

INTERACTION INDIRECTE ENTRE L’OIE DES NEIGES ET LE BÉCASSEAU SEMIPALMÉ
SUR LEURS AIRES DE NIDIFICATION DANS L’ARCTIQUE CANADIEN

THÈSE PRÉSENTÉE À LA FACULTÉ DES ÉTUDES SUPÉRIEURES ET DE LA RECHERCHE
EN VUE DE L’OBTENTION DE LA MAÎTRISE ÈS SCIENCES EN BIOLOGIE

SARAH JACQUES

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE MONCTON
JANVIER 2020

Composition du comité consultatif

Dr. Gaétan Moreau, Président du jury, Université de Moncton

Dre. Marie-Andrée Giroux, Directrice de recherche, Université de Moncton

Dr. Joël Béty, Membre du comité, Université du Québec à Rimouski

Dre. Sophie Léger, Membre du comité, Université de Moncton

Dr. Simon Lamarre, Membre du comité, Université de Moncton

Composition du jury

Dr. Alyre Chiasson, Président du jury, Université de Moncton

Dre. Marie-Andrée Giroux, Directrice de recherche, Université de Moncton

Dr. Gaétan Moreau, Examinateur interne, Université de Moncton

Dr. Tyler Tunney, Examinateur externe, Pêches et Océans Canada

Dépôt initial: Novembre 2019

Dépôt final: Janvier 2020

REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord remercier ma directrice de recherche Marie-Andrée Giroux pour m'avoir donné la chance de travaillé sur l'écosystème arctique et d'avoir ainsi pu y consacrer plusieurs étés de recherche. Je te remercie de m'avoir gardé en ligné sur nos objectifs et de m'avoir toujours fourni d'excellents commentaires sur mes travaux écrits. Merci à Sophie Léger d'avoir toujours été présente lors de mes questionnements sur mes équations et, d'avoir su utiliser les bons mots pour me rassurer et m'encourager. Merci à Joël Béty pour ses conseils justes, sa vision globale de mon projet et pour m'avoir accueilli à son université pour une session rafraîchissante. Merci aux étudiants gradués en écologie de l'Université de Moncton. Notamment à Valérie Bertrand pour nos soirées ramen et nos tomates à distance ! Merci à l'ensemble de l'équipe des laboratoires du quatrième étage de l'UQAR qui m'ont accueilli comme l'une des vôtres. Merci aux membres des équipes d'Igloolik de 2017 et 2018 en particulier Kim Régimbald Bélanger et Marianne Gousy-Leblanc qui m'ont côtoyé pendant ces 2 saisons de terrain. Ce fut des étés inoubliables. Merci à mes parents, Jocelyne Auger et Roger Jacques, de m'avoir soutenue et encouragée tout au long de ce grand projet. Un grand merci à mes ami(e)s sans qui je n'aurais jamais eu la force de compléter ce projet. Un merci en particulier à mes colocataires Billie Chiasson et Jessica Laflamme. Jessica tu m'a permis de décrocher ce qui a fortement aidé à mon regain de motivation surtout en période de rédaction. Vive le ski de fond et la boulangerie !

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien financier, logistique et matériel des organismes suivant: Fonds de Recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), Chaire de recherche K.-C. Irving en sciences de l'environnement et développement durable, Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Centre d'étude nordique (CEN), Groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS, Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG), Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN), Programme du plateau continental polaire (PPCP), l'Université de Moncton et le gouvernement du Nouveau-Brunswick.

Un dernier remerciement aux membres de mon comité consultatif et aux membres de mon jury. Merci à tous!

RÉSUMÉ

Les activités humaines affectent les écosystèmes naturels de multiples façons à une échelle planétaire. Un des impacts majeurs de telles activités anthropiques est le déclin généralisé de la biodiversité à une échelle globale. Il est critique de prendre en compte les interactions trophiques dans un contexte de conservation d'espèces menacées ou en déclin. En effet, les interactions indirectes négatives sont la forme d'interaction indirecte la plus commune en nature et elles pourraient mener à l'extinction de certaines espèces de proies. Cependant, les interactions indirectes sont rarement prises en compte dans les explications du déclin et de la perte d'espèces. Au cours des dernières années, les oiseaux de rivage ont montré des signes dramatiques de déclin de populations à l'échelle mondiale et nord-américaine. Simultanément, les populations d'oies des neiges ont augmenté exponentiellement en raison de l'augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires d'origine humaine provenant des terres agricoles en région tempérée. La présence croissante d'oies des neiges a été mise en évidence comme facteur pouvant contribuer au déclin des oiseaux de rivage nichant en Arctique. Les colonies d'oies des neiges peuvent provoquer un effet d'agrégation des renards arctiques dans les habitats où se reproduisent les oiseaux de rivage. Une plus grande abondance de prédateurs pourrait entraîner un risque de prédation plus élevé sur les nids d'oiseaux de rivage via la compétition apparente. L'évaluation de l'hypothèse de compétition apparente comme cause potentiel du déclin des oiseaux de rivage nichant en Arctique est actuellement limitée par le manque de données empiriques. Pour cette raison, nous avons utilisé des outils de modélisation pour répondre à cette hypothèse et pour déterminer la plausibilité de l'hypothèse de compétition apparente pour expliquer le déclin des oiseaux de rivage en se concentrant sur deux objectifs principaux.

Le premier objectif de notre étude était de vérifier si la présence d'oies affecte les bécasseaux semipalmé en augmentant le taux de prédation de leurs œufs par le renard arctique. Nous avons construit un modèle mathématique basé sur des équations différentielles prédateur-proies pour trois types de proies se reproduisant en Arctique (oies, bécasseaux semipalmé et lemmings) partageant un prédateur commun (renard arctique). Nous avons extrait les valeurs des paramètres pour chaque équation d'espèces

à partir des meilleures informations disponibles dans la littérature et les rapports de terrain. Notre deuxième objectif était d'identifier les paramètres du modèle qui ont le plus grand impact sur le taux de prédation par une analyse de sensibilité. Conformément à nos prédictions, nous avons obtenu des taux de prédation plus élevés chez une espèce d'oiseau de rivage en présence d'oies. Avec notre analyse de sensibilité, nous avons constaté que les deux paramètres les plus influents, 1) le temps de manipulation des proies par les renards arctiques et 2) l'efficacité de conversion des renards arctiques, étaient tous deux inclus dans l'équation des prédateurs.

Le modèle développé au cours de ma thèse ainsi que les résultats que nous avons pu en extraire seront des outils indispensables pour la suite de l'étude de l'impact de l'oie des neiges sur les limicoles, en particulier le bécasseau semipalmé. Ce projet a permis de mettre en évidence que les activités anthropiques peuvent avoir des répercussions sur des écosystèmes situés à des milliers de kilomètre des dites activités. Les changements globaux peuvent ainsi être transférés et affecter les relations prédateurs-proies d'un écosystème qu'on considérait encore relativement épargné par les impacts de l'utilisation anthropique du territoire.

Mots-clés

Proie alternative, compétition apparente, Arctique, conservation, oies, modèle mathématique, bécasseau semipalmé, oiseaux de rivage

ABSTRACT

Human activities affect natural ecosystems in multiple ways on a global scale. One of the major impacts of such human activities is the widespread decline of biodiversity on a global scale. It is critical to consider trophic interactions for the conservation of threatened or declining species. Indeed, negative indirect interactions are the most common form of indirect interaction in nature and could lead to the extinction of some prey species. However, indirect interactions are rarely considered in explanations of species decline and loss. In recent decades, shorebirds have shown dramatic signs of population decline on global and North American scales. Simultaneously, snow goose populations have increased dramatically with the availability of human-induced food resources from agricultural lands in temperate ecosystems. The increasing presence of snow geese has been highlighted as a possible factor contributing to the decline of arctic-nesting shorebirds. Snow geese colonies have been found to cause aggregative response in arctic foxes in habitats where shorebirds breed. Higher abundances of a shared predator could cause higher predation rates on shorebird nests through apparent competition. Testing this apparent competition hypothesis is currently limited by the lack of empirical data, and hence modelling tools represent key approaches to address this question.

The first objective of our study was to verify that the presence of geese affects semipalmated sandpipers by increasing their egg predation rate by arctic fox. We constructed a mathematical model based on differential predator-prey equations for multiple arctic-nesting prey species (geese, semipalmated sandpipers and lemmings) sharing a common predator (arctic fox). We extracted parameter values for each species equation from the best available information in literature and field reports. Our second objective was to identify model parameters that have the greatest impact on the egg predation rate of semipalmated sandpipers obtained with our model, using a sensitivity analysis. As predicted, we obtained higher predation rates on a shorebird species in presence of geese. With our sensitivity analysis, we found that the two most influential parameters, namely the handling time of prey by arctic foxes and the conversion efficiency of arctic foxes, were both included in the predator equation.

The model developed during my thesis, as well as the results we acquired with it, will be essentials for future research on the impact of snow geese on shorebirds. This project has shown that human activities can have impacts on ecosystems located thousands of kilometers away from these activities. Global changes effects can thus be transferred and affect predator-prey relationships of an ecosystem that was still relatively unaffected by the impacts of anthropogenic land use.

Keywords

Alternative prey, apparent competition, Arctic, conservation, geese, mathematical model, semipalmated sandpiper, shorebirds

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
RÉSUMÉ	IV
ABSTRACT.....	VI
LISTE DES TABLEAUX	IX
LISTE DES FIGURES.....	X
LISTE DES ANNEXES.....	XI
AVANT-PROPOS	XII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I:	
Abstract	12
Introduction	14
Materials and methods	17
Results	22
Discussion	23
References.....	34
DISCUSSION GÉNÉRALE	40
RÉFÉRENCES	49
ANNEXES	58

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Name, symbol, initial values of parameters included in the mathematical model (objective 1), the range of values used in the sensitivity analyses (objective 2), and units.....	29
Table 2. Total number of prey consumed by arctic foxes per year per 100 km ² and mean arctic fox densities (individuals/100 km ²) in absence and presence of geese (averaged over 200 simulated years while removing a 50 years burn in)	30
Table 3. Model parameters ranked by the sensitivity of the mean predation rate of sandpiper eggs to variations in parameter values with and without geese. The two most influential parameters are shown in bold.....	31

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Mean predation rate of sandpiper eggs in presence (blue bars) and absence (yellow bars) of geese, as well as during crash and peak phases of the lemming cycle..... 32
- Figure 2.** Influence of the values of the two most influential parameters (A: Handling time of prey – Arctic fox (h_A); B: Conversion efficiency – Arctic fox (ε_A)) on the mean predation rate of sandpiper eggs (%), in absence (yellow) and presence (black) of snow goose (all outputs are obtained by averaging the results over 200 years while removing a 50 years burn in). Dotted vertical lines represent initial values for A: Handling time of prey – Arctic fox ($h_A = 0.8$) and for B: Conversion efficiency – Arctic fox ($\varepsilon_A = 0.002$)..... 33

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1. Methods used for obtention of parameters values from literature and field reports.....	58
ANNEXE 2. Validation tests realized to verify the mathematical model.....	67
ANNEXE 3. System of equations without snow goose.....	68
ANNEXE 4. Sensitivity analysis on parameter values, most influential parameters.....	69
ANNEXE 5. Predation rates, total number of preys consumed and species abundances along the range of parameter values.....	70

AVANT-PROPOS

Cette thèse fut rédigée selon un format par article sous la supervision de ma directrice de thèse, Dre. Marie-Andrée Giroux.

Le premier chapitre a été soumis à la revue *Journal of Applied Ecology* le 19 janvier 2020. En tant que première auteure, mon rôle dans ce chapitre fut de développer les modèles mathématiques, de rassembler les données pour la paramétrisation, de réaliser les analyses de sensibilité et de rédiger le manuscrit.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les changements globaux

L'accroissement de la population humaine ainsi que de la qualité de vie de ceux-ci a mené à l'altération des paramètres abiotiques et biotiques globaux, altérations mieux connues sous le terme de changements globaux (Steffen et al., 2015; Vitousek et al., 1997). Un des exemples les plus médiatisés de nos jours sont les changements climatiques, ces derniers étant attribués à la croissance exponentielle de la concentration en gaz carboniques depuis le début de l'ère industrielle (Team et al., 2014). Bien que moins d'attention médiatique ne soit donnée aux autres types de changements globaux, leurs impacts sur les écosystèmes ne demeurent pas moins importants. Que ce soit, par exemple, via les changements dans l'utilisation du territoire, l'acidification des océans (Dupont et al., 2013) ou la chasse et la pêche intensives (Tans, 2015), les activités humaines affectent les écosystèmes naturels de multiples façons à une échelle planétaire (Vitousek et al., 1997). Un des impacts majeurs de telles activités anthropiques est le déclin généralisé de la biodiversité à une échelle globale (Butchart et al., 2010). Au Canada, cela se traduit par des chiffres alarmants qui montrent que la moitié des espèces canadiennes ont décliné entre 1970 et 2014 (WWF, 2017). Déterminer les causes spécifiques du déclin d'une espèce n'est pas un processus simple, notamment parce que les effets des changements globaux sont cumulatifs (Bellard et al., 2015; Didham et al., 2007). De plus, les espèces en déclin sont impliquées dans des interactions trophiques avec un nombre plus ou moins grand d'espèces (Gilman et al., 2010). Les écologistes sont donc confrontés au défi de comprendre et gérer l'impact des changements globaux sur les espèces en déclin en dépit de cette complexité.

Interactions trophiques impliquant des espèces en déclin

Les interactions entre les espèces sont parmi les plus importantes forces structurant les communautés écologiques (Dunson & Travis, 1991). Les espèces interagissent via plusieurs relations telles que la prédation, le parasitisme, le commensalisme et la

compétition. La compétition est définie comme étant une interaction entre deux individus ou groupes d'individus qui est nuisible aux deux parties (Molles & Cahill, 2014). Les deux individus ou groupes d'individus peuvent être de la même espèce dans le cas de la compétition intraspécifique ou d'espèces différentes dans le cas de la compétition interspécifique. La compétition peut aussi être caractérisée sur la base des mécanismes impliqués; tandis que la compétition par exploitation résulte d'une interaction indirecte basée sur l'utilisation de la même ressource par deux individus ou groupes d'individus, la compétition par interférence résulte d'interactions antagonistes directes qui limitent l'accès à la ressource (Molles & Cahill, 2014). La compétition apparente se distingue de la compétition interspécifique par exploitation par le fait que les deux espèces en compétition partagent un prédateur commun plutôt que des ressources communes (Holt, 1977). Il y a compétition apparente lorsqu'une augmentation de la première proie induit une réponse numérique chez le prédateur commun, ce qui, en retour, induit une diminution de l'abondance de la deuxième proie (Abrams & Matsuda, 1996). La compétition est une relation réciproque, donc une augmentation de l'abondance de la deuxième proie induirait également une diminution de l'abondance de la première proie. L'interaction indirecte entre les deux proies peut également équivaloir à la somme des effets transmis par les réponses numérique et fonctionnelle du prédateur (Abrams & Matsuda, 1996). La réponse fonctionnelle se produit à court terme lorsque le prédateur modifie son comportement en fonction du nombre de proies disponibles en augmentant son taux de consommation des proies (Holt, 1977). À plus long terme, la réponse numérique se produit lorsque les effets de l'augmentation de l'abondance des proies se traduisent en un nombre accru de prédateurs via la reproduction, la survie ou l'agrégation (Holt, 1977).

Les interactions entre deux proies et un prédateur commun peuvent également résulter en du mutualisme apparent. Dans ce cas, une augmentation de la première proie induit une augmentation de l'abondance de la deuxième proie et vice-versa (Abrams & Matsuda, 1996). Les interactions indirectes entre les proies peuvent être positives (mutualisme apparent) notamment lorsque le prédateur a atteint un niveau de saturation de sa réponse fonctionnelle et qu'une augmentation du nombre de proies disponibles ne se traduit pas en augmentation de son taux de consommation de proies (Abrams & Matsuda, 1996). Dans ce cas, le prédateur doit répartir son temps de chasse selon les proies disponibles,

donc une augmentation dans l'abondance d'une première proie réduirait le temps disponible pour s'alimenter sur une deuxième proie (Abrams & Matsuda, 1996). La saturation survient lorsque le temps disponible pour la chasse devient inexistant en raison du temps alloué par le prédateur pour la manipulation des proies, incluant les limites physiologiques de digestion (Chaneton & Bonsall, 2000).

Il est critique de prendre en compte les interactions trophiques dans un contexte de conservation d'espèces menacées ou en déclin. En effet, les interactions indirectes négatives sont les plus communes en nature (Chaneton & Bonsall, 2000) et elles pourraient mener à l'extinction de certaines espèces de proies en compétition apparente (DeCesare et al., 2010; Roemer et al., 2001). Par exemple, l'ajout d'une nouvelle proie peut contribuer à l'augmentation d'une population de prédateurs et imposer une pression de prédation supérieure sur une proie vulnérable. Un exemple classique est la relation de compétition apparente entre le sanglier (*Sus scrofa*) et le renard gris insulaire (*Urocyon littoralis*) menacé d'extinction (Angulo et al., 2007; Roemer et al., 2001). Les sangliers furent introduits sur les îles par les humains et sont rapidement devenus très abondants. Les sangliers et les renards n'étaient pas directement en compétition, mais la présence des sangliers a mené à la colonisation des aigles royaux (*Aquila chrysaetos*), un prédateur commun. Les populations d'aigles soutenues par la présence des sangliers ont causé un déclin immédiat des renards gris menacés (Courchamp et al., 2003).

La force de la compétition apparente exercée sur une population à statut de conservation précaire peut être modulée par le type de dynamique entre le prédateur commun et la deuxième population. Par exemple, la force de la compétition apparente sur une proie peut être amplifiée dans le cas où l'autre proie partageant un prédateur commun correspond à un subside écologique (Holt & Bonsall, 2017; Polis et al., 1997). Un subside est une ressource (proie, détritus, nutriments) dont le taux de renouvellement n'est pas influencé par la densité de son consommateur, mais qui supporte la productivité de ce même consommateur (Polis et al., 1997). La dynamique de telles ressources peut être découpées de l'impact du consommateur soit dans le temps (Giroux et al., 2016; Tremblay et al., 2005), soit dans l'espace (Polis et al., 1997). Le découplage dans l'espace peut résulter du flux d'une ressource entre un écosystème donneur, qui contrôle la dynamique de la

ressource, et un écosystème receveur, au sein duquel un consommateur bénéficie de la ressource sans pouvoir affecter sa dynamique (Polis et al., 1997). On qualifie d'allochtone un subside provenant d'un autre écosystème. En plus d'altérer les relations ressources-consommateurs dans l'écosystème receveur, les subsides peuvent influencer le fonctionnement des communautés, notamment lorsque des espèces clés sont supprimées (DeCesare et al., 2010; Kristan & Boarman, 2003; Rose & Polis, 1998). Par exemple, l'augmentation de l'abondance de prédateurs soutenus par des subsides peut mener à la suppression d'herbivores menant, via une cascade trophique apparente, à l'augmentation de l'abondance des plantes (Polis & Hurd, 1995). Dans ce cas-ci la cascade trophique est dite apparente étant donné que l'énergie soutenant le phénomène provient d'une source allochtone (Polis & Hurd, 1996). La présence d'une proie allochtone supplémentaire peut permettre de soutenir un prédateur à des niveaux plus élevés que ceux prédis par la productivité primaire de l'écosystème receveur, pouvant induire une pression de prédation suffisante pour mener à l'extinction locale d'une proie dans l'écosystème receveur (Polis et al., 1997).

Problématique à l'étude

Le contexte appliqué et théorique présenté ci-haut permet d'apporter un éclairage essentiel pour mieux aborder la problématique du déclin des limicoles ou oiseaux de rivage nichant en Arctique. Plusieurs de ces espèces montrent des signes de déclin de population à une échelle mondiale (Piersma & Lindström, 2004) et nord-américaine (Andres et al., 2012b). Les causes précises du déclin des différentes espèces sont encore peu connues, mais une combinaison de plusieurs facteurs a été identifiée. Parmi ces facteurs, on retrouve la perte et la dégradation des habitats côtiers utilisés comme sites d'hivernage et de haltes migratoires, les changements climatiques et les interactions avec certains prédateurs tels que les faucons pèlerins (*Falco peregrinus*) sur leurs haltes migratoires (Andres et al., 2012b). Les limicoles sont particulièrement susceptibles en raison de leur utilisation de multiples régions géographiques durant leur cycle annuel (Piersma & Lindström, 2004). En effet, ce groupe effectue dans les plus longs trajets migratoires du règne animal,

certaines espèces effectuant des trajets de plus de 20 000 km par année (Battley et al., 2012; Gill et al., 2009).

Ces grands voyageurs interagissent avec plusieurs espèces de façon directe ou indirecte sur leurs sites de nidification dans la toundra arctique. Dans l'Arctique canadien, les nids de limicoles sont prédatés par une guilde de prédateurs, incluant notamment le renard arctique (*Vulpes lagopus*), les labbes à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), les labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), le corbeau (*Corvus corax*) et le goéland hudsonien (*Larus smithsonianus*) (Bêty et al., 2001; Bêty et al., 2002; Smith et al., 2012). Comme la dynamique de population et le comportement d'approvisionnement de ces prédateurs sont influencés par d'autres proies, les limicoles interagissent de façon indirecte avec ces autres proies partageant les mêmes prédateurs. Les principales espèces de proies avec lesquelles les limicoles interagissent indirectement sont le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*), le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*) et l'oie des neiges (*Chen caerulescens*) (Bêty et al., 2001; Hines et al., 2010; McKinnon et al., 2013). Selon le programme de suivi régional et international des limicoles (PRISM), 30% de l'ensemble des espèces de limicoles nichant en Arctique interagissent avec les oies des neiges (Kerbes et al., 2014).

Une croissance dramatique des populations de plusieurs espèces d'oie des neiges a été observée durant les dernières décennies (Kerbes et al., 2014). Par exemple, la petite oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) aurait un taux de croissance de 5 à 7 % par année selon les estimés conservateurs des dernières décennies (Cooke et al., 1995). En 2004, la population était estimée à environ 7 millions d'individus et était considérée comme une espèce surabondante (Jefferies et al., 2004). La croissance exponentielle de cette espèce a été associée à l'intensification de l'agriculture sur les aires d'hivernage et les haltes migratoires (Jefferies et al., 2004). En raison de l'ajout de nutriments effectué pour augmenter la productivité des champs agricoles, les oies ont accès à une source de nourriture soutenue par les activités humaines (Jefferies et al., 2004). Les champs agricoles en milieux tempérés agissent donc comme un subside pour les oies des neiges.

À chaque printemps les oies migrent sur une distance de plus de 3 000 km entre des champs agricoles en milieux tempérés jusqu'en Arctique, augmentant ainsi la productivité

de l'écosystème toundrique (Gauthier et al., 2011; Jefferies et al., 2004). En effet, la présence de l'oie des neiges fournit des ressources nutritives (surtout œufs) importantes pour le renard arctique. Ces ressources pourraient lui permettre de se maintenir à des niveaux d'abondances supérieurs que ce qui est prévu par la productivité primaire de la toundra (Gauthier et al., 2004; Giroux et al., 2012; Oksanen & Oksanen, 2000; Samelius et al., 2011). Ceci pourrait contribuer à accroître la pression de préation sur d'autres proies utilisées par le renard arctique. Plusieurs études ont montré que la densité des limicoles via des modifications de l'habitat, de la disponibilité de ses proies et des interactions prédateurs-proies (Flemming et al., 2016; Bêty et al., 2001; Hines et al., 2010; Jehl, 2004; Sammler et al., 2008). Les oies peuvent nuire aux limicoles via des modifications dans la qualité de leur habitat de nidification (Jefferies & Rockwell, 2002). En effet, le broutage intensif des oies peut mener à une réduction de la hauteur des graminées réduisant ainsi le camouflage des nids de limicoles (Cargill & Jefferies, 1984; Jefferies et al., 2006). Ces modifications peuvent aussi limiter l'abondance des invertébrés se retrouvant dans les sols ainsi que d'espèces se trouvant dans les marais supertidaux, en particulier les araignées et les coléoptères qui sont une source de nourriture importante pour les passereaux et les limicoles (Milakovic & Jefferies, 2003). Lors de la période d'incubation, les adultes limicoles doivent répartir leur temps entre l'incubation des œufs et la recherche de nourriture (Cantar & Montgomerie, 1985). Une réduction de ces proies durant cette période cruciale de reprise de masse suivant la migration pourrait affecter la survie et la croissance de leurs juvéniles via une moins bonne condition physique des adultes (Flemming et al., 2016; Metcalfe & Furness, 1984). Lamarre et al., (2017) ont observé, à l'aide de nids artificiels imitant des nids de limicoles, que la pression de préation par le prédateur le plus commun à l'île Bylot, le renard arctique, augmentait en fonction de la proximité à la colonie d'oies. Ainsi, la présence d'oie des neiges menait à une réduction d'espace sans ennemis pour les limicoles (Lamarre et al., 2017; Mckinnon et al., 2013).

Le renard arctique est un prédateur généraliste, qui se nourrit principalement de lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* et *Lemmus trimucronatus*), une proie arctique, qui est caractérisée par de fortes variations d'amplitudes (Krebs & Myers, 1974). Plusieurs études

ont observé que lorsque la population de lemming est très faible, le renard arctique augmente sa consommation de proies telles que les œufs d'oiseaux nichant en Arctique (Bêty et al., 2002; Careau et al., 2008; McKinnon et al., 2014). Par exemple, la pression de prédation sur les nids artificiels imitant des nids de limicoles augmentait également durant les années de faible densité de lemmings (Lamarre et al., 2017).

Dans plusieurs études, les oies, les limicoles et les passereaux ont été observés être des proies alternatives, ou accidentelles, durant les années de faible abondance de lemmings (Bêty et al., 2002; Lecomte et al., 2008; McKinnon et al., 2013). Ce phénomène de changement de proies induit par les abondances de lemmings est connu sous le nom de l'hypothèse Roselaar-Summers. Selon cette hypothèse, les nids d'oiseaux subissent un taux de prédation plus élevé lorsque les lemmings sont absents résultant en une mauvaise année de reproduction pour les oiseaux. Cette relation indirecte entre le lemming et ces espèces est cruciale pour comprendre la dynamique de l'écosystème arctique (Holt & Kotler, 1987).

Pour mieux comprendre l'interaction indirecte entre les limicoles et la présence d'une colonie d'oie des neiges, ce projet se penchera particulièrement sur une espèce de limicoles, le bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*). Le bécasseau semipalmé était l'espèce de limicoles la plus largement et abondamment répartit en Amérique du Nord, mais semble montrer une diminution importante de son abondance dans les dernières décennies (Andres et al., 2012a; Andres et al., 2012b). La cause principale du déclin du bécasseau semipalmé semble être attribuée à la chasse intensive réalisée sur les sites d'hivernage au Guyana, en Guyane française et au Suriname (Morrison et al., 2012). Les deux derniers pays maintiennent que cette activité est illégale, malgré le fait qu'elle est largement pratiquée (BirdLife International, 2017). Au Suriname, des dizaines de milliers de bécasseaux semipalmés sont chassées annuellement (Morrison et al., 2012). Une autre hypothèse est reliée à la récolte des larves de limules (*Limulus polyphemus*) dans la baie de Delaware. Ce site d'arrêt migratoire est utilisé par 60 % de la population totale de bécasseau semipalmé lors de leur migration printanière (Mizrahi et al., 2012). La pression de récolte des larves de limules durant les années 1995 à 2005 a fortement réduit la disponibilité en nourriture pour les limicoles (Mizrahi et al., 2012). D'autres facteurs tels

que l'utilisation de pesticides dans les milieux agricoles utilisées par cette espèce (Morrison et al., 2012) ou l'augmentation de la fréquence des ouragans lors des migrations printanières (BirdLife International, 2017) pourraient aussi être en cause. Finalement, sur les sites de nidification dans l'Arctique, l'augmentation de la présence de l'oie des neiges (*Chen caerulescens*) et l'oie de Ross (*Chen rossii*) semble avoir des impacts non-négligeables sur les limicoles (Peterson et al., 2013). Comme le bécasseau semipalmé niche en Arctique à des sites où l'on retrouve des colonies d'oies blanches (oies des neiges et oies de Ross), il est essentiel d'investiguer l'impact potentiel de ces espèces supportées par les activités humaines sur cette espèce en déclin.

L'approche de modélisation

Pour identifier comment l'augmentation des populations d'oies des neiges affecte des espèces vulnérables tel que le bécasseau semipalmé, il est nécessaire de comprendre les mécanismes sous-jacents à ces interactions. La modélisation est un outil interdisciplinaire qui permet de contribuer de façon importante à comprendre des mécanismes complexes en alliant les mathématiques à d'autres disciplines scientifiques, comme l'écologie dans ce projet (Codling & Dumbrell, 2012). Cet outil peut être utilisé notamment pour étudier des problématiques de conservation pour lesquelles les données ne sont pas suffisantes pour comprendre les mécanismes induisant les patrons observés dans l'abondance des populations impliquées.

La modélisation a historiquement aidé à comprendre des concepts clés et à générer des hypothèses en écologie. Notamment, les équations de Lotka-Volterra sont connues pour avoir contribué à comprendre les relations prédateurs-proies. Par exemple, l'application de ces modèles à l'interaction entre le lièvre et le lynx (Elton & Nicholson, 1942) a permis de décrire la dynamique cyclique de ces deux populations et représente un exemple classique de l'utilisation des modèles en écologie (Krebs et al., 2001). Un autre exemple bien connu est celui des équations de Holt (1977) qui ont grandement fait avancer la compréhension des interactions indirectes entre deux proies ne partageant pas les mêmes ressources, générant ainsi l'hypothèse de la compétition apparente. Depuis, plusieurs modèles ont alimenté les recherches au sujet de ces interactions complexes (Barraquand

et al., 2015; Gilg, 2003). Toutefois, peu d'études se sont encore penchées sur un système où le prédateur commun consomme trois proies dont une de celles-ci est une proie allochtone soutenue par les activités humaines.

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS DU PROJET

Notre premier objectif était de vérifier l'hypothèse selon laquelle la présence d'une proie migratrice dont l'explosion démographique récente a été supportée par les activités anthropiques (oie des neiges) affecterait une proie migratrice à statut de conservation précaire (bécasseau semipalmé) en induisant une augmentation du taux de prédation des nids. Nous avons prédit que (1) le taux de prédation sur les nids de bécasseaux semipalmés serait plus élevé en présence d'une colonie d'oies des neiges et (2) cette différence de taux de prédation devrait être réduite lors des années de faible abondance de lemmings, la proie préférentielle du prédateur commun. Pour tester cette hypothèse, nous avons construit un modèle mathématique basé sur un système d'équations différentielles décrivant les interactions prédateur-proies impliquant plusieurs proies partageant un prédateur commun. Ce modèle comprend un prédateur (renard arctique) et trois espèces de proies (oies des neiges, bécasseaux semipalmé et lemmings ; voir figure 1).

Notre deuxième objectif consistait à identifier les paramètres du modèle qui ont le plus grand impact sur le taux de prédation des nids de bécasseau semipalmé pour les sites avec et sans oies des neiges via des analyses de sensibilité. Cet objectif permettait de formuler des recommandations sur les efforts de récolte de données afin d'améliorer notre modèle et nos capacités de prévisions futures pour la conservation des bécasseaux semipalmés.

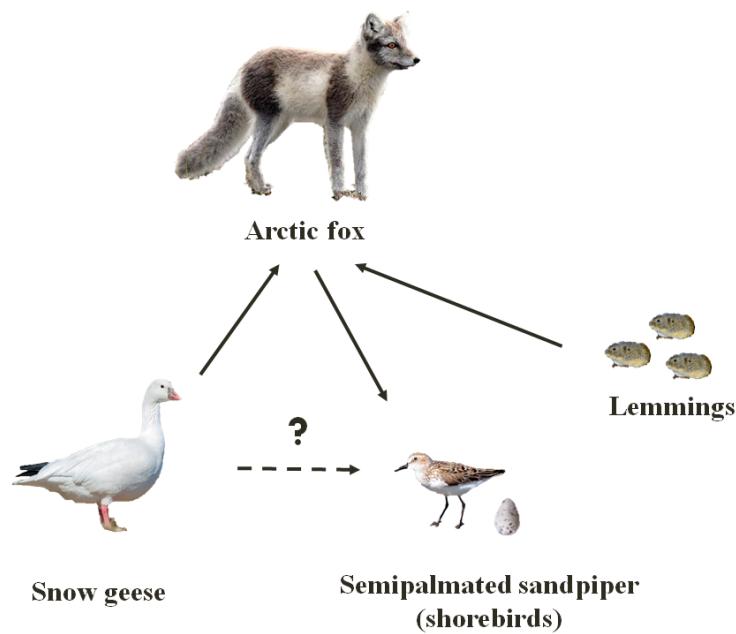


Figure 1. Image inspirée de Flemming et al. (2016) représentant les relations entre la proie principale (lemming), les proies alternatives (oie des neiges; bécasseau semipalmé) et le prédateur commun (renard arctique).

CHAPITRE 1

INDIRECT INTERACTIONS BETWEEN A HYPERABUNDANT HERBIVORE AND A DECLINING SHOREBIRD SPECIES NESTING IN THE ARCTIC: A TEST OF THE APPARENT COMPETITION HYPOTHESIS USING A MATHEMATICAL MODEL

SARAH JACQUES^{1,2}, SOPHIE LÉGER³, & MARIE-ANDRÉE GIROUX²

¹ Département de biologie, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada E1A 3E9

² K.-C.-Irving Research Chair in Environmental Sciences and Sustainable Development, Université de Moncton, Moncton NB, Canada

³ Département de mathématiques et de statistique, Université de Moncton, Moncton NB, Canada

Correspondence author: Sarah Jacques, esj1783@umanitoba.ca

ABSTRACT

1- Shorebirds are showing dramatic signs of population decline on a global scale. Among other causes, the increase in the abundance of snow goose populations has been highlighted as a possible factor that could contribute to the decline of some populations of arctic-nesting shorebirds in parts of their breeding range. In recent decades, snow goose populations have increased dramatically with the availability of human-induced food resources from agricultural lands in temperate ecosystems. In addition to the impacts of goose on shorebird breeding habitats through grazing, the presence of goose colonies has been found to cause aggregative response in arctic foxes in shorebird breeding habitats. Higher abundances of shared predators could cause higher predation rates on shorebird nests through apparent competition. Because testing this apparent competition hypothesis (APH) is currently limited by the lack of empirical data, modelling tools represent an alternative approach to address this question while sufficient data are collected.

2- Our first objective was to test the hypothesis that the presence of geese affects semipalmated sandpipers by increasing their egg predation rate. To test that hypothesis, we built a mathematical model based on predator-prey differential equations for multiple prey species (geese, sandpipers and lemmings) sharing a common predator (arctic fox). We extracted parameter values from the best available information in literature and field reports. Our second objective was to identify model parameters that have the greatest impact on the egg predation rate of semipalmated sandpipers obtained with our model, using a sensitivity analysis.

3- As predicted, simulated predation rates of sandpiper eggs were higher in presence of geese. With our sensitivity analysis, we found that the two most influential parameters, namely the handling time of preys by arctic foxes and the conversion efficiency of arctic foxes, were both included in the predator equation.

4- *Synthesis and applications* We identified challenges and alternatives for modelling conservation issues involving migratory prey in remote and low productive ecosystems. To overcome these challenges, we identified the field and modelling priorities that are likely to improve our understanding of the importance of the APH in explaining the decline in arctic-nesting shorebirds. The impact of our study for conservation and

management of arctic-nesting shorebird populations lays in the development of a parameterized model predicting patterns in predation rates observed in the field, both qualitatively and quantitatively, that can be further developed to include other anthropogenic pressures (*e.g.*, climate change) and/or adapted for other shorebird species.

INTRODUCTION

Most shorebird species show signs of population decline on global (Canadian Wildlife Service et al., 2000) and North American scales (Andres et al., 2012b). Shorebirds are a highly nomadic group, performing annual migrations of thousands of kilometers (Andres et al., 2012b; Brown et al., 2017). Multiple non-exclusive hypotheses have been suggested to explain shorebird decline in North America. Causes of these declines are species-specific and depend on migration pathways, wintering and nesting grounds (Canadian Wildlife Service et al., 2000). The most common factors seem to be wetland drainage, pollution, habitat loss, and disturbance on nesting grounds. In recent years, the increasing presence of snow geese has been highlighted as a possible factor that could contribute to the decline of some populations of arctic-nesting shorebirds in parts of their breeding range (Flemming, Calvert, Nol, & Smith, 2016; Flemming, Nol, Kennedy, & Smith, 2019b; Lamarre, Legagneux, Gauthier, Reed, & Béty, 2017; McKinnon, Berteaux, Gauthier, & Béty, 2013).

Snow goose populations have shown an exponential increase in abundance in recent decades (Kerbes, Meeres, & Alisauskas, 2014). Surveys in the North American Arctic have shown an increase in the population of geese from about 1.5 million in the 1960s to as many as 20 millions today (Munro, 2017). In 2004, lesser Snow Geese *Chen caerulescens caerulescens* population (hereafter “geese”) was estimated at about 7 million and reached the status of overabundant species (Cooke, Francis, Cooch, & Alisauskas, 1995; Jefferies, Rockwell, & Abraham, 2004). The sudden growth of this population has been associated with the intensification of agriculture on wintering grounds and staging areas (Jefferies, Rockwell, & Abraham, 2004). Such intensification in the area and in the productivity (driven by fertilization) of agricultural lands provided geese with an increased access to a highly nutritious food source supported by human activities (Jefferies, Rockwell, & Abraham, 2004). Geese are migratory birds, they feed in agricultural fields in temperate regions and reproduce 3,000 km away in the Arctic every summer (Gauthier et al., 2011; Jefferies, Rockwell, & Abraham, 2004). Many arctic predators, like the arctic fox, can benefit from the increasing presence of geese. The presence of geese can increase the quantity of energy and nutrients in tundra ecosystems

by providing additional resources (mostly eggs) for predators. These resources may allow predators, like the arctic fox, to maintain higher abundance levels than predicted by tundra primary productivity (Gauthier, Béty, Giroux, & Rochefort, 2004; Giroux et al., 2012; Oksanen & Oksanen, 2000; Samelius, Alisauskas, & Larivière, 2011). On Bylot Island, Nunavut, the probability of reproduction of arctic foxes *Vulpes lagopus* increased with the proximity to a goose colony (Giroux et al. 2012). This aggregation of predators associated with the presence of geese may contribute to increased predation pressure on other prey species consumed by the arctic fox through apparent competition mediated by shared predators (Holt & Lawton, 1994; Holt, 1977). The apparent competition hypothesis (hereafter “APH”) stipulates that multiple prey species can reciprocally interact via the functional (changes in kill rates) and the numerical (changes in reproduction, survival or aggregation) responses of shared predators (Holt & Lawton, 1994; Holt, 1977). In a low productivity environment like the arctic-tundra, resources are limited, and apparent competition is expected to be stronger compared to environments with higher productivity (Holt, 1977).

Another important prey species shares a common predator (arctic fox) with shorebirds and geese. Lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*) are the preferred prey of the arctic fox and their populations are characterized by large interannual variations in numbers (Béty, Gauthier, Korpimaki, & Giroux, 2002; Ehrich et al., 2019). These large fluctuations in lemming numbers have repercussions on other prey species. For instance, when lemmings are scarce, the arctic foxes will forage preferentially on alternative prey like geese or shorebirds eggs, which are then relatively more abundant, and thus likely more profitable (Pyke, Pulliam, & Charnov, 1977), than lemmings (Béty, Gauthier, Korpimaki, & Giroux, 2002; Careau, Giroux, Gauthier, & Berteaux, 2008; McKinnon, Berteaux, & Béty, 2014). Such prey switching behaviour can result in variations in predation pressure on alternative prey (Holt, 1977), which should then be inversely correlated with small rodent abundance.

Apparent competition induced by the human-induced increase in goose populations represent one hypothesis to contribute explaining the decline in semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* populations. Semipalmated sandpipers (hereafter “sandpipers”) travel

more than 20,000 km a year from South America to the Arctic (Brown et al., 2017). This species was one of the most widely distributed and abundant shorebird species in North America, but have shown decreases in abundance at certain breeding, staging, and wintering areas (Andres et al., 2012a; Andres et al., 2012b). On wintering grounds, Morrison et al. (2012) reported a decrease of 79 % of semipalmated sandpipers between 1982 and 2008-2012. The principal cause appears to be intensive hunting of adult sandpipers on wintering sites in Guyana, French Guiana, and Suriname (Morrison et al., 2012). Other hypotheses to explain such declines include the loss and degradation of coastal habitats used as wintering and staging sites, climate change, and demographic increases in goose populations (Andres et al., 2012a). The degree to which the last factor may scale up to declines in shorebird population sizes is yet unknown, although it represents a research priority (*e.g.* Flemming, Nol, Kennedy, & Smith, 2019b).

For conservation and management purposes, it is critical to determine whether the long-term apparent competition possibly associated with the increasing presence of goose in the Arctic is a mechanism influencing sandpiper populations. Yet, answering this question is currently limited by the lack of empirical data. While the required data are currently being gathered, mathematical modelling can be used as a tool to gain insights on the plausibility of apparent competition as an explanation for sandpiper declines. This method has been instrumental in understanding various mechanisms underlying species interactions, such as predator-prey cyclic fluctuations (lynx and hare; Stenseth, Falck, Bjornstad, & Krebs, 1997), and indirect effects (*e.g.* apparent competition and mutualism; Holt, 1977), especially in multiple prey systems (Barraquand, New, Redpath, & Matthiopoulos, 2015; Matthiopoulos et al., 2007). Mathematical modelling can bring crucial information to better understand species declines. and identify the actions required to mitigate them.

Our first objective was to test the hypothesis of an apparent competition between a hyperabundant herbivore and a declining shorebird species, whose strength is modulated by the abundance of the preferred prey of the shared predator. To test that hypothesis, we constructed a mathematical model based on predator-prey differential equations for multiple prey species sharing a common predator. This model includes one predator

(arctic fox) and three prey species (geese, sandpipers and lemmings). We predicted that (1) predation rate on sandpiper eggs would be higher in the presence of a goose colony, through a numerical response of the shared predator, and (2) this difference in egg predation rate should be reduced during years of low lemming abundance, the preferential prey of the shared predator. In years when lemmings are scarce, the arctic fox will increase its predation rate on other prey (apparent mutualism: *e.g.* Holt 1977; Béty, Gauthier, Korpimaki, & Giroux, 2002). During lemming crash years, the predation rate on sandpiper eggs should increase even more in absence of geese because it would be the only remaining prey available for arctic foxes. Our second objective was to identify model parameters that have the greatest impact on the egg predation rate of sandpipers by arctic foxes based on the results obtained with our two models, with and without geese. This objective is aimed at formulating recommendations on data collection efforts required to improve the mathematical model, and its ability to predict demographic parameters of sandpiper populations on their breeding sites.

MATERIAL AND METHODS

STUDY SYSTEM

The Canadian Arctic is characterized by barren ground and tundra with year-round frozen grounds and short summers. During those short snow-free weeks, migratory birds (*i.e.* shorebirds, passerines, avian predators, and geese) co-exist with resident species (*e.g.* arctic fox and lemmings). Geese, shorebirds, lemmings, and their predators interact only for a short window of time each year, but key demographic parameters in arctic fox populations are influenced by the summer abundance and availability of prey (*e.g.* adult survival and breeding probabilities: (Chevallier, 2017). Therefore, we constructed our model over a time frame of a complete year and parameterized the model (see section “Extraction of parameter values” below) based on this temporal scale and on a spatial scale of 1 km². To facilitate biological comprehension, we transformed our results on a spatial scale of 100 km².

THE MATHEMATICAL MODEL

The mathematical modelling approach used was adapted from classical predator-prey equations (Holt, 1977; Lotka, 1926; Volterra, 1926) and inspired by parameterized apparent competition models (Barraquand, New, Redpath, & Matthiopoulos, 2015; Matthiopoulos et al., 2007). An important change made to the population equations was to model the impact of predation on juvenile stages rather than on adults for both avian preys as arctic foxes mostly predate the eggs of shorebirds and geese (Ricklefs, 1969; Royer-Boutin, 2015). Our mathematical model consists of one differential equation for each species in the system. This system consists of a shared predator (A: arctic fox, Equation 2) and two prey species (G: goose, Equation 3; S: sandpiper, Equation 1).

$$\frac{dS}{dt} = (n_S - d_S)S(1 - \frac{S}{k_S}) - A \left(\frac{a_A t t n_S S}{1 + a_A h_A n_S S} \right) \quad \text{Eqn 1.}$$

$$\frac{dA}{dt} = \varepsilon_A A \left(\frac{a_A t t (n_S S + n_G G + L)}{1 + a_A h_A (n_S S + n_G G + L)} \right) (1 - \frac{A}{k_A}) - d_A A \quad \text{Eqn 2.}$$

$$\frac{dG}{dt} = (n_G - d_G)G(1 - \frac{G}{k_G}) - A \left(\frac{a_A t t n_G G}{1 + a_A h_A n_G G} \right) \quad \text{Eqn 3.}$$

The predator-prey equations incorporate a multispecies functional response of type II (Holling, 1959) with attack rate, a_A , total available time, $t t$, and handling time, h_A . Predator consumption of prey is converted to new predators A with efficiency, ε_A . We assumed that all populations experienced density-dependence and specified a species-specific carrying-capacity (k_S , k_A , k_G). Natality rate (n_S , n_G) and mortality rate (d_S , d_A , d_G) were included for all species represented by a differential equation, except the natality parameter for the arctic fox. For this population, the equivalent of the natality parameter corresponded to the multiplication of ε_A to the total number of prey consumed per year per fox obtained with the functional response term.

The model consists of two independent system of equations, one with the goose differential equation (Equation 3) and one where this equation as well as the associated

terms in Equation 2 are absent (See Appendix 3 for the system of equations without goose). Lemmings are present in both systems but are represented by a sinusoid equation (Equation 4).

$$L = m \left| \sin \frac{\pi}{4} t \right| + z \quad \text{Eqn 4.}$$

Here, L is the lemming density, m is the maximal lemming density, and z is the minimal lemming density. The time, t, is represented in years and $\pi/4$ imposes a lemming cycle of 4 years. We did not model lemming dynamics using a differential equation within the systems presented above because reproducing lemming dynamics using differential equations and empirically derived parameters from our study system represents a separate study in itself.

Each equation system (with and without geese) generates a predation rate on sandpiper eggs per year. This allowed comparing predation rate on sandpiper eggs with and without geese. We calculated predation rate over a period of 200 years while removing 50 years (burn-in) to avoid the effect of initial values on calculation of the long term mean values (McCallum, 1999). The model was solved numerically on R 3.4.3 programming software by using the *lsoda* function included in the *deSolve* package (Soetaert, Petzoldt, & Setzer, 2010). The *lsoda* function is a solver for ordinary differential equations (ODE) that performs automatic switching between rigid and non-rigid methods (Soetaert, Petzoldt, & Setzer, 2010). The lemming was integrated in both systems by using the forcing function in the *deSolve* package with the interpolation function *approxfun*. This function made it possible to impose a desired value of lemming abundance at each time step. In this case, it allowed imposing a constant cyclic variation in the lemming abundance corresponding to Equation 4. Multiple tests were completed to verify that all functions and equations worked properly when assembled together (see Appendix 2). To avoid errors and minimize the number of parameters, we kept our model as simple as possible while maintaining ecological accuracy (McCallum, 1999).

EXTRACTION OF PARAMETER VALUES

We extracted the parameter values (Table 1) from the literature (see Appendix 1 for the justification of parameter values and references). We used the same parameter values in presence and absence of geese, except that we used a larger carrying capacity for the arctic fox population (k_A) in presence of geese. This is based on the following assumption that arctic foxes can experience density dependence through, for instance, intraspecific competition by interference (e.g. territoriality) or by exploitation (e.g. number of dens), but that the intensity of this density dependence can be reduced in presence of a predictable and abundant food source (e.g. less territoriality (Eide, Jepsen, & Prestrud, 2004) and cohabitation of more than one breeding female in a den (Carmichael et al., 2007)).

OBJECTIVE 1: PREDATION RATE ON SANDPIPER EGGS WITH AND WITHOUT GEESE

To obtain the predation rate on sandpiper eggs, we averaged the total number of sandpiper eggs predated by arctic foxes divided by the total number of sandpiper eggs produced per year and per km² (Equation 5).

$$\frac{A \left(\frac{a_{Attn} S}{1 + a_A h_A n_S S} \right)}{n_S S} \quad \text{Eqn 5.}$$

We chose this measure of predation rate because it is the common method to report predation rate of shorebird eggs in scientific reports. Then, we tested the first prediction that predation rate on sandpiper eggs would be higher in the presence of a goose colony. We calculated a mean predation rate with and without goose by averaging the predation rates generated over 200 years while removing a burn-in of 50 years for both systems of equations. To test the second prediction that the difference in predation rate in the presence and absence of a goose colony should be reduced during years of low lemming abundance, we calculated mean predation rates for peak (501 lemmings/km²) and crash (1 lemming/km²) years, respectively, using the outputs from both systems of equations (with and without goose colony).

OBJECTIVE 2: SENSITIVITY ANALYSIS ON PARAMETER VALUES

A. Most influential parameters

To determine the sensitivity of the predation rate to uncertainty in parameter values, we used a manual test based on the Morris screening method defined by equation 6 (Weber, Theers, Surmann, & Weihs, 2018).

$$d_i(x) := \frac{f(x + \Delta e_i) - f(x)}{\Delta e_i} \sim F_i \quad \text{Eqn 6.}$$

In equation 6, $d_i(x)$ corresponds to the sensitivity of the predation rate on sandpiper eggs. The numerator corresponds to the difference between predation rates on sandpiper eggs obtained with a first parameter value, x , and with a second parameter value, $x + \Delta e_i$. The denominator corresponds to the difference between the two parameter values, Δe_i . We used equation 6 to estimate sensitivity for every parameter in both systems of equations, using the lower and upper values of the biologically plausible range (Table 1). We ranked the parameters from the most to the least influential according to their estimated sensitivity averaged over 200 years while removing a burn-in of 50 years for both systems of equations.

B. Sensitivity of model outputs to variations in the most influential parameters

We determined how our main model outcome (mean predation rates on sandpiper eggs) varied along the range of biologically plausible values for the most influential parameters identified in the previous step. We repeated the process for both systems of equations, using the same approach as the one described in the section “Mathematical model”. This allowed us to compare mean predation rates on sandpiper eggs with and without a goose colony along the plausible range of values of the most influential parameters.

RESULTS

OBJECTIVE 1: PREDATION RATE ON SANDPIPER EGGS WITH AND WITHOUT GEESE

Using the initial parameter values, adding a supplementary prey, geese, led to an increase in the mean predation rates on sandpiper eggs from 20.5% to 30.7% (Fig.1). The mean predation rate obtained with both systems of equations was independent of the number of lemmings (Fig. 1). On average, 25.6% of all eggs produced by sandpipers were predated by arctic foxes every year.

When exploring model outputs in more details, we observed that when using initial parameter values (Table 1), the presence of the goose colony led to an increase in both the total number of prey consumed by arctic foxes and the arctic fox density (Table 2).

OBJECTIVE 2: SENSITIVITY ANALYSIS ON PARAMETER VALUES

A. Most influential parameters

We ranked the parameters from the most to the least influential based on their mean sensitivity estimated over 200 years while removing a burn-in of 50 years for both systems of equations (Table 3). We show that h_A (handling time of prey – arctic fox) and ε_A (conversion efficiency – arctic fox) can be considered as the most influential parameters; their estimated sensitivity is at least 10 times larger than all other parameters. These two parameters are both associated with the differential equation of the shared predator, the arctic fox.

Mean predation rate of sandpiper eggs varies from 0 to 20% and from 0 to 36% per year in absence and presence of geese, respectively, along the range of biologically plausible values for these two most influential parameters (Fig. 2 A, B). Predation rates of sandpiper eggs is directly linked to the abundances of arctic fox and sandpiper populations (see Appendix 5 for species abundances along the range of parameter values).

DISCUSSION

We modelled the effect of the presence of a goose colony on the predation rate of semipalmated sandpiper eggs, a species of conservation concern in North America, while considering a third cyclic prey, the lemming. Our work was motivated by recent research showing that the increase in goose colonies in the Arctic represents a likely hypothesis to contribute explaining declines in many arctic-nesting shorebird species in North America (Andres et al., 2012b; Flemming, Calvert, Nol, & Smith, 2016; Lamarre, Legagneux, Gauthier, Reed, & Béty, 2017; McKinnon, Berteaux, & Béty, 2014). As predicted, our model first showed that the predation rate on sandpiper eggs was larger in presence than absence of a goose colony when using the initial parameter values, which represent the best available information from field studies. In contrast with our second prediction, our model also showed that this difference remained similar during peak or crash years of the lemming cycle. The sensitivity analysis showed that the two most influential parameters were both included in the arctic fox equation. The mean predation rate on semipalmated sandpiper eggs predicted by our model falls within the range of values observed throughout its breeding range (average of 37.5%, ranging between 5 and 70 %: Weiser et al., 2018a; Weiser et al., 2018b). The main contributions of this study fall into two categories: (i) support for the apparent competition hypothesis, and (ii) the challenges and alternatives for modelling conservation issues involving migratory preys in remote and low productive ecosystems.

(i) SUPPORT FOR THE APPARENT COMPETITION HYPOTHESIS

We predicted higher predation rates on sandpiper nests in presence than absence of geese based on site-specific evidence showing that indices of predator abundance and predation rates on artificial nests increases with proximity to a goose colony (Flemming et al., 2019a; Lamarre, Legagneux, Gauthier, Reed, & Béty, 2017; McKinnon, Berteaux, Gauthier, & Béty, 2013). Using a modified version of a classical predator-prey model parameterized with the best available information from field studies, our model did provide quantitative predictions that align with the apparent competition hypothesis by showing higher predator density and predation rates in presence of geese. The higher

predation rates on SESA nests observed in presence than absence of a goose colony (10.2% difference) falls within the range of differences observed in field studies (7.6-83.0%). These studies compared predation rates on artificial nests mimicking shorebird nests at increasing distances from a goose colony (up to 10, 20 or 30 km respectively; Flemming et al., 2019a; Lamarre, Legagneux, Gauthier, Reed, & Béty, 2017; Mckinnon et al., 2013).

Yet, we found no evidences of a predicted decrease in the strength of apparent competition (*i.e.* difference in egg predation rates in presence than absence of geese) when lemmings are scarcer. This would have resulted from a stronger increase in the predation rate of SESA eggs in absence than presence of geese during crash years of the lemming cycle. We first based this prediction on the numerous field evidences of positive impacts of lemming abundance on nest predation rates, either on natural or artificial nests, that support apparent mutualism between lemmings and arctic-nesting birds (Canadian Arctic: Béty, Gauthier, Giroux, & Korpimäki, 2001; Béty, Gauthier, Korpimaki, & Giroux, 2002; Gauthier, Béty, Giroux, & Rochefort, 2004; Lamarre, Legagneux, Gauthier, Reed, & Béty, 2017; McKinnon, Berteaux, & Béty, 2014; Morissette, Béty, Gauthier, Reed, & Lefebvre, 2010; Siberia: Nolet et al., 2013; Summers, 1986; Underhill et al., 1993; Scandinavia: Ims, Henden, Thingnes, & Killengreen, 2013). We then anticipated that the increase in egg predation rate driven by low abundances of lemmings should be more pronounced in absence than presence of goose because sandpipers' eggs would be the only other prey type available for arctic foxes. The similarity in egg predation rates during years of crash and peak lemming abundance might be explained by the fact that our model is not a spatially explicit one. Ongoing studies suggest that apparent mutualism between lemmings and arctic-nesting birds might arise from a decrease in the distance traveled by arctic foxes to fill their energetic needs with lemming abundance (Lai, Béty, & Berteaux, 2017). At high lemming abundance, a decrease in the distance travelled by foxes would also decrease the likelihood of encountering shorebird nests (Mckinnon et al. 2013; Mckinnon et al. 2014). Overall, the support for the apparent mutualism hypothesis involving lemmings and shorebird nests is not as strong as for other species.

Our study provided additional evidence towards apparent competition between geese and shorebirds, and about the need for more research on the role of lemmings in modulating this interaction. The strength of this evidence needs to be considered in light of the uncertainty in parameter values. We parameterized our model using initial parameter values that represent the best information currently available from field studies, but there is variation around these values. We acknowledged such variations by conducting sensitivity analyses. These analyses showed that apparent competition is observed within given intervals of the biologically plausible values of the two most influential parameters (handling time of preys by arctic fox and the conversion efficiency - arctic fox). The combination of the numerous field evidences and the theoretical support that our study offers contributes to strengthen the apparent competition hypothesis between geese and shorebirds. Nevertheless, our model could benefit from the improvements suggested in the next section of the discussion.

(ii) CHALLENGES AND ALTERNATIVES FOR MODELLING CONSERVATION ISSUES INVOLVING MIGRATORY PREY IN REMOTE AND LOW PRODUCTIVE ECOSYSTEMS

Identifying mechanisms underlying conservation issues can represent a challenge for many species, communities, and ecosystems (Buckley, 2015; Gilman, Urban, Tewksbury, Gilchrist, & Holt, 2010). The decline in arctic-nesting shorebirds is one of the conservation issues for which there are multiple hypotheses currently evaluated, hypotheses for which evidence is sometimes scarce or lacking (Canadian Wildlife Service et al., 2000). Mathematical models can represent key tools to better understand mechanisms underlying conservation issues for which we lack data. As in our study, they can be used to identify whether predicted impacts of anthropogenic activities can be reproduced using a mathematical model corresponding to an ecological hypothesis. We identified the three following challenges associated with modelling this conservation issue. First, modelling the population dynamics of migrating species, who spend a large portion of their life cycle in other ecosystems than that of their breeding range, requires a certain level of decisions to keep the models as simple as possible. Simpler models have

less parameters and thus, less cumulative uncertainty (McCallum, 1999). Second, estimating parameter values for species inhabiting remote environments such as the Arctic can be hampered by the lack of certain types of data due to the high financial and logistical costs associated with arctic research. Third, the low density of predator species living in low productive ecosystems, both predicted (Oksanen, Fretwell, Arruda, & Niemela, 1981; Oksanen & Oksanen, 2000) and observed in the case of the arctic foxes (Berteaux et al., 2017; Samelius, Alisauskas, & Larivière, 2011), can limit the collection of the required data to model their population dynamics. To overcome these challenges, we identified below the field and modelling priorities that are likely to keep improving our understanding of the importance of trophic interactions in explaining the decline in arctic-nesting shorebirds.

A- Field priorities

Our sensitivity analyses showed that the most influential parameters were the handling time of preys by arctic fox (h_A) and the conversion efficiency - arctic fox (ε_A). Both parameter values are difficult to estimate because they require demographic and behavioural data that are not routinely collected through the programs devoted to the monitoring of arctic fox populations (Berteaux et al., 2017). Obtaining better estimates of handling time for arctic foxes would require behavioral observations recording the type and number of preys eaten per unit of time (but see Béty, Gauthier, Korpimäki, & Giroux, 2002; Careau et al., 2008; Careau, Giroux, & Berteaux, 2007; Lecomte, Careau, Gauthier, & Giroux, 2008), as well as the allocation of time towards each activity (hunting/sleeping/eating) of arctic foxes. For conversion efficiency, this would require analysing currently available data to estimate statistically how the number of arctic foxes produced each year in a given area (using litter size and the number of breeding dens) varies with estimates of the number of prey acquired by foxes per year. Given the large source of uncertainties that will likely remain, targeting the modelling priorities addressed below might be more fruitful over the short term.

B- Modelling priority

We identified that one of the key modelling priority would be to proceed to a formal optimization of parameters (McCallum, 1999) using predation rates of sandpiper eggs observed in presence and absence of geese through more than one complete lemming cycle. According to our knowledge, these data are not currently available and are not currently collected at enough sites in presence and absence of geese. An alternative would be to conduct such optimization using artificial nest data that are currently collected at multiple sites in presence and absence of geese. The next steps to improve the model, including this optimization process, will contribute to improve the predictive ability of this model to address further applied questions. Prior to conducting such step, our model can already be used as a key tool that can be further developed to simulate, for instance, exposition to new conditions (*e.g.* climate change) or be applied to the other arctic-nesting shorebird species that also experienced important declines in the last decades.

CONCLUSION

By extracting data for parameters from sites all around the Arctic, our mathematical model has allowed us to generate conclusions applicable on a large spatial and temporal scale. Our results show a 10% increase in the mean predation rate of semipalmated sandpiper eggs in presence of a goose colony. This reduction in the nest success of shorebirds could in the long-term have repercussion on their population dynamic. Especially considering that, because of human-related perturbations on stop-over sites, adult shorebirds are in worse physical condition and are more likely to abandon their brood before hatching (Bustnes, Erikstad & Bjørn, 2002; Weiser et al., 2018a). The addition of higher nest predation rates and nest abandonment could have dramatic effect on the recruitment rate of shorebirds and their overall populations. We looked specifically at the interaction between geese and semipalmated sandpiper through arctic fox predation, but our model could easily be adapted to other shorebirds species suspected of apparent competition with geese. This perspective is even more useful since most arctic-nesting shorebirds species are showing signs of decline (Andres et al., 2012a; Andres et al., 2012b). By looking at the bigger picture, our model could have underestimated additional local effects of goose populations on shorebirds. Grazing by geese has been found to increase predation risk by increasing the visibility of nesting birds and consequently, their risk of being found and predated (Flemming, Nol, Kennedy, & Smith, 2019b). Combined with higher predator densities caused by apparent competition, this has the potential to create a negative synergic effect for arctic-nesting shorebirds (Flemming, Nol, Kennedy, & Smith, 2019b). This highlights the urgency to involve geese in the action plans to protect and conserve declining arctic-nesting shorebirds. The concrete impact of our study for conservation management of arctic-nesting shorebirds lays in our contribution to 1) the apparent competition hypothesis, and 2) our recommendations to address the challenges and alternatives for modelling conservation issues involving migratory prey in remote and low productive ecosystems.

Table 1. Name, symbol, initial values of parameters included in the mathematical model (objective 1), the range of values used in the sensitivity analyses (objective 2), and units.

Parameter name	Symbol	Initial values	Range of values	Units
Initial abundance - sandpiper	S	25	15-40	km^{-2}
Natality rate - sandpiper	n_S	1.76	1.57-1.83	NA
Death rate - sandpiper	d_S	0.27	0.01-0.7	NA
Carrying capacity - sandpiper	k_S	66	56-76	km^{-2}
Initial abundance - geese	G	1000	40-2000	km^{-2}
Natality rate - geese	n_G	1.51	0.35-2.45	NA
Death rate - geese	d_G	0.18	0.02-0.45	NA
Carrying capacity - geese	k_G	1500	300-2500	km^{-2}
Initial abundance - arctic fox	A	0.04	0.01-0.12	km^{-2}
Conversion efficiency - arctic fox	ε_A	0.002	0.0001-0.1	NA
Attack rate - arctic fox	a_A	2.7	0.05-8.0	hours/prey
Handling time of prey - arctic fox	h_A	0.8	0.1-2.5	hours/prey
Carrying capacity - arctic fox (with geese)	k_A	0.088	0.04-0.13	km^{-2}
Carrying capacity – arctic fox (without geese)	k_A	0.070	0.04-0.13	km^{-2}
Total time available to hunt - arctic fox	tt	420	300-1000	hours/year
Death rate - arctic fox	d_A	0.53	0.19-0.74	NA
Maximal abundance - lemming	m	500	.	km^{-2}
Minimal abundance - lemming	z	1	.	km^{-2}

Table 2. Total number of prey consumed by arctic foxes per year per 100 km² and mean arctic fox densities (individuals/100 km²) in absence and presence of geese (averaged over 200 simulated years while removing a 50 years burn in).

	Total number of prey consumed by arctic foxes per year per 100 km²	Arctic fox densities per 100 km²
In absence of geese	1814	3.46
In presence of geese	2287	4.36

Table 3. Model parameters ranked by the sensitivity of the mean predation rate of sandpiper eggs to variations in parameter values with and without geese. The two most influential parameters are shown in bold.

Parameter name	Symbol	With geese	Without geese
Handling time of prey – arctic fox	h_A	13.4	10.0
Conversion efficiency – arctic fox	ε_A	6.8	4.2
Carrying capacity – arctic fox	k_A	$4.6 \text{ e-}01$	$4.5 \text{ e-}01$
Natality rate – sandpiper	n_S	$3.2e-01$	$3.2e-01$
Death rate – arctic fox	d_A	$6.0e-02$	$5.9e-02$
Death rate – sandpiper	d_S	$3.7e-02$	$3.6e-02$
Attack rate – arctic fox	a_A	$2.4e-02$	$2.5e-02$
Total time available to hunt per year – arctic fox	tt	$1.6e-03$	$1.6e-03$
Carrying capacity – sandpiper	k_S	$5.2e-04$	$5.1e-04$
Natality rate – geese	n_G	$1.5e-04$.
Death rate – geese	d_G	$2.8e-05$.
Carrying capacity – geese	k_G	$1.6e-07$.

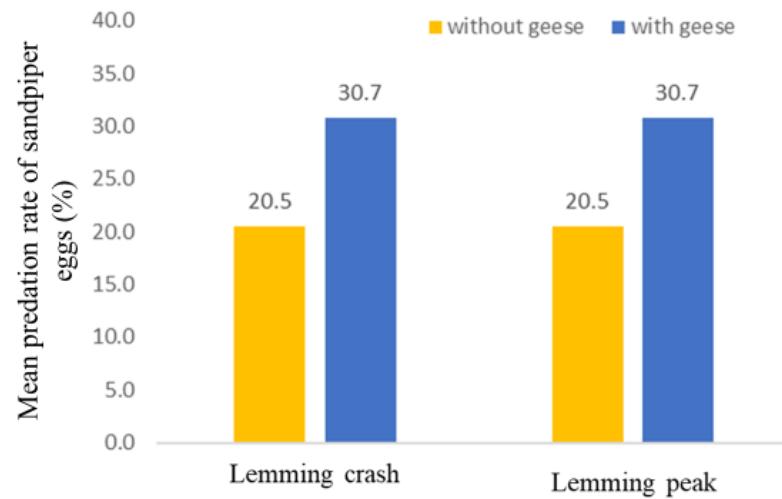
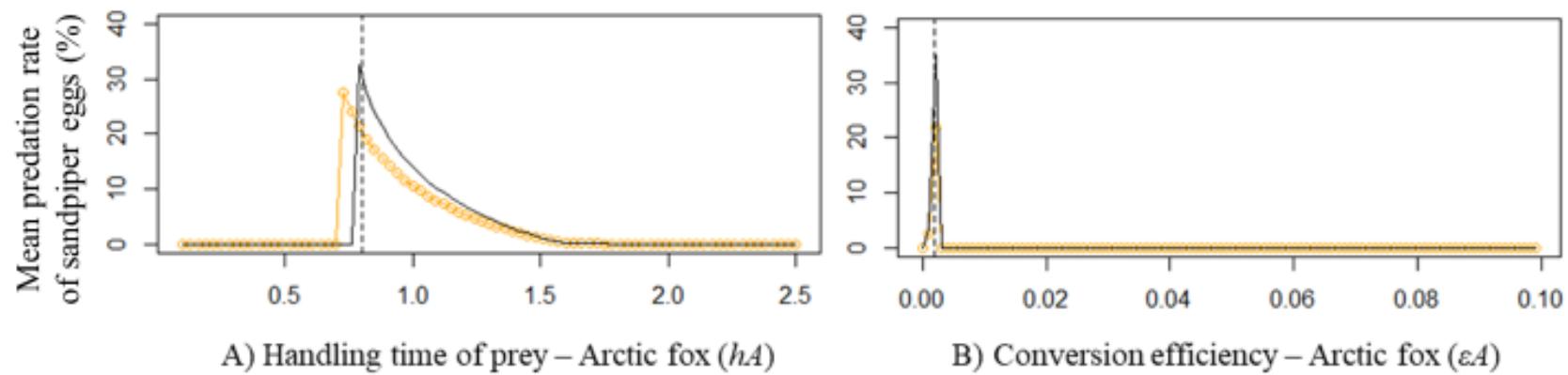


Fig. 1. Mean predation rate of sandpiper eggs in presence (blue bars) and absence (yellow bars) of geese, as well as during crash and peak phases of the lemming cycle.

Fig. 2. Influence of the values of the two most influential parameters (A: Handling time of prey – Arctic fox (h_A); B: Conversion efficiency – Arctic fox (ε_A)) on the mean predation rate of sandpiper eggs (%), in absence (yellow) and presence (black) of goose (all outputs are obtained by averaging the results over 200 years while removing a 50 years burn in). Dotted vertical lines represent initial values for A: Handling time of prey – Arctic fox ($h_A = 0.8$) and for B: Conversion efficiency – Arctic fox ($\varepsilon_A = 0.002$).



REFERENCES

- Andres, B. A., Gratto-Trevor, C., Hicklin, P., Mizrahi, D., Guy Morrison, R. I., & Smith, P. A. (2012a). Status of the Semipalmated Sandpiper. *Waterbirds*, 35(1), 146–148. doi: 10.1675/063.035.0114
- Andres, B. A., Smith, P. A., Morrison, R. G., Gratto-Trevor, C. L., Brown, S. C., & Friis, C. A. (2012b). Population estimates of North American shorebirds, 2012. *Wader Study Group Bull*, 119(3), 178–194.
- Barraquand, F., New, L. F., Redpath, S., & Matthiopoulos, J. (2015). Indirect effects of primary prey population dynamics on alternative prey. *Theoretical Population Biology*, 103, 44–59. doi: 10.1016/j.tpb.2015.04.002
- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., ... White, P. A. (2017). Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research*, 36(sup1), 2. doi: 10.1080/17518369.2017.1319602
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., & Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93(3), 388–400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Giroux, J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 88–98.
- Brown, S., Gratto-Trevor, C., Porter, R., Weiser, E. L., Mizrahi, D., Bentzen, R., ... Lanctot, R. B. (2017). Migratory connectivity of Semipalmated Sandpipers and implications for conservation. *The Condor*, 119(2), 207–224. doi: 10.1650/CONDOR-16-55.1
- Buckley, R. C. (2015). Grand challenges in conservation research. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3. doi: 10.3389/fevo.2015.00128
- Canadian Wildlife Service, Donaldson, G. M., Colleen Hyslop, R. I. Guy Morrison, H. Loney Dickson, & Ian D (Eds.). (2000). *Canadian Shorebird Conservation Plan*. o. O: Eigenverl.

- Careau, V., Giroux, J.-F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Surviving on cached foods — the energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology*, 86(10), 1217–1223. doi: 10.1139/Z08-102
- Careau, Vincent, Giroux, J.-F., & Berteaux, D. (2007). Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(1), 87–96. doi: 10.1007/s00265-007-0441-z
- Carmichael, L. E., Szor, G., Berteaux, D., Giroux, M. A., Cameron, C., & Strobeck, C. (2007). Free love in the far north: plural breeding and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *Canadian Journal of Zoology*, 85(3), 338–343. doi: 10.1139/Z07-014
- Chevallier, C. (2017). *Démographie et dynamique de la population de renards Arctiques (vulpes lagopus) de l'île Bylot, Nunavut, Canada*.
- Cooke, F., Francis, C. M., Cooch, E. G., & Alisauskas, R. (1995). *Impact of hunting on population growth of mid-continent Lesser Snow Geese*. 16.
- Ehrich, D., Schmidt, N. M., Gauthier, G., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Clark, K., ... & Franke, A. (2019). Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio*, 1-15.
- Eide, N. E., Jepsen, J. U., & Prestrud, P. (2004). Spatial organization of reproductive Arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1056–1068. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00885.x
- Flemming, S. A., Calvert, A., Nol, E., & Smith, P. A. (2016). Do hyperabundant Arctic-nesting geese pose a problem for sympatric species? *Environmental Reviews*, 24(4), 393–402. doi: 10.1139/er-2016-0007
- Flemming, S. A., Nol, E., Kennedy, L. V., Bédard, A., Giroux, M.-A., & Smith, P. A. (2019a). Spatio-temporal responses of predators to hyperabundant geese affect risk of predation for sympatric-nesting species. *PLOS ONE*, 14(8), e0221727. doi: 10.1371/journal.pone.0221727
- Flemming, S. A., Nol, E., Kennedy, L. V., & Smith, P. A. (2019b). Hyperabundant herbivores limit habitat availability and influence nest site selection of Arctic-breeding birds. *Journal of Applied Ecology*, 0(0). doi: 10.1111/1365-2664.13336

- Gauthier, G., Berteaux, D., Béty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., ...
- Cadieux, M.-C. (2011). The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, 18(3), 223–235. doi: 10.2980/18-3-3453
- Gauthier, G., Béty, J., Giroux, J.-F., & Rochefort, L. (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 119–129.
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 325–331. doi: 10.1016/j.tree.2010.03.002
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G., & Béty, J. (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator: Spatio-temporal patterns in subsidization. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 533–542. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01944.x
- Holling, C.S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomology*, 91, 824–839.
- Holt, R. a, & Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495–520.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197–229.
- Ims, R. A., Henden, J.-A., Thingnes, A. V., & Killengreen, S. T. (2013). Indirect food web interactions mediated by predator–rodent dynamics: relative roles of lemmings and voles. *Biology Letters*, 9(6). doi: 10.1098/rsbl.2013.0802
- Jefferies, R. L., Rockwell, R. F., & Abraham, K. F. (2004). Agricultural Food Subsidies, Migratory Connectivity and Large-Scale Disturbance in Arctic Coastal Systems: A Case Study1. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 130–139.
- Kerbes, R. H., Meeres, K. M., & Alisauskas, R. T. (2014). *Surveys of nesting lesser snow geese and ross's geese in arctic canada, 2002 - 2009*. 64.

- Lai, S., Bety, J. & Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, 126, 937-947.
- Lamarre, J.-F., Legagneux, P., Gauthier, G., Reed, E. T., & Béty, J. (2017). Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere*, 8(5), e01788. doi: 10.1002/ecs2.1788
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(3), 439–447. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01354.x
- Lotka, A. J. (1926). Elements of physical biology. *Science Progress in the Twentieth Century (1919-1933)*, 21(82), 341-343.
- Matthiopoulos, J., Graham, K., Smout, S., Asseburg, C., Redpath, S., Thirgood, S., ... Harwood, J. (2007). Sensitivity to assumptions in models of generalist predation on a cyclic prey. *Ecology*, 88(10), 2576–2586.
- McCallum, H. (1999). *Population Parameters: Estimation for Ecological Models* (1st ed.). doi: 10.1002/9780470757468
- McKinnon, L., Berteaux, D., & Béty, J. (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk*, 131(4), 619–628. doi: 10.1642/AUK-13-154.1
- Mckinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., & Béty, J. (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, 122(7), 1042–1048. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20708.x
- Morrison, R. I. G., Mizrahi, D. S., Ross, R. K., Ottema, O. H., Pracontal, N. de, & Narine, A. (2012). Dramatic Declines of Semipalmated Sandpipers on their Major Wintering Areas in the Guianas, Northern South America. *Waterbirds*, 35(1), 120–134. doi: 10.1675/063.035.0112
- Morissette, M., Béty, J., Gauthier, G., Reed, A., & Lefebvre, J. (2010). Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, 119(7), 1181–1191. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.18079.x

- Munro, M. (2017). What's killing the world's shorebirds? *Nature*, 541(7635), 16–20. doi: 10.1038/541016a
- Nolet, B. A., Bauer, S., Feige, N., Kokorev, Y. I., Popov, I. Yu., & Ebbinge, B. S. (2013). Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species. *Journal of Animal Ecology*, 82(4), 804–813. doi: 10.1111/1365-2656.12060
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., & Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118(2), 240–261.
- Oksanen, L., & Oksanen, T. (2000). The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *The American Naturalist*, 155(6), 703–723. doi: 10.1086/303354
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2), 137–154.
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions in Zoology* 9, 1-48.
- Royer-Boutin, P. (2015). *Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement* (Université du Québec à Rimouski). Retrieved from <http://semaphore.uqar.ca/1128/>
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., & Larivière, S. (2011). Seasonal pulses of migratory prey and annual variation in small mammal abundance affect abundance and reproduction by arctic foxes. *Polar Biology*, 34(10), 1475–1484. doi: 10.1007/s00300-011-1005-2
- Soetaert, K. E., Petzoldt, T., & Setzer, R. W. (2010). Solving differential equations in R: package deSolve. *Journal of statistical software*, 33.
- Stenseth, N. C., Falck, W., Bjornstad, O. N., & Krebs, C. J. (1997). Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(10), 5147–5152. doi: 10.1073/pnas.94.10.5147
- Summers, R. W. (1986). Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study*, 33(2), 105–108. doi: 10.1080/00063658609476904

- Underhill, L. G., PRÝS-JONES, R., Syroechkovski, E. E., Groen, N. M., Karpov, V., Lappo, H. G., ... Spiekman, H. (1993). Breeding of waders (*Charadrii*) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis*, 135(3), 277–292.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically.
- Weber, F., Theers, S., Surmann, D., Ligges, U., & Weihs, C. (2018). Sensitivity analysis of ordinary differential equation models.
- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., ... Sandercock, B. K. (2018a). Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of Arctic-breeding shorebirds. *Journal of Avian Biology*, 49(2), n/a-n/a. doi: 10.1111/jav.01531
- Weiser, E. L., Lanctot, R. B., Brown, S. C., Gates, H. R., Bentzen, R. L., Bêty, J., ... Sandercock, B. K. (2018b). Environmental and ecological conditions at Arctic breeding sites have limited effects on true survival rates of adult shorebirds. *The Auk*, 135(1), 29–43. doi: 10.1642/AUK-17-107.1

DISCUSSION GÉNÉRALE

Contributions et limites de l'étude

Ce projet a permis de mettre en évidence que les activités anthropiques peuvent avoir des répercussions sur des écosystèmes situés à des milliers de kilomètre des dites activités. Ce lien entre deux écosystèmes distincts, ici l'écosystème tempérée et celui arctique, est connu sous le nom de « connectivité entre écosystèmes » (Jefferies et al., 2004; Polis et al., 1997). Les changements globaux peuvent ainsi être transférés et affecter les relations prédateurs-proies d'un écosystème connecté (Jefferies et al., 2006; Polis et al., 1997). De tels effets peuvent avoir lieu par l'ajout, le remplacement ou le déclin d'espèces dans le nouvel écosystème (Bishop et al., 2010; Epanchin et al., 2010; Pope et al., 2009; Wardle et al., 2009). Nous nous sommes donc penchés sur le scénario de l'ajout d'une proie surabondante causée par les activités anthropiques au sein des milieux tempérés sur les relations prédateurs-proies en Arctique. C'est-à-dire, l'impact de la présence de l'oie des neiges sur le taux de prédation des nids de bécasseau semipalmé via un prédateur commun, le renard arctique tout en prenant en compte des cycles de lemmings. Pour investiguer cette problématique, ce projet s'est basé sur les hypothèses de compétition/mutualisme apparent et des subsides. L'approche de modélisation qui a été développée via ce projet est, à ma connaissance, une des premières à modéliser les relations indirectes entre les stades immatures de deux proies alternatives partageant un prédateur commun qui bénéficie de subsides allochtones en incluant une troisième proie cyclique. À l'aide d'équations différentielles et de paramètres biologiques tirés d'études empiriques, nous avons trouvé que la présence de l'oie des neiges avait une influence sur le taux moyen de prédation des nids de bécasseaux semipalmé. De plus, la réalisation d'analyses de sensibilité a illustré que le taux moyen de prédation était très sensible aux valeurs des paramètres les plus influents qui étaient tous inclus dans l'équation différentielle du renard arctique.

Le développement de ce modèle représente une première étape essentielle qui nous a permis de déterminer notre capacité à prédire l'impact de la présence grandissante des populations d'oie des neiges sur le succès de reproduction d'une espèce en déclin, le

bécasseau semipalmé. De surcroît, notre modèle a permis de mettre en lumière les informations critiques ayant le plus d'influence sur les résultats du modèle. Principalement, notre étude a permis de montrer qu'il est crucial de mettre davantage d'effort sur le terrain pour récolter des données de qualité sur le comportement du renard arctique, le principal prédateur. Le degré d'impact des oies des neiges sur les bécasseaux semipalmés est fonction des réponses fonctionnelle et numérique du renard et les mécanismes comportementaux sous-jacents à ces réponses sont encore trop peu connus, méritant ainsi plus d'effort de recherche.

Ce projet se veut également une étude supplémentaire relative aux relations prédateurs-proies dans le contexte de pressions anthropiques globales. Bien que ces pressions anthropiques s'observent à une échelle globale, la gestion des leurs impacts est possible à des échelles locales et régionales. Des plans de gestion relatifs aux changements dans l'utilisation du territoire ou le contrôle de certaines espèces clés dans un écosystème peuvent être des actions locales importantes si elles sont bien coordonnées (Urrutia-Cordero et al., 2016). Pour que les actions mises en place soient optimales, il faut prendre en compte la complexité reliée, notamment, à l'inclusion des espèces en déclin au sein de réseaux trophiques (Matthiopoulos et al., 2008; Smout et al., 2010). Mon projet contribue à fournir des éléments clés pour orienter les actions locales et globales pour la conservation d'une espèce de limicoles en déclin. La compréhension des causes du déclin des espèces de limicoles est d'autant plus importante que certains auteurs (Piersma & Lindström, 2004) ont suggéré d'utiliser les limicoles comme sentinelles intégratives des changements globaux en raison de leur utilisation de multiples régions éloignées. Les limicoles peuvent nous informer sur l'étendue des changements climatiques et les multiples pressions cumulatives sur les espèces en Amérique.

Ces pressions cumulatives complexifient l'identification des mécanismes impliqués. C'est pourquoi l'utilisation de modèles mathématiques peut être une solution intéressante. L'alliance des mathématiques à l'écologie nous a permis de développer un modèle qui pourrait s'appliquer à plus d'une espèce de limicoles. En effet, notre modèle a été construit pour le bécasseau semipalmé, mais il pourrait être adapté à n'importe quelle espèce de limicoles nichant en Arctique et étant en contact avec l'oie des neiges et le renard arctique.

Il faudrait simplement extraire de la littérature les valeurs de paramètres du taux de survie adulte et juvénile ainsi que la capacité de support et la densité relative de l'espèce de limicole étudiée. Cette perspective est d'autant plus utile que, comme mentionné précédemment, la majorité des espèces de limicoles en Amérique sont en déclin.

Limites de l'étude

Les modèles mathématiques sont un outil puissant, mais qui sont toujours une simplification de la réalité. Nous avons utilisé un type de modèle mathématique classique en écologie, soit des équations différentielles décrivant les relations prédateurs-proies, que nous avons paramétrisé avec des données empiriques. Ce type de modèle, nommé « par paires », se base sur une interaction majoritairement linéaire et additive des effets des paramètres entre espèces. Cette approche a été critiquée dans l'étude de certaines interactions biologiques, notamment pour les interactions microbiennes (Momeni et al. 2017). Toutefois, Momeni et al. (2016) ont montré que l'utilisation d'un modèle par paires dans le cas d'une interaction indirecte tel qu'une compétition apparente est justifiée. Dans le cadre de notre étude, le fait que la majorité des effets de nos paramètres soient additifs et linéaires pourrait avoir simplifié la complexité des interactions entre les espèces, sans affecter la véracité de ces interactions (Momeni et al. 2016).

Dans cette étude, nous n'avons donc pas pris en compte la saisonnalité, la température, les autres espèces présentes qui ne sont pas incluses dans le modèle, la stochasticité environnementale, la dimension spatiale ainsi que la préférence pour certaines proies. Ces différents éléments représentent un ensemble de pistes de recherches à prioriser pour la suite de mes travaux de maîtrise. Je discute ci-bas d'autres structures de modèles mathématiques qui pourraient être utilisées pour évaluer l'impact de l'oie des neiges sur les oiseaux de rivage.

Pour répondre à notre question de recherche, nous avons simplifié le système à l'étude en limitant, entre autres, le nombre d'espèces incluses dans le modèle à celles étant les plus importantes. Notamment, le renard arctique est le principal prédateur d'œufs d'oies, de lemmings et d'œufs de limicoles (Bêty et al., 2001; Giroux et al., 2012; McKinnon &

Bêty, 2009). Toutefois, certains prédateurs aviaires tels que les corbeaux, les labbes et les goélands peuvent consommer une ou l'ensemble des proies de notre système d'étude, augmentant ainsi le taux de prédation sur les nids de bécasseaux semipalmés que nous avons obtenus (Bêty et al., 2001; Bêty et al., 2002; Smith et al., 2012). Le renard arctique étant le principal prédateur, nous estimons que l'exclusion des autres prédateurs n'aurait pas d'impact important sur les résultats de notre étude.

L'utilisation d'un modèle avec réponse fonctionnelle multi-espèces (MSFR) (Abrams et Matsuda, 1996) peut parfois aider à mieux comprendre une dynamique de populations. Cependant, ces types d'équations nécessitent plus de paramètres pour les estimations et peuvent parfois ajouter plus d'incertitude que de précision aux résultats produits.

L'utilisation de modèles spatialement explicites aurait permis de spécifier une hétérogénéité spatiale dans la distribution des proies, notamment de l'oie des neiges qui niche de façon coloniale. Ce type de modèle aurait également pu inclure une fonction de dispersion du prédateur dépendante des variations spatiales dans la densité de proies (taux de dispersion qui diminuent avec la densité de proies), induisant ainsi une réponse numérique d'aggrégation (*e.g.* Cantrell & Cosner, 1996). Ceci représente une excellente piste de recherche future.

Comme mentionné en introduction générale, lorsque les lemmings sont rares, les renards arctiques se nourrissent en plus grande proportion de proies alternatives comme les oies ou les œufs d'oiseaux de rivage (Mckinnon et al., 2014). Les mécanismes comportementaux générant ces différences dans l'approvisionnement ne sont pas encore bien compris, mais des progrès importants sont en cours de réalisation via les travaux de doctorat d'une collègue de l'UQAR (Andréanne Beardsell, supervision : Joël Bêty et Dominique Gravel). À ma connaissance, les évidences présentement disponibles ne seraient pas suffisantes pour déterminer si ces modifications dans le régime alimentaire sont le résultat des mécanismes potentiels identifiés ci-bas: 1- Augmentation de la préférence pour les autres proies que le lemming à faible densité de lemmings (« prey switching » Murdoch 1969); 2- Réduction des déplacements en fonction de l'abondance de lemmings qui induirait une diminution dans la probabilité de rencontrer les autres proies en raison de l'hétérogénéité spatiale dans la distribution des proies; 3- Utilisation

des différentes proies proportionnellement à leur abondance (comme modélisée dans le présent projet). Il est également possible que les mécanismes expliquant la composition du régime alimentaire ne soient pas les mêmes entre des sites caractérisés par différentes variables écologiques ou environnementales. Compte tenu de l'incertitude associée aux mécanismes comportementaux sous-jacents aux variations dans le régime alimentaire, de prochaines études pourraient modéliser l'impact de ces différents mécanismes sur les taux de prédation de limicoles. Ceci pourrait inclure d'ajouter le concept de préférence pour les lemmings (*e.g.* Tansky 1978) et/ou de spécifier des formes de réponse fonctionnelle différentes pour les différentes proies (*e.g.* type II pour les lemmings et type III pour les oiseaux migrateurs).

De plus, nous n'avons pas modélisé la dynamique des lemmings en utilisant une équation différentielle dans le système d'équations. En effet, la modélisation de la dynamique cyclique des lemmings via des équations différentielles et des paramètres dérivés empiriquement de notre système d'étude représente une étude séparée en soi. Plusieurs projets de recherche se penchent présentement sur cette seule question. Dans le futur, il serait intéressant d'ajouter ces informations précieuses à notre modèle, ce qui, sans aucun doute, ajouterait de la précision à notre compréhension de la dynamique prédateur-proies à l'étude.

Malgré leurs limitations, ces modèles sont des outils de prédiction puissants qui nous permettent d'obtenir des informations sur un système d'étude lorsque les approches d'analyses de données empiriques ne sont pas possibles. Dans le cas de notre système d'étude, trop peu de données sont présentement disponibles à une échelle multisite pour être en mesure d'extraire des indices fiables sur la présence ou l'absence d'une compétition apparente entre l'oie des neiges et le bécasseau semipalmé tout en prenant en compte l'impact des cycles de lemmings. Pour cette même raison, nous n'avons pas été en mesure d'optimiser notre modèle à la suite de la paramétrisation. Dans les prochaines années, il serait intéressant d'utiliser les données empiriques récoltées sur les taux de prédation sur les nids de limicoles en présence et absence d'oies pour pouvoir optimiser notre modèle. Un tel outil sera crucial pour la conservation et la gestion des espèces de limicoles en péril au Canada.

Un aspect qui serait également très pertinent à ajouter à de futurs modèles relatifs à notre système d'étude est la composante spatiale, notamment l'arrangement spatial des proies et des prédateurs dans l'environnement. Reiter & Andersen, (2011) ont trouvé que la distribution spatiale des prédateurs était le facteur le plus important pour expliquer le succès ou l'échec de nidification de la Bernache du Canada à Churchill, Manitoba. Ce facteur étant plus important que l'abondance relative de la proie préférentielle, le lemming, à l'intérieur de leur écosystème. L'arrangement spatial est aussi important au niveau théorique. Selon certaines théories, les proies alternatives n'augmenteraient pas souvent la reproduction des prédateurs (réponse numérique), mais plutôt leur distribution géographique (agrégation) (Holt & Kotler, 1987; Schmitt, 1987). Cette réponse agrégative des prédateurs serait amplifiée lorsque l'abondance des proies principales diminuerait. Dans un système où il y aurait plus de deux espèces de proies, le risque de prédation sur une première proie alternative serait influencé par la distribution spatiale d'une deuxième proie alternative (Holt & Kotler, 1987). De plus, lorsqu'une des proies alternatives est une proie accidentelle (définie comme ne faisant pas l'objet d'une recherche dirigée par un prédateur; Cornell, 1976), cet effet serait encore plus prononcé car l'abondance et la répartition de la proie accidentelle ne devraient pas avoir d'effet sur le comportement alimentaire des prédateurs. Dans les systèmes où les proies alternatives sont réparties de manière hétérogène dans l'environnement, telle que le regroupement en colonie de certains oiseaux nicheurs, une agrégation spatiale des prédateurs devrait émerger dans cette même zone. Les espèces de notre système d'étude correspondent à l'ensemble des situations mentionnés ci-haut, soit une proie principale dont l'abondance varie fréquemment (lemming; espèce cyclique), une proie alternative coloniale (oie des neiges) et une proie accidentelle (bécasseau semipalmé). En effet, sur l'île de Bylot, les limicoles sont considérés comme des proies accidentelles pour le renard arctique (Mckinnon et al., 2013). La combinaison de l'ensemble de ces critères suggère une forte importance de l'effet spatial modulant les interactions indirectes entre l'oie des neiges et le bécasseau semipalmé.

De plus, l'hétérogénéité de l'habitat selon la productivité ou la diversité des espèces végétales et animales pourrait être un aspect important jouant sur le risque de prédation (Lecomte et al., 2008). Dans les parcelles où le type de proie préféré est en plus grande

abondance, le taux de prédation des proies situées à l'extérieur de ces parcelles peut être réduit (Holt & Lawton, 1994). Cette situation peut créer un effet de mutualisme apparent à court terme entre les proies sans que les abondances relatives des différentes espèces soient modifiées. Pour garder le modèle le plus général possible, nous avons choisi de ne pas intégrer l'ensemble de ces facteurs. Toutefois, notre modèle aurait pu inclure de l'hétérogénéité spatiale dans la distribution des proies, correspondant à la variabilité spatiale relié à la présence de colonies d'oies et de la diversité d'habitats humides et secs menant à une distribution des espèces de proies non aléatoire. Le bécasseau semipalmé étant une espèce de limicoles qui utilise des habitats majoritairement humides comportant un couvert plus ou moins important de graminoides lors de la nidification. Assis sur son nid parmi les graminoides, l'adulte devient plus ou moins camouflé des prédateurs selon le type de couvert vertical et latéral offert par les graminoides. Cette caractéristique de l'habitat est donc de grande importance pour minimiser le risque de prédation des nids de cette espèce cryptique.

Perspectives futures

En tant que perspectives futures, l'objectif serait de continuer l'étude des impacts des perturbations humaines (telles que par l'entremise des subsides d'origine anthropique) sur les interactions trophiques notamment dans une des régions les plus sensibles aux changements climatiques, l'Arctique. En effet, les changements climatiques affecteront plus rapidement l'écosystème arctique que les autres régions du monde (Symon et al., 2005). La température moyenne dans l'Arctique devrait augmenter de 4-7 °C au cours des 100 prochaines années (Symon et al., 2005). Les impacts des changements climatiques en Arctique se font déjà ressentir dans certaines régions. L'amplitude et la périodicité des cycles de population de lemmings sont en diminution à certains sites arctiques (Gilg et al., 2009; Kausrud et al., 2008), ce qui laisse entrevoir la diminution plus ou moins importante des populations de cette proie clé dans le réseau trophique. La disparition observée ou éventuelle des cycles de lemmings pourrait constituer une menace supplémentaire pour les oiseaux de rivage dans l'Arctique. En accord avec l'hypothèse de compétition apparente, la diminution d'une proie importante pourrait avoir des effets compensatoires

à court terme sur les autres proies présentes et ainsi se traduire en une pression de prédation supérieure sur celles-ci. L'augmentation de l'échec de nidification en raison de la prédation pourrait se cumuler à d'autres effets négatifs possibles causés par les changements climatiques et les perturbations humaines. Ces impacts, tels que la modification de la qualité et de la quantité des haltes migratoires et de la fréquence et de l'intensité d'évènements météorologiques extrêmes, sont ressentis majoritairement durant la migration menant à des individus en moins bonne condition physique. Cette dégradation des conditions physiques des adultes pourrait entraîner une augmentation de la mortalité, d'où une baisse du taux de survie des adultes. Des impacts pourraient également être observés sur le succès de nidification et le taux de survie des oisillons. Un adulte arrivant sur des sites de nid avec une mauvaise condition physique serait plus susceptible d'abandonner la couvée avant l'éclosion des poussins (Bustnes et al., 2002; Weiser et al., 2018). Ainsi, le succès de nidification pourrait décliner dans les années à venir, en particulier si cela est associé à une augmentation du nombre de prédateurs sur leurs sites de nidification en raison de la présence croissante d'oies des neiges. Il est donc essentiel de continuer à suivre et étudier ces relations prédateurs-proies qui sont constamment en changement.

Dans le cadre de notre étude, nous avons investigué l'impact de la présence des oies des neiges sur la prédation des nids de limicoles via un seul mécanisme, la compétition apparente. Toutefois, comme mentionné dans l'introduction générale, les oies peuvent également affecter les limicoles via la modification des habitats de nidification et la disponibilité des proies. Par leur broutement, les oies peuvent modifier l'habitat de nidification utilisé conjointement par les limicoles (Flemming et al., 2019; Jefferies & Rockwell, 2002). Cet aspect est d'autant plus important pour les espèces de limicoles comme le bécasseau semipalmé qui utilise les hautes herbes de type graminées pour camoufler leur nid des prédateurs (Flemming et al., 2016; Flemming et al., 2019; Lamarre et al., 2017). Le broutement par les oies crée un habitat aux gramoïdes plus courts et au substrat plus exposé (Abraham et al., 2005; Cargill & Jefferies, 1984; Jefferies et al., 2006). Flemming et al., (2019) ont observé que les densités de limicoles qui utilisent la végétation pour dissimuler leurs nids aux prédateurs (Cunningham et al., 2016; Smith et

al., 2007) étaient environ 20 et 15 fois plus grandes dans la zone d'abondance faible et modérée d'oies, respectivement. La modification de l'habitat induite par les oies semblerait limiter la disponibilité d'habitat pour les oiseaux de rivage, ce qui se traduirait par une densité de nidification plus faible et par la nidification d'individus dans un habitat non privilégié, ce qui les rend potentiellement plus vulnérables à la prédateur. Les résultats de Flemming et al., (2019) indiquent que les oies en reproduction peuvent modifier leur habitat bien au-delà des limites de la colonie. De plus, les petites oies des neiges et les oies de Ross non nicheuses peuvent avoir un impact sur l'habitat n'importe où dans leur aire de répartition. Cette dernière couvre environ 26% de l'Arctique en Amérique du Nord et comprend de grandes fractions des terres humides de l'Arctique où une majorité d'oiseaux de rivage se reproduisent (Flemming et al., 2016). De plus, les habitats fortement altérés par l'oie hébergent une diversité réduite et une abondance de certains groupes d'invertébrés (Milakovic & Jefferies, 2003). Les effets combinés des modifications de l'habitat disponible, de la disponibilité des proies et de la pression de prédateur exercée sur les espèces sympatriques par des interactions indirectes avec les oies sont largement ignorés.

Conclusion générale

Notre recherche montre l'importance de posséder des données de qualité sur des espèces difficiles à suivre, telles que le renard arctique. Notre modèle mathématique est une première étape nous permettant d'évaluer la sensibilité des paramètres de terrain à notre capacité de prédire le taux de prédateur et l'effet de la présence de l'oie des neiges sur une espèce d'oiseau de limicole en déclin. Alors que la population d'oies des neiges continue de croître de façon exponentielle, il est important de combiner des outils afin de mieux comprendre l'impact de l'augmentation de la population d'oies des neiges dans l'Arctique. Le modèle développé au cours de ma thèse ainsi que les résultats que nous avons pu en extraire seront des outils indispensables pour la suite de l'étude de l'impact de l'oie des neiges sur les limicoles, en particulier le bécasseau semipalmé.

RÉFÉRENCES

- Abraham, K. F., Jefferies, R. L., & Rockwell, R. F. (2005). Goose-induced Changes in Vegetation and Land Cover between 1976 and 1997 in an Arctic Coastal Marsh. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(3), 269–275.
- Abrams, P. A., & Matsuda, H. (1996). Positive Indirect Effects Between Prey Species that Share Predators. *Ecology*, 77(2), 610–616.
- Andres, B. A., Gratto-Trevor, C., Hicklin, P., Mizrahi, D., Guy Morrison, R. I., & Smith, P. A. (2012a). Status of the Semipalmated Sandpiper. *Waterbirds*, 35(1), 146–148.
- Andres, B. A., Smith, P. A., Morrison, R. G., Gratto-Trevor, C. L., Brown, S. C., & Friis, C. A. (2012b). Population estimates of North American shorebirds, 2012. *Wader Study Group Bull*, 119(3), 178–194.
- Angulo, E., Roemer, G. W., Berec, L., Gascoigne, J., & Courchamp, F. (2007). Double Allee Effects and Extinction in the Island Fox. *Conservation Biology*, 21(4), 1082–1091.
- Barraquand, F., New, L. F., Redpath, S., & Matthiopoulos, J. (2015). Indirect effects of primary prey population dynamics on alternative prey. *Theoretical Population Biology*, 103, 44–59.
- Battley, P. F., Warnock, N., Tibbitts, T. L., Gill, R. E., Piersma, T., Hassell, C. J., ... Riegen, A. C. (2012). Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology*, 43(1), 21–32.
- Bellard, C., Leclerc, C., & Courchamp, F. (2015). Combined impacts of global changes on biodiversity across the USA. *Scientific Reports*, 5(1).
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., & Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93(3), 388–400.
- Bety, J., Gauthier, G., Korpimaki, E., & Giroux, J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 88–98.
- BirdLife International. 2017. Species factsheet: *Calidris pusilla*. [En ligne] : <http://www.birdlife.org> le 18/12/2017.

- Bishop, M. J., Coleman, M. A., & Kelaher, B. P. (2010). Cross-habitat impacts of species decline: response of estuarine sediment communities to changing detrital resources. *Oecologia*, 163(2), 517–525.
- Bustnes, J. O., Erikstad, K. E., & Bjørn, T. H. (2002). Body Condition and Brood Abandonment in Common Eiders Breeding in the High Arctic. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 25(1), 63–66.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., ... Watson, R. (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164–1168.
- Cantar, R.V. & Montgomerie, R. D. (1985). The Influence of Weather on Incubation Scheduling of the White-Rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*): A Uniparental Incubator in a Cold Environment. *Behaviour*, 95, 261–289.
- Cantrell, R. S., & Cosner, C. (1996). Models for predator-prey systems at multiple scales. *Siam Review*, 38(2), 256-286.
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J.-F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience*, 15(2), 268–276.
- Cargill, S. M., & Jefferies, R. L. (1984). The Effects of Grazing by Lesser Snow Geese on the Vegetation of a Sub- Arctic Salt Marsh. *Journal of Applied Ecology*, 21(2), 669–686.
- Chaneton, E. J., & Bonsall, M. B. (2000). Enemy-Mediated Apparent Competition: Empirical Patterns and the Evidence. *Oikos*, 88(2), 380–394.
- Codling, E. A., & Dumbrell, A. J. (2012). Mathematical and theoretical ecology: linking models with ecological processes. *Interface Focus*, 2(2), 144–149.
- Cooke, F., Francis, C. M., Cooch, E. G., & Alisauskas, R. (1995). *Impact of hunting on population growth of mid-continent Lesser Snow Geese*. 16.
- Cornell, H. (1976). Search Strategies and the Adaptive Significance of Switching in Some General Predators. *The American Naturalist*, 110(972), 317–320.
- Courchamp, F., Woodroffe, R., & Roemer, G. (2003). Removing Protected Populations to Save Endangered Species. *Science*, 302(5650), 1532–1532.

- Cunningham, J. A., Kesler, D. C., & Lanctot, R. B. (2016). Habitat and social factors influence nest-site selection in Arctic-breeding shorebirds. *The Auk*, 133(3), 364–377.
- DeCesare, N. J., Hebblewhite, M., Robinson, H. S., & Musiani, M. (2010). Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation*, 13(4), 353–362.
- Didham, R., Tylianakis, J., Gemmell, N., Rand, T., & Ewers, R. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 489–496.
- Dunson, W. A., & Travis, J. (1991). The Role of Abiotic Factors in Community Organization. *The American Naturalist*, 138(5), 1067–1091.
- Dupont, S., Dorey, N., Stumpp, M., Melzner, F., & Thorndyke, M. (2013). Long-term and trans-life-cycle effects of exposure to ocean acidification in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Marine Biology*, 160(8), 1835–1843.
- Elton, C., & Nicholson, M. (1942). The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology*, 11(2), 215–244.
- Epanchin, P. N., Knapp, R. A., & Lawler, S. P. (2010). Nonnative trout impact an alpine-nesting bird by altering aquatic-insect subsidies. *Ecology*, 91(8), 2406–2415.
- Flemming, S. A., Calvert, A., Nol, E., & Smith, P. A. (2016). Do hyperabundant Arctic-nesting geese pose a problem for sympatric species? *Environmental Reviews*, 24(4), 393–402.
- Flemming, S. A., Nol, E., Kennedy, L. V., & Smith, P. A. (2019). Hyperabundant herbivores limit habitat availability and influence nest site selection of Arctic-breeding birds. *Journal of Applied Ecology*, 0(0).
- Gauthier, G., Berteaux, D., Béty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., ... Cadieux, M.-C. (2011). The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, 18(3), 223–235.

- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F., & Rochefort, L. (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 119–129.
- Gilg, O. (2003). Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science*, 302(5646), 866–868.
- Gilg, Olivier, Sittler, B., & Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic: Climate change and lemming cycles. *Global Change Biology*, 15(11), 2634–2652.
- Gill, R. E., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Handel, C. M., Mulcahy, D. M., Gottschalck, J. C., ... Piersma, T. (2009). Extreme Endurance Flights by Landbirds Crossing the Pacific Ocean: Ecological Corridor Rather than Barrier? *Proceedings: Biological Sciences*, 276(1656), 447–457.
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 325–331.
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G., & Bêty, J. (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator: Spatio-temporal patterns in subsidization. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 533–542.
- Giroux, M.-A., Dussault, C., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2016). Winter severity modulates the benefits of using a habitat temporally uncoupled from browsing. *Ecosphere*, 7(8), e01432.
- Hines, J. E., Latour, P. B., Machtans, C. S., & Canadian Wildlife Service. (2010). *Effets de la population grandissante des petites oies des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) sur l'habitat de basses terres, les oiseaux de rivage nicheurs et les oiseaux chanteurs dans le Refuge d'oiseaux migrants n°1 de l'île Banks*. Yellowknife, T.N.-O.: Service canadien de la faune.
- Holt, R. a., & Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495–520.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197–229.

- Holt, R. D. et M. B. Bonsall, M. B. 2017. Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 447-471.
- Holt, R. D., & Kotler, B. P. (1987). Short-Term Apparent Competition. *The American Naturalist*, 130(3), 412–430.
- Jefferies, R. L., Rockwell, R. F., & Abraham, K. F. (2004). Agricultural Food Subsidies, Migratory Connectivity and Large-Scale Disturbance in Arctic Coastal Systems: A Case Study. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 130–139.
- Jefferies, Robert L., Jano, A. P., & Abraham, K. F. (2006). A Biotic Agent Promotes Large-Scale Catastrophic Change in the Coastal Marshes of Hudson Bay. *Journal of Ecology*, 94(1), 234–242.
- Jefferies, Robert L., & Rockwell, R. F. (2002). Foraging Geese, Vegetation Loss and Soil Degradation in an Arctic Salt Marsh. *Applied Vegetation Science*, 5(1), 7–16.
- Jehl, J. R. (2004). Sandpipers from churchill, manitoba: more than a local phenomenon. *The Condor*, 109, 351–360.
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., ... Stenseth, N. Chr. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, 456(7218), 93–97.
- Kerbes, R. H., Meeres, K. M., & Alisauskas, R. T. (2014). *Surveys of nesting lesser snow geese and ross's geese in arctic canada*, 64, 2002-2009.
- Krebs, C. J., Boonstra, R., Boutin, S., & Sinclair, A. R. (2001). What Drives the 10-year Cycle of Snowshoe Hares? The ten-year cycle of snowshoe hares—one of the most striking features of the boreal forest—is a product of the interaction between predation and food supplies, as large-scale experiments in the yukon have demonstrated. *AIBS Bulletin*, 51(1), 25–35.
- Krebs, C. J., & Myers, J. H. (1974). Population Cycles in Small Mammals. In *Advances in Ecological Research*, 8, 267–399.
- Kristan, W. B., & Boarman, W. I. (2003). Spatial Pattern of Risk of Common Raven Predation on Desert Tortoises. *Ecology*, 84(9), 2432–2443.

- Lamarre, J.-F., Legagneux, P., Gauthier, G., Reed, E. T., & Béty, J. (2017). Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere*, 8(5), e01788.
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(3), 439–447.
- Matthiopoulos, J., Smout, S., Winship, A. J., Thompson, D., Boyd, I. L., & Harwood, J. (2008). Getting beneath the surface of marine mammal – fisheries competition. *Mammal Review*, 38(2–3), 167–188.
- McKinnon, L., Berteaux, D., & Béty, J. (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk*, 131(4), 619–628.
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., & Béty, J. (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, 122(7), 1042–1048.
- McKinnon, L., & Béty, J. (2009). Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology*, 80(3), 280–288.
- Metcalfe, N. B., & Furness, R. W. (1984). Changing Priorities: The Effect of Pre-Migratory Fattening on the Trade-Off between Foraging and Vigilance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15(3), 203–206.
- Milakovic, B., & Jefferies, R. (2003). The effects of goose herbivory and loss of vegetation on ground beetle and spider assemblages in an Arctic supratidal marsh. *Écoscience*, 10(1), 57–65.
- Mizrahi, D. S., Peters, K. A., & Hodgetts, P. A. (2012). Energetic Condition of Semipalmated and Least Sandpipers during Northbound Migration Staging Periods in Delaware Bay. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 35(1), 135–145.
- Molles, M. & J. Cahill. (2014). Ecology: concepts and applications (3 eds). McGraw-Hill Education. 334-393 pp.
- Morrison, R. I. G., Mizrahi, D. S., Ross, R. K., Ottema, O. H., Pracontal, N. de, & Narine, A. (2012). Dramatic Declines of Semipalmated Sandpipers on their

- Major Wintering Areas in the Guianas, Northern South America. *Waterbirds*, 35(1), 120–134.
- Murdoch, W. W. (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological monographs*, 39(4), 335–354.
- Oksanen, L., & Oksanen, T. (2000). The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *The American Naturalist*, 155(6), 703–723.
- Peterson, S. L., Rockwell, R. F., Witte, C. R., & Koons, D. N. (2013). The Legacy of Destructive Snow Goose Foraging on Supratidal Marsh Habitat in the Hudson Bay Lowlands. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45(4), 575–583.
- Piersma, T., & Lindström, Å. (2004). Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis*, 146, 61–69.
- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1995). Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(10), 4382–4386.
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. (1997). Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289–316.
- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1996). Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *The American Naturalist*, 147(3), 396–423.
- Pope, K. L., Piovia-Scott, J., & Lawler, S. P. (2009). Changes in aquatic insect emergence in response to whole-lake experimental manipulations of introduced trout. *Freshwater Biology*, 54(5), 982–993.
- Reiter, M. E., & Andersen, D. E. (2011). Arctic foxes, lemmings, and Canada Goose nest survival at Cape Churchill, Manitoba. *Wilson Journal of Ornithology*, 123(2), 266–276.

- Roemer, G. W., Coonan, T. J., Garcelon, D. K., Bascompte, J., & Laughrin, L. (2001). Feral pigs facilitate hyperpredation by golden eagles and indirectly cause the decline of the island fox. *Animal Conservation*, 4(4), 307–318.
- Rose, M. D., & Polis, G. A. (1998). The Distribution and Abundance of Coyotes: The Effects of Allochthonous Food Subsidies from the Sea. *Ecology*, 79(3), 998–1007.
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., & Larivière, S. (2011). Seasonal pulses of migratory prey and annual variation in small mammal abundance affect abundance and reproduction by arctic foxes. *Polar Biology*, 34(10), 1475–1484.
- Sammel, J. E., Andersen, D. E., & Skagen, S. K. (2008). Population trends of tundra-nesting birds at cape churchill, manitoba, in relation to increasing goose populations. *The Condor*, 110(2), 325–334.
- Schmitt, R. J. (1987). Indirect Interactions Between Prey: Apparent Competition, Predator Aggregation, and Habitat Segregation. *Ecology*, 68(6), 1887–1897.
- Smith, P. A., Grant Gilchrist, H., & Smith, J. N. M. (2007). Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *The Condor*, 109(1), 15.
- Smith, Paul A., Gratto-Trevor, C. L., Collins, B. T., Fellows, S. D., Lanctot, R. B., Liebezeit, J., ... Gates, H. R. (2012). Trends in Abundance of Semipalmated Sandpipers: Evidence from the Arctic. *Waterbirds*, 35(1), 106–119.
- Smout, S., Asseburg, C., Matthiopoulos, J., Fernández, C., Redpath, S., Thirgood, S., & Harwood, J. (2010). The Functional Response of a Generalist Predator. *PLoS ONE*, 5(5), e10761.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81–98.
- Symon, C., Arris, L., & Heal, B. (2005). Arctic climate impact assessment: ACIA. *Cambridge University Press*.
- Tans, E. D. (2015). Reviews of Science for Science Librarians: The Great Lakes Fishery—Current Status, Human Impacts, and Literature. *Science & Technology Libraries*, 34(1), 43–66.

- Tansky, M. (1978). Switching effect in prey-predator system. *Journal of Theoretical Biology*, 70(3), 263-271.
- Team, C. W., Pachauri, R. K., & Meyer, L. A. (2014). 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. *IPCC, Geneva, Switzerland*, 151.
- Tremblay, J.-P., Thibault, I., Dussault, C., Huot, J., & Côté, S. D. (2005). Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Canadian Journal of Zoology*, 83(8), 1087–1096.
- Urrutia-Cordero, P., Ekvall, M. K., & Hansson, L.-A. (2016). Local food web management increases resilience and buffers against global change effects on freshwaters. *Scientific Reports*, 6(1).
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499.
- Wardle, D. A., Bellingham, P. J., Bonner, K. I., & Mulder, C. P. (2009). Indirect effects of invasive predators on litter decomposition and nutrient resorption on seabird-dominated islands. *Ecology*, 90(2), 452–464.
- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., ... & English, W. B. (2018). Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of Arctic-breeding shorebirds. *Journal of Avian Biology*, 49(2), jav-01531.
- WWF-Canada. 2017. Living planet report Canada. A national look at wildlife loss. Ontario, Toronto. 3-64 pp.

ANNEXE 1. METHODS USED FOR OBTENTION OF PARAMETERS VALUES FROM LITERATURE AND FIELD REPORTS

1.0 Lesser snow goose

1.1. G: INITIAL ABUNDANCE - LESSER SNOW GOOSE

Calculated a mean density (birds/km²)

Mean = 1 000 birds/km² (Table 7, Kerbes et al. 2014)

1.2. k_g: CARRYING-CAPACITY - LESSER SNOW GOOSE

Calculated a mean maximum density (birds/km²)

Mean = 1 500 birds/km² (Figure 45, Kerbes et al. 2014)

For sensitivity analysis:

Minimum density recorded in Figure 45 (Kerbes et al. 2014) = 300 birds/km²

Maximum density recorded in Figure 45 (Kerbes et al. 2014) = 2500 birds/km²

1.3. d_g: DEATH RATE - LESSER SNOW GOOSE

Adult death rate = 1 - adult survival rate

Juvenile death rate= 1 - juvenile survival rate

Death rate of lesser snow goose = (adult death rate + juvenile death rate) /2

0.06 (adult death rate, Cooke et al. 2000) + 0.30 (juvenile death rate, Francis et al. 1992)
/2 = 0.18

For sensitivity analysis:

Minimum = lowest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.02

Maximum = highest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.45

1.4. n_g : NATALITY RATE - LESSER SNOW GOOSE

mean clutch size * proportion of reproductive individuals * 0.5 (two adults share a clutch)

$$4.30 \text{ (Clutch size, age 5-15, Rockwell et al. 1993)} * 0.70 \text{ (Cooke et al. 2000)} * 0.5 = 1.51$$

For sensitivity analysis

$$\text{Minimum} = 1 * 0.70 * 0.5 = 0.35$$

$$\text{Maximum} = 7 * 0.70 * 0.5 = 2.45$$

2.0 Semipalmated sandpiper

2.1. S : INITIAL ABUNDANCE - SEMIPALMATED SANDPIPER

Mean nest densities (nests/km²) * 2 (two adults per nest)

$$12.5 \text{ (Lecomte & Giroux, 2016)} * 2 = 25 \text{ birds/km}^2$$

2.2. k_s : CARRYING-CAPACITY - SEMIPALMATED SANDPIPER

No clear evidence of a carrying-capacity for semipalmated sandpiper, we took the maximum density found in literature

$$32.94 \pm 4.93 \text{ nests/km}^2 \text{ (Andres et al., 2012)} * 2 = 66 \text{ (56-76) birds/km}^2$$

For sensitivity analysis:

$$\text{Minimum} = 28 \text{ nests/km}^2 * 2 = 56 \text{ birds/km}^2 \text{ (Andres et al., 2012)}$$

$$\text{Maximum} = 38 \text{ nests/km}^2 * 2 = 76 \text{ birds/km}^2 \text{ (Andres et al., 2012)}$$

2.3. d_s : DEATH RATE - SEMIPALMATED SANDPIPER

Adult death rate = 1 - adult survival rate

Juvenile death rate = 1 - juvenile survival rate

Death rate of semipalmated sandpiper = (adult death rate + juvenile death rate) /2
 0.18 (adult death rate, Weiser et al. 2018) + 0.35 (juvenile death rate, Weiser et al. 2018)/2 =0.27

For sensitivity analysis:

Minimum = lowest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.01 (Weiser et al. 2018)

Maximum = lowest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.70 (Weiser et al. 2018)

2.4. n_s: NATALITY RATE - SEMIPALMATED SANDPIPER

mean clutch size * proportion of reproductive individuals * 0.5 (two adults share a clutch)

3.86 (Weiser et al. 2016) * 0.9125 (Hitchcock & Gratto-Trevor, 1997) * 0.5 (2 adults per clutch) = 1.76

For sensitivity analysis:

Minimum = 3.45*0.9125*0.5 = 1.57 (Weiser et al. 2016)

Maximum = 4*0.9125*0.5 = 1.83 (Weiser et al. 2016)

3.0 Arctic fox

3.1. R: INITIAL ABUNDANCE - ARCTIC FOX

(Number of dens available and functional on Bylot island * 2 (two adults per den) * proportion breeders) /study area in km²

Mean = 0.04 (Royer-Boutin, 2015)

The average of all monitoring years at Bylot island was used as result

3.2. k_a: CARRYING-CAPACITY - ARCTIC FOX

If the maximum number of arctic fox on Bylot island is 67 then ($67/502\text{km}^2=0.13$)

0.13 would be the maximum « minimum » number of arctic foxes per km^2 (Royer-Boutin, 2015)

0.041 is the minimum « minimum » number of arctic foxes per km^2 (Royer-Boutin, 2015)

0.088 is the average « minimum » number of arctic foxes per km^2 (Royer-Boutin, 2015) in presence of a snow goose colony

When hypothesized a 20% decrease in the carrying capacity of arctic foxes without a snow goose colony = 0.070 « minimum » number of arctic foxes per km^2

This includes breeders and non-breeders

For sensitivity analysis:

Minimum = minimum number of arctic foxes per km^2 = 0.041 (Royer-Boutin, 2015)

Maximum = maximum number of arctic fox per km^2 = 0.13 (Royer-Boutin, 2015)

3.3. d_a: DEATH RATE - ARCTIC FOX

Adult death rate = 0.32

Juvenile death rate = 0.74

Death rate of arctic foxes = (adult death rate + juvenile death rate) / 2

0.32 (Eide et al. 2012) + 0.74 (Eide et al. 2012) / 2 = 0.53

For sensitivity analysis:

Minimum = lowest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.19

Maximum = highest value of death rate recorded for adult or juvenile = 0.74

3.4. ε_a : CONVERSION EFFICIENCY - ARCTIC FOX

- 1- Obtained Metabolic Rate (SMR (W/Kg)) of arctic fox in summer from literature (Fuglesteg et al. 2006)
- 2- Calculated the daily amount of food needed for one arctic fox (g/day*arctic fox)
- 3- Calculated the number of preys needed to fill this energetic need (Arctic fox need 3 lemmings per day to fill their energetic requirements (910.656 KJ/day). 1 lemming holds 293 KJ of energy.)

To obtain the conversion rate of preys into new predators:

- 4- Obtained the supplementary energetic cost of arctic fox pregnancy per day * length, in days, of arctic fox pregnancy.

We assumed that the energetic cost was double of normal.

- 5- Calculated the supplementary number of preys needed per day.

One pregnant arctic fox needs 6 lemmings per day to fill its energetic needs.

- 6- Calculated the number of preys needed per year in total with pregnancy.

$((365-52 \text{ (number of pregnant days)}) * 3 + (52 \text{ (number of pregnant days)} * 6)) = 1251$
lemmings per year

- 7- Calculated the conversion of the number of preys to the number of new arctic foxes

$1/x * (\text{number of preys consummated})$

$$\varepsilon_A = ((4 \text{ (mean number of pups in a litter; Eide et al. 2012)} * 0.5 \text{ (half population is female)}) / 1251) = 0.002$$

For sensitivity analysis:

The parameter value for the conversion efficiency - arctic fox was harder to extract from literature and thus, yield more inherent incertitude. To limit possible errors, we increased the range of values for the sensitivity analysis by including values found for this parameter in studies with a similar model structure but on other predators (Barraquand, New,

Redpath, & Matthiopoulos, 2015; Roemer, Coonan, Garcelon, Bascompte, & Laughrin, 2001)

Minimum = 0.0001

Maximum = 0.1

3.5. h_a: HANDLING RATE OF PREYS - ARCTIC FOX

Manipulation time of preys (eggs/birds/lemmings), translated in hours, including the time to attack, eat, digest and cache a prey.

0.1 to 2.5 hours (based on behavioural observations, Careau et al. 2007)

We used the average = 0.8 hours (Careau et al. 2007)

For sensitivity analysis:

Minimum = 0.1 hours (Careau et al. 2007)

Maximum = 2.5 hours (Careau et al. 2007)

3.6. a_a: ATTACK RATE OF PREYS - ARCTIC FOX

Mean number of preys (eggs/birds/lemmings) captured per hour

0.05 to 7.3 preys per hour depending on preys (based on behavioural observations, Stickney, 1991)

We used the average = 2.7 items per hour (Stickney, 1991)

For sensitivity analysis:

Minimum = 0.05 (Stickney, 1991)

Maximum = 8.0 (7.3; Stickney, 1991)

3.7. tt: TOTAL TIME AVAILABLE - ARCTIC FOX

Approximate number of hours the arctic fox is active per day * number of days the arctic fox has access to migratory preys (eggs/birds)

Average number of hours the fox is active per day (14) * average number of days the fox has access to migratory birds (30) = 420

For sensitivity analysis:

Minimum = 12 hours per day * 25 days = 300 hours

Maximum = 16.6 hours per day * 60 days = 1000 hours

4.0 Lemming

4.1. a: MAXIMUM DENSITIES OF LEMMING CYCLES (PEAK)

Conversion of maximum lemming densities per hectare to km² (Cadiueux et al. 2008; Lecomte et al. 2017)

4.2. z: MINIMUM DENSITIES OF LEMMING CYCLES (CRASH)

Value of 1 lemming per km², approximation from zero lemmings per km², because even when lemmings are not seen there is still some remaining in crash years.

REFERENCES

- Andres, B. A., Gratto-Trevor, C., Hicklin, P., Mizrahi, D., Guy Morrison, R. I., & Smith, P. A. (2012). Status of the Semipalmated Sandpiper. *Waterbirds*, 35(1), 146–148. doi:10.1675/063.035.0114
- Careau, V., Giroux, J.-F., & Berteaux, D. (2007). Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(1), 87–96. doi:10.1007/s00265-007-0441-z
- Cooke, F., Francis, C. M., Cooch, E. G., & Alisauskas, R. (2000). Impact of hunting on population growth of mid-continent Lesser Snow Geese, 16.
- Eide, N. E., Stien, A., Prestrud, P., Yoccoz, N. G., & Fuglei, E. (2012). Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal Arctic fox population: Reproductive responses to spatial and temporal prey availability.

- Journal of Animal Ecology*, 81(3), 640–648. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01936.x
- Francis, C. M., Richards, M. H., Cooke, F., & Rockwell, R. F. (1992). Changes in Survival Rates of Lesser Snow Geese with Age and Breeding Status. *The Auk*, 109(4), 731–747. doi:10.2307/4088149
- Fuglesteg, B. N., Haga, Ø. E., Folkow, L. P., Fuglei, E., & Blix, A. S. (2006). Seasonal variations in basal metabolic rate, lower critical temperature and responses to temporary starvation in the arctic fox (*Alopex lagopus*) from Svalbard. *Polar Biology*, 29(4), 308–319. doi:10.1007/s00300-005-0054-9
- Hitchcock, C. L., & Gratto-Trevor, C. (1997). Diagnosing a Shorebird Local Population Decline with a Stage-Structured Population Model. *Ecology*, 78(2), 522. doi:10.2307/2266027
- Kerbes, R. H., Meeres, K. M., & Alisauskas, R. T. (2014). Surveys of nesting lesser snow geese and ross's geese in arctic canada, 2002 - 2009, 64.
- Lecomte, N., & Giroux, M.-A. (2016). IMPORTANCE OF SHOREBIRDS IN ARCTIC ECOSYSTEMS: IGLOOLIK ISLAND SUMMARY REPORT 2016, 7.
- Lecomte, N., Giroux, M.-A., & Orman, L. (2017). Ecosystem monitoring on igloolik island: technical report 2017.
- Cadieux, M.-C., Gauthier, G., Gagnon, C. A., Lévesque, E., Bêty, J., & Berteaux, D. 2008. Monitoring the environmental and ecological impacts of climate change on bylot island, sirmilik national park.
- Rockwell, R. F., Cooch, E. G., Thompson, C. B., & Cooke, F. (1993). Age and Reproductive Success in Female Lesser Snow Geese: Experience, Senescence and the Cost of Philopatry. *Journal of Animal Ecology*, 62(2), 323–333. doi:10.2307/5363
- Royer-Boutin, P. (2015). *Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement*. Université du Québec à Rimouski. Retrieved from <http://semaphore.uqar.ca/1128/>
- Stickney, A. (1991). Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Canadian Journal of Zoology*, 69(11), 2853–2859. doi:10.1139/z91-402

- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., ... Sandercock, B. K. (2018). Effects of environmental conditions on reproductive effort and nest success of Arctic-breeding shorebirds. *Ibis*. doi:10.1111/ibi.12571
- Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., ... Sandercock, B. K. (2018). Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of Arctic-breeding shorebirds. *Journal of Avian Biology*, 49(2), n/a-n/a. doi:10.1111/jav.01531

ANNEXE 2. VALIDATION TESTS REALIZED TO VERIFY THE MATHEMATICAL MODEL

To verify the proper functioning of our mathematical model, the following validation tests were completed:

- 1- We put the initial abundance of snow goose (O) at 0 and compared the abundances of semipalmated sandpiper (B) and arctic fox (R) between the system with and without geese. As supposed, the abundances of semipalmated sandpiper and arctic fox through time were identical between the two systems.
- 2- We added a carrying capacity for snow goose (O), semipalmated sandpiper (B) and arctic fox (R) in the differential equations and verified that their abundances did not exceed the carrying-capacity. We then removed the carrying-capacity parameter to verify that the abundance of the species was not limited anymore.
- 3- We made sure that the time step used in the *lsoda* function was small enough to ensure accurate results. We also verified that the results obtained with a smaller time step did not lead to significantly different results.
- 4- The results obtained with the *approxfun* function were verified manually to ensure that the lemming values used in the model concorded with the desired fluctuating abundance.
- 5- We manually verified the calculations to obtain the predation rate for the first 10 years.

ANNEXE 3. SYSTEM OF EQUATIONS WITHOUT SNOW GOOSE

$$\frac{dS}{dt} = (n_S - d_S)S(1 - \frac{S}{k_S}) - A \left(\frac{a_{Att} n_S S}{1 + a_A h_A n_S S} \right) \quad \text{Eqn 1.}$$

$$\frac{dA}{dt} = \varepsilon_A A \left(\frac{a_{Att}(n_S S + L)}{1 + a_A h_A (n_S S + L)} \right) (1 - \frac{A}{k_A}) - d_A A \quad \text{Eqn 2.}$$

$$L = m \left| \sin \frac{\Pi}{4} t \right| + z \quad \text{Eqn 3.}$$

ANNEXE 4. SENSITIVITY ANALYSIS ON PARAMETER VALUES, MOST INFLUENTIAL PARAMETERS

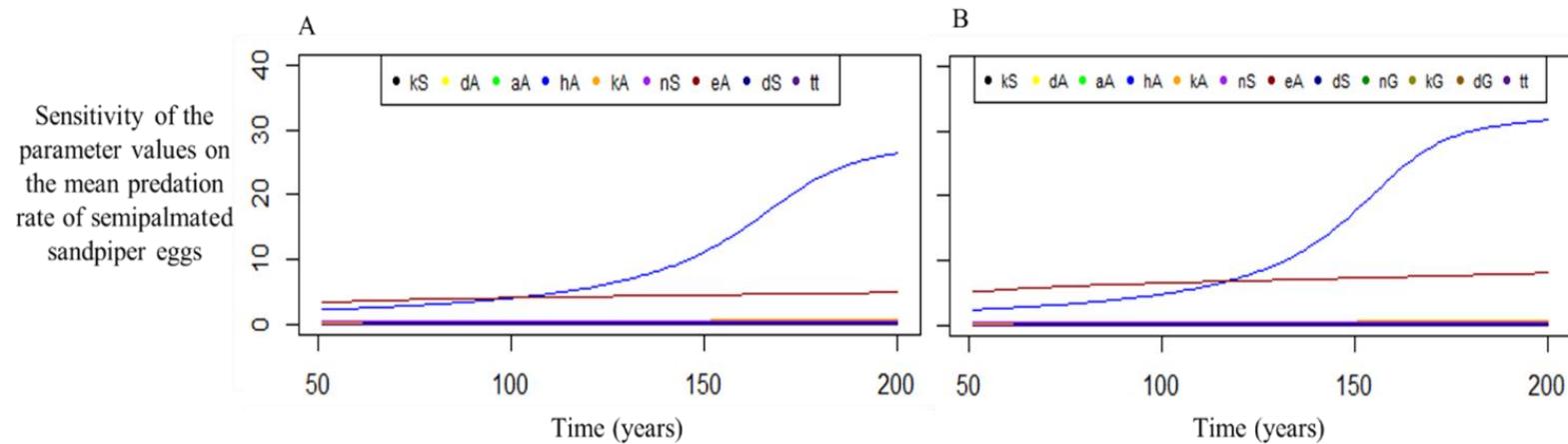


Figure S4.1. Sensitivity of the parameter values on the mean predation rate of semipalmated sandpiper eggs for (A) the system with a snow goose colony and (B) the system without a snow goose colony realised over 200 years while removing a 50 years burn in.

ANNEXE 5. PREDATION RATES, TOTAL NUMBER OF PREYS CONSUMED AND SPECIES ABUNDANCES ALONG THE RANGE OF PARAMETER VALUES

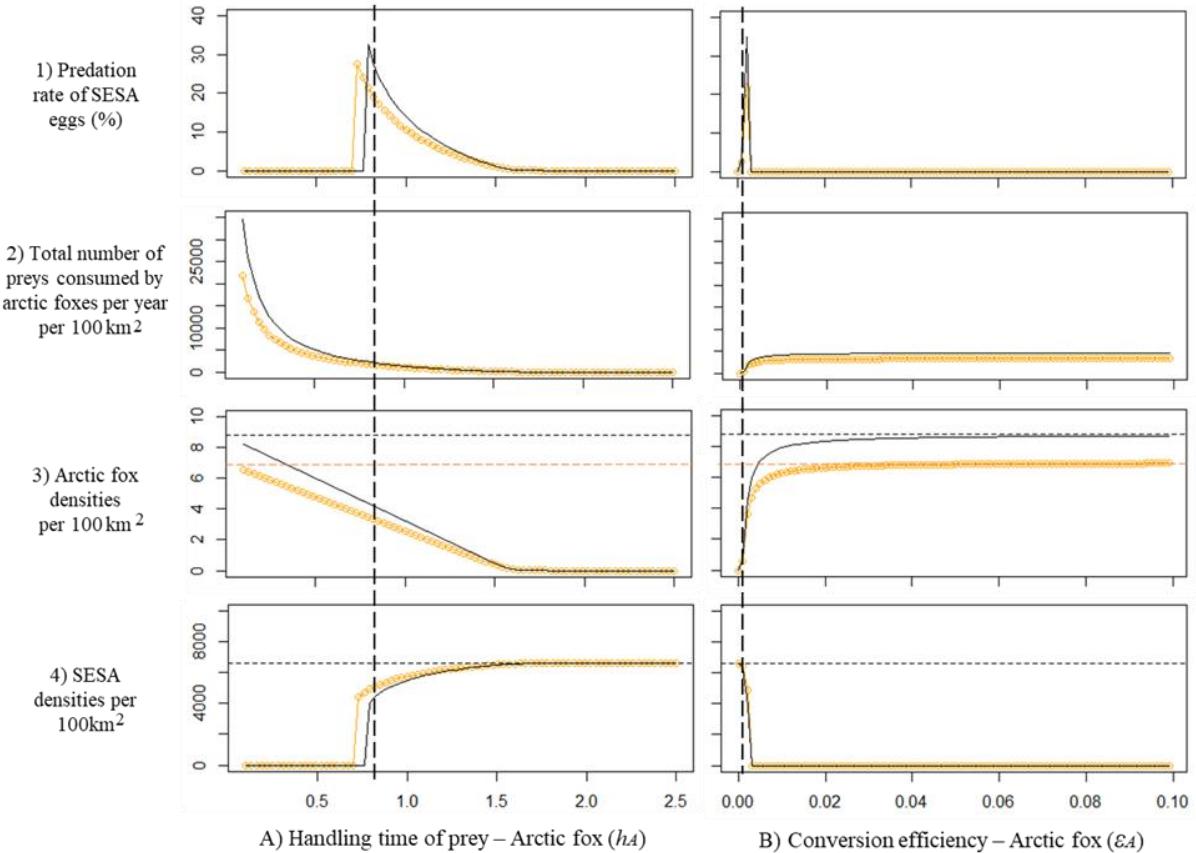


Figure S5.1. Influence of the values of the two most influential parameters (A: Handling time of prey – Arctic fox [hA]; B: Conversion efficiency – Arctic fox [εA]) on the following model outputs in absence (yellow) and presence (black) of snow goose: (1) Predation rate of semipalmated sandpiper (SESA) eggs (%), (2) Total number of preys consumed by arctic foxes per year per 100 km², (3) Arctic fox densities per 100 km², and (4) Semipalmated sandpiper (SESA) densities per 100 km² (all outputs are obtained by averaging the results over 200 years while removing a 50 years burn in). Dotted vertical lines represent initial values for A: Handling time of prey – Arctic fox ($hA = 0.8$) and for B: Conversion efficiency – Arctic fox ($\varepsilon A = 0.02$). Dotted horizontal lines represent carrying-capacity for arctic fox densities per 100 km² (3A, 3B, With geese [black] = 8.8/100 km²; Without geese (yellow) = 7.0/ 100 km²) and for SESA densities per 100 km² (4A, 4B = 6600/100 km²).