



Université du Québec
à Rimouski

EFFETS DES RESSOURCES ALIMENTAIRES SUR LA DATE
D'ÉMERGENCE ET LA TAILLE DE PORTÉE DU RENARD
ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT, NUNAVUT

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences

PAR

© CAMILLE MORIN

Mai 2015

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Jean-François Giroux, examinateur externe, Université du Québec à Montréal

Alain Caron, Professeur de l'UQAR, Université du Québec à Montréal

Dépôt initial le 8 mai 2015

Dépôt final le 28 décembre 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

[À ma mère qui a toujours été
d'une aide précieuse et à mon grand-
père Gustave que j'aurais beaucoup
aimé connaître]

REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord remercier mon directeur de recherche Dominique Berteaux. Son humanisme, ses encouragements et sa positivité m'ont donné confiance en moi et ont fait en sorte que j'ai mené à bien ce projet. Avec ses conseils judicieux, je suis maintenant confiante et outillée pour affronter la vie comme biologiste avec l'espoir que la science et le travail des chercheurs soient accessibles au plus grand nombre. Le côtoyer m'a beaucoup inspiré.

Je veux remercier mes collègues de bureau. Le C-405.3 a été habité, grâce à vous, de moments précieux. Marylène, tu as été là pour m'épauler dans cette aventure que je trouvais intimidante au départ et je t'en remercie. Sylvain, ton cerveau de magicien-informaticien-philosophe m'a beaucoup fait avancer dans la gestion de cette masse de photos. Florence et Clément, vous avez été une grande source d'inspiration d'aventuriers-biologistes de terrain. Sandra, bible de l'équipe renard, je te remercie d'avoir partagé les histoires toutes personnelles des renards de Bylot. Si j'avais la moindre question sur une donnée, tu étais là pour y répondre promptement. Enfin, j'aimerais tout particulièrement remercier Nico, virtuose et solutionneur de tous les problèmes. Le projet n'aurait pas abouti si ce n'était de ton aide et de ton implication à toutes les étapes. Et vous les Betsy, je vous remercie aussi. Votre discipline toute quotidienne a été un exemple à suivre. Un merci immense à ma mère, Andrée, qui m'a toujours aidée avec enthousiasme, intérêt et patience pour la révision de nombreux manuscrits. Papa, Germain, Monique, je vous remercie pour vos encouragements ainsi que pour votre générosité ; sans votre aide, je n'aurais pas pu me consacrer entièrement à ce projet. J'aimerais aussi remercier tous les Drewittiens de ce monde. Vous avez teinté mon quotidien rimouskois pour qu'il soit lumineux, tout plein de folie et tellement divertissant ! Je tiens aussi à remercier tous ceux qui ont contribué, à la sueur de leurs bottes, à bâtir cette base de données impressionnante.

Ce projet n'aurait pas pu être réalisé sans le support et/ou le financement des organismes suivants : Université du Québec à Rimouski, Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique, Centre d'étude nordique (CEN), Groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS, Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Québec (FQRNT), Programme FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques (EnviroNord), Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) du Ministère des Affaires indiennes et du Nord, Organisation des chasseurs et des trappeurs de Mittimatalik, Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, Agence Parcs Canada, Programme du plateau continental polaire (PPCP), Fondation Kenneth M Molson.

RÉSUMÉ

La disponibilité alimentaire est un facteur déterminant de la reproduction chez les prédateurs de l'Arctique, mais de nombreuses questions demeurent quant à la façon dont la nourriture influence le succès reproducteur de ces prédateurs. La population de renard arctique (*Alopex lagopus*, Linnaeus) de l'Île Bylot (73°N, 80°W) s'alimente principalement de lemmings (*Lemmus trimucronatus*, Richardson et *Dicrostonyx groenlandicus*, Trail) et alternativement de Grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlantica*, Linnaeus), une proie coloniale saisonnière abondante. L'effet des variations spatio-temporelles de la disponibilité de ces ressources alimentaires sur la date d'émergence ainsi que sur la taille de portée à l'émergence et au sevrage a été testé chez cette population. De 2008 à 2013, les portées ont été suivies à l'aide d'appareils photo à déclenchement automatique afin de déterminer la date d'émergence ainsi que la taille des portées à l'émergence. La taille des portées au sevrage a été estimée lors de séances d'observations directes. Les résultats obtenus indiquent que la date d'émergence des renardeaux était très variable au sein et à travers les années et n'était pas influencée par les variables étudiées. La taille de portée à l'émergence était plus importante lors des années de forte abondance de lemmings, alors que la proximité des tanières à la colonie d'oies avait un effet négligeable. Au sevrage, l'abondance de lemmings avait également un effet positif marqué sur la taille de portée. Un effet positif de la proximité de la colonie d'oies était également notable, surtout durant les années où les lemmings étaient peu abondants. Ces résultats suggèrent que l'abondance de la proie principale (lemmings) détermine fortement la taille de portée des renards, alors que l'accessibilité de la proie alternative (oies) compense partiellement la diminution de la proie principale. Cette étude permet d'évaluer les répercussions de la variation des ressources alimentaires sur le succès reproducteur d'un prédateur arctique répandu, et d'approfondir notre compréhension d'un système prédateur-proie dont l'écologie comportementale a été largement étudiée depuis près de vingt ans.

Mots clés : Taille de portée, Renard arctique, *Alopex lagopus*, Reproduction, Date d'émergence, Capture photographique

ABSTRACT

Food availability is a key factor determining reproduction in arctic predators, but many questions remain as to how food influences their reproductive success. The arctic fox (*Alopex lagopus*, Linnaeus) population of Bylot Island (73 ° N, 80 ° W) feeds primarily on lemmings (*Lemmus trimucronatus*, Richardson and *Dicrostonyx groenlandicus*, Trail) and alternatively on eggs of greater snow goose (*Anser caerulescens atlantica*, Linnaeus), a colonial prey abundant in summer. The effects of spatial and temporal variations in these food resources on the date of emergence and on litter size at emergence and weaning were tested. From 2008 to 2013, litters were monitored with automatic cameras to determine the date of emergence and litter size at this period. Litter size at weaning was estimated through direct observations at dens. The date of emergence was highly variable within and among years and was not influenced by the studied variables. Litter size at emergence was higher when lemmings were abundant, whereas the effect of dens' proximity to the goose colony was negligible. At weaning, lemming abundance had a strong positive effect on litter size, whereas access to geese also had a positive effect, but mostly when lemmings were scarce. These results suggest that abundance of the main prey (lemmings) strongly determined litter size of foxes, whereas accessibility to the alternative prey (geese) partially compensated decreases in the abundance of the main prey. This study provides a better evaluation of how variation in food resources affects reproductive success of this widespread arctic predator, thereby increasing our understanding of a predator-prey system which behavioural ecology has been studied for nearly 20 years.

Keywords: Litter size, Arctic fox, *Alopex lagopus*, Reproduction, Date of emergence, Camera trapping

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xii
ABSTRACT	xiv
TABLE DES MATIÈRES	xvi
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES ANNEXES	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 Effets des ressources alimentaires sur la date d'émergence et la taille de portée chez le renard arctique à l'île Bylot, Nunavut.....	12
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	12
1.2 EFFECT OF FOOD RESOURCES ON DATE OF EMERGENCE AND LITTER SIZE IN THE ARCTIC FOX AT BYLOT ISLAND, CANADA	14
ANNEXES	42
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	55

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Summary of sampling effort at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.....	35
Table 2: AICc analysis for selection of <i>a priori</i> linear mixed models explaining arctic fox date of emergence on Bylot Island, Nunavut, in 2008-2013 according to lemming abundance (Lemming) and distance from the goose colony (Colony). Models are shown with their corresponding number of parameters (k), AICc, Δ AICc and Akaike weight (AICcWt). Year and den identity were included in all models as random factors. Bold characters indicate the supported model.	38
Table 3: AICc analysis for selection of <i>a priori</i> linear mixed models explaining arctic fox litter size at emergence and around weaning on Bylot Island, Nunavut, in 2008-2013 according to lemming abundance (Lemming) and distance from the goose colony (Colony). Models are shown with their corresponding number of parameters (k), AICc, Δ AICc and Akaike weight (AICcWt). Year and den identity were included in the models as random factors. Bold characters indicate the supported models.....	39

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Localisation of Bylot Island Nunavut, Canada and map of the 600-km ² study area. The gray shaded polygon shows the goose colony and the black triangles show all known arctic fox dens.....	34
Figure 2: Picture of an emerging litter taken by an automatic camera placed on an arctic fox den on Bylot Island, Nunavut in 2008.....	36
Figure 3: Boxplot of the date of emergence of litters on Bylot Island, Nunavut from 2008 to 2013. Data are presented with the median (thick lines), 25th and 75th percentiles (upper and lower limits of the box), 10th and 90th percentiles (whiskers), and extreme values (dots). Sample sizes appear at the top of the graph for each year. June 1 st corresponds to Julian day 152 (or 153 in 2008 and 2012, two bissextile years).....	37
Figure 4: Arctic fox litter size at high (a, b) and low (c, d) lemming abundance assessed at emergence (a, c) and around weaning (b, d) on Bylot Island, Nunavut from 2008–2013. Triangles indicate den locations whereas size of triangles represent average litter size for each den during years of high or low lemming abundance. The grey polygon indicates the snow goose colony.	40
Figure 5: Influence of the distance between natal dens and the goose colony on arctic fox litter size around weaning on Bylot Island during years of high and low lemming abundance. Dashed lines mark the 95 % confidence intervals of the distribution of litter sizes. Predicted curves are drawn from the estimates of parameters obtained with the best-fitting model (see Results).	41

LISTE DES ANNEXES

Appendix I: Barplots of daily arctic fox litter size obtained by automatic cameras on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.....	42
Appendix II: Comparison of arctic fox litter size at weaning obtained by automatic cameras or direct observations on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013. The dotted line represents the bisector, the solid line represents the trend curve and the dot sizes according to the number of observations.....	47
Appendix III: Data of date of emergence of arctic fox litters and of dates of observation sessions on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.....	48

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude de la reproduction est très importante pour comprendre la dynamique d'une population animale et les pressions de sélection qui s'exercent sur les individus. Le nombre de jeunes par événement reproducteur (taille de portée chez les mammifères) constitue un paramètre important de la productivité annuelle des individus (Stearns 1992). Il s'agit d'un trait majeur de l'histoire de vie, et est donc une composante importante de l'aptitude phénotypique des individus (Stearns 1976). La taille de portée est un trait qui représente le résultat d'un compromis entre la capacité reproductrice et l'abondance des ressources disponibles (Charnov et Ernest 2006 ; Smith et Fretwell 1974). La phénologie de la reproduction des individus peut elle aussi être déterminée par l'abondance de ressources alimentaires (Dunn *et al.* 2011). Les ressources disponibles peuvent ainsi déterminer la croissance et la survie des jeunes au cours d'une saison de reproduction (Lindström 1999).

Les carnivores présentent des traits d'histoire de vie parmi les plus diversifiés de tous les ordres de mammifères, comme en témoigne l'étendue de la taille des portées et des stratégies de reproduction observées chez ce groupe (Ewer 1973). Chez les carnivores, ce sont les canidés qui présentent la plus grande variabilité de la taille de portée (Ewer 1973). Pour ces raisons, ils représentent d'excellents modèles pour mieux comprendre les sources de variation de l'investissement reproducteur, et ainsi déterminer les facteurs qui influencent l'aptitude phénotypique des individus. Une juste détermination de la date d'émergence et de la taille de portée ainsi que de son évolution au cours de la saison est donc essentielle afin de dresser un portrait réaliste de la démographie d'une population et d'évaluer le succès reproducteur des individus.

Le renard arctique comme modèle d'étude

Le renard arctique (*Alopex lagopus*, Linnaeus, 1758) possède la plus grande taille de portée de tous les carnivores, jusqu'à 19 jeunes par portée (Angerbjörn *et al.* 2004a) et sa taille de portée est très variable (Angerbjörn *et al.* 1995 ; Tannerfeldt et Angerbjörn 1998; Strand *et al.* 1999). Cette espèce se retrouve dans deux types d'habitats principaux liés à des différences marquées dans le régime alimentaire et les patrons de reproduction (Tannerfeldt et Angerbjörn 1998 ; Angerbjörn *et al.* 2004a). Dans les habitats côtiers, le long des côtes libres de glace, le régime alimentaire du renard arctique est dominé par des ressources marines (invertébrés, poissons, phoques, oiseaux) ou des oiseaux coloniaux terrestres (Angerbjörn *et al.* 1994, 1995 ; Eide *et al.* 2005). Ces populations de renards peuvent compter sur des ressources alimentaires relativement stables dans le temps (Angerbjörn *et al.* 2004a). Les renards des habitats terrestres, pour leur part, s'alimentent principalement de micromammifères dont les populations présentent des fluctuations cycliques importantes (Fay et Stephenson 1989 ; Angerbjörn *et al.* 1994, 1999 ; Roth 2002). Les populations de renards se nourrissant de ressources alimentaires stables et constantes telles que retrouvées dans les habitats côtiers produisent des tailles de portées plus petites (moyenne $4,2 \pm 1,5$, maximum 10) (Angerbjörn *et al.* 2004a), mais se reproduisent de manière constante à travers les années. En comparaison, celles qui dépendent de ressources variables et cycliques produisent des portées de plus grande taille ($6,3 \pm 3,3$, maximum 19) (Angerbjörn *et al.* 2004a), mais se reproduisent uniquement durant les périodes de fortes abondances de proies (Frafjord 1993 ; Tannerfeldt et Angerbjörn 1998 ; Angerbjörn *et al.* 1999, 2004a). Ce constat d'Angerbjörn et ses collaborateurs (2004a) provient des résultats de 16 études réalisées à travers la totalité de l'aire de répartition circumpolaire de l'espèce. La détermination des tailles de portée, obtenue auprès d'un grand nombre de populations, a ainsi révélé des différences significatives dans la taille moyenne, la taille maximale et la variance des tailles de portée (Tannerfeldt et Angerbjörn 1998). La variabilité de la disponibilité des ressources

alimentaires semble ainsi être un facteur déterminant du patron reproducteur du renard arctique.

La date d'émergence de la tanière des renardeaux compte parmi les traits d'histoire de vie du renard et a été très peu explorée jusqu'à maintenant. La date d'émergence des renardeaux pourrait aussi être influencée par les variations temporelles et spatiales des ressources alimentaires et révéler l'effet de celles-ci sur la phénologie de croissance des jeunes.

Expériences de supplémentation alimentaire

Des expériences de supplémentation alimentaire, à proximité des tanières chez les populations dépendantes de lemmings, ont confirmé que les indices de succès reproducteur variaient selon l'abondance des ressources. Les effets positifs de cette supplémentation se sont traduits par une augmentation du nombre de femelles reproductrices (Angerbjörn *et al.* 2007), du nombre de portées (Angerbjörn *et al.* 1991), des tailles de portée (Angerbjörn *et al.* 2007) ainsi que de la survie des jeunes (Tannerfeldt *et al.* 1994). Angerbjörn *et al.* (2007) ont rapporté que la taille des portées au sevrage était deux fois plus grande aux tanières supplémentées par rapport aux tanières témoins. Or, il a aussi été démontré que malgré l'apport de ressources alimentaires par les stations de nourrissage, l'abondance (cyclicité) des micromammifères avait une importance déterminante pour le succès reproducteur des renards (Angerbjörn *et al.* 2013). Lors des années de faible abondance de lemmings, très peu de portées ont été produites tandis que lors d'années de moyenne à haute abondance de lemming, l'effort reproducteur (nombre de portées produites) était beaucoup plus important. Ce résultat suggère que les renards arctiques dépendent de la fluctuation des populations de lemmings, et ce, même dans un contexte de supplémentation alimentaire (Angerbjörn *et al.* 2013). Ces expériences constituaient un premier pas vers la

compréhension des mécanismes pouvant affecter la reproduction des populations de renards arctiques s'alimentant principalement de micromammifères.

Les expériences de supplémentation alimentaire ont également démontré que la date d'émergence des renardeaux de la tanière pouvait être influencée par l'abondance des ressources. Tannerfeldt *et al.* (1994) ont démontré que les renardeaux supplémentés en nourriture au printemps ont émergé plus hâtivement que les renardeaux non-supplémentés.

Succès reproducteur et abondance des ressources alimentaires

D'autres études ont démontré l'effet de la condition physique de la mère sur la taille de portée chez les canidés. Les pertes de pré-implantation, la résorption des embryons, l'avortement et la mortalité des jeunes durant l'allaitement sont communs chez les renards arctiques (Macpherson 1969 ; Angerbjörn *et al.* 1995). À partir des résultats des expériences de supplémentation alimentaire, le patron suivant a été suggéré pour expliquer l'effet de l'abondance des ressources sur la reproduction du renard arctique : 1) la presque totalité des femelles s'accouplent chaque année, 2) les variations dans le succès reproducteur résultent de l'effet de l'abondance de nourriture sur la condition corporelle des femelles et sur la survie des jeunes, de l'ovulation jusqu'à la fin de l'élevage (Angerbjörn *et al.* 1995). Ainsi, le nombre de portées et la mortalité juvénile d'un cycle de reproduction varieraient selon l'abondance des ressources durant toutes les étapes de ce cycle. La période à laquelle la taille de portée est mesurée pourrait donc avoir une grande influence sur les conclusions d'une étude.

Cycle de reproduction

Le renard arctique est une espèce socialement monogame (Carmichael *et al.* 2007 ; Cameron *et al.* 2011). Les femelles n'ont qu'un œstrus fertile pendant la période de reproduction et l'accouplement se déroule pendant la période de mars-avril. Les couples s'établissent à une tanière au plus tard au début mai et la mise bas se déroule en mai-juin après une gestation de 52 jours en moyenne (Audet *et al.* 2002). Les soins et les apports alimentaires sont procurés aux jeunes par les deux parents (Audet *et al.* 2002 ; Angerbjörn *et al.* 2004b ; Norén *et al.* 2012). Les petits demeurent à l'intérieur de la tanière de 3 à 4 semaines au cours desquelles ils dépendent du lait maternel (Dalerum et Tannerfeldt 2002). Ils émergent donc de la tanière lorsqu'ils sont âgés de 3 à 4 semaines. L'âge du sevrage varie entre 5 et 9 semaines selon la disponibilité alimentaire (Garrott *et al.* 1984). L'élevage des jeunes se déroule donc de juin à septembre, après quoi les jeunes quittent la tanière et deviennent indépendants à l'âge de 12 à 14 semaines (Audet *et al.* 2002).

Importance de la tanière

L'utilisation de la tanière au cours de la saison de reproduction est très importante pour cette espèce. Il s'agit du lieu de mise bas ainsi que du refuge des jeunes contre les prédateurs et les intempéries. Les renards utilisent généralement la même tanière tout au long de l'été, bien que les grandes portées puissent être réparties sur plusieurs tanières ou que certaines portées puissent être déplacées en réponse à un dérangement (Eberhardt *et al.* 1983). Cette dépendance à la tanière permet un suivi de l'ensemble de la saison de reproduction et est donc très utile pour l'estimation du succès reproducteur d'une population.

Méthodologie de la détermination des tailles de portée

Bien que de nombreuses recherches aient été menées sur la fécondité du renard arctique, la détermination de la taille de portée demeure une tâche difficile, car les jeunes émergent de la tanière natale environ un mois après leur naissance (Audet *et al.* 2002). Le dénombrement des cicatrices placentaires a été rapporté comme mesure d'estimation de la taille de portée durant la gestation et à la naissance (Fay et Rausch 1992 ; Strand *et al.* 1995 ; Tannerfeldt et Angerbjörn 1998). Pourtant, la taille de portée à la naissance a rarement été enregistrée pour cette espèce en milieu naturel en raison de l'inaccessibilité des renardeaux dans la tanière (Tannerfeldt et Angerbjörn 1998). Le dénombrement des jeunes par observation à proximité de la tanière représente la méthode de détermination de la taille de portée la plus citée dans la littérature. Or, la méthodologie employée est très variable et est souvent décrite de manière incomplète quant à l'effort d'échantillonnage et à la période d'observations. Dans certains cas, la méthodologie et l'effort d'échantillonnage employés ne sont pas indiqués (Tannerfeldt *et al.* 1994 ; Tannerfeldt et Angerbjörn 1996 ; Elmhagen *et al.* 2000 ; Strand et Landa 2000 ; Samelius 2004 ; Gauthier *et al.* 2004 ; Eide *et al.* 2005 ; Giroux *et al.* 2012). Parfois, le décompte direct des jeunes à la tanière est mentionné, mais il n'y a aucune indication du moment où les observations sont faites ou de la durée de la période d'observation (Eberhardt *et al.* 1983 ; Angerbjörn *et al.* 1991, 2007 ; Strand *et al.* 1999 ; Fuglei *et al.* 2003). Dans d'autres cas, l'effort d'observation est indiqué, mais l'âge des renardeaux ne l'est pas (Angerbjörn *et al.* 1995). Enfin, l'âge des renardeaux lors des observations est parfois précisé, mais pas la durée des observations (Angerbjörn *et al.* 1999 ; Loison *et al.* 2001). Toutefois, dans certains articles, la méthode est précise et détaillée (Frafjord 1993 ; Kaikusalo et Angerbjörn 1995 ; Dalerum et Tannerfeldt 2002 ; Goltsman *et al.* 2005 ; Samelius *et al.* 2011), et l'une des techniques les plus employées consiste à estimer la taille de portée alors que les jeunes sont âgés de 3 à 6 semaines (Macpherson 1969 ; Frafjord 1992 ; Angerbjörn *et al.* 1995 ; Elmhagen *et al.* 2000), et ce, par des observations visuelles directes. Il est important de noter que la méthode employée pour la

détermination de la taille de portée peut avoir une influence sur le nombre de jeunes observés, puisque la mortalité juvénile peut avoir lieu durant l'élevage. De plus, les observations s'étendent généralement sur de longues périodes, ce qui pourrait représenter un dérangement pour les individus suivis. Cette réalité est d'autant plus importante chez les prédateurs, qui sont des animaux furtifs dont les comportements peuvent être affectés par la présence humaine (Kelly *et al.* 2008). D'autre part, la méthode de détermination de la date d'émergence n'a jamais été détaillée à notre connaissance.

Suivi photographique

Depuis une dizaine d'années, plusieurs populations animales ont été suivies par piégeage photographique. Cette technique, qui s'appuie sur l'utilisation d'appareils à déclenchement automatique, est également de plus en plus utilisée pour le suivi de la reproduction (O'Connell *et al.* 2011). Il s'agit d'une technique non invasive qui permet d'obtenir une grande quantité d'informations en raison de la durée durant laquelle elle peut être déployée (Long *et al.* 2012), et peuvent ainsi compléter des données d'observations visuelles couramment utilisées en suivi écologique des populations. De plus, elle offre la possibilité de comparer les différences interindividuelles de reproduction à l'échelle d'une population puisqu'elle permet de couvrir une grande aire d'étude de façon simultanée (Clifford *et al.* 2007). Elle favorise ainsi l'établissement de comparaisons entre des individus fréquentant différents milieux et exploitant différentes ressources alimentaires. Le suivi photographique offre donc un fort potentiel pour effectuer le suivi de la reproduction d'une population de renards arctiques pouvant exploiter une variété de proies (Careau *et al.* 2007 ; Tarroux *et al.* 2012). Elle nous permettra de déterminer précisément la date d'émergence des renardeaux, ce qui n'a jamais été fait chez cette espèce, à notre connaissance. Cette technique a d'ailleurs déjà été utilisée pour suivre la reproduction chez plusieurs autres espèces de canidés (Clifford *et al.* 2007 ; Galaverni *et al.* 2011).

Population de l'Île Bylot

La population de renards arctiques de l'Île Bylot représente probablement un cas intermédiaire entre les deux patrons de reproduction proposés par Tannerfeldt et Angerbjörn (1998). Cette population s'alimente principalement de micromammifères : le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*, Richardson, 1825) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*, Traill, 1823) (Bêty *et al.* 2001 ; Gauthier *et al.* 2004 ; Giroux *et al.* 2012 ; Legagneux *et al.* 2012). Sa reproduction est fortement reliée à l'abondance de ses deux espèces de proies principales dont les populations varient de manière cyclique (Bêty *et al.* 2001 ; Gauthier *et al.* 2004 ; Giroux *et al.* 2012). Cependant, la présence d'une colonie importante de Grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlantica*, Linnaeus, 1758) (25 000 couples) au moment de la reproduction des renards, soit de juin à septembre, sur une partie de l'Île (Gauthier *et al.* 2004), apporte, par ses œufs, une proie alternative en période de faible densité de lemmings (Bêty *et al.* 2001 ; Giroux *et al.* 2012). Les renards consomment également, en plus faible quantité, les oisons et les adultes (Gauthier *et al.* 2004). Par une analyse isotopique du régime alimentaire des renardeaux, il a été remarqué que lors des années de faible densité de lemmings, 97 % du régime alimentaire des renardeaux provenait des oies tandis qu'elle s'élevait à 54 % en moyenne au cours des années d'abondance ou de déclin de lemmings (Giroux *et al.* 2012). Ceci suggère que la présence des oies pendant la période de reproduction permettrait d'offrir une ressource alternative pour les jeunes et pourrait soutenir les populations de renards en favorisant le succès reproducteur.

Bien que les oies se retrouvent sur l'Île Bylot une partie de l'année seulement, la ressource en œufs peut être prolongée dans le temps en raison du comportement de mise en réserve du renard (Samelius et Alisauskas 2000 ; Careau *et al.* 2007). Celui-ci peut cacher jusqu'à 1000 œufs par saison (Stickney 1991 ; Samelius et Alisauskas 2000 ; Careau *et al.*

2007) et ainsi potentiellement s'assurer un approvisionnement tout au long de l'année (Samelius *et al.* 2007 ; Careau *et al.* 2008). Ces ressources peuvent représenter une partie importante du régime alimentaire hivernal et printanier du renard (Fay et Stephenson 1989 ; Stickney 1991 ; Bantle et Alisauskas 1998 ; Samelius *et al.* 2011). La mise en réserve pourrait ainsi favoriser la survie hivernale et la reproduction à venir. Par contre, seuls les renards dont la tanière est située à proximité de la colonie d'oies semblent pouvoir profiter de cette ressource alternative. La contribution des oies au régime alimentaire des renardeaux diminue selon la distance entre leur tanière et la colonie (Giroux *et al.* 2012). L'étendue spatiale de la contribution des oies a été clairement démontrée par l'absence de reproduction au-delà de 8 km de la colonie dans les années de très faible densité de lemmings. Cependant, l'effet de la distance disparaît durant les années de forte densité de lemmings (Giroux *et al.* 2012).

Sachant que la reproduction du renard arctique est fortement affectée par l'abondance de nourriture (Tannerfeldt et Angerbjörn 1998 ; Angerbjörn *et al.* 2004a), la chronologie des stades de développement des jeunes pourrait elle aussi être affectée par cette disponibilité. Les jeunes provenant d'une tanière située à l'intérieur ou à proximité de la colonie pourraient émerger plus tôt de leur tanière natale, et avoir un taux de survie supérieur (particulièrement lors des années de faible abondance de lemmings) comparativement à ceux provenant d'une tanière située loin de la colonie. Ils pourraient aussi croître plus rapidement et atteindre l'indépendance à un plus jeune âge. Par conséquent, la relation entre la disponibilité des ressources alimentaires et la taille de portée peut fournir des réponses à certaines des questions portant sur les traits d'histoire de vie et la dynamique de la reproduction chez cette population.

Problématique et objectifs

Depuis le début des recherches sur la reproduction du renard arctique, les tailles de portées ont été déterminées par des méthodes très variables. À l'Île Bylot, les tailles de portée ont, jusqu'à maintenant, été déterminées par le décompte visuel des jeunes à la tanière en juillet. Cette méthode ne permet pas d'estimer la date d'émergence ou la taille de portée à l'émergence. L'utilisation de la technique du suivi photographique, de son côté, pourrait détecter la sortie des jeunes de leurs tanières sur l'ensemble de l'aire d'étude. En combinant les appareils photographiques aux observations, il sera possible de suivre l'évolution de la taille de portée au cours d'une saison de reproduction et observer les effets des variations de l'abondance de sa proie principale (lemmings) en présence d'une proie alternative saisonnière abondante (oies). Ce travail a pour but de comprendre les facteurs qui pourraient influencer la date d'émergence et la taille de portée lors de l'émergence et au sevrage chez le renard arctique à l'Île Bylot.

L'objectif de l'étude est d'évaluer l'influence de la variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires sur la reproduction des renards arctiques de l'Île Bylot, Nunavut. Plus précisément, nous avons examiné si : 1) la date d'émergence des portées 2) la taille de la portée à l'émergence, et 3) la taille des portées au sevrage variait selon l'abondance de lemmings et selon la distance entre les tanières natales à la colonie d'oies.

La prédiction des résultats va comme suit : 1) l'émergence se produirait plus tôt lors des années de forte abondance de lemmings ou lorsque les portées proviennent de tanières situées à proximité de la colonie d'oies, 2) les tailles de portée à l'émergence seront plus grande lors des années de forte abondance de lemmings ou lorsque les portées proviennent de tanières situées à proximité de la colonie d'oies et 3) les tailles de portée au sevrage

seront plus grandes lors des années de forte abondance de lemmings ou lorsque les portées proviennent de tanières situées à proximité de la colonie d'oies. Enfin, l'effet de l'abondance de lemmings et de la distance des tanières à la colonie entreront en interaction, de sorte que les effets des oies sur la taille des portées seraient moins importants durant les périodes de forte abondance de lemmings.

CHAPITRE 1
EFFETS DES RESSOURCES ALIMENTAIRES SUR LA DATE
D'ÉMERGENCE ET LA TAILLE DE PORTÉE CHEZ LE RENARD
ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT, NUNAVUT

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

La disponibilité alimentaire est un facteur déterminant de la reproduction chez les prédateurs de l'Arctique, mais de nombreuses questions demeurent quant à la façon dont la nourriture influence le succès reproducteur de ces prédateurs. La population de renard arctique (*Alopex lagopus*, Linnaeus) de l'Île Bylot (73°N, 80°W) s'alimente principalement de lemmings (*Lemmus trimucronatus*, Richardson et *Dicrostonyx groenlandicus*, Trail) et alternativement de Grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlantica*, Linnaeus), une proie coloniale saisonnière abondante. L'effet des variations spatio-temporelles de la disponibilité de ces ressources alimentaires sur la date d'émergence ainsi que sur la taille de portée à l'émergence et au sevrage du renard arctique a été testé chez cette population. De 2008 à 2013, les portées ont été suivies à l'aide d'appareils photo à déclenchement automatique afin de déterminer la date d'émergence ainsi que la taille des portées à l'émergence. La taille des portées au sevrage a été estimée lors de séances d'observations directes. Les résultats obtenus indiquent que la date d'émergence des renardeaux était très variable au sein et à travers des années et n'était pas influencée par les variables étudiées. La taille de portée à l'émergence était plus importante lors des années de forte abondance de lemmings, alors que la proximité des tanières à la colonie d'oies avait un effet négligeable. Au sevrage, l'abondance de lemmings avait également un effet positif marqué sur la taille de portée. Un effet positif de la proximité de la colonie d'oies était également notable, surtout durant les années de faible abondance de lemmings. Ces résultats suggèrent que l'abondance de la proie principale (lemmings) détermine fortement la taille de portée

des renards, alors que l'accessibilité de la proie alternative (oies) compense partiellement la diminution de la proie principale. Cette étude permet d'évaluer les répercussions de la variation des ressources alimentaires sur le succès reproducteur d'un prédateur arctique répandu, et d'approfondir notre compréhension d'un système prédateur-proie dont l'écologie comportementale a été largement étudiée depuis près de vingt ans.

Mots clés : Taille de portée, Renard arctique, *Alopex lagopus*, Reproduction, Date d'émergence, Capture photographique

Ce premier article, intitulé «*Effects of food resources on date of emergence and litter size in the arctic fox at Bylot Island, Canada*», a été co-rédigé par moi-même et par le professeur Dominique Berteaux. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail fut essentielle à la recherche sur l'écologie de la reproduction du renard arctique, au développement d'une méthode de suivi de la reproduction chez cette espèce, à l'exécution des analyses statistiques et la rédaction de cet article scientifique. Le professeur Dominique Berteaux, deuxième auteur, a fourni l'idée originale, a supervisé la recherche et a participé au développement de la méthode, à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la rédaction de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée à la conférence *Arctic change 2014* à *Ottawa, Canada* en décembre 2014

1.2 EFFECT OF FOOD RESOURCES ON DATE OF EMERGENCE AND LITTER SIZE IN THE ARCTIC FOX AT BYLOT ISLAND, CANADA

Camille Morin^{1*} and Dominique Berteaux^{1*}

¹ Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

* Corresponding authors : camillejmorin@gmail.com ; dominique_berteaux@uqar.ca

ABSTRACT

Food availability is a key factor determining reproduction in arctic predators, but many questions remain as to how food influences their reproductive success. The arctic fox (*Alopex lagopus*, Linnaeus) population of Bylot Island (73 ° N, 80 ° W) feeds primarily on lemmings (*Lemmus trimucronatus*, Richardson and *Dicrostonyx groenlandicus*, Trail) and alternatively on eggs of greater snow goose (*Anser caerulescens atlantica*, Linnaeus), a colonial prey abundant in summer. The effects of spatial and temporal variations in these food resources on the date of emergence and on litter size at emergence and weaning were tested. From 2008 to 2013, litters were monitored with automatic cameras to determine the date of emergence and litter size at this period. Litter size at weaning was estimated through direct observations at dens. The date of emergence was highly variable within and among years and was not influenced by the studied variables. Litter size at emergence was higher when lemmings were abundant, whereas the effect of dens' proximity to the goose colony was negligible. At weaning, lemming abundance had a strong positive effect on litter size, whereas access to geese also had a positive effect, but mostly when lemmings were scarce.

These results suggest that abundance of the main prey (lemmings) strongly determined litter size of foxes, whereas accessibility to the alternative prey (geese) partially compensated decreases in the abundance of the main prey. This study provides a better evaluation of how variation in food resources affects reproductive success of this widespread arctic predator, thereby increasing our understanding of a predator-prey system which behavioural ecology has been studied for nearly 20 years.

INTRODUCTION

Studying the multiple aspects of reproductive success is of major importance in population dynamics and evolutionary ecology. Litter (clutch) size is one of the basic parameters affecting reproductive rates and is an important aspect of life history strategies (Stearns 1976). Trade-off between the number of offspring and the amount of resources invested in an individual offspring is a classic in life-history ecology (Smith & Fretwell 1974; Charnov & Ernest 2006). While such inter-specific allometric relationships are now well calibrated (Charnov & Ernest 2006), at the intra-specific levels, litter (clutch) size present huge variation that are primarily governed by external (environmental) factors (Martin 1987). At each breeding event, the number of offspring produced should maximize an individual's lifetime reproductive success (Lack 1948; Williams 1966). The mean or optimal litter size may consequently vary depending on the environment (Stearns 1989). The reproductive phenology can also be affected by the abundance of food resources (Dunn *et al.* 2011). The resource availability can thus determine offspring's development and growth during the breeding season (Lindström 1999)

Food availability and quality are one of the major drivers of reproductive output for animals (Lack 1948). For example, litter size and juvenile survival have been shown to be

strongly linked to food availability (Tinbergen & Dietz 1994; Ballinger 2014). In a situation where food availability limits offspring production, reproductive output can be affected at every step of the reproductive process (Martin 1987). Food-supplementation experiments confirmed that increased food availability resulted in an increased litter size, offspring growth, and offspring survival amongst mammals (Boutin 1990).

The arctic fox, a widespread generalist predator, occurs in various arctic ecosystems and provides an interesting model to study the evolution of life-history traits in mammals (Axenovich *et al.* 2007). The arctic fox is found in two main habitat types characterized by marked differences in diet and reproductive patterns (Angerbjörn *et al.* 2004). In coastal habitats, the diet of the arctic fox is dominated by marine resources (invertebrates, fish, seals, seabirds) or by terrestrial colonial birds (Eide *et al.* 2005). Coastal fox populations rely on relatively stable and predictable food resources. Foxes in terrestrial habitats, in contrast, feed primarily on microtines whose abundance varies drastically because of cyclic population fluctuations (Angerbjörn *et al.* 1999). Coastal foxes feeding on stable food resources produce smaller litters (mean 4.2 ± 1.5 , maximum 10), but reproduce consistently through the years. In comparison, foxes that depend on variable and cyclic food resources like lemmings produce larger litters (6.3 ± 3.3 , maximum of 19), but generally reproduce only during periods of high abundance of prey (Angerbjörn *et al.* 2004). Recent studies demonstrated inheritance of litter size in this species (Axenovich *et al.* 2007) which gave insight into the evolution of the two reproductive strategies. In environments with stable and predictable food resource litter size trait is fixed within a population (Lack 1948; Tannerfeldt & Angerbjörn 1998; Axenovich *et al.* 2007). In environments with fluctuating food availability, polymorphism of the trait (litter size) is maintained as the offspring survival and/or quality could vary according to different levels of food resources. As a result, optimal litter size should be flexible to promote the ability to adjust reproductive output to food abundance (Nussey *et al.* 2007; Axenovich *et al.* 2007).

On Bylot Island, the arctic fox population feeds mainly on brown (*Lemmus trimucronatus*) and collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) but feeds secondarily on the greater snow geese (*Anser caerulescens atlantica*) (Gauthier *et al.* 2004). A large goose colony provides an alternative and abundant resource during the breeding season, especially during periods of low lemming abundance (Bêty *et al.* 2001; Giroux *et al.* 2012). This alloctonous subsidy provides a predictable food resource that could shape arctic fox reproductive output. Additionally, although geese are only found locally on the island, the provided resource (mostly eggs) can be extended in time due to the caching behaviour of foxes (Careau *et al.* 2007). Foxes can hide up to 1000 eggs per season and can thus ensure a food supply throughout the year (Careau *et al.* 2007). This resource can be an important part of the winter and spring diet of foxes. This hoarding behaviour could thus increase winter survival and promote future reproduction. The arctic fox population found on Bylot Island provides an opportunity to study how lemming fluctuations with the presence of a predictable and abundant seasonal alternative food resource could potentially influence arctic fox reproductive output.

Our main objective was to evaluate the influence of spatiotemporal variability in food resources on the reproduction of arctic foxes from Bylot Island, Nunavut. More specifically, we examined how 1) the date of emergence of cubs from the den, 2) litter size at emergence, and 3) litter size around weaning varied according to lemming abundance and distance between the den and the goose colony. We predicted that 1) emergence would occur sooner when lemmings were abundant or dens were located close to the goose colony, 2) litter size at emergence would be larger when lemmings were abundant or dens were located close to the goose colony, and 3) litter size around weaning would be larger when lemmings were abundant or dens were located close to the goose colony. In addition, we predicted that the effects of lemming abundance and distance of dens from the goose

colony would interact, so that the effects of geese on litter size would be less important when lemmings were abundant.

MATERIALS AND METHODS

Study area

We monitored arctic fox reproduction on the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W) in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada from 2008 to 2013 (Gauthier *et al.* 2013) (Fig. 1). The spatial distribution of fox dens is influenced by geomorphology and microclimate (Szor *et al.* 2008), but den occupancy is influenced by the spatial distribution of resources (Giroux *et al.* 2012). The arctic fox is the main terrestrial predator of the system (Legagneux *et al.* 2012) and feeds primarily on the brown and collared lemmings. Brown lemming show high amplitude cyclical fluctuations with a 3–4 year periodicity, whereas collared lemming show low amplitude fluctuations (Gruyer *et al.* 2008, 2010). Arctic foxes feed alternatively on greater snow goose eggs and goslings, the former being cached in summer for later retrieval (Careau *et al.* 2007, 2008). Geese arrive on Bylot in early June and more than 20 000 pairs breed annually in the 600 km² study area (Gauthier *et al.* 2004).

Monitoring of arctic fox litters

All known den sites (n = 102-109 depending on year) (Fig. 1) were visited in the second half of May to identify which dens were active. We considered dens as active when we found fresh snow diggings, freshly dug den holes, fresh scats, or winter fur clinging off the den holes. We installed motion triggered infrared automatic colour cameras (Silent

Image PM35C31, RapidFire Professional PC85, or HC600 HyperFire High Output Covert IR; all from Reconyx, Holmen, WI, USA) at active dens from mid-May until young dispersed in early August to determine both the presence and number of cubs. We fixed cameras on a tripod one meter above ground, and oriented the lens towards the holes that showed signs of activity. We used one or two cameras, depending on den size and configuration, to obtain a complete view of the den. Cameras took five pictures every time motion was detected. We analyzed the pictures visually to determine the date of litter emergence (Fig. 2), the litter size at emergence (Fig 2), and the number and identity of adults at each reproductive den (Table 1). Considering litters can move from one den to another during a given summer, identity of the adults was recorded through observation of their coloured and numbered plastic ear tags (Rototags; Dalton Supplies, Henley-on-Thames, UK) used to monitor individual arctic foxes on Bylot.

Date of emergence of litters

Arctic fox cubs typically emerge from the den in June-July, at three to four weeks of age (Garrott *et al.* 1984; Frafjord 1992) and they usually appear above ground simultaneously (Fig. 2). At our study site, in five instances, a single cub appeared briefly 1-3 days before the majority of the litter emerged, and on one occasion one cub emerge briefly from the den two weeks before the rest of the litter. In such cases we used the date when the whole litter emerged as date of emergence.

Litter size

Litter size at emergence was considered as the maximum number of cubs counted on a single picture around emergence (Fig. 2). This usually happened within 6 days after the emergence of cubs (Appendix I). Litter size around weaning could not be assessed from cameras because cubs are too mobile at this age to appear together on pictures (Appendix

II). We thus monitored litters through visual observations in the field (Cameron *et al.* 2011) (Table 1). We observed dens in July with spotting scopes (20-60 x) from a blind located 200-650 m from dens. We conducted standardized visual monitoring over 3 days in periods of 12 hours from 3:00 to 15:00, for a total of 36 hours of observations per den (Table 1). Litter size around weaning was considered as the highest number of cubs observed together at the den. Observations were made on average 24 ± 8.7 days after emergence (Appendix III). Litters from 2011 were not included in the analysis because cubs were already dispersed from their natal dens at the time of observations ($n = 9$).

Prey monitoring

Lemmings

We estimated densities of brown and collared lemmings every July through capture–mark–recapture on two 11-ha grids, as described in Gruyer *et al.* (2010). Due to their large population fluctuations, we categorized lemming abundance each year as either low (1.0 ± 1.5 lemming/ha in 2009, 2012, and 2013) or high (6.3 ± 0.2 lemmings/ha in 2008, 2010, and 2011). We used intermediate density values of lemmings between the current and previous year as a continuous variable for the analysis of the date of emergence.

Geese

Following Giroux *et al.* (2012), we assessed goose availability as the distance between each reproductive den and the nearest border of the goose colony. The yearly spatial extent of the colony was estimated from the spatial polygon obtained by helicopter survey during goose incubation in late June and was very similar among years. Arctic foxes sometimes use two dens during the raising of the young (Prestrud 1992; Eide *et al.* 2005).

When this happened (6 instances), we used the mean point between the two dens as den location to estimate distance from the colony.

Statistical analyses

We tested the effects of lemming abundance and distance from the goose colony on the date of emergence and litter size by using linear mixed models (LMM; Burnham & Anderson 1998). Four candidate models based on *a priori* knowledge were constructed with lemming abundance and distance from the colony as predictors. Four biologically plausible models built with lemming abundance and distance from the colony as fixed predictors, and den identity as a random variable because of repeated observations at the same dens across years. We selected the more parsimonious models using Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AICc) and considered models with the lowest AICc value and those with $\Delta\text{AICc} < 2$ units as having substantial empirical support (Burnham & Anderson, 1998). We also calculated the coefficients ($\beta \pm$ standard error) of the variables in the best LMMs. All means are reported \pm standard deviation (SD), unless noted otherwise. We performed statistical analyses with the R statistical software (R Development Core Team 2014, version 3.2.0).

RESULTS

Date of emergence of litters

From 2008 to 2013, we successfully detected the emergence of cubs for 37 litters. The median date of emergence was June 17th (Julian Day 168) (Fig. 3), whereas the earliest and latest dates of emergence were June 2nd (Julian Day 154) and July 2nd (Julian Day 183), respectively (Fig. 3). Lemming abundance and distance from the goose colony did not

significantly affect date of emergence, as the null model received more support than any other model including those variables (Table 2).

Litter size at emergence

Litter size at emergence varied from 1 to 17 cubs (8.7 ± 2.9 , $n = 37$). In peak lemming years, litters ranged from 3 to 17 (9.9 ± 2.7 , $n = 26$), whereas they ranged from 4 to 7 cubs (6.0 ± 1.3 , $n = 11$) during low lemming years. Litter size at emergence increased with annual lemming abundance, as indicated by the model including only lemming abundance, which had the lowest AICc of all tested models (Table 3). On average, litter size at emergence decreased by 4 cubs during years of low lemming abundance ($\beta = -4.08$; $SE = 0.82$) compared to years of high lemming abundance. Although the model Lemming + Colony was within a $\Delta AICc < 2$ from the model Lemming ($\beta = -3.87$; $SE = 0.94$), the effect of the goose colony ($\beta = 0.0003$; $SE = 0.0002$) on litter size was negligible (Table 3). Litter size at emergence was mainly related to lemming abundance whereas seasonal influxes of geese and their eggs had limited impact.

Litter size around weaning

Litter size around weaning ranged from 1 to 13 cubs (6.0 ± 4.1 , $n = 26$). During years of high lemming abundance, litter size around weaning varied between 3 and 13 cubs (8.6 ± 3.0 , $n = 14$), whereas during years of low lemming abundance it varied between 1 and 8 cubs (2.9 ± 2.7 , $n = 12$). The model Lemming + Colony + Lemming x Colony had the lowest AICc (Table 3). When lemming abundance was low, litter size around weaning decreased by 7 cubs on average ($\beta = -7.16$; $SE = 1.20$) compared to when lemming abundance was high. Litter size around weaning also decreased by one cub for every km away from the colony when lemming abundance was low ($\beta = -1.11$; $SE = 0.35$) (Fig. 5).

The interaction between Lemming and Colony indicated that the effect of distance from the colony on litter size was more important during low lemming years ($\beta = 0.0018$; SE = 0.0005). Again, as for litter size at emergence, the effect of the distance to the goose colony on litter size was however very small.

DISCUSSION

Date of emergence of litters

To our knowledge, the date of emergence of arctic fox cubs had never before been assessed using automatic cameras. This method allowed us to detect the date of emergence of 37 litters over three years of high and three years of low lemming abundance, in a 600-km² study area characterized by spatial contrasts in resource abundance. Our study provides the first detailed analysis of the date of emergence of arctic fox cubs.

The date of emergence did not vary in relation to spatial or temporal variability of summer food resources, contrary to our prediction (Table 2). The cub's date of emergence was highly variable (Fig. 3) within years independently of the lemming abundance or the distance of the natal dens to the goose colony. Inter-annual comparison of the date of emergence was difficult because only a few litters emerged during years of low lemming abundance (Fig. 3). Previous studies showed that cubs supplemented with food during spring emerged earlier than non-fed cubs (Tannerfeldt *et al.* 1994) suggesting that food availability could influence the cub's emergence. The date of emergence could also have been influenced by the mating date, which determines the date of birth, or by the physiological condition of the female, which influences the growth of cubs before emergence. Winter food resources could also have affected both mating date and females' physiological condition (Angerbjörn *et al.* 1991). Considering foxes are known to use sea

ice to forage on seal carcasses and seal pups (Roth 2003; Tarroux *et al.* 2012), winter ice conditions and thus marine productivity could also affect timing of reproduction in arctic foxes. Winter and spring weather conditions could potentially be an additional factor influencing the date of emergence, as cubs are rarely seen outside of their natal den in snowy or rainy conditions (D. Berteaux, pers. obs.). It is thus likely that our study did not capture some of the most important factors affecting the date of emergence of arctic fox cubs from their dens.

Litter size at emergence

Our study provided the first extensive monitoring of arctic fox reproduction with automatic cameras. Camera traps are accurate, and a minimally invasive method for assessing reproduction in wildlife. It provided an accurate measure of both date of emergence and of litter size at emergence. We believe that litter size estimates are good because all the dens were monitored simultaneously and litter sizes were estimated directly after cub's emergence. We are confident that we detected most of the cubs from each litter because cubs confined their excursions to the near surrounding of the den burrows after they emerge (Macpherson 1969). Also, camera trapping captured nursing events and we are confident that all cubs were present around the female (and therefore on some pictures) when nursing occurred.

As predicted, arctic fox litter size at emergence varied according to the temporal and spatial availability of food resources, but was mainly influenced by temporal fluctuations in lemming abundance. The impact of the proximity to the goose colony on litter size at emergence was of less importance. Many studies have shown that microtines abundances affects arctic fox litter size (Angerbjörn *et al.* 1999, 2004; Meijer *et al.* 2013).

Supplementary feeding experiments confirmed that food abundance could have a direct impact on litter size at emergence (Angerbjörn *et al.* 1995, 2007; Meijer *et al.* 2013). Litter sizes at emergence were reported to be particularly influenced by late winter food availability (Angerbjörn *et al.* 1995). Litter sizes at supplemented dens were reported to be twice as large as those at non-fed dens (Angerbjörn *et al.* 1991; Meijer *et al.* 2013). However, it was also shown that despite the contribution of food resources by feeding stations, abundance (cyclicality) of small mammals were decisive for fox's reproductive success (Angerbjörn *et al.* 2013). During low lemming abundance years, very few litters were produced while during years of medium or high lemming abundance reproductive effort (number of litters produced) was much more important. This result suggests that arctic foxes are dependent on fluctuations in lemming populations, even in a context of dietary supplementation (Angerbjörn *et al.* 2013).

On Bylot, breeding foxes had large litters in years of high lemming abundance, as observed in other inland fox populations depending on microtines (Angerbjörn *et al.* 2004; Meijer *et al.* 2013). Arctic fox populations facing fluctuating food resources can have large average and maximum litter sizes (Tannerfeldt & Angerbjörn 1998). In our study, the largest litter was 17 cubs and mean litter size was 9.9 at emergence in peak lemming years. This mean litter size is equivalent to that observed in other inland populations depending on microtines (Angerbjörn *et al.* 2004). Litter size at emergence was also highly contrasted between years of low and high lemming abundance. Finally, although cub production was closely tied to lemming abundance, litters were still produced during a low lemming phase (although only inside the goose colony), which is rare amongst populations relying solely on fluctuating microtines (Angerbjörn *et al.* 2013). Usually few or no litters are produced in crash years. These results strongly suggest that arctic fox pairs were able to produce cubs because of their access to the alternative prey.

Litter size around weaning

Due to logistic constraints, it is difficult to time precisely the observation sessions of fox dens on Bylot Island. Our visual observations of litter sizes occurred on average 24 days after the emergence of cubs (Appendix III). Considering that cubs wean approximately 21-28 days after they emerge (Audet *et al.* 2002), our observations were thus generally carried out during the weaning period, validating our “Litter size around weaning” label for litter sizes obtained through direct observations.

In accordance with our predictions, both lemming abundance and distance between natal dens and the goose colony influenced litter size around weaning. As for the litter size at emergence, lemming abundance had a strong impact on litter size around weaning. Litter sizes around weaning were highly contrasted according to the lemming phase, with larger litters during peak phases and smaller litters during lemming crashes.

The goose colony had a positive effect on litter size around weaning during both phases of lemming abundance. As we predicted, this effect was less important when lemmings were abundant. However, the effect of the distance from the goose colony remained relatively weak (Fig. 5). This can be explained by the fact that breeding dens were confined close to the goose colony during both phases and especially during low lemming abundance years. During lemming crashes almost all the breeding dens were inside the goose colony (except for 2 litters in the southern part of the study area in 2009 and 2012) (Fig. 5). Previous research conducted on Bylot showed that the probability of a den being used for reproduction decreased with distance to the goose colony during the low lemming phase, and also that foxes did not reproduce further than 8 km from the colony in

such circumstances (Giroux *et al.* 2012). The degree to which cubs fed on geese also decreased with distance to the colony (Giroux *et al.* 2012)

Our litter size estimates around weaning were within the range reported in the literature (Angerbjörn *et al.* 2007; Samelius *et al.* 2011; Meijer *et al.* 2013). We did not find litters around weaning that were as large as those observed at emergence. This difference could be due to mortality between emergence and weaning during crash years (Meijer *et al.* 2011). Litter sizes at weaning during peak lemming years were similar to litter sizes at emergence, probably due to low cub mortality. During years of low lemming abundance, litters decreased from emergence to weaning (Fig. 5). Other studies reported that litter sizes at weaning and cub survival were positively related to summer prey abundance (Tannerfeldt *et al.* 1994; Angerbjörn *et al.* 2007; Meijer *et al.* 2013). During low lemming years, litter size tended to decrease during summer due to cub mortality (Tannerfeldt *et al.* 1994; Meijer *et al.* 2011). Angerbjörn *et al.* (1995) suggested that food availability affect reproduction at all stages of development, from ovulation to cub dispersal. Litter size may thus be adjusted during the breeding season through a number of plastic traits, according to food availability.

The relatively weak effect of the goose colony on litter size around weaning contrasts with findings from previous studies on Bylot Island. According to Careau *et al.* (2008), an arctic fox on Bylot Island can capture around 1000 eggs over the summer season. Careau *et al.* (2008) also determined that 145 eggs were theoretically required to feed a single pup throughout its growth to its independence. Thus a fox pair capturing 2000 eggs could in theory feed 13 cubs. Several reasons might resolve this apparent contrast. First, it is frequent that goose eggs are found uneaten on fox dens occupied by cubs (D. Berteaux, pers. obs.). Whereas younger cubs appear unable to break the thick shells of goose eggs, it is possible that many adults have not learned to do so in a way that is

beneficial to their cubs. Second, it remains to be demonstrated that goose eggs can provide the full suite of nutrients needed to sustain the growth of cubs. Third, it is possible that adult foxes prefer to cache eggs and increase their future winter survival than feed their cubs and increase their immediate reproductive success. Finally, most goose eggs are laid in the second week of June and this may be too late to sustain cub growth in their first weeks of life.

The reproductive adjustment is made earlier by foxes. Breeders are close to the colony during crash lemming years. We could detect a stronger effect if more litters could be monitored away from the colony during crash lemming years but it is impossible because of this gathering effect of the colony.

It is noteworthy that foxes can cache up to 714 eggs per summer (Careau *et al.* 2008). Cached eggs retrieved in the following spring could support the female's body condition explaining the reproductive attempts close to the goose colony during crash lemming years. The results of Careau *et al.* (2008) also suggested that foxes might not cache enough eggs to meet the nutritional demands of reproduction the following spring, also explaining the smaller litter sizes. Nesting geese can be found outside the colony at very low density (Bêty *et al.* 2001) and fox predation rate tends to increase at low goose density (Bêty *et al.* 2002). This additional resource might also explain the survival and the relatively large litters we found about 5 km away from the colony during years of low lemming abundance (Fig. 4).

The goose colony had a positive effect on litter size around weaning, but it did not diminish the strong impact of the lemming cycle on litter size, supporting phase-dependent

trade-offs in addition to food determining arctic fox reproduction. This also shows that microtines are key determinants of reproductive output for arctic foxes (Angerbjörn *et al.* 1999) even in areas with access to abundant seasonal alternative food resources (Samelius *et al.* 2011; Giroux *et al.* 2012).

Acknowledgements

We thank our field assistants and the Parks Canada Agency of Sirmilik National Park of Canada for their help. This study was supported by Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs program, Kenneth M. Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, and Natural Resources Canada. Scholarship from Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie and EnviroNorth, the NSERC CREATE training program in northern environmental sciences funded Camille Morin’s Master’s scholarship.

References

- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E. & Strömberg, L. (1991) The effect of winter food on reproduction in the Arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 705–714.
- Angerbjörn, A., Eide, N.E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R. a., Killengreen, S., Landa, A., Meijer, T., Mela, M., Niemimaa, J., Norén, K., Tannerfeldt, M., Yoccoz, N.G. & Henttonen, H. (2013) Carnivore conservation in practice: Replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 59–67.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P. & Tannerfeldt, M. (2004) Arctic Foxes - Consequences of Resource Predictability in the Arctic Fox-Two Life History Strategies. In: MacDonald, D.W. & Sillero-Zubiri, C., *Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press, 163-172 p.

- Angerbjörn, A., Norén, K., Meijer, T., Henttonen, H., Mela, M., Eide, N.E., Landa, A. & Hellström, P. (2007) The Conservation of Fennoscandian Arctic Foxes : The Effects of Supplemental Feeding and Red Fox Hunting . Report from the SEFALO+ project, 17 p.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjärvall, A., Ericson, M., From, J. & Norén, E. (1995) Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, **32**, 55–68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Erlinge, S. & Erlinge, S.A.M. (1999) Predator-prey relationships : arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 34–49.
- Audet, A., Robbins, C. & Larivière, S. (2002) *Alopex lagopus*. *Mammalian species*, **1410**, 1–10.
- Axenovich, T.I., Zorkoltseva, I. V, Akberdin, I.R., Beketov, S. V, Kashtanov, S.N., Zakharov, I. a & Borodin, P.M. (2007) Inheritance of litter size at birth in farmed arctic foxes (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora). *Heredity*, **98**, 99–105.
- Ballinger, R.E. (2014) Reproductive Strategies: Food Availability as a Source of Proximal Variation in a Lizard. *Ecological Society of America*, **58**, 628–635.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J. & Korpimäki, E. (2001) Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, **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**, 88–98.
- Boutin, S. (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 203-220.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York
- Cameron, C., Berteaux, D. & Dufresne, F. (2011) Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology*, **22**, 1364–1373.
- Careau, V., Giroux, J.F. & Berteaux, D. (2007) Cache and carry: Hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 87–96.

- 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**, 1217–1223.
- Charnov, E.L. & Ernest, S.K.M. (2006) The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals. *The American Naturalist*, **167**, 578–582.
- Dunn, P.O., Winkler, D.W., Whittingham, L. a., Hannon, S.J. & Robertson, R.J. (2011) A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology*, **92**, 450–461.
- Eide, N., P., Prestrud, P. & Swenson, J. (2005) Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology*, **2**, 109–121.
- Frafjord, K. (1992) Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups: implications of food availability. *Polar Biology*, **12**, 707–712.
- Garrott, R. a., Eberhardt, L.E. & Hanson, W.C. (1984) Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 1636–1640.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Berteaux, D. & Tarroux, A. (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**, 1–12.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F. & Rochefort, L. (2004) Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 119–29.
- 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. *The Journal of Animal Ecology*, **81**, 533–42.
- Gruyer, N., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2008) Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 910–917.
- Gruyer, N., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2010) Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology*, **33**, 725–736.
- Lack, D. (1948) The significance of litter-size. *The Journal of Animal Ecology*, **17**, 45–50.

- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, a, Therrien, J.F., Morissette, L. & Krebs, C.J. (2012) Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, **93**, 1707–16.
- Lindström, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolucion*, **14**, 343–348.
- Macpherson, A.H. (1969) The dynamics of Canadian arctic fox populations. *Canadian Wildlife Service Report Series*, **8**, 1–50.
- Martin, T.E. (1987) Food as a Limit on Breeding Birds: A Life-History Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 453–487.
- Meijer, T., Elmhagen, B., Eide, N.E. & Angerbjörn, A. (2013) Life history traits in a cyclic ecosystem: a field experiment on the arctic fox. *Oecologia*, **173**, 439–47.
- Meijer, T., Norén, K. & Angerbjörn, A. (2011) The impact of maternal experience on post-weaning survival in an endangered arctic fox population. *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 549–553.
- Nussey, D.H., Wilson, a. J. & Brommer, J.E. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 831–844.
- Prestrud, P. (1992) Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1276–1283.
- Roth, J.D. (2003) Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 668–676.
- 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**, 1475–1484.
- Smith, C. & Fretwell, S. (1974) The Optimal Balance between Size and Number of Offspring. *American Naturalist*, **108**, 499–506.
- Stearns, S.C. (1976) Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **51**, 3–47.

- Stearns, S.C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, **3**, 259–268.
- Szor, G., Berteaux, D. & Gauthier, G. (2008) Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, **31**, 351–362.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (1998) Fluctuating Resources and the Evolution of Litter Size in the Arctic Fox. *Oikos*, **83**, 545–559.
- Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. & Arvidson, B. (1994) The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival a field experiment. *Ecography*, **17**, 88–96.
- Tarroux, A., Bêty, J., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2012) The marine side of a terrestrial carnivore: Intra-population variation in use of allochthonous resources by Arctic foxes. *PLoS ONE*, **7**.
- Tinbergen, J.M. & Dietz, M.W. (1994) Parental energy expenditure during brood rearing in the Great Tit (*Parus major*) in relation to body mass , temperature , food availability and clutch size. *Functional Ecology*, **8**, 563–572.
- Williams, G.C. (1966) Natural Selection, the cost of Reproduction, and a Refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, **100**, 687–690.

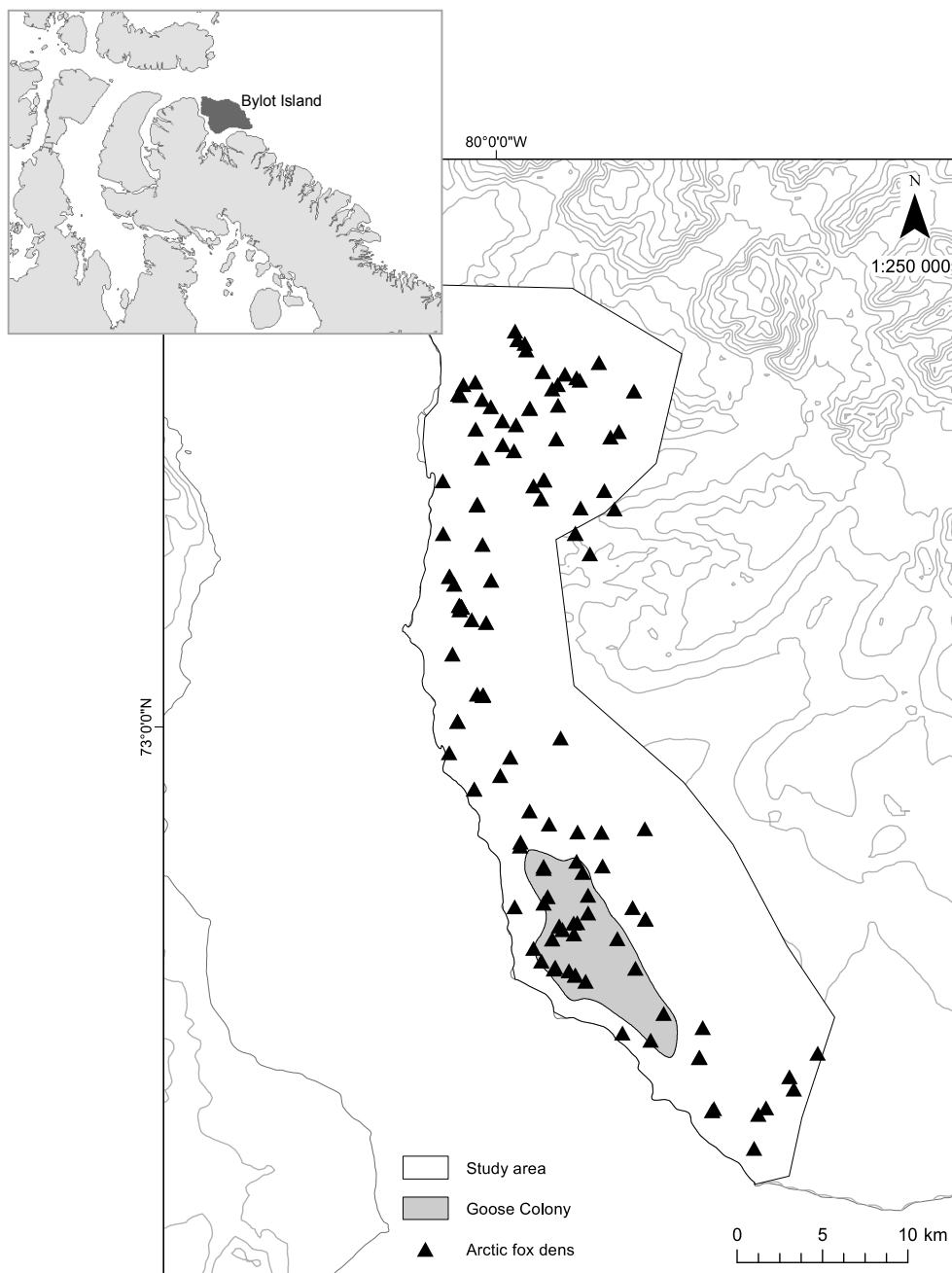


Figure 1: Location of Bylot Island Nunavut, Canada and map of the 600-km² study area. The gray shaded polygon shows the goose colony and the black triangles show all known arctic fox dens.

Table 1: Summary of sampling effort at arctic fox reproductive dens on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.

	2008	2009	2010	2011	2012	2013	Total
Monitored dens	103	106	108	102	105	109	633
Minimum number of litters produced	23	4	17	28	8	3	83
Litters monitored with cameras	11	4	15	23	8	3	64
Litters monitored with cameras and date of emergence determined	3	2	11	14	6	3	41
- Hours of camera monitoring / litter (mean \pm SE)	18 \pm 9	13 \pm 2	72 \pm 14	52 \pm 8	16 \pm 3	-	93 570
- Pictures recorded per litter (mean \pm SE)	8 286 \pm 4 750	4 104 \pm 432	37 088 \pm 9 369	22 023 \pm 3 881	6 207 \pm 992	35 315 \pm 21 758	781 265
Litters for which visual observations were performed	5	4	9	9	4	2	38
Hours of visual observations per litter (mean \pm SE)	26 \pm 4	39 \pm 5	33 \pm 2	34 \pm 2	39 \pm 3	36 \pm 0	207



Figure 2: Picture of an emerging litter taken by an automatic camera placed on an arctic fox den on Bylot Island, Nunavut in 2008.

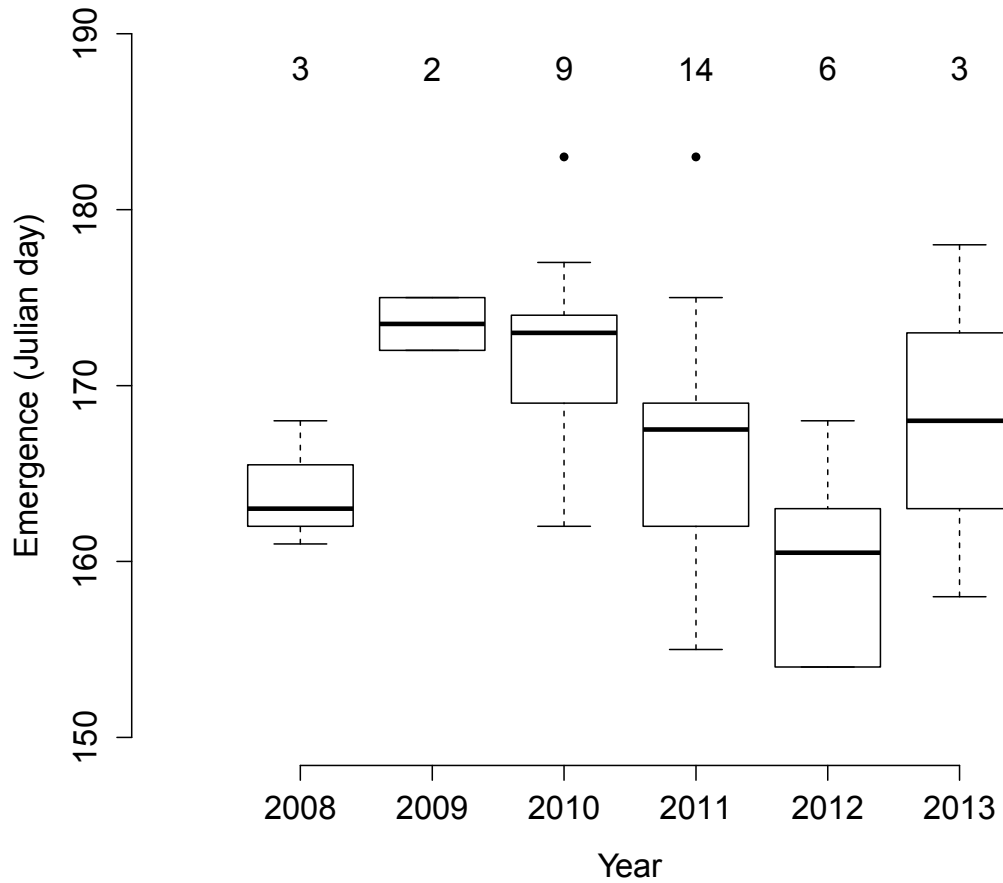


Figure 3: Date of emergence of litters on Bylot Island, Nunavut from 2008 to 2013. Data are presented with the median (thick lines), 25th and 75th percentiles (upper and lower limits of the box), 10th and 90th percentiles (whiskers), and extreme values (dots). Sample sizes appear at the top of the graph for each year. June 1st corresponds to Julian day 152 (or 153 in 2008 and 2012, two bissextile years).

Table 2: AICc analysis for selection of *a priori* linear mixed models explaining arctic fox date of emergence on Bylot Island, Nunavut, in 2008-2013 according to lemming abundance (Lemming) and distance from the goose colony (Colony). Models are shown with their corresponding number of parameters (k), AICc, Δ AICc and Akaike weight (AICcWt). Year and den identity were included in all models as random factors. Bold characters indicate the supported model.

Model	k	AICc	Δ AICc	AICcWt
Date of emergence (n=37)				
Null model	4	257.48	0.00	0.54
Colony	5	259.69	2.21	0.18
Lemming	5	259.94	2.45	0.16
Lemming+Colony + Lemming*Colony	7	261.74	4.25	0.06
Lemming+Colony	6	262.27	4.79	0.05

Table 3: AICc analysis for selection of *a priori* linear mixed models explaining arctic fox litter size at emergence and around weaning on Bylot Island, Nunavut, in 2008-2013 according to lemming abundance (Lemming) and distance from the goose colony (Colony). Models are shown with their corresponding number of parameters (k), AICc, Δ AICc and Akaike weight (AICcWt). Year and den identity were included in the models as random factors. Bold characters indicate the supported models.

Model	k	AICc	Δ AICc	AICcWt
Litter size at emergence (n=37)				
Lemming	5	179.25	0.00	0.57
Lemming + Colony	6	180.22	0.98	0.35
Lemming + Colony + Lemming x Colony	7	183.25	4.00	0.08
Null model	4	189.50	10.26	0.00
Colony	5	190.23	10.98	0.00
Litter size around weaning (n=26)				
Lemming + Colony + Lemming x Colony	7	136.65	0.00	0.82
Lemming	5	140.11	3.46	0.15
Lemming + Colony	6	143.35	6.71	0.03
Null model	4	146.19	9.54	0.01
Colony	5	149.21	12.57	0.00

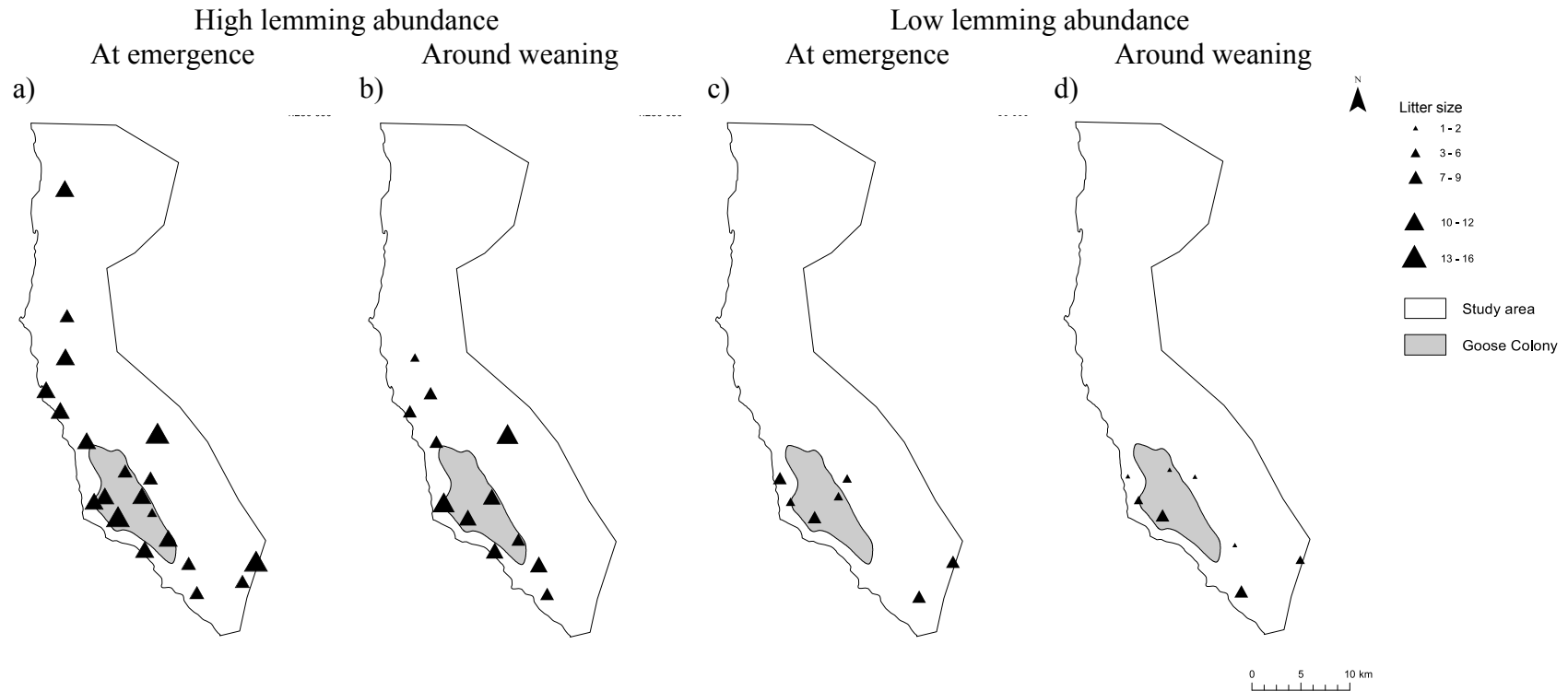


Figure 4: Arctic fox litter size at high (a, b) and low (c, d) lemming abundance assessed at emergence (a, c) and around weaning (b, d) on Bylot Island, Nunavut from 2008–2013. Triangles indicate den locations whereas sizes of triangles represent average litter size for each den during years of high or low lemming abundance. The grey polygon indicates the snow goose colony.

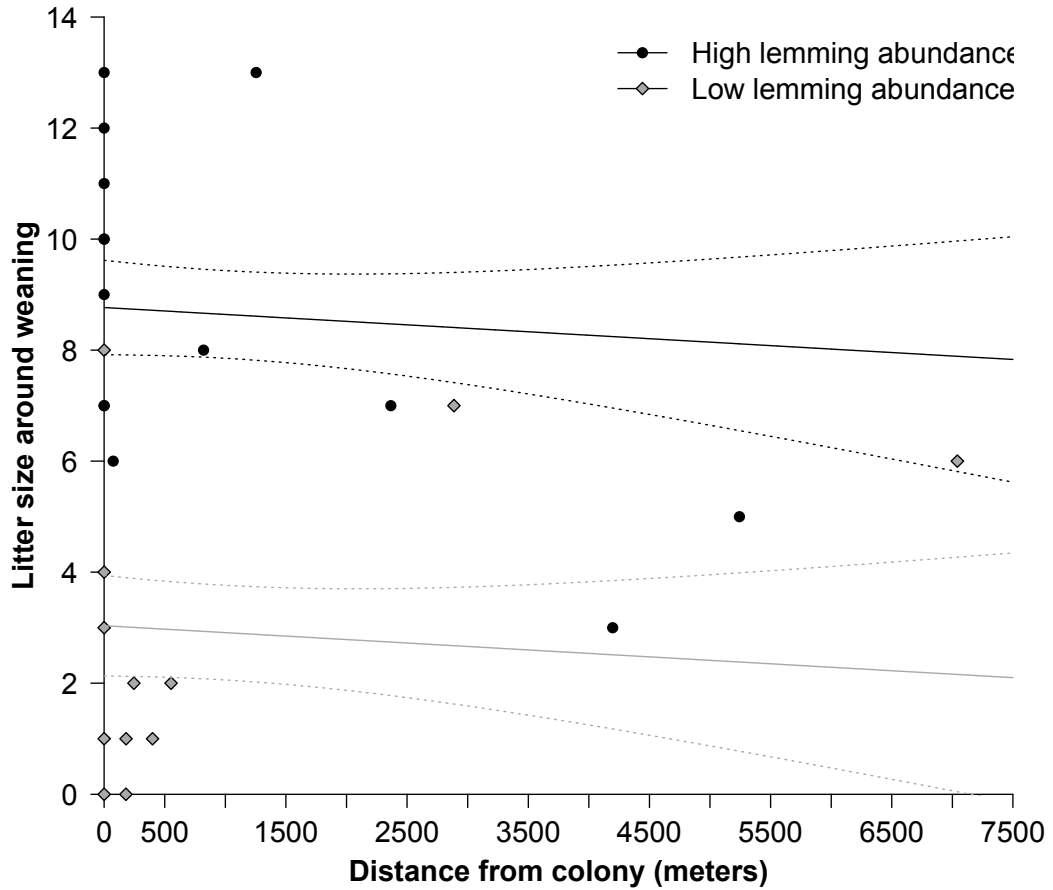
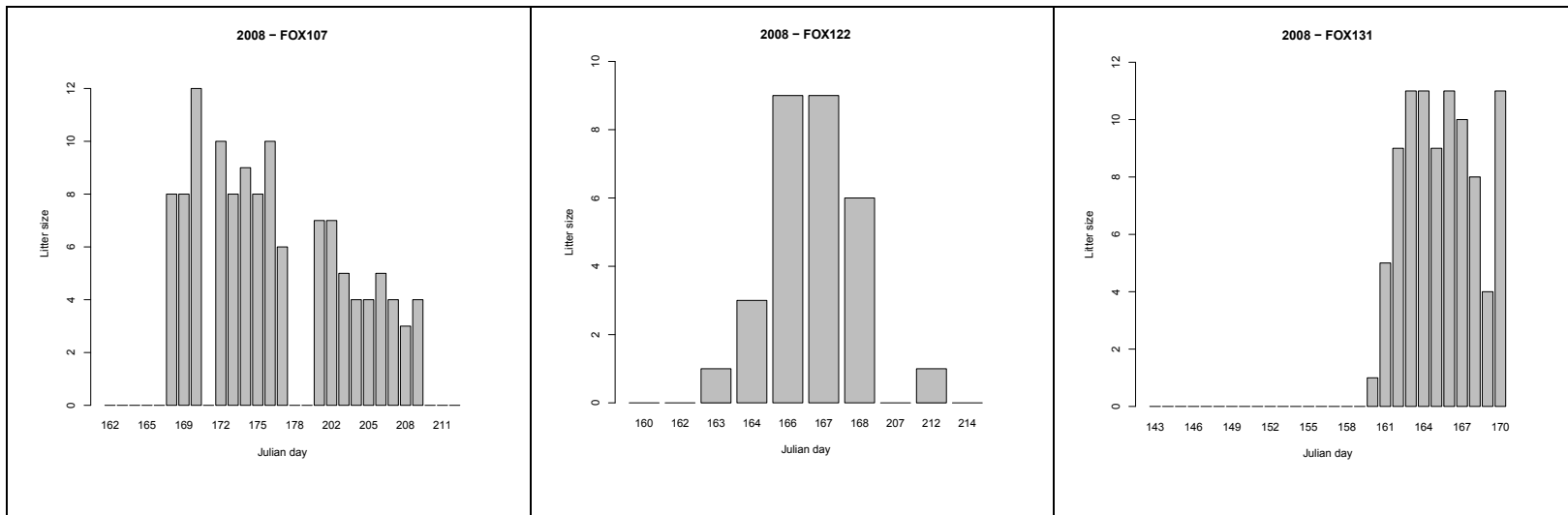
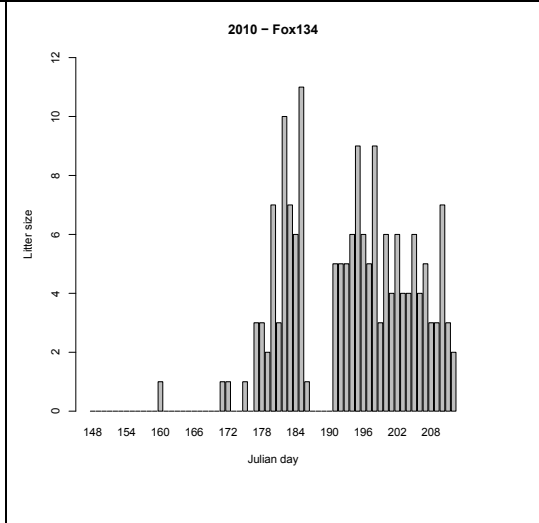
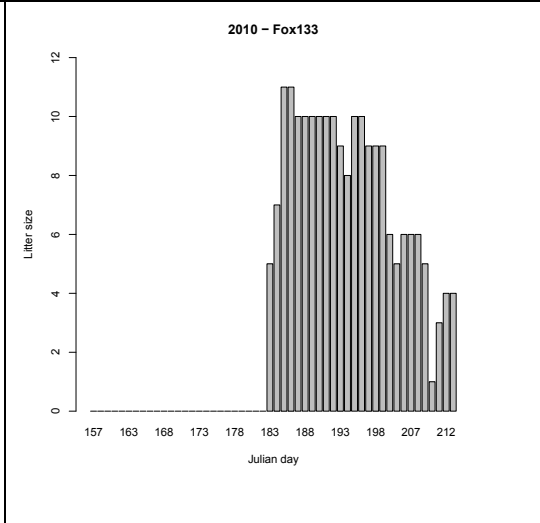
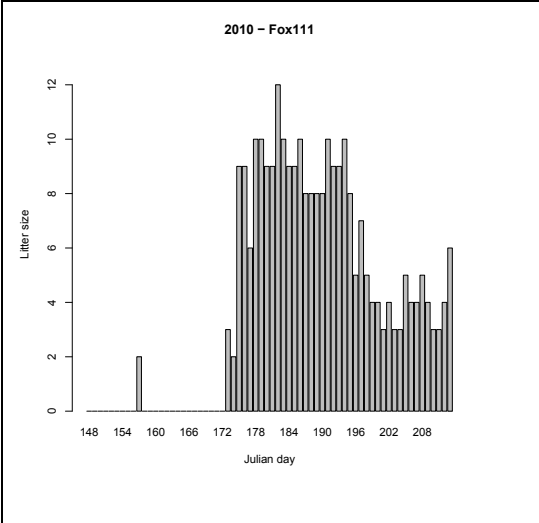
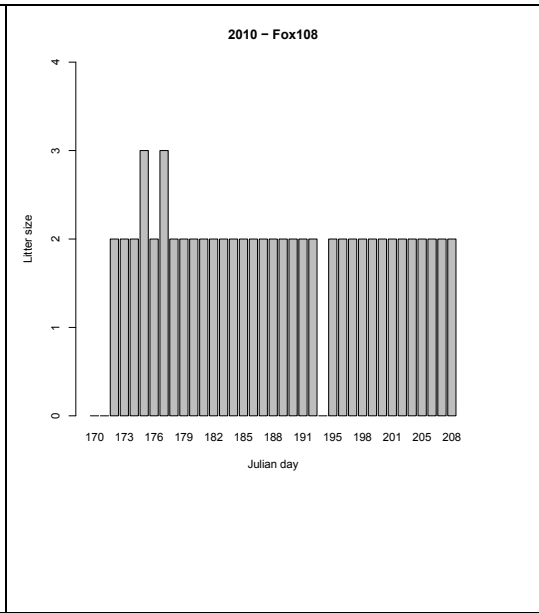
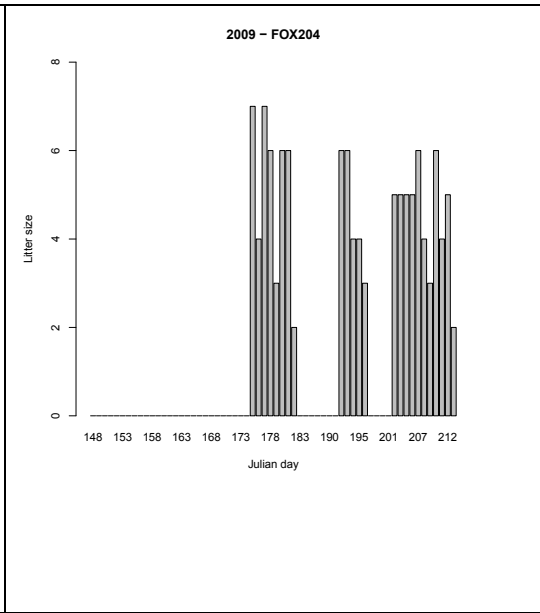
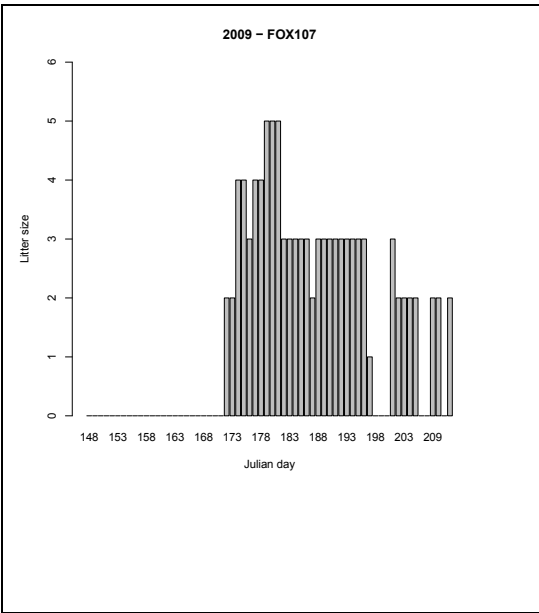


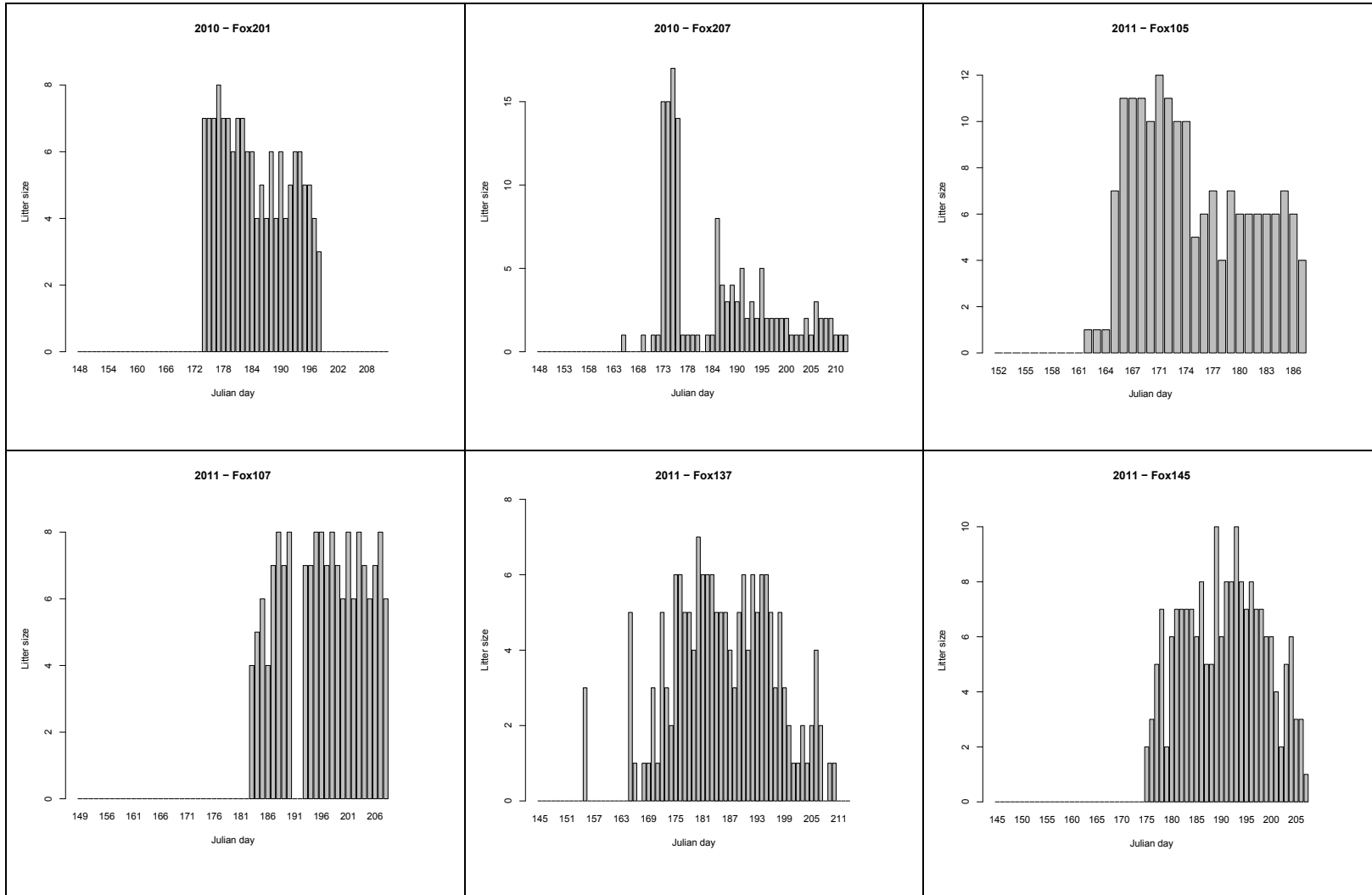
Figure 5: Influence of the distance between natal dens and the goose colony on arctic fox litter size around weaning on Bylot Island during years of high and low lemming abundance. Dashed lines mark the 95 % confidence intervals of the distribution of litter sizes. Predicted curves are drawn from the estimates of parameters obtained with the best-fitting model (see Results).

ANNEXE

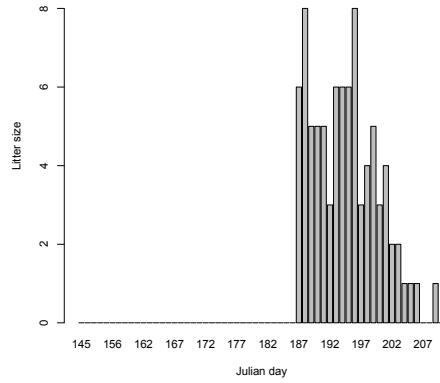
Appendix I: Barplots of daily arctic fox litter size obtained by automatic cameras on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.



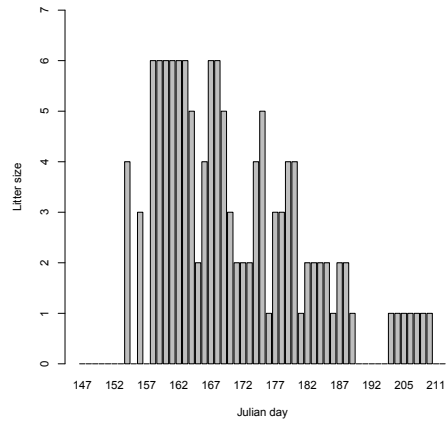




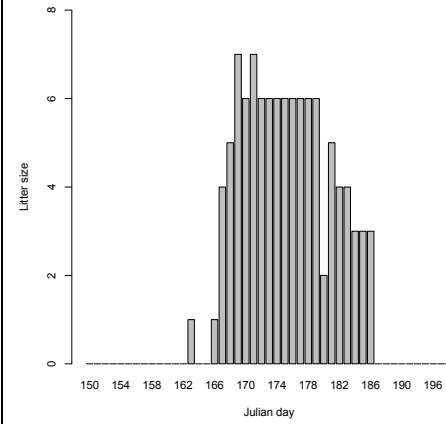
2011 - Fox207



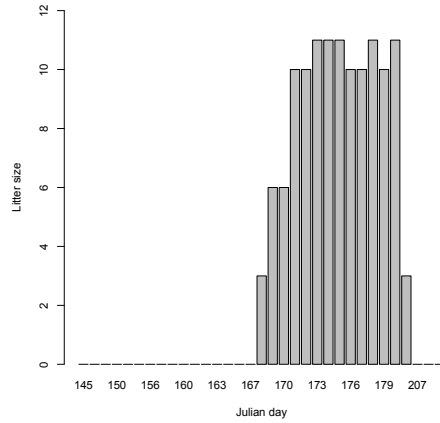
2012 - FOX104



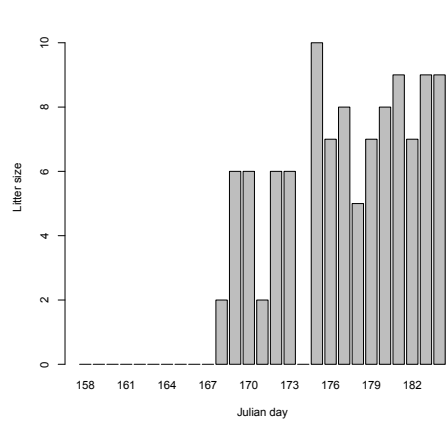
2012 - FOX106



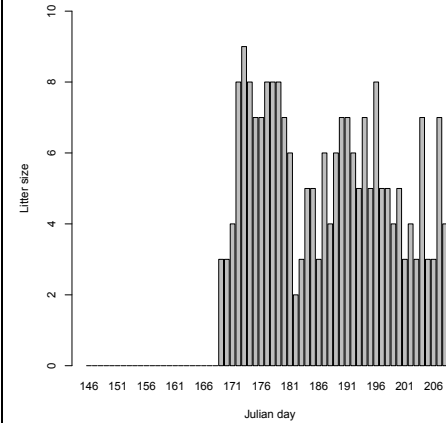
2011 - Fox113

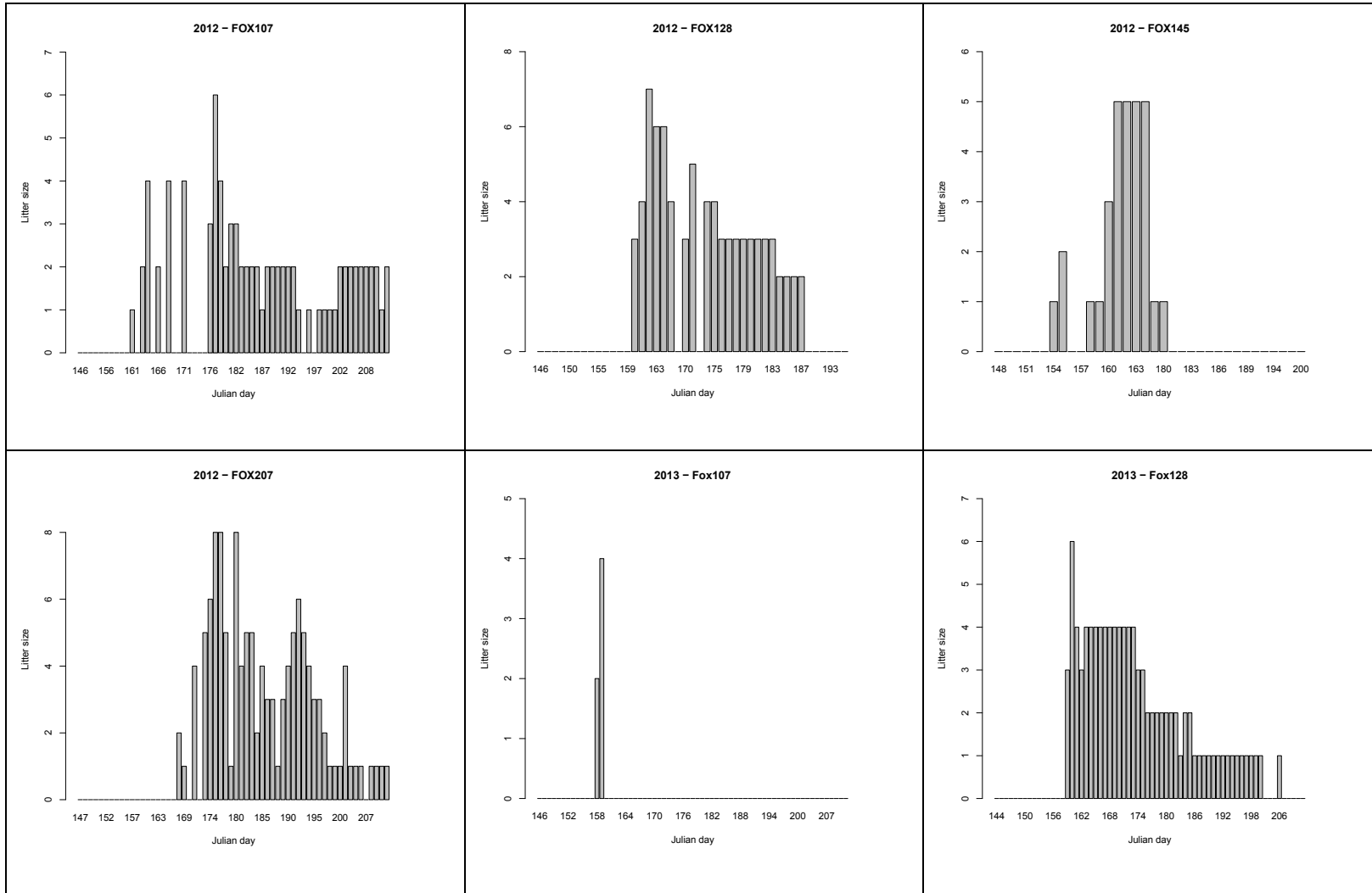


2011 - Fox122

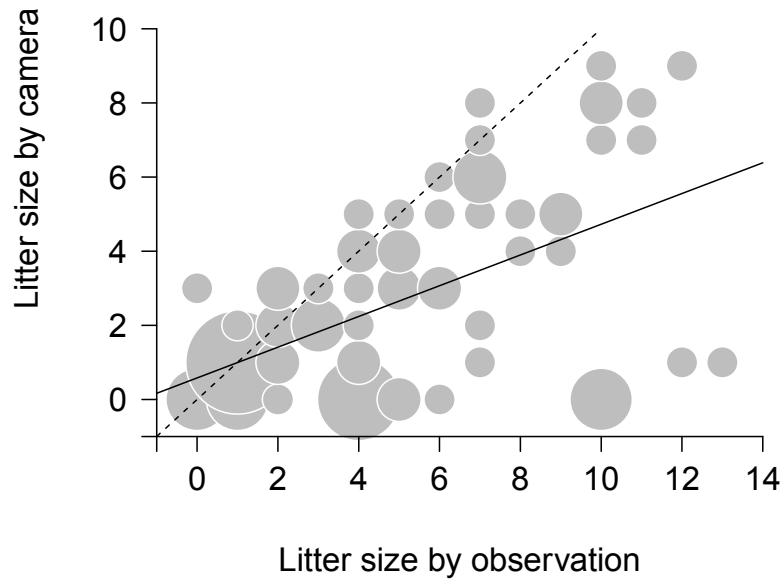


2011 - Fox131





Appendix II: Comparison of arctic fox litter size at weaning obtained by automatic cameras or direct observations on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013. The dotted line represents the bisector, the solid line represents the trend curve and the dot sizes according to the number of observations.



Appendix III: Data of date of emergence of arctic fox litters and of dates of observation sessions on Bylot Island, Nunavut from 2008-2013.

Year	Den	Date of emergence	Emergence Julian day	Observation date	Observation Julian day	Gap days	Estimated weaning date
2009	FOX107	21/06/2009	172	15/07/2009	196	24	189
2009	FOX204_201	24/06/2009	175	10/07/2009	191	16	192
2010	FOX106	11/06/2010	162	10/07/2010	191	29	179
2010	FOX124	18/06/2010	169	16/07/2010	197	28	186
2010	FOX133	02/07/2010	183	22/07/2010	203	20	200
2010	FOX134	26/06/2010	177	27/07/2010	208	31	194
2010	FOX201	23/06/2010	174	03/07/2010	184	10	191
2012	FOX104	02/06/2012	154	06/07/2012	188	34	171
2012	FOX106	11/06/2012	163	11/07/2012	193	30	180
2012	FOX107	09/06/2012	161	11/07/2012	193	32	178
2012	FOX145	02/06/2012	154	04/07/2012	186	32	171
2012	FOX207	16/06/2012	168	04/07/2012	186	18	185
2013	FOX106	27/06/2013	178	03/07/2013	184	6	195
2013	FOX128	07/06/2013	158	04/07/2013	185	27	175

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude visait à mesurer l'effet des variations spatio-temporelles des ressources alimentaires sur la reproduction du renard arctique à l'Île Bylot. Nous avons observé, plus particulièrement, l'effet de la variation cyclique de l'abondance de lemmings, leur proie principale, et la présence d'une colonie d'oie des neiges, une proie alternative abondante, sur la date d'émergence et la taille de portée à l'émergence et au sevrage.

Les prédictions initiales suggéraient que l'émergence serait plus hâtive et que les tailles de portée à l'émergence et au sevrage seraient plus grandes lors des années de forte abondance de lemmings ou lorsque les portées provenaient de tanières situées à proximité de la colonie d'oies. De plus, ces variables entreraient en interaction, de sorte que l'effet de la présence des oies sur la taille des portées serait moins important lors des années de forte abondance de lemmings.

Les résultats de la présente étude montrent que la date d'émergence des renardeaux était très variable et n'était pas influencée par les variables étudiées. La taille de portée à l'émergence dépendait surtout des variations temporelles d'abondance de lemmings plutôt que de la proximité à la colonie d'oies. La taille de portée au sevrage était également principalement liée à l'abondance de lemmings. La proximité à la colonie avait un effet positif, bien que faible, sur la taille des portées durant les deux phases d'abondance de lemmings. Et, comme nous l'avions prédit, l'effet était moins important lors des années de faible abondance de lemmings. En somme, la colonie d'oies a eu un effet positif sur la taille des portées au sevrage. Or, cette proie alternative ne diminue pas le fort impact de la variation de l'abondance de lemmings sur la reproduction. Ce qui suggère que les micro-

mammifères demeurent un facteur déterminant de la reproduction du renard arctique même dans les zones où les renards ont accès à des ressources alimentaires alternatives abondantes telles que les colonies d'oies.

Cette étude soulève de nouvelles questions sur la phénologie de la reproduction du renard arctique. Nous avons exploré l'effet des ressources alimentaires printanières et estivales sur la date d'émergence des renardeaux arctiques, mais aucune des variables proposées n'a été retenue pour expliquer la variation de cette date. L'impact de la disponibilité des ressources alimentaires hivernales, et ainsi la consommation des ressources marines, pourraient être une nouvelle avenue de recherche pour évaluer leur effet sur la reproduction du renard. Les ressources marines (jeunes phoques annelés) peuvent constituer une part importante du régime alimentaire hivernal surtout durant les années de faible abondance de lemmings. Une estimation de l'abondance des ressources alimentaires alternatives hivernales (phoques annelés ou autres proies potentielles) serait alors nécessaire.

Chaque année nous avons réussi à recenser la presque totalité des tanières de reproduction dans notre aire d'étude de plus 600 km², ce qui permet de dresser un très bon portrait de la reproduction du renard arctique. Ce recensement permet également une bonne comparaison intra- et inter-annuelle de l'effort reproducteur. Le suivi de la reproduction et de l'évolution des portées au cours d'une saison n'est pas une tâche facile surtout chez les canidés puisqu'ils vivent en terrier ou en tanière. La capture photographique permet de pallier cette difficulté puisqu'elle évite le dérangement humain et permet un suivi sur une longue période. Cette étude représente le premier suivi à grande échelle de la reproduction du renard arctique à l'aide d'appareils photo automatiques. Cette méthode a permis d'obtenir une mesure précise de la date de l'émergence. La capture photographique a également servi à déterminer la taille des portées à l'émergence de la majorité des tanières

suivies. De plus, la taille des portées a été estimée directement après l'émergence des renardeaux. L'utilisation de cette méthode a offert une juste mesure de la taille des portées à l'émergence. Les appareils photo ont sans doute recensé la totalité des jeunes de chaque portée puisque dans les jours qui suivent leur émergence, ils ont tendance à limiter leurs déplacements à proximité des entrées de leur tanière natale. Nous avons aussi plusieurs photos qui ont capté des séquences d'allaitement. Ainsi, nous sommes persuadés que tous les renardeaux étaient présents autour de la femelle, et donc sur les images, lorsque l'allaitement avait lieu. Enfin, la détection de l'émergence, en elle-même, de la plupart des portées suivies démontre l'efficacité de la méthode. Nous pouvons affirmer que, dans la majorité des cas, les appareils étaient orientés adéquatement pour détecter et photographier les portées. Enfin, les conditions retrouvées en été sur l'aire d'étude en milieu arctique (végétation limitée au sol, absence d'obscurité) ont rendu le suivi de la reproduction d'autant plus efficace et facile. Les portées ont également été suivies par observations directes durant les mois de juillet de chaque année d'étude. Nous avons tenté de déterminer les tailles de portées au sevrage à partir des photos, mais nous avons constaté que le nombre de renardeaux comptés sur les photos était inférieur à celui obtenu par les observations directes. La combinaison des deux techniques (appareils photo et observations sur le terrain) a donné la possibilité d'étudier l'évolution de la taille de portée au cours de la saison de reproduction. Les observations directes sont donc toujours importantes pour l'étude de la reproduction des espèces animales, mais les nouvelles technologies comme les appareils photographiques automatiques permettent d'élargir l'étendue des recherches écologiques.

La recherche sur la reproduction du renard arctique sur le site d'étude de l'Île Bylot est en cours depuis 2003, mais le suivi de la reproduction à l'aide d'appareils photographiques automatiques se fait depuis 2008. Les photos prises à partir de cette date avaient jusqu'alors à peine été exploitées. Nous avons développé une méthode de

classement permettant de bâtir une base de données flexible et fiable à laquelle il sera possible d'ajouter graduellement d'autres informations sur le contenu des photos. Au cours de cette étude, le principal défi résidait dans l'abondance des images à traiter. Les appareils étaient programmés pour se déclencher au mouvement, ce qui a généré beaucoup de photos par tanière ($\pm 40\,000$ photos par tanière) dans le cas de portées nombreuses. Le visionnement d'une telle quantité de photos nous amène à revoir les pratiques d'utilisation des appareils. Il serait judicieux de modifier le déclenchement des appareils pour qu'il se fasse par minuterie plutôt que par le mouvement, sauf durant la période critique de l'émergence des renardeaux. Ceci réduirait sensiblement la quantité de photos à visionner sans compromettre un suivi adéquat des portées. Notons que cette banque d'images reste à être exploitée davantage et pourra être utilisée pour de futures recherches. Il serait également intéressant de développer des mécanismes d'analyse automatique des images, ce qui devrait être possible grâce aux logiciels d'analyse d'image existants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E. & Strömngren, L. (1991) The effect of winter food on reproduction in the Arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, 60, 705–714.
- Angerbjörn, A., Eide, N.E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R. a., Killengreen, S., Landa, A., Meijer, T., Mela, M., Niemimaa, J., Norén, K., Tannerfeldt, M., Yoccoz, N.G. & Henttonen, H. (2013) Carnivore conservation in practice: Replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 50, 59–67.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., Lidén, K., Nelson, E. & Url, S. (1994) Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*): an analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia*, 99, 226–232.
- Angerbjörn, A. Hersteinsson, P. Tannerfeldt, M. (2004a) Arctic Foxes: consequences of resource predictability in the Arctic fox - two life history strategies. *In*: MacDonald, D.W. & Sillero-Zubiri, C., *Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press, 163-172 p.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P. & Tannerfeldt, M. (2004b) Europe and North and Central Asia (Palearctic) Arctic Fox. *In*: Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. & Macdonald, D.W., *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, 430 p.
- Angerbjörn, A., Norén, K., Meijer, T., Henttonen, H., Mela, M., Eide, N.E., Landa, A. & Hellström, P. (2007) The Conservation of Fennoscandian Arctic Foxes: The Effects of Supplemental Feeding and Red Fox Hunting. Report from the SEFALO+ project, 17 p.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjärvall, A., Ericson, M., From, J. & Norén, E. (1995) Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 55–68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Erlinge, S. & Erlinge, S.A.M. (1999) Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, 68, 34–49.
- Audet, A., Robbins, C. & Larivière, S. (2002) *Alopex lagopus*. *Mammalian species*, 1410, 1–10.

- Bantle, J. & Alisauskas, R. (1998) Spatial and temporal patterns in arctic fox diets at a large goose colony. *Arctic*, 51, 231–236.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J. & Korpimäki, E. (2001) Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 3, 388–400.
- Cameron, C., Berteaux, D. & Dufresne, F. (2011) Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology*, 22, 1364–1373.
- Careau, V., Giroux, J.F. & Berteaux, D. (2007) Cache and carry: Hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 87–96.
- 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. *Ecoscience*, 15, 268–276.
- 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, 338–343.
- Charnov, E.L., & Ernest, S.K.M. (2006) The offspring-size/clutchsize trade-off in mammals. *The American Naturalist*, 167, 578–582.
- Clifford, D.L., Woodroffe, R., Garcelon, D.K., Timm, S.F. & Mazet, J. a. K. (2007) Using pregnancy rates and perinatal mortality to evaluate the success of recovery strategies for endangered island foxes. *Animal Conservation*, 10, 442–451.
- Dalerum, F. & Tannerfeldt, M. (2002) Distribution, morphology and use of arctic fox *Alopex lagopus* dens in Sweden. *Wildlife Biology*, 8, 185–192.
- Dunn P.O., Winkler, D.W., Whittingham, L.A., Hannon, S.J. & Robertson, R.J. (2011) A test of the mismatch hypothesis: How is timing of reproduction related to food abundance in an aerial insectivore? *Ecology*, 92, 450–461.
- Eberhardt, L., Garrott, R. & Hanson, W. (1983) Den Use by Arctic Foxes in Northern Alaska. *Journal of Mammalogy*, 64, 97–102.
- Eide, N., Eid, P., Prestrud, P. & Swenson, J. (2005) Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology*, 2, 109–121.
- Ewer, R.F. (1973) *The carnivores*. Cornell University Press, 500 p.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P. & Angerbjörn, A. (2000) The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 251, 139–149.

- Fay, F. & Rausch, R. (1992) Dynamics of the Arctic Fox Population on St.-Lawrence Island, Bering Sea. *Arctic*, 45, 393–397.
- Fay, F. & Stephenson, R. (1989) Annual, seasonal, and habitat-related variation in feeding habits of the arctic fox (*Alopex lagopus*) on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 1986–1994.
- Frafjord, K. (1992) Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups: implications of food availability. *Polar Biology*, 12, 707–712.
- Frafjord, K. (1993) Food habits of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic*, 46, 49–54.
- Fuglei, E., Øritsland, N. & Prestrud, P. (2003) Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. *Polar Biology*, 26, 93–98.
- Galaverni, M., Palumbo, D., Fabbri, E., Caniglia, R., Greco, C. & Randi, E. (2011) Monitoring wolves (*Canis lupus*) by non-invasive genetics and camera trapping: a small-scale pilot study. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 47–58.
- Garrott, R. a., Eberhardt, L.E. & Hanson, W.C. (1984) Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 62, 1636–1640.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F. & Rochefort, L. (2004) Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 119–29.
- 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. *The Journal of Animal Ecology*, 81, 533–42.
- Goltsman, M., Kruchenkova, E.P., Sergeev, S., Johnson, P.J. & Macdonald, D.W. (2005) Effects of food availability on dispersal and cub sex ratio in the Mednyi Arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 198–206.
- Kaikusalo, A. & Angerbjörn, A. (1995) The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 69–77.
- Kelly, Marcella, J. & Holub, E.L. (2008) Camera Trapping of Carnivores: Trap Success Among Camera Types and Across Species, and Habitat Selection by Species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist*, 15, 249–262.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, a, Therrien, J.F., Morissette, L. & Krebs, C.J. (2012)

Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93, 1707–16.

Lindström, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 343–348.

Loison, A., Strand, O. & Linnell, J. (2001) Effect of temporal variation in reproduction on models of population viability: a case study for remnant arctic fox (*Alopex lagopus*) populations in Scandinavia. *Biological Conservation*, 97, 347–359.

Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, W.J. & Ray, J. (2008) *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press, 400 p.

Macpherson, A.H. (1969) The dynamics of Canadian arctic fox populations. *Canadian Wildlife Service, Report Series*, 8, 1–50.

Norén, K., Hersteinsson, P., Samelius, G., Eide, N.E., Fuglei, E., Elmhagen, B., Dalén, L., Meijer, T. & Angerbjörn, a. (2012) From monogamy to complexity: social organization of arctic foxes (*Vulpes lagopus*) in contrasting ecosystems. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 1102–1116.

O’Connell, A.F., Nichols, J.D. & Karanth, K.U. (2011) *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, 271 p.

Roth, J.D. (2002) Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, 133, 70–7.

Samelius, G. (2004) Foraging behaviours and population dynamics of arctic foxes. *Arctic*, 57, 441–443.

Samelius, G. & Alisauskas, R. (2000) Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *Arctic*, 53, 279–288.

Samelius, G., Alisauskas, R.T., Hobson, K. a & Larivière, S. (2007) Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *The Journal of Animal Ecology*, 76, 873–80.

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, 1475–1484.

Smith, C.C. & Fretwell, S.D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108, 499–506.

- Stearns, S.C. (1976) Life-History Tactics: A Review of the Ideas, *The Quarterly Review of Biology*, 51, 3–47.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, 249 p.
- 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, 2853–2859.
- Strand, O. & Landa, A. (2000) Social Organization and Parental Behavior in the Arctic Fox. *Journal of Mammalogy*, 81, 223–233.
- Strand, O., Linnell, J., Krogstad, S. & Landa, A. (1999) Dietary and reproductive responses of arctic foxes to changes in small rodent abundance. *Arctic*, 52, 272–278.
- Strand, O., Skogland, T. & Kvam, T. (1995) Placental Scars and Estimation of Litter Size: An Experimental Test in the Arctic Fox. *Journal of Mammalogy*, 76, 1220–1225.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (1996) Life History Strategies in a Fluctuating Environment: Establishment and Reproductive Success in the Arctic Fox. *Ecography*, 19, 209–220.
- Tannerfeldt, M. & Angerbjörn, A. (1998) Fluctuating Resources and the Evolution of Litter Size in the Arctic Fox. *Oikos*, 83, 545–559.
- Tannerfeldt, M., Angerbjörn, A. & Arvidson, B. (1994) The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival—a field experiment. *Ecography*, 17, 88–96.
- Tarroux, A., Bêty, J., Gauthier, G. & Berteaux, D. (2012) The marine side of a terrestrial carnivore: Intra-population variation in use of allochthonous resources by Arctic foxes. *PLoS ONE*, 7, e42427