology, Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA; ²²SOVON, Nijmegen, The Netherlands; ²³Wildlife Research Division, Environment and Climate Change Canada, Ottawa, Ontario, Canada; ²⁴Arctic Research

Centre, Department of Bioscience, Aarhus University, Roskilde, Denmark; ²⁵Wageningen Marine Research, Wageningen University & Research, Den Helder, The Netherlands; ²⁶Arctic Research Centre and Department of Bioscience, Aarhus University, Rønde, Denmark;

1.2 Abstract

Arthropods are crucial food sources for many arctic migratory birds. The phenology of arthropods is expected to change rapidly under warmer climate, which could lead to trophic mismatch between insectivorous birds and their prey. Using data from 19 sites distributed across a large temperature gradient (Subarctic to High Arctic), we investigated the effects of temperature on arthropod phenology and arthropod biomass available to arctic birds during their breeding season. We predicted that higher summer temperature would be associated with earlier peak arthropod biomass as well as higher peak and seasonal biomass. As expected, our results showed earlier peak dates at higher temperature. However, this effect was not very strong with a 4-day shift in average peak date for an increase of 80 cumulative thawing degree-days. Moreover, the relationship between temperature and arthropod biomass was not linear. Higher temperatures were associated with higher peak and seasonal biomass but only under a certain temperature threshold. Over that threshold, we observed no relationship between temperature and arthropod biomass available to birds. Based on a space for time approach and considering the combined effects of temperature on phenology and biomass of arthropods, our study suggests that the risk of trophic mismatch could be lower than anticipated, especially for High Arctic birds feeding on a wide diversity of arthropods.

1.3 Introduction

There is global evidence of phenological shifts in major life history events associated with climate warming, and of heterogeneous responses among functional groups within a given food web (Thackeray et al., 2016; Parmesan and Yohe, 2003). Smaller organisms at a lower trophic level often respond with stronger phenological adjustments than larger organisms at higher trophic levels, which may lead to a trophic mismatch between consumers and their food source (Cohen et al., 2018; Both et al., 2009). Arctic ecosystems are currently warming much faster than anywhere else on earth (IPCC, 2014) and organisms at high latitudes generally advance their phenology faster than those at lower latitudes (Post et al., 2018). Hence, arctic food webs should be especially at risk of trophic mismatches between consumers and their resources (Post et al., 2009; Schmidt et al., 2017).

Insectivorous birds breeding in the Arctic and feeding on arthropods are expected to be negatively impacted by trophic mismatch caused by warming (McKinnon et al., 2012; Miller-Rushing et al., 2010). Arthropods are resident ectotherms and their phenology is strongly affected by local environmental conditions (Høye and Forchhammer, 2008a). On the other hand, migratory birds can travel long distances to reach their breeding grounds (e.g. Minton et al., 2010; Léandri-Breton et al., 2019) and their breeding phenology can be affected by a wide range of parameters and conditions encountered away from their breeding grounds (Bêty et al., 2003; Smith et al., 2010; Liebezeit et al., 2014; Reneerkens et al., 2016). Arctic and subarctic breeding birds have a relatively short window of time to reproduce, and food availability during the chick rearing period is especially critical as it can affect fitness through juvenile growth and survival (Reneerkens et al., 2016; Saalfeld et al., 2018; McKinnon et al., 2012). Arthropod availability for arctic birds is typically characterized by a short pulse of high arthropod abundance (Maclean and Pitelka, 1971; Danks, 2004) and depends on both arthropod activity and abundance, as birds mostly feed on active and visible prey (Schekkerman et al., 1998; Richards and Gaston, 2018).

The risk of mismatch and its potential consequences on arctic birds will strongly depend on the response of arthropods to warming. Longitudinal studies (time series) are commonly used to predict long-term effects of warming on wildlife (Parmesan, 2007; Root et al., 2003; Kharouba et al., 2018). However, there are few studies reporting the phenological responses of arctic arthropods to a prolonged increase in summer temperature (i.e. >25 years; Høye and Forchhammer, 2008a; Høye et al., 2013, 2014). Moreover, although highly useful, these longitudinal studies cover a relatively modest temperature increase compared to the level of warming predicted in some Arctic regions (Høye et al., 2014; van der Bilt et al., 2019). Finally, the period covered by longitudinal studies remains relatively short to anticipate long-term effects on food webs. Indeed, the composition of arthropod communities can change when they are exposed to warmer temperatures for several years, causing cascading effects on arthropod availability for consumers (Koltz et al., 2018; Schmidt et al., 2017).

The space-for-time substitution, which is based on the assumption that the variation of a parameter through space can be used to predict its variation through time, is another approach that could improve our assessment of the long-term effects of warming on arthropod availability for arctic birds (Pickett, 1989; Blois et al., 2013). The range of temperatures covered with such approach can overlap the expected temperature increase in the Arctic and allow comparisons between arthropod communities that have been shaped by long-term exposure to warmer temperature (Elmendorf et al., 2015; Kwon et al., 2019).

In order to improve our ability to anticipate the response of arctic arthropods to warming, and hence the potential consequences on birds, we used a pan-Arctic dataset of arthropod monitoring covering a large temperature gradient (from the Subarctic to the extreme High Arctic). Temperature could affect arthropod

phenology (e.g. date of peak biomass) but also arthropod biomass (Figure 7; Birkemoe and Leinaas, 2000; Forrest, 2016; Bolduc et al., 2013). The consequences of warming on the availability of arthropods for birds will depend on the strength of such combined effects. We predicted that higher temperatures will be associated to an earlier peak arthropod biomass and a higher arthropod biomass available for arctic breeding birds.

1.4 Methods

Arthropod data

Field sampling

Arthropods were sampled during the breeding season of arctic insectivorous birds (roughly June to August) at 19 sites distributed across arctic and subarctic bioclimatic zones (Figure 8; Walker et al., 2005; Leemans, 1992). Each site was sampled for 1 to 19 years, and over a period of 26 to 143 days in a given year (Table 1), fully covering the period of peak arthropod biomass.

Arthropods were sampled with passive pitfall traps, which measure both the abundance and the activity of surface-active and low-flying arthropods (Southwood and Henderson, 2000). This combined measure is used as a proxy of arthropod availability for birds (Bolduc et al., 2013; Schekkerman et al., 2003; McKinnon et al., 2012). At each study site, arthropods were sampled in the main habitat types used by shorebirds during their chick rearing period, which typically included two main habitats characterized by different water availability levels (e.g. dry upland and low wetland). Arthropods were collected using modified Malaise traps with rectangular white pitfall traps at most sites, except for Medusa Bay, Hochstetter and Zackenberg, where white or yellow round pitfall traps were used (Bolduc et al., 2013; Schmidt et al., 2016; Tulp and Schekkerman, 2008). We thus compared results obtained from these two trapping techniques before combining datasets (see below). The biomass of all arthropods was pooled, as arctic insectivorous birds typically consume a large diversity of species during the breeding season (Wirta et al., 2015; Seastedt, 1980; Baker, 1977). Collembolas and mites were excluded, as they are a negligible part of the sampled biomass and are considered too small to be valuable prey for chicks (Tulp and Schekkerman, 2008; Bolduc et al., 2013). We also excluded bumblebees and butterflies, as they were rarely captured by our traps but could induce high variation in biomass (Bolduc et al., 2013). They are also likely too big to be consumed by chicks (Kwon et al., 2019; Saalfeld et al., 2018; Schekkerman and Boele, 2009). Dry biomass for each trap was directly measured or estimated with equations using specimen length to convert abundance of individuals to dry mass (see Appendix S1 for details).

Data standardization

We performed a calibration experiment on Bylot Island in 2018 to assess the differences between trapping techniques (i.e. the different color and shape of pitfall traps). The experiment allowed us to standardize the datasets from Zackenberg, Hochstetter and Medusa Bay, by using a linear regression that links the biomass of arthropods captured with the two different types of traps (Appendix S2). After converting biomass values for these three sites, we calculated a standardized index of daily arthropod availability in mg/trap/day for all sites. This index allowed us to account for the variable number of traps (normally between 6 and 20 per sites) and for the differences in sampling frequency across sites (every day to every 3 days at all sites, except Zackenberg, Hochstetter and Chipp River, where sampling was done once a week). Habitats were pooled to obtain an estimate of arthropod availability at each site (McKinnon et al., 2012).

Arthropod phenology and biomass

Based on the seasonal changes in arthropod availability, we extracted three parameters for each year and field site: peak biomass, peak date and seasonal biomass. Peak biomass was defined as the highest recorded daily arthropod availability value (mg/trap/day), and peak date was the rounded median date of the sampling period when this value was observed (Visser et al., 2006). Zackenberg, Hochstetter and Chipp River data were excluded from peak date analyses, because the weekly sampling frequency strongly reduced the precision of the estimates compared to other sites. The seasonal biomass provides an index of seasonal availability that accounts for peak shape (width and peakedness), which is known to have an effect on trophic interactions (Reneerkens et al., 2016; Vatka et al., 2016). Seasonal biomass was calculated as the sum of daily biomass recorded over a period of 21 days centered on the peak date (sum of all mg/trap for the period corresponding to peak date ± 10 days). A 10-day period during which the cumulative biomass of arthropods is the highest can be seen as the most favorable hatch period for some insectivorous species like shorebirds (Leung et al., 2018; McKinnon et al., 2012). When possible, we also estimated seasonal biomass using a 31-day window. The correlation between the seasonal biomass estimates using 21-day or 31-day window was very high ($r=0.99$, $p<0.001$, $n=57$) and using a 21-day window allowed us to get larger sample size. Nevertheless, in 9 out of 84 year-sites, we were unable to estimate a seasonal biomass value, as the period of sampling did not fully cover the minimum time window around peak date. For 4 cases where only 3 days were missing, the window was slightly shifted earlier or later in order to include a full 21-day window of cumulative biomass (site and year: Canning in 2011, Mackenzie in 2011, Southampton in 2007, and Utqiagvik in 2010).

Weather data

In addition to temperature, parameters such as timing of snowmelt, precipitation and solar radiation are also known to affect arctic arthropods (Asmus et al., 2018; Bolduc et al., 2013; Høye and Forchhammer, 2008b). These variables were thus added as covariates in our statistical models (see below). Weather data used for our models were extracted from the global atmospheric reanalysis ERA-Interim (Dee et al., 2011). This model continuously integrates data from multiple sources (including satellites and weather stations) and validates its predictions with every update. Its outputs are global data grids of daily weather conditions since 1979 with a spatial resolution of 79 km² (Dee et al., 2011; Berrisford et al., 2009), from which we extracted daily data. This standardized approach allowed us to fill temporal and spatial gaps in weather datasets for all study sites. Despite errors inherent to this type of data, ERA-Interim predictions seem reasonably reliable at the local level (Wesslén et al., 2014; Simmons and Poli, 2015). Compared to other comparable reanalysis models, ERA-Interim also stands out for the consistency of its predictions for the Arctic region (Lindsay et al., 2014). ERA-Interim daily data included in our analysis were (1) average daily temperature, from which we calculated cumulative thawing degree-days (cumulative temperature above 0°C from June 5 to July 15, DD); (2) total daily precipitation, that we summarized as cumulative precipitation for the same period (PR); and (3) daily surface solar radiation, for which we used the average value for June and July (RAD). The June 5 to July 15 interval was chosen for temperature and precipitation, to capture for most sites the period between snow-free date and peak date, when these parameters should have their biggest effect on arthropod availability. Finally, we also included (4) snow-free date (SN), a good proxy for snowmelt phenology, which was extracted from an 8-day composite satellite dataset (MOD10A2) (O'Leary et al., 2017). This dataset provided standardized values across years and study sites starting from the year 2000, except for a few missing values caused by excessive cloud cover (9 cases out of 77 year-sites).

Statistical analysis

We analyzed the effect of temperature on the date of peak arthropod biomass, as well as on the peak biomass and the seasonal biomass separately. Based on previous studies, we created candidate models that included cumulative thawing degree-days (DD) and combinations of other weather covariates (for a full list, see Appendix S5; Bolduc et al., 2013; Tulp and Schekkerman, 2008; Høye and Forchhammer, 2008a; Shaftel and Rinella, 2017). These candidate models also included a segmented regression, to test for a change point in the relationship between temperature and arthropod parameters (Muggeo, 2003). Segmented regression was performed with the R package *segmented* (Muggeo, 2008), which iteratively fits linear regressions with varying

breakpoints, searching for the smallest 'gap' between regression lines (i.e. residual standard error; see also Ollerton et al., 2014).

We checked collinearity using the variation inflation factor (VIF), which was low (≤ 3) for all covariables included in the candidate models (Zuur et al., 2010). We also measured correlation between all variables using Pearson's correlation test. Model selection was based on the Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc), the lowest AICc value defining the best model. All analyses were performed using R 3.5.2 and model selection was done using the MuMIn package (R Core Team, 2018; Bartoń, 2018). To account for unequal sampling in our dataset (number of years of observations per site varying from 1 to 19), we used weighted linear regressions in which each site had a total weight of 1. This approach was preferred to mixed models because it allowed us to run segmented regressions using the same structure for all models, and hence test for non-linear effects using model selection based on AICc. In absence of non-linear effect, weighted linear regressions and mixed models using the within-group centering method (van de Pol and Wright, 2009) yielded similar outcomes (e.g. DD always appeared in the top models, and parameter estimates were virtually identical; see Appendix S6).

Model illustration

In order to illustrate the potential effects of warming on arthropod availability for birds, we built illustrative scenarios representing the effect of an increase of 80 DD (equivalent to a 2°C increase in average daily temperature between June 5 and July 15). We first generated hypothetical daily arthropod availability curves. These were based on predicted average peak date and biomass derived from our most parsimonious models for a i) relatively cold, Arctic site (current average of 50 DD) and ii) relatively warm, Low Arctic site (current average of 320 DD). We then calculated the predicted changes in arthropod availability at both sites following an increase of 80 DD, based on our models. To illustrate and discuss potential trophic mismatches between consumers and prey, we superimposed the current shorebird average hatching period recorded at sites with corresponding current temperatures for a cold and a warm site (respectively, Utqiagvik and Nome; Lanctot et al., 2016). We used hatching dates of the three most common shorebirds species at each site (Red Phalarope [*Phalaropus fulicarius*], Dunlin [*Calidris alpina*] and Pectoral Sandpiper [*Calidris melanotos*] for Utqiagvik, and Red-necked Phalarope [*Phalaropus lobatus*], Semipalmated Sandpiper [*Calidris pusilla*] and Western Sandpiper [*Calidris mauri*] for Nome). The range of the current hatching period was defined for each species by the average earliest and latest hatch dates recorded between 2010 and 2016, after excluding extreme values (upper and lower 5%) for each year.

1.5 Results

A total of 16,134 arthropod samples were collected during the breeding season of arctic insectivorous birds at 19 study sites (total of 84 year-sites). Weather conditions varied substantially between sites (Figure 9 and Appendix S3). Cumulative thawing degree-days on July 15 varied from 15 DD to 426 DD (see also Table 1). Snow-free dates and cumulative thawing degree-days were moderately correlated ($r = -0.45$, $p < 0.001$, $n = 75$), while cumulative precipitation and radiation were more strongly related ($r = -0.58$, $p < 0.001$, $n = 84$), and hence were never included in the same statistical model. Correlation was low between all other covariables ($r \leq 0.28$).

Average peak biomass varied from 6 to 433 mg/trap/day through the temperature gradient, while average seasonal biomass (assessed over the 21-day period centered on the peak date) varied from 77 to 4354 mg. Peak biomass and seasonal biomass were highly correlated ($r = 0.96$, $p < 0.001$, $n = 75$). Arthropod peak dates varied substantially within and between sites (50 days range), but site-averaged peak dates occurred within a month (between June 17 and July 18) across sites. Intra-site variation in peak date was substantial compared to inter-site variation (Figure 9 a). For instance, peak dates were spread over a 24-day period at one High Arctic site with long time series (Bylot Island, 13 years). This period included the average peak dates observed at 10 out of the 16 study sites with relatively precise peak date estimates (see methods). Hence, birds nesting on Bylot Island experienced arthropod phenology regularly observed in sites located in bioclimatic subzones A to D, that is to say in much warmer or colder sites.

Higher temperatures were associated with earlier arthropod peak dates (Table 2). The top model indicated that an increase of 20 DD advanced the peak date by one day on average ($b = -0.05$, 95% CI = -0.08 to -0.03; Figure 9a). The effects of snow-free date and precipitation on peak date improved model performance, but the confidence intervals of the slopes included zero (respectively, $b = 0.19$, 95% CI = 0.00 to 0.38 and $b = 0.10$, 95% CI = -0.02 to 0.22). We found evidence for a nonlinear effect of temperature on peak biomass and seasonal biomass, as the models with the lowest AICc values were the segmented models with DD as explanatory variable (Table 2). We found that DD had a positive effect on peak biomass, but only under a threshold of 114 DD (95% CI = 68 to 159 DD; Figure 9b). Below this threshold, an increase of 20 DD generated on average a 30 mg/trap/day increase of peak biomass ($b = 1.50$, 95% CI = 0.28 to 2.71). This effect was not significant above the 114 DD threshold ($b = -0.11$, 95% CI = -0.40 to 0.17). Similarly, temperature effect on seasonal biomass was detected only below a threshold of 177 DD (95% CI 97 to 256 DD; Figure 9c). Under this threshold, a rise of 20 DD increased seasonal biomass by 180 mg on average ($b = 10.0$, 95% CI = 3.39 to 16.68) while the relationship was not significant above the threshold ($b = -2.70$, 95% CI = -7.5 to 2.09). Excluding extreme values observed at

one site (Herschel) had marked influence on parameter estimate but it did not affect the main patterns (peak biomass: $b = 0.59$, 95%CI = 0.15 to 1.03, threshold = 144 DD, 95% CI = 70 to 218 DD; seasonal biomass: $b = 6.78$, 95% CI = 1.00 to 12.56, threshold = 129, 95%CI = 54 to 202).

Our illustrative scenarios of the potential effects of warming on arthropod availability were based on model-derived predictions for a relatively cold or warm site (current conditions of 50 DD or 320 DD, respectively). We predicted arthropod peak date and peak biomass values following an increase of 80 DD using the most parsimonious models (see above). The model predicted a 4-day shift in average arthropod peak date (Figure 10a-b), and, for the cold site only, an increase of peak arthropod biomass of 76 mg/trap/day (Figure 10a). Overlapping the predicted arthropod phenology and current bird breeding phenology indicated that the average arthropod phenological shift following an increase of 80 DD could be relatively weak compared to the wide range of current shorebird hatching dates (Figure 10a-b). Also, the phenological shift in arthropod peak date could be, at least partly, compensated by an increase in arthropod biomass in cold Arctic site, as some birds hatching before or after the peak date could have access to more arthropod biomass than under current conditions.

1.6 Discussion

Our results, based on pan-Arctic arthropod monitoring, support the hypothesis that higher temperatures can advance arthropod phenology and increase their availability for some insectivorous birds nesting in the arctic tundra. However, the effect of temperature on arthropod phenology was relatively weak across our large temperature gradient, with an average of a 1-day shift for an increase of 20 DD. Interestingly, the effect of temperature on arthropod availability (peak biomass and seasonal biomass) appeared to be non-linear, with a marked positive effect detected below a given temperature threshold. Considering the current range of shorebird breeding dates, our results based on space-for-time substitution indicate a relatively low risk of trophic mismatch under a warmer climate for bird populations feeding on a wide diversity of arthropods.

Our results highlight previously unknown relationship between temperature and biomass of arctic arthropods available to consumers. The responses of arctic arthropods to temperature can vary greatly, depending on species or functional group (Koltz et al., 2018), and hence several mechanisms could explain the non-linear effect of temperature on arthropod biomass available to birds foraging on the tundra. Higher temperatures can increase arthropod biomass through changes in body size, voltinism and population growth rates (Horne et al., 2015; Altermatt, 2010; Frazier et al., 2006). However, some arctic arthropods are also known to be declining in abundance or size with climate warming (Loboda et al., 2017; Bowden et al., 2015a). Such decline could be

due to indirect impacts of warming, such as a decrease in vegetation nutritive quality associated with increased plant productivity (Welti et al., 2020). Winter conditions, such as more frequent freeze-thaw events or lack of insulating snow cover, may also have a negative effect on arthropod abundance (Bale and Hayward, 2010). The lack of response observed above a given temperature threshold could be also due to species interactions and relatively low behavioral activity optimum (e.g. flight activity; Hodkinson et al., 1996; Kukul and Kevan, 1987; Asmus et al., 2018). Finally, the non-linear effect of temperature on arthropod biomass could be partly explained by the trapping technique used in our study. For instance, vegetation height and density at warmer sites may increase refuge availability to arthropods and hence reduce capture efficiency of pitfall traps. However, Asmus et al. (2018) showed that the effect of shrub on the abundance of arthropods captured in pitfall traps cannot be generalized to all taxa. Moreover, vegetation structure is fairly similar for our sites located below and above the threshold temperature (e.g. McKinnon et al., 2013; Nguyen et al., 2003; Legagneux et al., 2012; Schmidt et al., 2016). It is therefore unlikely that our trapping technique can explain the non-linear pattern and we remain confident that pitfall traps provide a good proxy for surface-active arthropods available for arctic insectivorous birds (Schekkerman et al., 2003; Tulp and Schekkerman, 2008). A better knowledge of the direct and indirect effects of temperature on arctic arthropod populations located below and above the temperature threshold is needed to fully explain the non-linearity.

The performance of space-for-time substitution in predicting the response of ecological systems to warming can be highly variable, especially because spatial variation often results from long-term processes, that can lead to under or overestimation of the short-term responses to warming (Elmendorf et al., 2015). The use of the space-for-time substitution approach to anticipate potential impacts of warming on arctic arthropods available for breeding birds relies on several assumptions, and hence, our conclusions must be interpreted with caution. The main assumptions of this approach are that 1) all arthropod communities sampled across our temperature gradient would react to a given temperature increase in a similar way or, if they do not, 2) community composition would change relatively quickly following warming, and hence the new community would then react similarly to communities currently found at warmer sites. As intra-community response to climate can be taxon dependent (Koltz et al., 2018), predicting how a current or a new community will react to environmental change is highly challenging. There is also a high spatial variability in species assemblages (Sikes et al., 2013; Hansen et al., 2016a,b), which makes it unlikely that all communities will transform exactly in the same manner under warmer climate. On the other hand, although the proportion of the different taxa vary greatly, there is a certain consistency in the dominant taxa in arthropod communities across the Arctic (Bolduc et al., 2013; Shaftel and Rinella, 2017, see also Appendix S4). Even if there is an inherent level of uncertainty, it is nonetheless possible that species turnover in arthropod communities could allow relatively rapid climate-induced changes in community composition (Koltz et al., 2018; Loboda et al., 2017), which would be compatible with our assumptions.

When considering the effect of temperature, other weather variables such as precipitation, timing of snowmelt or radiation had a marginal (or null) effect on arthropod phenology and biomass across our study sites. The weak effect of timing of snowmelt is surprising, considering previous work conducted at the site level (eg. Høye and Forchhammer, 2008a; Høye et al., 2014; Asmus et al., 2018). This likely results from the large temperature gradient covered by our study (see Appendix S3) and suggests that temperature is the dominant driver at a large geographical scale. However, it may also partly result from the inherent imprecision in snow phenology estimates that were based on composite satellite dataset (O'Leary et al., 2017). The minor role of summer precipitation in explaining seasonal variation in arthropod availability across the arctic was expected based on previous findings (Shaftel and Rinella, 2017; Asmus et al., 2018). Interestingly, the delayed arthropod peak dates observed in years of high summer precipitation are consistent with the large-scale trend reported by Thackeray et al. (2016). Such pattern could be due to the slight negative effect of precipitation on arthropod activity rate (Bolduc et al., 2013; Tulp and Schekkerman, 2008; Asmus et al., 2018).

While we acknowledge that our study provides a relatively simplified portrait of the potential effects of warming on arthropod availability for arctic birds feeding on a wide diversity of species, it represents the most extensive overview using data available at the circumpolar scale. Although tundra ecosystems should be strongly exposed to climate change in the future (IPCC, 2014; van der Bilt et al., 2019), it does not necessarily mean that they are highly vulnerable, as vulnerability also depends on sensitivity (Williams et al., 2008). Our study provides additional tools that can help evaluate the sensitivity of arctic wildlife and increase our ability to anticipate the effects of climate warming on arctic food webs.

1.7 Figures

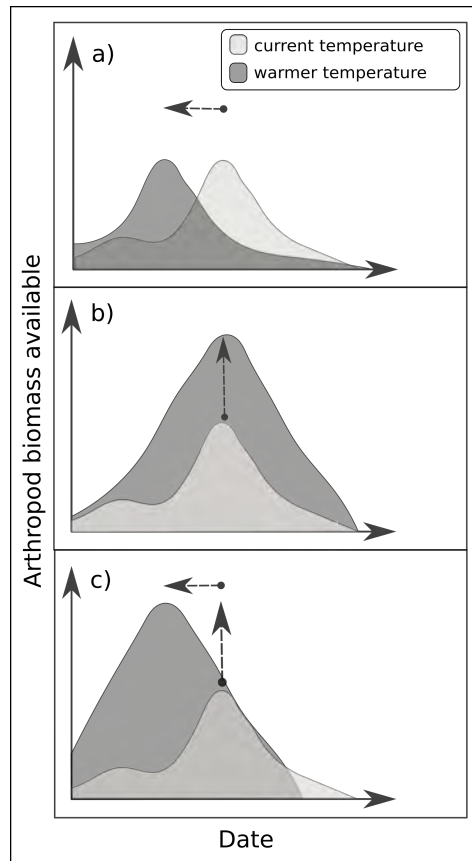


Figure 7: Schematic representation of the potential effects of warming on arthropod availability for insectivorous birds. Warmer temperatures could be associated with a) an earlier peak date, b) a higher peak and seasonal biomass, or c) both an earlier peak date and higher biomass.

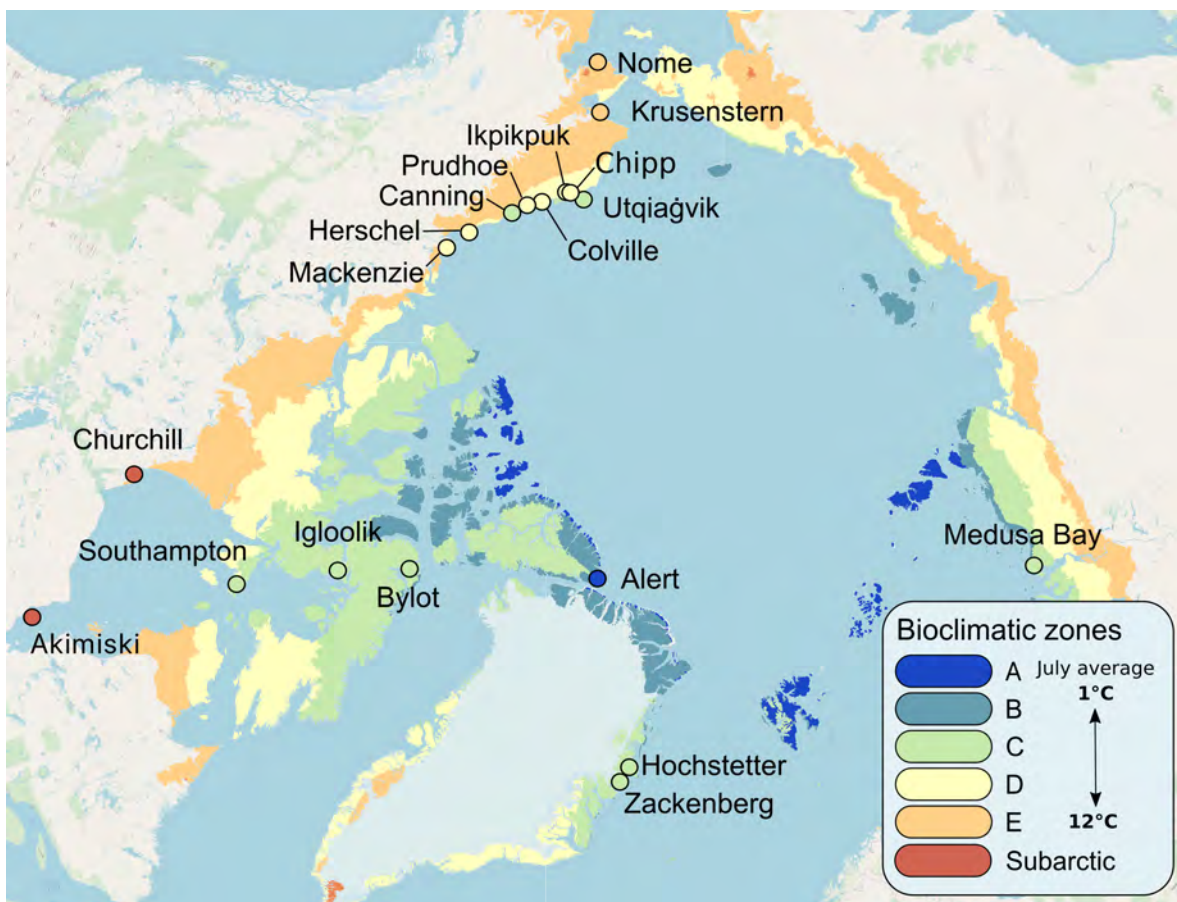


Figure 8: Circumpolar map indicating study site locations and their respective bioclimatic zones. Details on the study sites are provided in Table 1. The Circumpolar Arctic Vegetation Map bioclimatic zones represent gradients of temperature, vegetation structure and productivity (Walker et al., 2005).

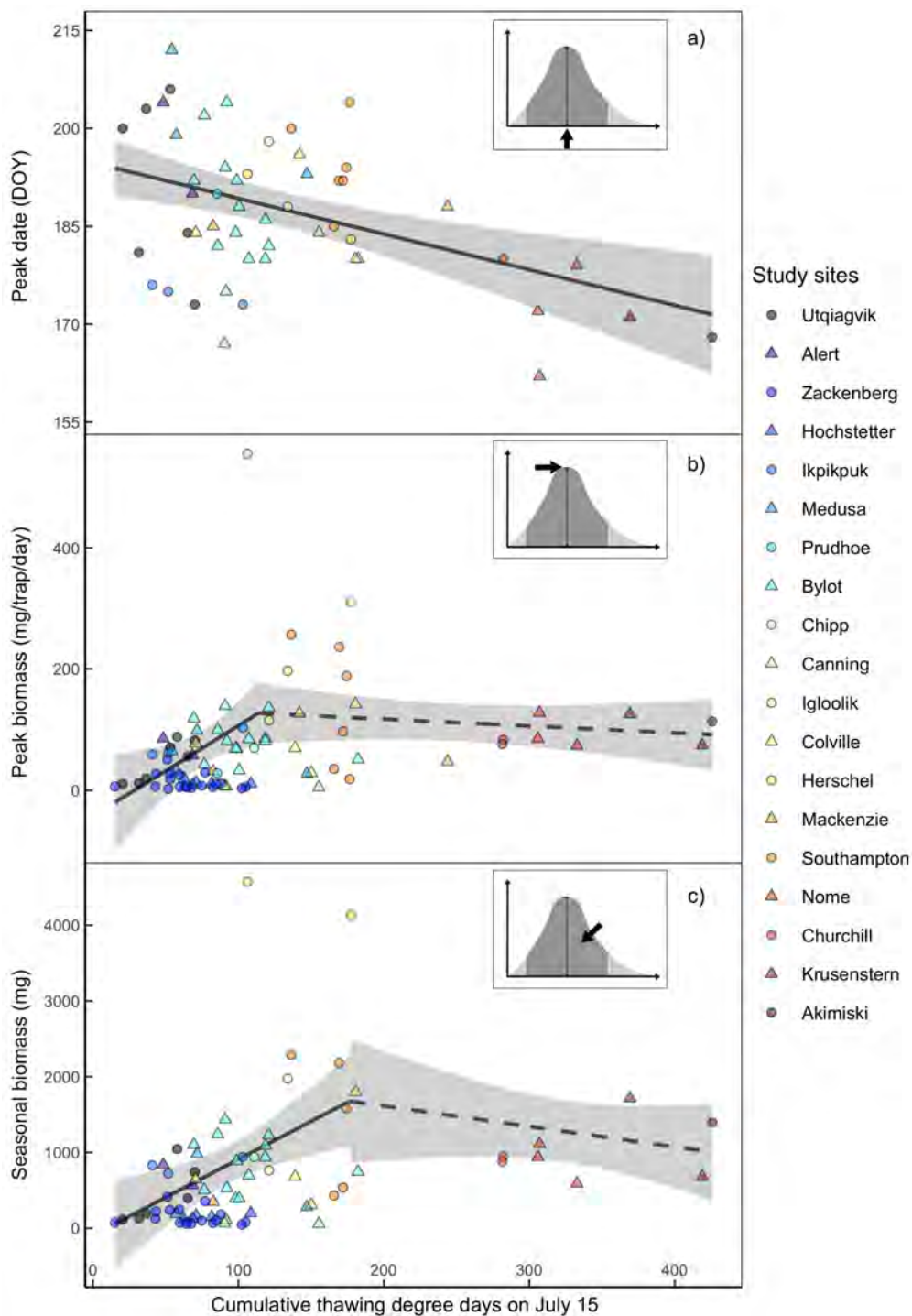


Figure 9: Relationship between cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15 and a) arthropod phenology (peak date), b) peak arthropod biomass and c) seasonal arthropod biomass (sum of daily biomass values for a 21-day period centered on peak date). Date is expressed in day of year, (DOY; 156 is June 5). Lines represent the fitted top-ranked models (linear or segmented regression) and the grey areas around them show the 95% confidence interval. Dashed lines indicate that the 95% confidence interval of the slope estimate includes zero.

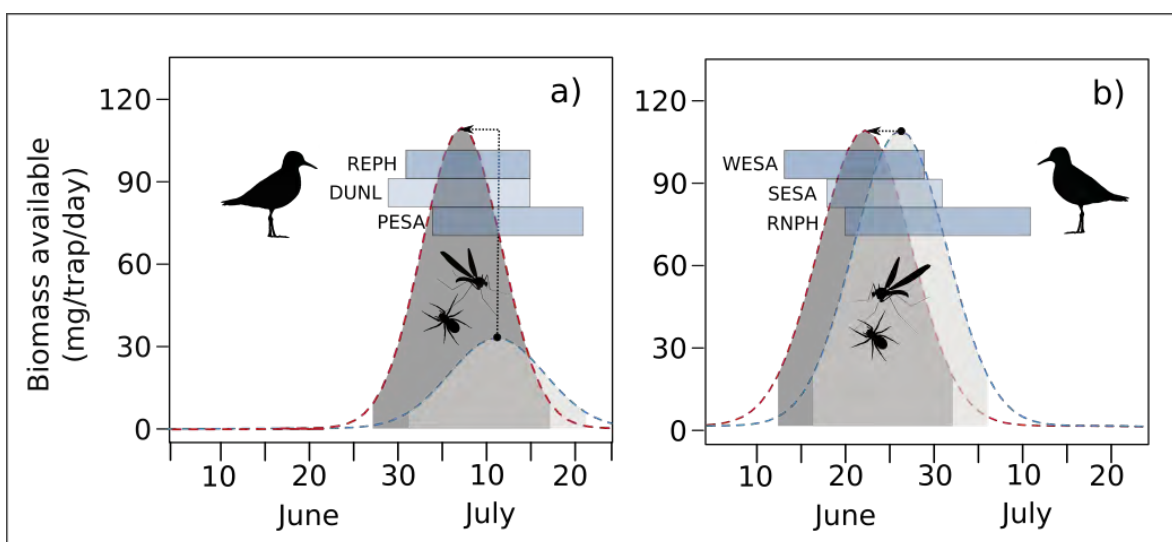


Figure 10: Illustration of the potential effects of warming on the availability of arthropods for generalist insectivorous arctic birds based on predictions of top-ranked models. The models predict date of peak biomass, peak biomass and seasonal biomass (sum of daily biomass values for a 21-day period centered on peak date; illustrated by grey area under the curve). Predictions were generated using the temperature currently observed in a) a relatively cold and b) a relatively warm arctic sites (i.e., current average of 50 and 320 cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15, respectively). Current arthropod availability (light grey area, blue dashed line) and predicted values (dark grey area, red dashed line) following an increase of 80 cumulative thawing degree-days are illustrated. Dashed lines are only illustrative, as the model does not predict daily biomass. Blue rectangles illustrate the range of current hatch dates for the most common shorebirds species observed at representative arctic sites (see methods). REPH = Red Phalarope, DUNL = Dunlin, PESA = Pectoral Sandpiper, WESA = Western Sandpiper, SESA = Semipalmated Sandpiper, RNPH = Red-necked Phalarope.

1.8 Tables

Table 1: Description of study sites

Site name	Mean summer temperature ¹	Coordinates	Sampling years
Utqiagvik (Barrow)	1.2°C	71°18'N, 156°45'W	2010-2016
Alert	1.5°C	82°29'N, 62°21'W	2007-2008
Zackenberg	1.6°C	74°28'N, 20°34'W	1998-2016
Hochstetter	2.0	75°09'N, 19°42'W	2011-2014, 2016-2017
Ikpikpuk	2.2°C	70°33'N, 154°43'W	2010-2012
Medusa Bay	2.4°C	73°20'N, 80°32'E	1996, 2000-2002
Prudhoe Bay	2.6°C	70°12'N, 148°27'W	2010
Bylot Island	3.1°C	73°80'N, 79°58'W	2005-2017
Chipp River	3.2°C	70°41'N, 155°18'W	2013
Canning River	3.5°C	70°26'N, 145°51'W	2010-2012
Igloolik	3.7°C	69°24'N, 81°48'W	2014, 2017
Colville	3.8°C	70°26'N, 150°41'W	2011-2017
Herschel Island	4.1°C	69°35'N, 138°55'W	2007-2008
Mackenzie Delta	4.9°C	69°22'N, 134°53'W	2011-2012
Southampton Island	5.0°C	63°59'N, 81°40'W	2006-2008, 2010-2012
Nome	8.3°C	64°27' N, 164°58' W	2010-2012
Churchill	8.4°C	58°45'N, 94°04'W	2010-2011
Cape Krusenstern	9.7°C	67°06'N, 163°29' W	2011-2012
Akimiski Island	11.7°C	53°00' N, 81°20'W	2009

¹ - Average June-July temperature of years included in our analysis, ERA Interim data.

Table 2: Model selection of the effect of weather ($\Delta AICc \leq 4$) on a) peak date b) peak biomass and c) seasonal biomass. DD = cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15; PR= cumulative precipitation between June 5 and July 15; SN= snow-free day; RAD = average June and July solar radiation; SEG = segmented regression. For more details on model selection, see Appendix S5.

a) Peak date					
	df	logLik	AICc	delta	weight
DD + PR + SN	5	-191.29	393.89	0.00	0.42
DD + SN	4	-192.70	394.25	0.36	0.35
DD + PR	4	-193.35	395.55	1.66	0.18
Null model	2	-205.13	414.52	25.75	0.00
b) Peak biomass					
	df	logLik	AICc	delta	weight
SEG DD	5	-460.63	932.14	0.00	0.61
DD	3	-464.70	935.7376	3.60	0.10
DD + RAD	4	-423.65	935.87	3.73	0.09
Null model	2	-465.95	936.07	3.93	0.09
c) Seasonal biomass					
	df	logLik	AICc	delta	weight
SEG DD	5	-555.18	1121.37	0.00	0.63
DD	3	-559.04	1124.48	3.11	0.13
DD + RAD	4	-558.08	1124.81	3.44	0.11
Null model	2	-562.04	1128.27	6.90	0.02

CONCLUSION GÉNÉRALE

Contribution

La première contribution majeure de notre étude est d'offrir la plus grande vue d'ensemble à ce jour sur la variation de la disponibilité d'arthropodes pour les oiseaux insectivores à travers l'Arctique circumpolaire et d'expliquer une partie de cette variation par des conditions météorologiques locales. Nos travaux se démarquent entre autres par l'ampleur de la base de données utilisée, qui regroupe des observations standardisées effectuées à 19 sites d'étude. Notre étude multi-sites permet d'améliorer notre compréhension de l'effet de la température sur les arthropodes, au-delà des relations déjà rapportées à l'échelle locale (e.g. Bolduc et al., 2013; Høye and Forchhammer, 2008a; Tulp and Schekkerman, 2008; Asmus et al., 2018). Grâce à la mise en commun de données provenant de sites répartis sur un gradient latitudinal de près de 30° de latitude, et couvrant un gradient de température moyenne estivale de plus de 10°C, nous avons quantifié l'effet de la température sur différents paramètres de la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux, dans des écosystèmes exposés à long terme à un certain régime climatique.

Le travail collaboratif à large échelle est particulièrement pertinent dans un contexte de changement globaux et de multiples défis environnementaux (CAFF, 2013). De plus, dans le présent contexte d'urgence climatique, il devient évident que le partage de données est essentiel pour améliorer notre capacité à anticiper et mieux gérer la réponse des écosystèmes au réchauffement rapide (IPCC, 2014; Lanctot et al., 2015). En écologie arctique, le coût élevé de la recherche et les importants défis logistiques limitent la prise de données sur le terrain. La valorisation des bases de données empiriques issues de travaux de terrain est donc particulièrement souhaitable et la collaboration est quasi-essentielle pour mener des travaux multi-sites. Notre étude illustre une façon de valoriser des données provenant de plusieurs équipes pour répondre à des questions complexes en lien avec le réchauffement climatique.

Notre étude fournit plus spécifiquement des résultats permettant de bâtir des scénarios de disponibilité d'arthropodes dans des écosystèmes toundriques soumis à un réchauffement. Les principaux résultats que nous avons mis en évidence sont que des températures estivales plus élevées sont associées à i) des dates de pic d'arthropodes plus hâtives et, ii) sous un certain seuil de température, à des biomasses d'arthropodes plus élevées. Cet effet non-linéaire de la température sur la biomasse n'était pas anticipé et soulève de nouvelles questions. Par exemple, vu leur abondance croissante dans les régions plus chaudes, il apparaît pertinent d'approfondir le rôle des arbustes dans la distribution des arthropodes dans l'environnement (voir Asmus et al., 2018; Boelman et al., 2015; Sweet et al., 2015; McDermott, 2017). Un autre élément qui peut entrer en jeu est la fréquence des

événements de dégel durant l'hiver, susceptible d'être plus grande avec le réchauffement climatique (van der Bilt et al., 2019). Étudier l'effet que peut avoir ce type d'événements sur l'hivernation et la survie des arthropodes pourrait donc aider à comprendre comment des températures plus élevées peuvent mener à des biomasses d'arthropodes moins élevées dans les régions arctiques ou subarctiques (voir Bale and Hayward, 2010).

Les scénarios que nous avons bâtis à partir des résultats de nos modèles, pour illustrer les impacts potentiels d'un réchauffement, jettent quant à eux une nouvelle lumière sur la problématique de désynchronisation trophique entre les arthropodes et les oiseaux insectivores. Ils montrent que les changements phénologiques anticipés pour la communauté d'arthropodes sont relativement faibles comparativement à la variabilité de la phénologie de la reproduction des oiseaux. Nos résultats suggèrent aussi que l'augmentation de biomasse associée à une hausse de température pourrait, dans des sites plus froids, compenser pour des impacts potentiels de changements phénologiques des arthropodes. À la lumière de ces résultats, l'impact du réchauffement sur la disponibilité des arthropodes n'apparaît donc pas comme un enjeu alarmant pour les oiseaux insectivores généralistes, particulièrement dans les sites plus froids.

Limites de l'étude

Plusieurs éléments méthodologiques sont à considérer dans l'interprétation de nos résultats et la portée de nos conclusions. Premièrement, l'échantillonnage groupé des différentes espèces d'arthropodes implique que nos modèles ne s'appliquent pas aux réponses spécifiques des arthropodes à la météo (Høye et al., 2014; Koltz et al., 2018; Bowden et al., 2018), mais seulement à la réponse de l'ensemble de la communauté. De plus, notre approche ne tient pas compte de la rentabilité variable de l'exploitation des différents types de proies dans le calcul de la disponibilité de nourriture pour les oiseaux (Schekkerman and Boele, 2009). L'imprécision liée à cet échantillonnage groupé se combine aussi à celle liée au processus d'homogénéisation des bases de données. Ces processus entraînent forcément des sources de biais ou variations potentielles causées par les différentes conversions nécessaires (p. ex. types de trappes et abondance vers biomasse). Cela dit, l'objectif de notre étude étant de dégager de grandes tendances générales, nous avons confiance que notre approche est suffisamment robuste pour détecter ces tendances dominantes. De plus, une analyse de sensibilité sur l'impact de la qualité des données (selon le nombre d'étapes de conversion nécessaires) montre que l'inclusion ou l'exclusion de certains jeux de données n'affectent pas les résultats principaux, ce qui renforce la robustesse de nos conclusions.

Une certaine imprécision résulte aussi des sources de données météorologiques utilisées, qui impliquent un compromis entre leur précision et leur comparabilité entre les différents sites d'étude. Par exemple, des données locales de phénologie de la fonte de neige auraient été beaucoup plus précises que les données issues

d'images satellites hebdomadaires, parfois inutilisables en raison de la couverture nuageuse (O'Leary et al., 2017, 2018). Cependant, à cause de l'hétérogénéité des protocoles locaux et du manque de données dans plusieurs cas, le choix de ces données standardisées est apparu plus judicieux afin d'éviter toute forme de biais relatif au site. Il est aussi à noter que les stations météorologiques locales sont parfois à plus de 100km d'un site d'échantillonnage, et ne sont donc pas nécessairement les plus représentatives des conditions locales (Kwon et al., 2019). Malgré ces imprécisions, et considérant les données disponibles actuellement à large échelle spatiale, nous avons confiance que nos analyses permettent de dégager les grandes tendances associées à la relation entre les conditions météorologiques et la disponibilité des arthropodes.

Nos données n'étant pas bien équilibrées entre les sites en raison d'un nombre variable d'années échantillonnées, une approche statistique tenant compte de ces éléments était nécessaire. Nous avons opté pour les régressions pondérées, construites de manière à donner le même poids à chaque site, peu importe le nombre d'années d'observation. Cette approche a pour effet de réduire le déséquilibre entre les sites pour analyser la variation inter-sites, mais ne peut tenir compte statistiquement de la dépendance potentielle entre les données d'un même site. Une analyse de sensibilité examinant l'influence des sites peu échantillonnés indique que ceux-ci ne sont pas responsables des grandes conclusions auxquelles nous arrivons. Afin de valider nos choix méthodologiques, nous avons également comparé différentes approches statistiques. En plus de la méthode de régression pondérée choisie, nous avons notamment testé des modèles mixtes centrés à l'intérieur du groupe (*within group centering*; van de Pol and Wright, 2009). Bien que donnant essentiellement les mêmes résultats que notre méthode (voir Annexe S6), cette dernière ne nous permettait pas d'effectuer des régressions segmentées, importantes pour détecter des seuils dans l'effet de la température. Nous avons aussi testé les régressions linéaires et différentes formes de ré-échantillonnage. Toutes ces méthodes, bien que faisant varier légèrement les paramètres de la relation, menaient toujours aux mêmes grandes conclusions. Ces comparaisons nous donnent donc une bonne confiance quant aux conclusions principales tirées de nos analyses avec des régressions pondérées. Il est finalement intéressant de noter que plusieurs jeux de données se sont ajoutés durant la période d'analyse. À chaque ajout, les nouvelles données ne modifiaient pas les conclusions de nos modèles précédents, nous rassurant encore une fois sur la solidité de nos principaux résultats.

Perspectives

En plus d'apporter une nouvelle lumière sur la question de la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux insectivores en Arctique, la présente recherche met en évidence plusieurs questions à approfondir. La base collaborative de notre travail rappelle la pertinence de coordonner les protocoles d'échantillonnage autant que possible, particulièrement dans le cas des arthropodes arctiques, qui sont un groupe pour lequel les données

sont relativement rares (Høye and Culler, 2018; Gillespie et al., 2019). En exposant la présence d'un effet de seuil dans la relation entre la température et la biomasse d'arthropodes disponible, notre travail montre aussi l'importance de mettre des efforts significatifs de recherche sur les arthropodes dans le Bas Arctique et le Subarctique afin de mieux comprendre les dynamiques qui s'y opèrent. Finalement, notre travail fait office de première étape dans l'élaboration d'une approche prédictive plus robuste, qui permettra de projeter plus précisément la disponibilité des arthropodes pour les oiseaux insectivores nichant dans l'Arctique, en se basant sur les scénarios actuels de réchauffement climatique, par exemple (IPCC, 2014).

ANNEXE I

STANDARDISATION DES INDICES DE DISPONIBILITÉ DES ARTHROPODES

S1 Dry biomass estimation

1. Bylot 2010-2017 and Igloolik: samples were dried and weighted
2. Bylot 2005-2010, Southampton 2006-2008, Herschel, Alert: data from Bolduc et al. (2013), equations in McKinnon et al. (2012)
3. Canning River, Colville 2011-2012, Ikpikpuk, Southampton 2010-2012, Utqiagvik, Nome, Cape Krusenstern, Mackenzie delta: biomass derived from length following ASDN protocol, data described in Kwon et al. (2019) <<https://arcticdata.io/catalog/view/doi:10.18739/A2CD5M>>
4. Colville 2015-2017: biomass derived from length following ASDN protocol, unpublished data from Dan Ruthrauff
5. Chipp River: biomass derived from length following ASDN protocol, unpublished data from Kirsty Gurney
6. Churchill (McKinnon, unpublished): equations from NGuyen (unpubl.), Picotin (2008); Sample et al. (1993)
7. Medusa Bay: data from Tulp and Schekkerman (2008)
8. Akimiski: The only metric available for Akimiski 2009 was abundance. For most taxa, we used median weights for the same taxon in 2008 (not included in our analysis because the sampling season did not cover the peak period) and applied them to the 2009 counts. When taxa were not measured in 2008, we used biomass estimations from Churchill in the same way, as they should have similar communities, due to their geographical proximity. When taxa were very rare (≤ 9 ; 25 taxa, only 2 with ≥ 5 observations), they were simply excluded.
9. Zackenberg : Zackenberg dataset is based on individual counts (abundance). We used lengths measured in Reneerkens et al. (2016) to apply length-to-biomass equations to the abundance of taxa in Zackenberg.

Equations that were used were created by Nguyen (unpubl.), McKinnon et al. (2012); Sample et al. (1993); Picotin (2008) or the authors. If no length was available for a taxon, we used the median biomass of all the other sites as a reference. When taxa relatively rare in the dataset (≤ 60 individuals over more than 300 000 in total; 17 taxa), they were simply excluded. Juvenile spiders (≤ 500 individuals over more than 300 000 in total) were also excluded because of lack of data and because their size is likely to make their biomass insignificant at the scale we are working.

10. Hochstetter: Biomass was estimated with length-to-biomass equations (Sample et al., 1993; Nguyen, unpubl.), except for spider egg sacs, for which we used the median biomass from other samples. Only one individual was excluded because no equation was available for that taxon.

S2 Trap type conversion

In order to be able to compare data from Zackenberg and Medusa Bay with our main dataset, we did a calibration experiment in Bylot Island. During summer 2018, we deployed from 6 to 16 pairs of traps formed by one white rectangular trap (ASDN protocol, Bolduc et al., 2013) and one yellow round trap (BioBasis protocol, Schmidt et al., 2016). These pairs were equally distributed in mesic and wet habitats. Traps were emptied every 7 days, following the Biobasis protocol. We dried and weighted all samples and performed a linear regression on biomass values by pair where the intercept was set as zero. The conversion equation thus estimated was: $\text{biomass}[\text{Bylot}] = 1.5415 * \text{biomass}[\text{Zackenberg}]$. The adjusted R^2 for this model was 0.87, which we considered strong enough for the resolution of our analysis (Figure S2-1).

Traps in Bylot did not manage to cover completely the range of biomass measured in Zackenberg, Hochstetter and Medusa Bay. However, we decided to extrapolate for some values, as we had no reason to believe that the relationship between the two trap types would change drastically beyond the measured range (Figures S2-2, S2-3 and S2-4). Furthermore, as indicated in our figures, the majority of observed biomass values fall inside the range of our experiment. With this regression, we predicted adjusted biomass values for these three sites, which were used for all following analyses on biomass.

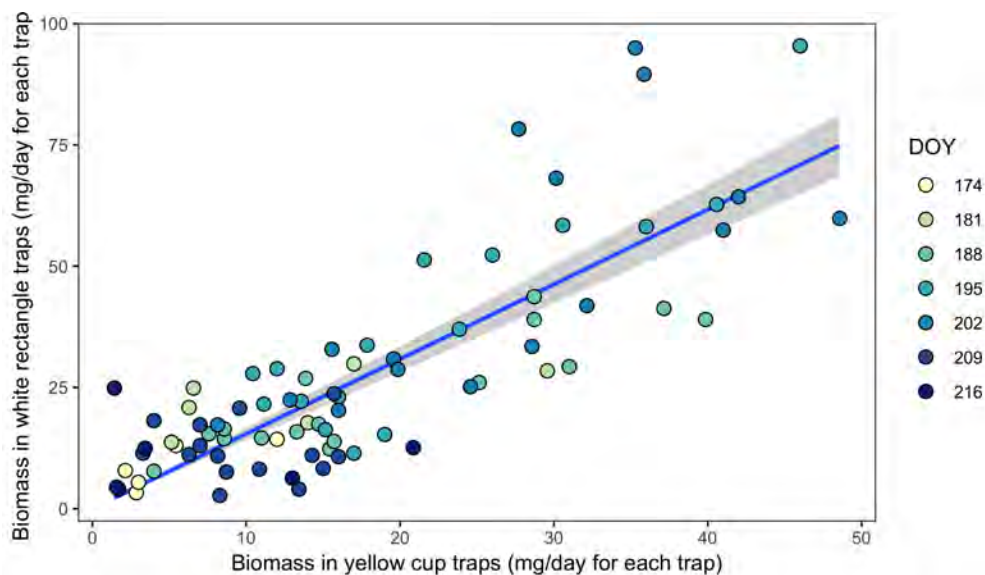


Figure S2-1: Biomass data used to build conversion equation. Color indicates day of sampling, DOY = day of year, where 175 is June 24.

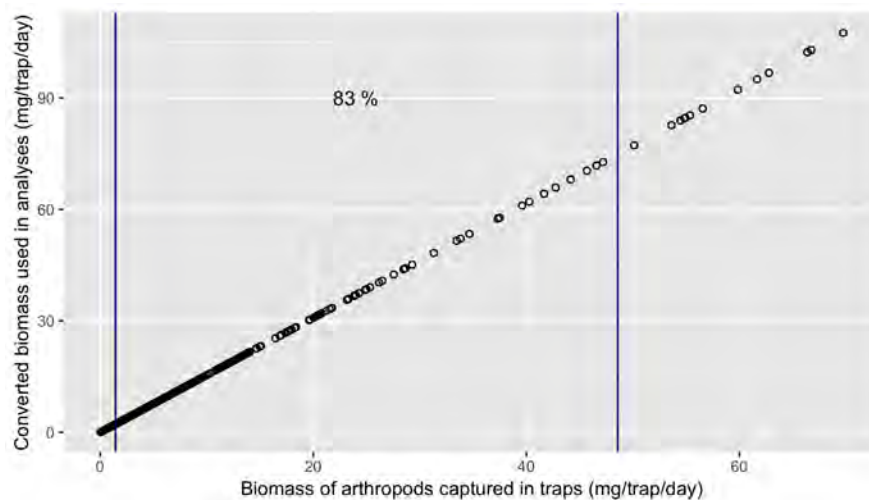


Figure S2-2: Converted biomass values for analyses and biomass of arthropods captured in traps in Medusa Bay. Points represent the individual values before and after conversion with the equation described above. The vertical blue lines indicate the limits of the range of values measured during our calibration experiment in Bylot Island. The percentage value in the figure indicates the proportion of Medusa Bay data that is inside this range; the points that are outside this range have been extrapolated with the equation.

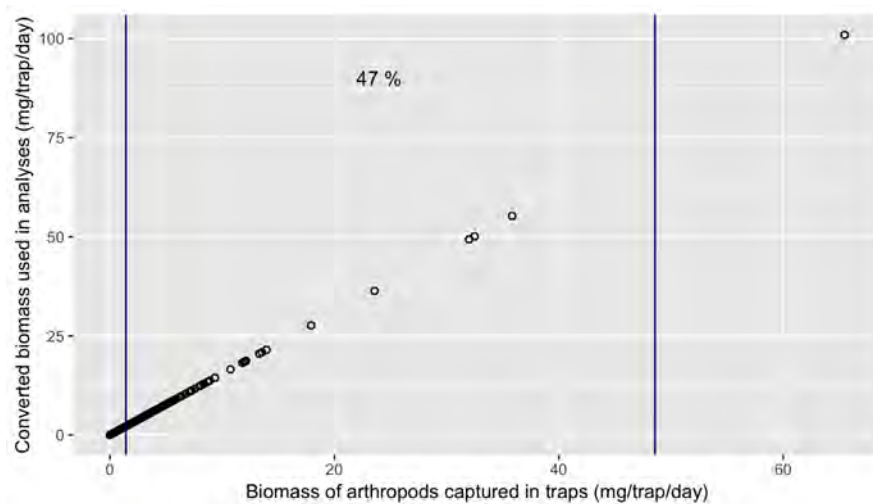


Figure S2-3: Converted biomass values for analyses and biomass of arthropods captured in traps in Zackenberg. Points represent the individual values before and after conversion with the equation described above. The vertical blue lines indicate the limits of the range of values measured during our calibration experiment in Bylot Island. The percentage value in the figure indicates the proportion of Zackenberg data that is inside this range; the points that are outside this range have been extrapolated with the equation.

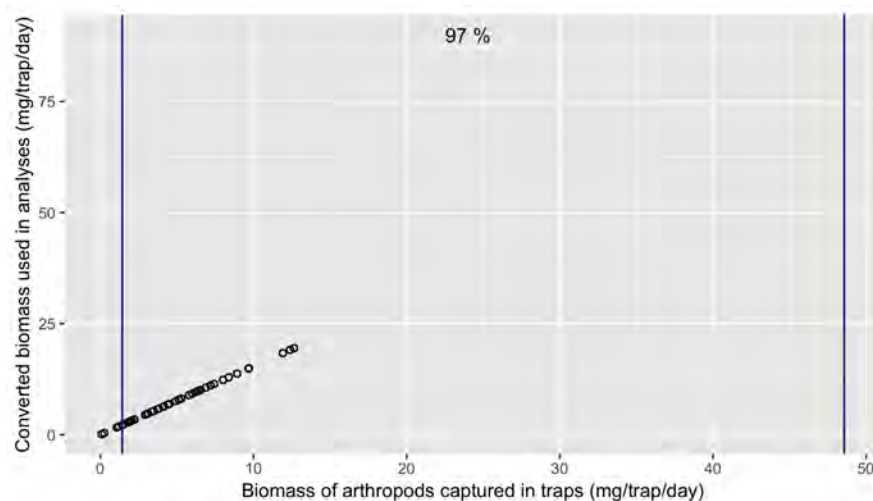


Figure S2-4: Converted biomass values for analyses and biomass of arthropods captured in traps in Hochstetter. Points represent the individual values before and after conversion with the equation described above. The vertical blue lines indicate the limits of the range of values measured during our calibration experiment in Bylot Island. The percentage value in the figure indicates the proportion of Hochstetter data that is inside this range; the points that are outside this range have been extrapolated with the equation.

ANNEXE II

STATISTIQUES DESCRIPTIVES ET ANALYSES

S3 Weather variables

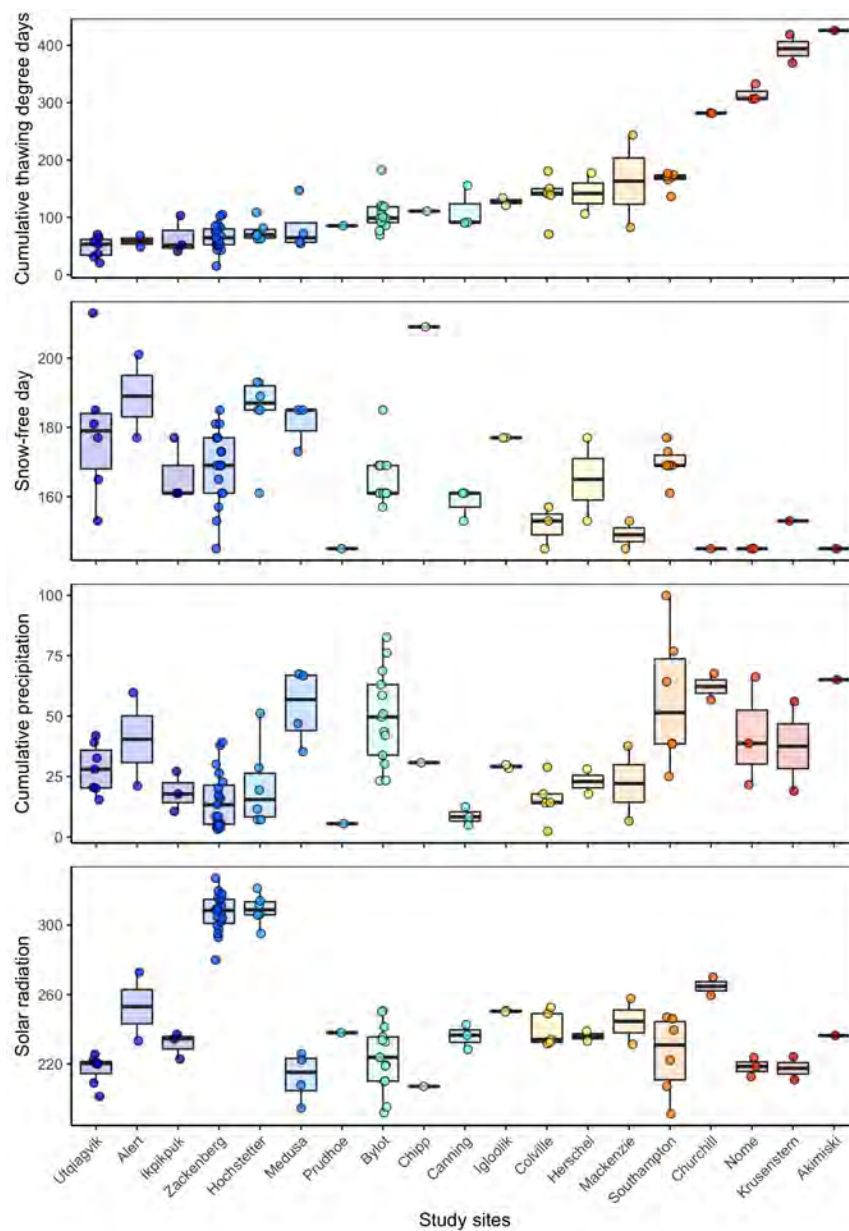


Figure S3: Summary of weather variables for each site. Each point represents a year included in the analyses and boxplots indicate median, 25th and 75th percentiles. Cumulative thawing degree-days are calculated from June 5 to July 15. Snow-free day is the first date for which no snow was recorded; dates are expressed in day of year (DOY), where day 160 is June 9. Precipitation = cumulative precipitation from June 5 to July 15. Solar radiation is the average value for June and July.

S4 Dominant taxa by site

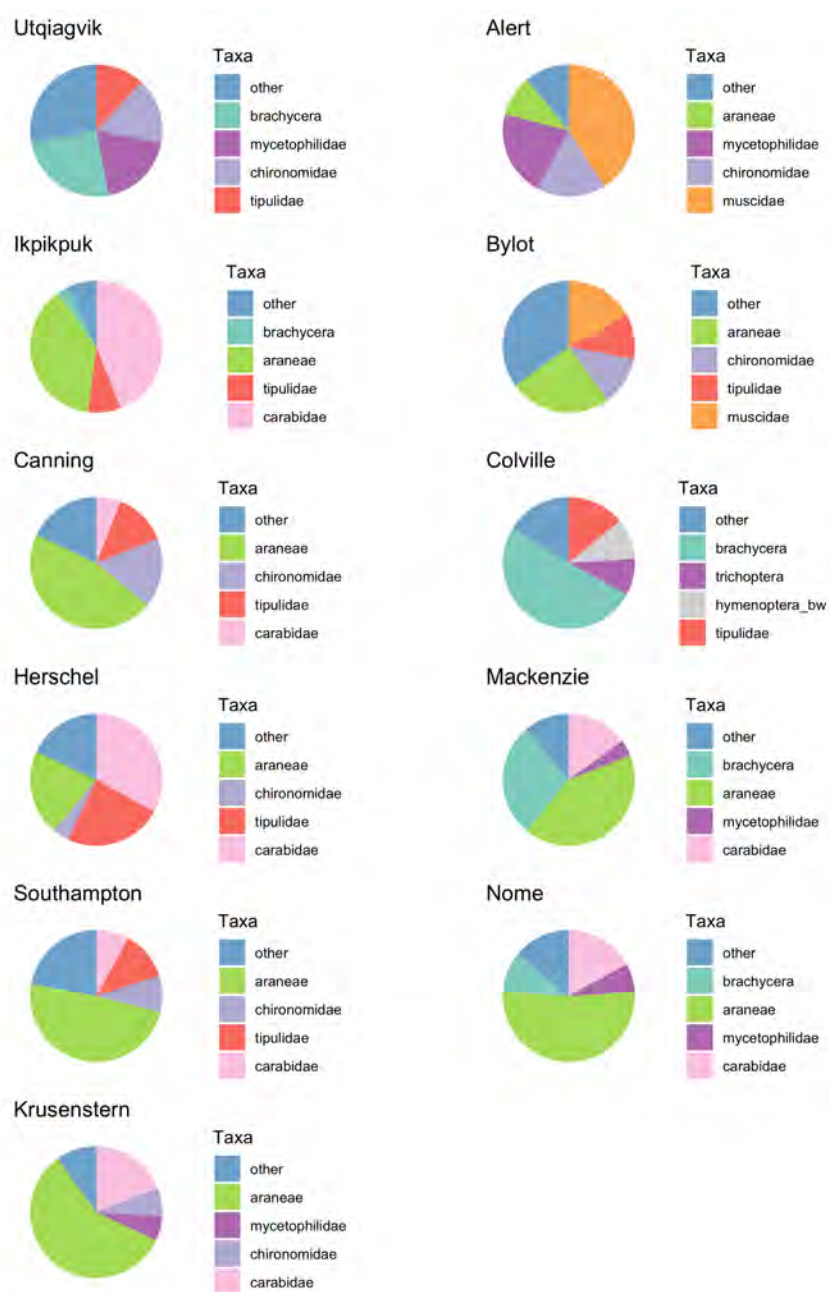


Figure S4: Dominant taxa (top 5) by site, based on biomass averaged over sampling years. Biomass values per taxon for Utqiagvik, Ikpikpuk, Canning, Colville, Mackenzie, Nome and Krusenstern were extracted from Shaftel and Rinella (2017), and from Bolduc et al. (2013) for Alert, Bylot, Herschel and Southampton Island.

S5 Model selection

Peak date

Table S5-1: Model selection and parameter estimates of the effect of weather on peak date. DD = cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15; PR= cumulative precipitations between June 5 and July 15; SN= snow-free day; RAD = average June and July solar radiation; SEG = segmented regression; DDseg = DD second segment.

	Int	DD	RAD	PR	SN	DDseg	df	logLik	AICc	delta	weight
DD + PR + SN	159.38	-0.05		0.10	0.19		5	-191.29	393.89	0.00	0.42
DD + SN	151.87	-0.04			0.25		4	-192.70	394.25	0.36	0.35
DD + PR	191.80	-0.07		0.14			4	-193.35	395.55	1.66	0.18
DD	194.91	-0.06					3	-196.30	399.10	5.21	0.03
DD + RAD	191.85	-0.06	0.01				4	-196.28	401.42	7.53	0.01
DD seg	191.09	-0.02				-0.06	5	-195.46	402.22	8.33	0.01
SN	117.35				0.42		3	-198.01	402.51	8.62	0.01
Null	184.77						2	-208.61	421.47	27.58	0.00

Peak biomass

Table S5-2: Model selection and parameter estimates of the effect of weather on peak biomass. DD = cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15; PR= cumulative precipitations between June 5 and July 15; SN= snow-free day; RAD = average June and July solar radiation; SEG = segmented regression; DDseg = DD second segment.

	Int	DD	RAD	PR	DDseg	SN	df	logLik	AICc	delta	weight
DD seg	-37.86	1.40			-1.53		5	-460.63	932.14	0.00	0.61
DD	66.94	0.16					3	-464.70	935.74	3.60	0.10
DD + RAD	205.10	0.14	-0.56				4	-463.65	935.87	3.73	0.09
Null	91.89						2	-465.95	936.07	3.93	0.09
DD + SN	-26.23	0.21				0.52	4	-464.42	937.42	5.28	0.04
DD + PR	64.08	0.15		0.15			4	-464.67	937.91	5.77	0.03
SN	112.37					-0.12	3	-465.93	938.20	6.06	0.03

Seasonal biomass

Table S5-3: Model selection and parameter estimates of the effect of weather on seasonal biomass. DD = cumulative thawing degree-days between June 5 and July 15; PR= cumulative precipitations between June 5 and July 15; SN= snow-free day; RAD = average June and July solar radiation; SEG = segmented regression; DDseg = DD second segment.

	Int	DD	RAD	PR	DDseg	SN	df	logLik	AICc	delta	weight
DD seg	-136.42	10.32			-13.01		5	-554.89	1120.78	0.00	0.70
DD	592.42	2.59					3	-559.04	1124.48	3.70	0.11
DD + RAD	1938.90	2.34	-5.47				4	-558.08	1124.81	4.03	0.09
DD + SN	80.25	2.85				2.84	4	-558.97	1126.60	5.83	0.04
DD + PR	619.40	2.72		-1.30			4	-559.03	1126.71	5.93	0.04
Null	993.34						2	-562.04	1128.27	7.49	0.02
SN	2090.82					-6.60	3	-561.53	1129.45	8.68	0.01

S6 Comparison of weighted linear regressions and mixed models

Table S6: Comparison of slope estimates obtained with weighted linear regression and mixed models using within-group centering (van de Pol and Wright, 2009). Models included only thawing degree days (DD) and no segmentation.

Parameter	DD weighted	DD (between groups)
Peak date	-0.06	-0.06
Peak biomass	0.16	0.15
Seasonal biomass	1.82	1.84

RÉFÉRENCES

- Ahola, M., Laaksonen, T., Sippola, K., Eeva, T., Rainio, K., Lehikoinen, E., 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology* 10, 1610–1617. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00823.x.
- Altermatt, F., 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 1281–1287. doi:10.1098/rspb.2009.1910.
- AMAP, 2017. Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic. Technical Report. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Oslo, Norvège. URL: <https://oarchive.arctic-council.org/bitstream/handle/11374/1931/swipa-spm.pdf.pdf?sequence=1>.
- Asmus, A.L., Chmura, H.E., Høye, T.T., Krause, J.S., Sweet, S.K., Perez, J.H., Boelman, N.T., Wingfield, J.C., Gough, L., 2018. Shrub shading moderates the effects of weather on arthropod activity in arctic tundra. *Ecological Entomology* 43, 647–655. doi:10.1111/een.12644.
- Baker, M.C., 1977. Shorebird food habits in the Eastern Canadian Arctic. *The Condor* 79, 56–62.
- Bale, J.S., Hayward, S.A.L., 2010. Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology* 213, 980–994. doi:10.1242/jeb.037911.
- Bartoń, K., 2018. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. URL: <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- Becker-Scarpitta, A., Vissault, S., Vellend, M., 2019. Four decades of plant community change along a continental gradient of warming. *Global Change Biology* 25, 1629–1641. doi:10.1111/gcb.14568.
- Berrisford, P., Dee, D., Fielding, K., Fuentes, M., Kallberg, P., Kobayashi, S., Uppala, S., 2009. The ERA-Interim Archive. ERA report series 1, 1–16. URL: <http://www.ecmwf.int/publications/library/do/references/list/782009>.
- Berteaux, D., Casajus, N., de Blois, S., 2014. Changements climatiques et biodiversité du Québec: vers un nouveau patrimoine naturel. Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.F., 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *American Naturalist* 162, 110–121. doi:10.1086/375680.
- van der Bilt, W., Bakke, J., Smedsrud, L.H., Sund, M., Schuler, T., Westermann, S., Wong, W.K., Sandven, S., Simpson, M.J.R., Skogen, M.D., 2019. Climate in Svalbard 2100. Technical Report 1. NCSS - Norwegian Centre for Climate Service.
- Birkemoe, T., Leinaas, H.P., 2000. Effects of temperature on the development of an arctic Collembola (*Hypogastrura tullbergi*). *Functional Ecology* 14, 693–700. doi:10.1046/j.1365-2435.2000.00478.x.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T., Ferrier, S., 2013. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 9374–9379. doi:10.5061/dryad.d5f1r.1.
- Boelman, N.T., Gough, L., Wingfield, J., Goetz, S., Asmus, A., Chmura, H.E., Krause, J.S., Perez, J.H., Sweet, S.K., Guay, K.C., 2015. Greater shrub dominance alters breeding habitat and food resources for migratory songbirds in Alaskan arctic tundra. *Global Change Biology* 21, 1508–1520. doi:10.1111/gcb.12761.

- Bolduc, E., Casajus, N., Legagneux, P., McKinnon, L., Gilchrist, H.G., Leung, M., Morrison, R.G., Reid, D., Smith, P.A., Buddle, C.M., Bêty, J., 2013. Terrestrial arthropod abundance and phenology in the Canadian Arctic: modelling resource availability for Arctic-nesting insectivorous birds. *The Canadian Entomologist* 145, 155–170. URL: [http://www.journals.cambridge.org/abstract{ }S0008347X13000047](http://www.journals.cambridge.org/abstract/S0008347X13000047), doi:10.4039/tce.2013.4.
- Both, C., 2010. Food availability, mistiming, and climatic change, in: Moller, A., Fiedler, W., Berthold, P. (Eds.), *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, pp. 129–147.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M., Visser, M.E., 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441, 81–83. URL: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nature04539>, doi:10.1038/nature04539.
- Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R.G., Van Den Burg, A.B., Visser, M.E., 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78, 73–83. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x.
- Both, C., Van Turnhout, C.A., Bijlsma, R.G., Siepel, H., Van Strien, A.J., Foppen, R.P., 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 1259–1266. doi:10.1098/rspb.2009.1525.
- Bowden, J.J., Eskildsen, A., Hansen, R.R., Olsen, K., Kurle, C.M., Høye, T.T., 2015a. High-Arctic butterflies become smaller with rising temperatures. *Biology Letters* 11, 22–25.
- Bowden, J.J., Hansen, O.L.P., Olsen, K., Schmidt, N.M., Høye, T.T., 2018. Drivers of inter-annual variation and long-term change in High-Arctic spider species abundances. *Polar Biology* 41, 1635–1649. URL: <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2351-0>, doi:10.1007/s00300-018-2351-0.
- Bowden, J.J., Hansen, R.R., Olsen, K., Høye, T.T., 2015b. Habitat-specific effects of climate change on a low-mobility Arctic spider species. *Polar Biology* 38, 559–568. doi:10.1007/s00300-014-1622-7.
- CAFF, 2013. Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna. Technical Report. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF). Akureyri, Iceland. URL: <https://www.caff.is/assessment-series/arctic-biodiversity-assessment/233-arctic-biodiversity-assessment-2013>.
- Chmura, H.E., Kharouba, H.M., Ashander, J., Ehlman, S.M., Rivest, E.B., Yang, L.H., 2019. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. *Ecological Monographs* 89, 1–22. doi:10.1002/ecm.1337.
- Cohen, J.M., Lajeunesse, M.J., Rohr, J.R., 2018. A global synthesis of phenological responses to climate change. *Nature Climate Change* 8, 224–228.
- Corbet, P.S., Danks, H.V., 1973. Seasonal emergence and activity of mosquitoes (Diptera : Culicidae) in a High-Arctic Locality. *The Canadian Entomologist*.
- Corkery, C.A., Nol, E., Mckinnon, L., 2019. No effects of asynchrony between hatching and peak food availability on chick growth in Semipalmated Plovers (*Charadrius semipalmatus*) near Churchill, Manitoba. *Polar Biology* URL: <http://link.springer.com/10.1007/s00300-019-02456-w>, doi:10.1007/s00300-019-02456-w.

- Culler, L.E., Ayres, M.P., Virginia, R.A., 2015. In a warmer arctic, mosquitoes avoid increased mortality from predators by growing faster. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282. doi:10.1098/rspb.2015.1549.
- Damgaard, C., 2019. A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 34, 416–421. URL: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.013>, doi:10.1016/j.tree.2019.01.013.
- Danks, H.V., 1999. Life cycles in polar arthropods - flexible or programmed? *European Journal of Entomology* 96, 83–102.
- Danks, H.V., 2004. Seasonal Adaptations in Arctic insects. *Integrative and comparative biology* 44, 85–94. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21680489>, doi:10.1093/icb/44.2.85.
- Danks, H.V., 2007. How aquatic insects live in cold climates. *The Canadian Entomologist* 139, 443–471. URL: <http://journals.cambridge.org/abstract/S0008347X0000506X>, doi:10.4039/n06-100.
- Danks, H.V., Oliver, D.R., 1972. Diel periodicities of emergence of some high arctic chironomidae (Diptera). *The Canadian Entomologist* 104, 903–916. doi:10.4039/Ent104903-6.
- Dee, D.P., Uppala, S.M., Simmons, A.J., Berrisford, P., Poli, P., Kobayashi, S., Andrae, U., Balmaseda, M.A., Balsamo, G., Bauer, P., Bechtold, P., Beljaars, A.C., van de Berg, L., Bidlot, J., Bormann, N., Delsol, C., Dragani, R., Fuentes, M., Geer, A.J., Haimberger, L., Healy, S.B., Hersbach, H., Hólm, E.V., Isaksen, I., Kållberg, P., Köhler, M., Matricardi, M., McNally, A.P., Monge-Sanz, B.M., Morcrette, J.J., Park, B.K., Peubey, C., de Rosnay, P., Tavolato, C., Thépaut, J.N., Vitart, F., 2011. The ERA-Interim reanalysis: Configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 137, 553–597. doi:10.1002/qj.828.
- Drent, R., Daan, S., 1980. The Prudent Parent : energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225–252.
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H., Hollister, R.D., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Hermanutz, L., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J.C., Lévesque, E., Magnusson, B., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Rixen, C., Tweedie, C.E., Walker, M.D., 2015. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112, 448–452. doi:10.1073/pnas.1511529112.
- Forrest, J.R., 2016. Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science* 17, 49–54. URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>, doi:10.1016/j.cois.2016.07.002.
- Frazier, M.R., Huey, R.B., Berrigan, D., 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: “Warmer is better”. *The American Naturalist* 168, 512–520. URL: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/506977>, doi:10.1086/506977.
- Frenne, P.D., Graae, B.J., Rodríguez-s, F., Kolb, A., Chabrierie, O., Decocq, G., Kort, H.D., Schrijver, A.D., Diekmann, M., Eriksson, O., Gruwez, R., Hermy, M., Lenoir, J., Plue, J., Coomes, D.A., Verheyen, K., 2013. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species’ responses to temperature. *Journal of Ecology* 101, 784–795. doi:10.1111/1365-2745.12074.
- Gillespie, M.A.K., Alfredsson, M., Barrio, I.C., Bowden, J., Convey, P., Coulson, S.J., Culler, L.E., Dahl, M.T., Daly, K.M., Koponen, S., Loboda, S., Marusik, Y., Sandström, J.P., Sikes, D.S., Slowik, J., Høye, T.T., 2019. Circumpolar terrestrial arthropod monitoring: A review of ongoing activities, opportunities and challenges, with a focus on spiders. *Ambio*. 49, 704–717. URL: <http://link.springer.com/10.1007/s13280-019-01185-y>, doi:10.1007/s13280-019-01185-y.

- Gwinner, E., 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138, 47–63. doi:10.1111/j.1474-919x.1996.tb04312.x.
- Hansen, R.R., Hansen, O.L.P., Bowden, J.J., Normand, S., Bay, C., Sørensen, J.G., Høye, T.T., 2016a. High spatial variation in terrestrial arthropod species diversity and composition near the Greenland ice cap. *Polar Biology* 39, 2263–2272. doi:10.1007/s00300-016-1893-2.
- Hansen, R.R., Hansen, O.L.P., Bowden, J.J., Treier, U.A., Normand, S., Høye, T., 2016b. Meter scale variation in shrub dominance and soil moisture structure Arctic arthropod communities. *PeerJ* 4. doi:10.7717/peerj.2224.
- Hodkinson, A.I.D., Coulson, S.J., Webb, N.R., Block, W., Strathdee, A.T., Bale, J.S., Worland, M.R., 1996. Temperature and the biomass of flying midges (Diptera : Chironomidae) in the High Arctic. *Oikos* 75, 241–248.
- Holmes, R.T., 1966. Feeding Ecology of the Red-Backed Sandpiper (*Calidris Alpina*) in Arctic Alaska. *Ecology* 47, 32–45.
- Horne, C.R., Hirst, A.G., Atkinson, D., 2015. Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters* 18, 327–335. doi:10.1111/ele.12413.
- Høye, T.T., Culler, L.E., 2018. Tundra arthropods provide key insights into ecological responses to environmental change. *Polar Biology* 41, 1523–1529. URL: <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2370-x>, doi:10.1007/s00300-018-2370-x.
- Høye, T.T., Eskildsen, A., Hansen, R.R., Bowden, J.J., Schmidt, N.M., Kissling, W.D., 2014. Phenology of high-arctic butterflies and their floral resources: Species-specific responses to climate change. *Current Zoology* 60, 243–251.
- Høye, T.T., Forchhammer, M.C., 2008a. Phenology of High-Arctic arthropods: effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Advances in Ecological Research* 40, 299–324. doi:10.1016/S0065-2504(07)00013-X, arXiv:arXiv:1011.1669v3.
- Høye, T.T., Forchhammer, M.C., 2008b. The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC ecology* 8, 8. doi:10.1186/1472-6785-8-8.
- Høye, T.T., Post, E., Møltøfte, H., Schmidt, N.M., Forchhammer, M.C., 2007. Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology* 17, 449–451. doi:10.1016/j.cub.2007.04.047.
- Høye, T.T., Post, E., Schmidt, N.M., Trøjelsgaard, K., Forchhammer, M.C., 2013. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. *Nature Climate Change* 3, 759–763. URL: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate1909>, doi:10.1038/nclimate1909.
- 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. Technical Report. IPCC. Geneva, Switzerland. URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022169405003215>{%}5Cn<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959378099000175>{%}5Cn<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0160412005000553>{%}5Cn<http://www.citeulike.org/group/14742/article/88614>, doi:10.1073/pnas.1116437108, arXiv:1307.3552.

- Kankaanpää, T., Vesterinen, E., Hardwick, B., Schmidt, N.M., Andersson, T., Barrio, I., Beckers, N., Birkemoe, T., Desiervo, M., Drotos, K.H.I., Ehrich, D., Gilg, O., Gilg, V., Hein, N., Jakoben, K.M., Jodouin, C., Kozlov, M.V., Kresse, J.c., Lecomte, N., Loonen, M., Marr, P., Monckton, S.K., Olsen, M., Pyle, M., Roos, R.E., Rozhkova, D., Sabard, B., Sokolova, N., Solecki, A.M., Villeneuve, C., Vyguzova, E., Zverev, V., Roslin, T., 2019. Murderous but sensitive : parasitoids indicate major climate- induced shifts in Arctic communities. Manuscript , 1–46.
- Kharouba, H.M., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J.M., Travers, S.E., Wolkovich, E.M., 2018. Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 5211–5216. doi:10.1073/pnas.1714511115.
- Klaassen, M., Lindström A, A., Møltøfte, H., Piersma, T., 2001. Arctic waders are not capital breeders. *Nature* 413, 794. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/35101654>, doi:10.1038/35101654.
- Koltz, A.M., Schmidt, N.M., Høye, T.T., 2018. Differential arthropod responses to warming are altering the structure of arctic communities. *Royal Society Open Science* 5:171503. doi:10.1098/rsos.171503.
- Kukal, O., Kevan, P.G., 1987. The influence of parasitism on the life history of a high arctic insect, *Gynaephora groenlandica* (Wocke) (Lepidoptera: Lymantriidae). *Canadian Journal of Zoology* 65, 156–163. doi:10.1139/z87-022.
- Kwon, E., Weiser, E.L., Lanctot, R.B., Brown, S.C., Gates, H.R., Gilchrist, G., Kendall, S.J., Lank, D.B., Liebezeit, J.R., McKinnon, L., Nol, E., Payer, D.C., Rausch, J., Rinella, D.J., Saalfeld, S.T., Senner, N.R., Smith, P.A., Ward, D., Wisseman, R.W., Sandercock, B.K., 2019. Geographic variation in the intensity of warming and phenological mismatch between Arctic shorebirds and invertebrates. *Ecological Monographs* 0, 1–20. doi:10.1002/ecm.1383.
- La Sorte, F.A., Lee, T.M., Wilman, H., Jetz, W., 2009. Disparities between observed and predicted impacts of climate change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, 3167–3174.
- Lamarre, V., Legagneux, P., Franke, A., Casajus, N., Currie, D.C., Berteaux, D., Bêty, J., 2018. Precipitation and ectoparasitism reduce reproductive success in an arctic-nesting top-predator. *Scientific Reports* 8, 1–7. doi:10.1038/s41598-018-26131-y.
- Lanctot, R.B., Brown, S., Sandercock, B.K., 2016. Arctic Shorebird Demographics Network. Arctic Data Center. doi:10.18739/A2CD5M.
- Lanctot, R.B., Gates, H.R., Brown, S., Sandercock, B.K., 2015. 2010-2014 Progress report: Using a network of sites to evaluate how climate-mediated changes in the Arctic ecosystem are affecting shorebird distribution, ecology and demography. Unpublished report by the U.S. Fish and Wildlife Service, Kansas State University, and Manomet Center for Conservation Sciences to the Arctic Landscape Conservation Cooperative. U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska, USA , 71 p.
- Léandri-Breton, D.J., Lamarre, J.F., Bêty, J., 2019. Seasonal variation in migration strategies used to cross ecological barriers in a nearctic migrant wintering in Africa. *Journal of Avian Biology* 50, 1–8. doi:10.1111/jav.02101.
- Leemans, R., 1992. Global Holdridge life zone classifications. Global Ecosystems Database Version 2. URL: <https://www.unep-wcmc.org/resources-and-data/holdridges-life-zones>.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.C., Bilodeau, F., Bolduc, E., Mckinnon, L., Tarroux, A., Therrien, J.F., Morissette, L., Krebs, C.J., 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93, 1707–1716. doi:10.1890/11-1973.1.

- Lepage, G., 2019. Le climat de Washington à Montréal en 2050. Le Devoir, Montréal. URL: <https://www.ledevoir.com/societe/environnement/558589/environnement-le-climat-des-grandes-villes-du-monde-en-mutation?fbclid=IwAR2x00EkLyPIyGE9170w08pNZtWrJRsudsÜbWPg19C2e7Soz3dv07P02tzU>.
- Leung, M.C., Bolduc, E., Doyle, F.I., Reid, D.G., Gilbert, B.S., Kenney, A.J., Krebs, C.J., Bêty, J., 2018. Phenology of hatching and food in low Arctic passerines and shorebirds: is there a mismatch? *Arctic Science* 19, 1–19.
- Liebezeit, J.R., Gurney, K.E., Budde, M., Zack, S., Ward, D., 2014. Phenological advancement in arctic bird species: Relative importance of snow melt and ecological factors. *Polar Biology* 37, 1309–1320. doi:10.1007/s00300-014-1522-x.
- Lindsay, R., Wensnahan, M., Schweiger, A., Zhang, J., 2014. Evaluation of seven different atmospheric reanalysis products in the Arctic. *Journal of Climate* 27, 2588–2606. doi:10.1175/JCLI-D-13-00014.
- Loboda, S., Savage, J., Buddle, C.M., Schmidt, N.M., Høye, T.T., 2017. Declining diversity and abundance of High Arctic fly assemblages over two decades of rapid climate warming. *Ecography* 40, 1–12. doi:10.1111/ecog.02747.
- Machín, P., Fernández-Elipé, J., Klaassen, R.H., 2018. The relative importance of food abundance and weather on the growth of a sub-arctic shorebird chick. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 42. doi:10.1007/s00265-018-2457-y.
- Maclean, S.F., Pitelka, F.A., 1971. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow. *Arctic* 24, 19–40. doi:10.14430/arctic3110.
- McDermott, M.T., 2017. Arthropod communities and passerine diet : effects of shrub expansion in Western Alaska. Ph.D. thesis. University of Alaska Fairbanks.
- McKinnon, L., Nol, E., Juillet, C., 2013. Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Scientific Reports* 3, 1816. URL: <http://www.nature.com/articles/srep01816>, doi:10.1038/srep01816.
- McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., Bêty, J., 2012. Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 90, 961–971. doi:10.1139/z2012-064.
- Meltofte, H., Høye, T.T., Schmidt, N.M., Forchhammer, M.C., 2007. Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biology* 30, 601–606. doi:10.1007/s00300-006-0219-1.
- Miller-Rushing, A.J., Høye, T.T., Inouye, D.W., Post, E., 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3177–3186. URL: <http://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2010.0148>, doi:10.1098/rstb.2010.0148.
- Minton, C., Gosbell, K.E.N., Johns, P., Christie, M., Fox, J.W., Afanasyev, V., 2010. Initial results from light level geolocator trials on Ruddy Turnstone *Arenaria interpres* reveal unexpected migration route. *Wader Study Group Bulletin* 117, 9–14.

- Morrison, R.I.G., Hobson, K.A., 2004. Use of body stores in shorebirds after arrival on High-Arctic breeding grounds. *The Auk* 121, 333–344. URL: [http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-abstract&doi=10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0333:UOBSIS\]2.0.CO;2](http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-abstract&doi=10.1642/0004-8038(2004)121[0333:UOBSIS]2.0.CO;2).
- Muggeo, V.M.R., 2003. Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine* 22, 3055–3071. doi:10.1002/sim.1545.
- Muggeo, V.M.R., 2008. segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R News* 8, 20–25. URL: <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Nguyen, L.P., . Unpublished length-to-biomass equations.
- Nguyen, L.P., Nol, E., Abraham, K.F., 2003. Nest success and habitat selection of the Semipalmated Plover on Akimiski Island, Nunavut. *Wilson Bulletin* 115, 285–291. doi:10.1676/03-044.
- O’Leary, D., Hall, D., Medler, M., Matthews, R., Flower, A., 2017. Snowmelt timing maps derived from MODIS for North America, 2001–2015. doi:<https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1504>.
- O’Leary, D.I., Hall, D., Medler, M., Flower, A., 2018. Quantifying the early snowmelt event of 2015 in the Cascade Mountains, USA by developing and validating MODIS-based snowmelt timing maps. *Frontiers of Earth Science* 12, 693–710.
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., Crockett, R., 2014. Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science* 346, 1360–1362. doi:10.1126/science.1257259.
- Parmesan, C., 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13, 1860–1872. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change. *Nature* 421, 37–42. URL: <https://www.nature.com/articles/nature01286>, doi:10.1038/nature01286.
- Pérez, J.H., Krause, J.S., Chmura, H.E., Bowman, S., McGuigan, M., Asmus, A.L., Meddle, S.L., Hunt, K.E., Gough, L., Boelman, N.T., Wingfield, J.C., 2016. Nestling growth rates in relation to food abundance and weather in the Arctic. *The Auk* 133, 261–272. URL: <http://www.bioone.org/doi/10.1642/AUK-15-111.1>, doi:10.1642/AUK-15-111.1.
- Pickett, S.T., 1989. Space-for-Time substitution as an alternative to long-term studies, in: *Long-Term Studies in Ecology*. Springer, New York, pp. 10–135.
- Picotin, M., 2008. Climate variation, arthropod abundance and breeding phenology of two shorebird species breeding in the High Arctic. Ph.D. thesis. Université du Québec à Rimouski. URL: http://www.uqar.ca/files/biodiversite-nordique/msc_{_}m.picotin_{_}2007.pdf.
- Piersma, T., Lindström Åand Drent, R.H., Tulp, I., Jukema, J., Morrison, R.I.G., Reneerkens, J., Schekkerman, H., Visser, G.H., 2003. High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. *Functional Ecology* 17, 356–362.
- van de Pol, M., Wright, J., 2009. A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* 77, 753–758. doi:10.1016/j.anbehav.2008.11.006.

- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T., Ims, R.A., Jeppesen, E., Klein, D.R., Madsen, J., McGuire, A.D., Rysgaard, S., Schindler, D.E., Stirling, I., Tamstorf, M.P., Tyler, N.J., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P.A., Schmidt, N.M., Aastrup, P., 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* 325, 1355–1358. URL: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1173113>, doi:10.1126/science.1173113.
- Post, E., Steinman, B.A., Mann, M.E., 2018. Acceleration of phenological advance and warming with latitude over the past century. *Scientific Reports* 8, 1–8. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-018-22258-0>, doi:10.1038/s41598-018-22258-0.
- R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.r-project.org/>.
- Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Hansen, J., Hansen, L.H., Moreau, J., Piersma, T., 2016. Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecology and Evolution* 6, 7375–7386. doi:10.1002/ece3.2361.
- Renner, S.S., Zohner, C.M., 2018. Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49, 165–182. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535.
- Richards, J.M., Gaston, A.J., 2018. *Birds of Nunavut*. UBC Press, Vancouver, Canada.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60. doi:10.1038/nature01333.
- Saalfeld, S., McEwen, D., Kesler, D., M.G., B., Cunningham, J., Doll, A., English, W., Gerik, D., Grond, K., Herzog, P., Hill, B., B. Lagassé, Lanctot., R., 2018. Phenological mismatch in Arctic-breeding birds: impact of earlier summers and unpredictable weather conditions on food availability and chick growth. *Ecology and Evolution* 9, 6693–6707. doi:10.1002/ece3.5248.
- Sample, B.E., Cooper, R.J., Greer, R.D., Whitmore, R.C., 1993. Estimation of Insect Biomass by Length and Width. *American Midland Naturalist* 129, 234–240. doi:10.2307/2426503.
- Schekkerman, H., Boele, A., 2009. Chicks of the black-tailed godwit *Limosa limosa*: Vulnerability to weather and prey size. *Journal of Avian Biology* 40, 369–379. doi:10.1111/j.1600-048X.2008.04330.x.
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., Visser, G.H., 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in Arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia* 134, 332–342.
- Schekkerman, H., Van Roomen, M.W.J., Underhill, L.G., 1998. Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea* 86, 153–168.
- Schekkerman, H., Visser, G.H., 2001. Prefledging energy requirements in shorebirds: energetic implications of self-feeding precocial development. *The Auk* 118, 944–957. doi:10.2307/4089844.
- Schmidt, N.M., Hansen, L.H., Hansen, J., Berg, T., Meltofte, H., 2016. *Zackenberg Ecological Research Operations: BioBasis Manual - Conceptual design and sampling procedures of the biological monitoring programme within Zackenberg Basic*. 19th ed., Aarhus University, Department of Bioscience, Roskilde, Denmark.

- Schmidt, N.M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T.T., Krogh, P.H., Meltote, H., Michelsen, A., Mosbacher, J.B., Raundrup, K., Reneerkens, J., Stewart, L., Wirta, H., Roslin, T., 2017. Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change? *Ambio* 46, 12–25. doi:10.1007/s13280-016-0862-x.
- Schowalter, T.D., 2016. *Insect ecology: an ecosystem approach*. 4th ed., Academic Press, Amsterdam.
- Seastedt, T.R., 1980. Diets of young Lapland Longspurs in Arctic and Subarctic Alaska. *The Condor* 82, 232. doi:10.2307/1367486.
- Senner, N.R., Stager, M., Sandercock, B.K., 2017. Ecological mismatches are moderated by local conditions for two populations of a long-distance migratory bird. *Oikos* 126, 61–72. doi:10.1111/oik.03325, arXiv:ecog.02097.
- Shaftel, R., Rinella, D., 2017. Climate effects on Arctic food resources: predictive models for surface-available invertebrate biomass. Technical Report. US Fish and Wildlife Service. Anchorage, Alaska, USA.
- Sikes, D.S., Draney, M.L., Fleshman, B., 2013. Unexpectedly high among-habitat spider (Araneae) faunal diversity from the Arctic Long-Term Experimental Research (LTER) field station at Toolik Lake, Alaska, United States of America. *Canadian Entomologist* 145, 219–226. doi:10.4039/tce.2013.5.
- Simmons, A.J., Poli, P., 2015. Arctic warming in ERA-Interim and other analyses. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 141, 1147–1162. doi:10.1002/qj.2422.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G., Forbes, M.R., Martin, J.L., Allard, K., 2010. Inter-annual variation in the breeding chronology of arctic shorebirds: Effects of weather, snow melt and predators. *Journal of Avian Biology* 41, 292–304. doi:10.1111/j.1600-048X.2009.04815.x.
- Southwood, R., Henderson, P., 2000. *Ecological methods*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Strathdee, A.T., Bale, J.S., 1998. Life on the edge: insect ecology in Arctic environments. *Annual Review of Entomology* 43, 85–106. URL: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ento.43.1.85>, doi:10.1146/annurev.ento.43.1.85.
- Sweet, S.K., Asmus, A., Rich, M.E., Wingfield, J., Gough, L., Boelman, N.T., 2015. NDVI as a predictor of canopy arthropod biomass in the Alaskan arctic tundra. *Ecological Applications* 25, 779–790. doi:10.1890/14-0632.1.
- Thackeray, S.J., Henrys, P.A., Hemming, D., Bell, J.R., Botham, M.S., Burthe, S., Helaouet, P., Johns, D.G., Jones, I.D., Leech, D.I., MacKay, E.B., Massimino, D., Atkinson, S., Bacon, P.J., Brereton, T.M., Carvalho, L., Clutton-Brock, T.H., Duck, C., Edwards, M., Elliott, J.M., Hall, S.J., Harrington, R., Pearce-Higgins, J.W., Høye, T.T., Kruuk, L.E., Pemberton, J.M., Sparks, T.H., Thompson, P.M., White, I., Winfield, I.J., Wanless, S., 2016. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* 535, 241–245. URL: <http://dx.doi.org/10.1038/nature18608>, doi:10.1038/nature18608.
- Thackeray, S.J., Sparks, T.H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P.J., Bell, J.R., Botham, M.S., Brereton, T.M., Bright, P.W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J.M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I.D., Jones, J.T., Leech, D.I., Roy, D.B., Scott, W.A., Smith, M., Smithers, R.J., Winfield, I.J., Wanless, S., 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16, 3304–3313. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x.
- Tulp, I., Schekkerman, H., 2008. Weather- and season-related variation in the abundance of tundra arthropods: hindcasting the effect of climate change on prey availability for arctic birds. *Arctic* 61, 48–60.

- Van Balen, J.H., 1973. A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 55, 1–93. doi:10.5253/arde.v61.p1.
- Vatka, E., Orell, M., Rytönen, S., 2016. The relevance of food peak architecture in trophic interactions. *Global Change Biology* 22, 1585–1594. doi:10.1111/gcb.13144.
- Visser, M.E., Holleman, L.J., Gienapp, P., 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 164–172. doi:10.1007/s00442-005-0299-6.
- Visser, M.E., te Marvelde, L., Lof, M.E., 2012. Adaptive phenological mismatches of birds and their food in a warming world. *Journal of Ornithology* 153, 75–84. doi:10.1007/s10336-011-0770-6.
- Visser, M.E., Noordwijk, A.J.V., Tinbergen, J.M., Lessells, C.M., 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 265, 1867–1870.
- Walker, D.A., Raynolds, M.K., Daniëls, F.J., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W.A., Katenin, A.E., Kholod, S.S., Markon, C.J., Melnikov, E.S., Moskalenko, N.G., Talbot, S.S., Yurtsev, B.A., 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* 16, 267–282.
- Walker, T.W.N., Janssens, I.A., Weedon, J.T., Sigurdsson, B.D., Richter, A., Peñuelas, J., Leblans, N.I.W., Bahn, M., Bartrons, M., Jonge, C.D., Fuchslueger, L., Gargallo-garriga, A., Gunnarsdóttir, G.E., Marañón-jiménez, S., Oddsdóttir, E.S., Ostonen, I., Poepflau, C., Prommer, J., Radujković, D., Sardans, J., Sigurdsson, P., Soong, J.L., Vicca, S., Wallander, H., Ilieva-makulec, K., Verbruggen, E., 2020. A systemic overreaction to years versus decades of warming in a subarctic grassland ecosystem. *Nature Ecology and Evolution* 4, 101–108. doi:10.1038/s41559-019-1055-3.
- Welti, E.A., Roeder, K.A., De Beurs, K.M., Joern, A., Kaspari, M., 2020. Nutrient dilution and climate cycles underlie declines in a dominant insect herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117, 7271–7275. doi:10.1073/pnas.1920012117.
- Wesslén, C., Tjernström, M., Bromwich, D.H., De Boer, G., Ekman, A.M., Bai, L.S., Wang, S.H., 2014. The Arctic summer atmosphere: An evaluation of reanalyses using ASCOS data. *Atmospheric Chemistry and Physics* 14, 2605–2624. doi:10.5194/acp-14-2605-2014.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A., Langham, G., 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biology* 6, e325. doi:10.1371/journal.pbio.0060325.
- Wirta, H.K., Vesterinen, E.J., Hambäck, P.A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Roslin, T., 2015. Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecology and Evolution* 5, 3842–3856. doi:10.1002/ece3.1647.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3–14. URL: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>, doi:10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.