



# Influence multi-échelles de l'habitat sur la répartition des lemmings dans le Haut Arctique canadien

Mémoire

Marianne Valcourt

Maîtrise en biologie - avec mémoire  
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

# **Influence multi-échelles de l'habitat sur la répartition des lemmings dans le Haut Arctique canadien**

**Mémoire**

**Marianne Valcourt**

Sous la direction de :

Gilles Gauthier, directeur de recherche  
Dominique Fauteux, codirecteur de recherche

## Résumé

De nombreux petits mammifères occupent une place centrale dans le réseau alimentaire de plusieurs écosystèmes dans le monde et l'Arctique ne fait pas exception. En exerçant une forte influence sur ses prédateurs et autres proies, les lemmings jouent un rôle clé dans le réseau alimentaire de la toundra arctique. Ainsi, la distribution spatiale des lemmings peut affecter la survie et le comportement de plusieurs espèces de ce réseau alimentaire. Cependant, on sait peu de choses sur les facteurs qui influencent la répartition spatiale des lemmings dans la toundra. Le but de ce projet était de caractériser l'influence de l'habitat sur la répartition des lemmings bruns (*Lemmus trimucronatus*) et des lemmings variables (*Dicrostonyx groenlandicus*) sur l'île Bylot dans le Haut-Arctique canadien à différentes échelles spatiales, allant de quelques dizaines de mètres à plusieurs dizaines de kilomètres.

Le premier objectif était de déterminer l'influence des éléments biotiques et abiotiques sur l'utilisation de l'espace à l'échelle du domaine vital des lemmings bruns en été. Pour ce faire, nous avons déterminé comment les facteurs biotiques (i.e. végétation, prédation) et abiotiques (i.e. microtopographie, hydrologie) influençaient les variations spatiales des densités de lemmings bruns. Ceci a été réalisé à l'aide de captures multiples d'individus à l'intérieur de deux grilles de trappage de 11 ha. Nos résultats montrent que l'hydrologie, la prédation et l'approvisionnement en nourriture influencent la répartition des lemmings bruns à l'intérieur de leur domaine vital. Puisque l'hydrologie peut avoir des répercussions sur les risques de prédation et l'approvisionnement en nourriture, son rôle est majeur dans la répartition des lemmings bruns à fine échelle spatiale.

Le deuxième objectif était de comprendre comment la répartition des populations des deux espèces varie en fonction de l'habitat à l'échelle du paysage. Nous avons également évalué la synchronie (ou asynchronie) spatiale des cycles de population à cette échelle en tenant compte de l'hétérogénéité de l'habitat. L'abondance de chaque espèce a été déterminée par la densité des nids d'hiver sur cinq sites s'étalant sur une distance de 50 kilomètres. Nous avons ensuite étudié l'influence des variables abiotiques (i.e. la propension du sol au creusage, la couverture de sable) et biotiques (i.e. les types de végétation, la couverture de matière organique) sur l'abondance de chaque espèce selon les sites. Nous avons trouvé une synchronie spatiale dans l'abondance des populations de lemmings variables à l'échelle de

~50 km, mais pas chez les lemmings bruns. Les types de communautés végétales selon un gradient hydrologique et la dureté du sol étaient les caractéristiques de l'habitat les plus influentes pour les deux espèces, les lemmings variables étant positivement liés à ces caractéristiques, alors que l'inverse a été observé pour les lemmings bruns.

Ce projet met en évidence l'effet hiérarchique de différentes composantes de l'habitat, selon l'échelle spatiale, sur la répartition des lemmings dans la toundra. Nous avons ainsi démontré que les facteurs qui influencent la répartition des lemmings pouvaient varier entre les échelles du domaine vital de l'individu et du paysage et aussi de façon saisonnière, et que des variables d'habitat pouvaient affecter la synchronie spatiale dans les fluctuations de population d'une espèce.

## Abstract

Many small mammals occupy a central place in the food web of several ecosystems around the world and the Arctic is no exception. With a strong influence on its predators and other prey, lemmings play a key role in the food web of the arctic tundra. Thus, the spatial distribution of lemmings may affect the survival and behaviour of several species in this food web. However, little is known about the factors that influence the spatial distribution of lemmings in the tundra. The goal of this project was to characterize how habitat influences the distribution of brown (*Lemmus trimucronatus*) and collared (*Dicrostonyx groenlandicus*) lemmings on Bylot Island in the Canadian High Arctic at different spatial scales, ranging from tens of meters to tens of kilometres.

The first objective was to determine the influence of biotic and abiotic elements on space use at the home range level of brown lemmings. This was achieved using multiple captures of individuals within two 11-ha trapping grids. To do so, we determined how biotic (i.e. vegetation, predation) and abiotic (i.e. microtopography, hydrology) factors influenced spatial variations in brown lemming densities. Our results show that hydrology, predation, and food supply influence the distribution of brown lemmings within their home range. Since hydrology can impact predation risk and food supply, its role is major in the distribution of brown lemmings at fine spatial scales.

The second objective was to understand how the distribution of the populations of the two species varies with the habitat at the landscape level. We also assessed spatial (a)synchrony of the population cycles at that scale considering the habitat heterogeneity. The abundance of each species was determined through winter nest densities at five sites, spread over 50 kilometres. We investigated how abiotic (i.e. soil suitability for burrowing, sand cover) and biotic (i.e. vegetation types, organic matter cover) variables influence the abundance of each lemming species among the sites. We found a spatial synchrony in the abundance of collared lemming populations at a ~50 km scale, but not in brown lemmings. Variations in plant communities according to hydrology and soil hardness were the most influential habitat characteristics for both species, with collared lemmings being positively related to them, while the converse was observed for brown lemmings.

This project highlights the hierarchical effect of different habitat components according to the spatial scale on the distribution of lemmings in the tundra. Indeed, we demonstrated that factors influencing lemming distribution could vary in importance between the individual home range and landscape scales as well as seasonally, and that habitat variables can affect spatial synchrony in the population fluctuations of one species.

# Table des matières

<i>Résumé</i> .....	<i>ii</i>
<i>Abstract</i> .....	<i>iv</i>
<i>Table des matières</i> .....	<i>vi</i>
<i>Liste des figures</i> .....	<i>viii</i>
<i>Liste des tableaux</i> .....	<i>xi</i>
<i>Remerciements</i> .....	<i>xv</i>
<i>Avant-propos</i> .....	<i>xvii</i>
<b>Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>Utilisation de l'espace et échelle spatiale</b> .....	<b>2</b>
<i>Utilisation de l'espace à l'échelle du domaine vital</i> .....	3
<i>Utilisation de l'espace à l'échelle du paysage</i> .....	3
<b>Synchronie spatiale des cycles d'abondance de petits mammifères</b> .....	<b>4</b>
<i>Synchronie spatiale chez les lemmings</i> .....	5
<b>Le rôle des lemmings dans le réseau trophique de la toundra arctique</b> .....	<b>5</b>
<b>Utilisation de l'habitat par les lemmings</b> .....	<b>7</b>
<i>Besoins des lemmings en hiver</i> .....	8
<i>Besoins des lemmings en été</i> .....	9
<b>Les lemmings de l'île Bylot</b> .....	<b>9</b>
<b>Objectifs et hypothèses</b> .....	<b>11</b>
<b>1 Influence of habitat on fine scale space use by brown lemmings in the High Arctic...</b>	<b>13</b>
<b>1.1 Résumé</b> .....	<b>13</b>
<b>1.2 Abstract</b> .....	<b>14</b>
<b>1.3 Introduction</b> .....	<b>15</b>
<b>1.4 Material and methods</b> .....	<b>17</b>
1.4.1 <i>Study area</i> .....	17
1.4.2 <i>Trapping protocol</i> .....	17
1.4.3 <i>Habitat sampling</i> .....	18
1.4.4 <i>Autocorrelation analyses</i> .....	19
1.4.5 <i>Habitat use analyses</i> .....	20
<b>1.5 Results</b> .....	<b>21</b>
1.5.1 <i>Lemming densities</i> .....	21
1.5.2 <i>Autocorrelation analyses</i> .....	21
1.5.3 <i>Habitat use</i> .....	23

<b>1.6 Discussion .....</b>	<b>26</b>
<b>1.7 Acknowledgments .....</b>	<b>29</b>
<b>2 Landscape-scale synchrony and distribution of sympatric collared and brown lemming populations in the High Arctic.....</b>	<b>31</b>
<b>2.1 Résumé.....</b>	<b>31</b>
<b>2.2 Abstract .....</b>	<b>31</b>
<b>2.3 Introduction .....</b>	<b>32</b>
<b>2.4 Material and methods .....</b>	<b>34</b>
<i>Study area .....</i>	34
<i>Winter nest sampling.....</i>	36
<i>Habitat variables .....</i>	37
<i>Statistical analyses.....</i>	38
<b>2.5 Results.....</b>	<b>39</b>
<i>Spatial variations in winter nests densities and synchrony.....</i>	39
<i>Winter nest abundance and habitat characteristics .....</i>	40
<b>2.6 Discussion .....</b>	<b>44</b>
<i>Spatial synchrony.....</i>	44
<i>Abundance in relation to habitat.....</i>	46
<i>Importance of habitat in lemming cycles and spatial synchrony .....</i>	47
<i>Conclusions.....</i>	47
<b>2.7 Acknowledgements .....</b>	<b>48</b>
<b>Conclusion .....</b>	<b>49</b>
<b>Influence de l’habitat sur l’utilisation de l’espace .....</b>	<b>49</b>
<i>À l’échelle du domaine vital.....</i>	49
<i>À l’échelle du paysage .....</i>	50
<b>Synchronie spatiale des populations de lemmings et habitat.....</b>	<b>51</b>
<b>Implication des résultats de cette étude .....</b>	<b>53</b>
<b>Limites de l’étude et perspectives de recherche .....</b>	<b>53</b>
<b>Bibliographie .....</b>	<b>56</b>
<b>Annexe A – Tableaux supplémentaires.....</b>	<b>69</b>
<b>Annexe B – Figures supplémentaires .....</b>	<b>80</b>



## Liste des figures

**Figure 1.** Réseau trophique de l'écosystème terrestre de l'île Bylot illustrant 4 catégories d'espèces : migratrices (gris foncé), migratrices partielles (gris pâle), résidents (blanc) et résidentes gelées dans le sol pendant l'hiver (noir). L'épaisseur des flèches représente l'importance de la relation entre les deux groupes. (Gauthier et al. 2011). \_\_\_\_\_ 6

**Figure 2.** Densité estivale annuelle (+ SE) de lemmings bruns (Brown) et de lemmings variables (Collared) sur 3 grilles de trappage situées sur l'île Bylot en milieu humide (cercles noirs), en milieu mésique (carrés noirs) et en milieu mésique dans une grille expérimentale (carrés ouverts). Dans la grille expérimentale, la couverture neigeuse a été augmentée de 2008 à 2011 et les prédateurs ont été exclus de 2012 à 2019. La zone grise indique l'hiver. Jn = mi-juin, Au = mi-août. (Gauthier et al. 2019) \_\_\_\_\_ 10

**Figure 1.1** Correlogram showing Mantel correlation coefficients ( $r_m$ ) of the number of brown lemmings captured for each distance classes (30 m increment) in the mesic trapping grid during summer 2014 ( $z = 6,453,662$ ;  $p = 0.049$ ) at Bylot Island. Full squares indicate significant ( $p < 0.05$ ) spatial autocorrelation for the specific distance class. .... 22

**Figure 1.2** Correlogram showing Mantel correlation coefficients ( $r_m$ ) (30 m increment) for the aspect in the mesic trapping grid (a) and the predator exclosure grid (b) and for the Drainage in the mesic trapping grid (c) and in the predator exclosure grid (d) at Bylot Island. Solid squares indicate significant ( $p < 0.05$ ) spatial autocorrelation for the specific distance class. .... 23

**Figure 1.3** Significant relationships between brown lemming densities and various habitat variables. a) Hummock abundance and b) Willow cover in the wet grid in June, c) Water cover in the wet grid in July, d) Drainage in the mesic grid in August, e) Aspect and f) Polytrichum cover in the predator exclosure grid in June and g) Sphagnum and lichen cover in the predator exclosure grid in July at Bylot Island. Predicted densities are represented by grey diamonds in a and d or black lines in the other graphs along with the 95% confidence intervals (shaded area) and were backtransformed from the logit scale. Black circles represent the mean number of individuals captured per trapping station, all years combined (right Y axis; provided for illustrative purpose only), for each observed value of the independent variables with their 95% confidence intervals (vertical black lines). These values are presented for illustrative purpose only as relationships are based on the output of the SECR models (see methods). .... 25

**Figure 1.S1** Total number of brown lemmings captured (red dots) at each trapping station in the predator exclosure grid in a) June, b) July and c) August, all years combined (i.e. 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island. .... 80

**Figure 1.S2** Heatmap showing willow cover (proportion) sampled in a 1-m x 1-m quadrat centred on for each trapping station in the wet grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured at each trapping station in June for all years combined (2008, 2010, 2011, 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island. .... 81

**Figure 1.S3** Heatmap showing the drainage from a scale of 1 and 2 (poorly drained) to 5 (well drained) for each trapping station of the mesic grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured in August for all years combined (2008, 2010, 2011, 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island. .... 82

**Figure 1.S4** Heatmap showing the aspect (degrees) for each trapping station in the predator exclosure grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured at each trapping station in June for all years combined (2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island..... 83

**Figure 2.1** Map of the southern plain of Bylot Island, Nunavut, Canada, showing the location of our five study sites (A-E) and the location of transects used to sample lemming winter nests (red lines). The grey shaded areas are the minimum convex polygons used to calculate the cover of different plant communities at each site. Habitat variables of transects located outside the grey shading at site A were not sampled in the field and were excluded from the habitat analyses. The light grey lines on the map show elevation contours at 100 m intervals. The graphs represent time series of average lemming winter nest densities (nest/ha) at each site with their 95% confidence intervals..... 36

**Figure 2.2** Relationship between correlation coefficients of winter nests densities (mesic and riparian transects together) between paired sites and distance between sites in brown (A) and collared (B) lemmings at Bylot Island (NU), 2015-2019. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area). The figure shows the p-value (p) and adjusted R-squared values ( $R^2$ ) of the relationships..... 40

**Figure 2.3** Winter nests densities (nest/ha) of brown lemmings in relation to an index of dryness of plant communities (wet to dry) based on a principal component analysis (PC1), the proportion of plots with a high abundance of Polytrichum and Aulacomnium (PolyAula cover) and soil hardness at Bylot Island. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area)..... 42

**Figure 2.4** Winter nests densities (nest/ha) of collared lemmings in relation to an index of dryness of plant communities (wet to dry) based on a principal component analysis (PC1) and soil hardness at Bylot Island. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area)..... 43

**Figure 2.S1** Dominant habitat types at Bylot Island, NU, Canada: Wet (A), mesic (B) and riparian (C) habitats. (A – photo credit: Mathilde Poirier; B and C – photo credit: Marianne Valcourt)..... 84

**Figure 2.S2** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in the riparian habitat at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown. .... 85

**Figure 2.S3** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in the mesic habitat at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown. Correlations with a significant p-value (< 0.05) are framed with a grey box. .... 86

**Figure 2.S4** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in riparian and mesic habitats at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown. Correlation with a significant p-value (< 0.05) are framed with a grey box. .... 87

**Figure 2.S5** Principal component analysis (PCA) of the plant communities encountered across the 5 sites at Bylot Island (see Table 2.S2 for a description of plant communities). The first principal component (PC1) represents an index of dryness of plant communities from wet (negative values) to dry (positive values). Arrows indicate the position of each plant community and letters the position of each study site (A to E) on the two axes..... 88

## Liste des tableaux

**Table 1.1** Percentages of significant results ( $p < 0.05$ ) revealed by the spatial autocorrelation analyses of brown lemming densities in the wet, mesic and predator enclosure trapping grids. Many analyses were run: i) separate analysis for each trapping grid, year and primary period (Individual session), ii) analysis with primary periods being pooled (Year) and iii) analysis with years being pooled (Primary period). Sample size is provided in parentheses. \_\_\_\_\_ 22

**Table 1.2** Parameter values of habitat variables retained in best ranked models ( $\Delta AICc < 4$ ; see Tables 1.S2, 1.S3 and 1.S4) explaining variations in brown lemming densities for each trapping grid and trapping period. The table shows the Beta ( $\beta$ ) and lower and upper 95% confidence interval (CI) for each variable estimated by model-averaging. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0. \_\_\_\_\_ 24

**Table 1.S1** Candidate models used to examine the influence of habitat variables on brown lemming densities, the response variable, and their number of parameters (K). The session was included as a variable in all models and its influence on detection probabilities ( $g_0$ ) and movement parameters ( $\sigma$ ) was tested. .... 69

**Table 1.S2** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the wet trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters (K), the log-likelihood (logLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and the model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta AICc < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables. .... 70

**Table 1.S3** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the mesic trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters (K), the log-likelihood (logLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta AICc < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables. .... 71

**Table 1.S4** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the predator enclosure trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters (K), the log-likelihood (logLik), the difference in

Akaike’s Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta AICc < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables. .... 72

**Table 2.1** Mean values ( $\pm$  standard deviation) of habitat variables at each site measured in the field along transects and of plant communities determined from a vegetation map at Bylot Island (see methods). .... 38

**Table 2.2** Results from the most parsimonious linear models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table 2.S4) testing the relationship between winter nest densities of brown lemmings (log-transformed) and various habitat variables. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0. .... 41

**Table 2.3** Results from the most parsimonious linear models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table 2.S5) testing the relationship between winter nest densities of collared lemmings (log-transformed) and various habitat variables. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0. .... 43

**Table 2.4** Results from the most parsimonious binomial models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table A6) testing the relationship between the proportion of winter nests of brown lemmings and various habitat variables and year. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0. .... 44

**Table 2.S1** Number of transects sampled for lemming winter nests at each site according to habitat type and year at Bylot Island. The table also shows the area of each minimum convex polygons used to estimate plant community cover at each site (Area). .... 73

**Table 2.S2** Description of the plant communities identified by Duclos et al. (2006) at our study sites at Bylot Island. .... 74

**Table 2.S3** Results of the analysis testing the relationship between the proportion of winter nests of brown lemming and sites (A (intercept), B, C, D, and E). The table shows the

estimates (Estimate) and their lower and upper 95 % confidence intervals (lwr CI and upp CI). Estimates in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0..... 76

**Table 2.S4** Ranked models testing for relationships between winter nest densities of brown lemmings (log-transformed) and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta AICc < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model (K), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and the model weights ( $w_t$ ). ..... 77

**Table 2.S5** Ranked models testing for relationships between winter nest densities of collared lemmings (log-transformed) and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta AICc < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model (K), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and the model weights ( $w_t$ ). ..... 78

**Table 2.S6** Ranked models testing for relationships between the proportion of winter nests of brown lemmings and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta AICc < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model (K), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta AICc$ ) and the model weights ( $w_t$ ). ..... 79

11 mai 2019

*Le qamutiq craque à chaque bosse sur la banquise, mais quel bonheur de glisser dans cette immensité blanche qu'est la maison des Inuit. Quel bonheur de sentir le vent froid sur mes joues en contemplant les pics enneigés de l'île Bylot. Je me sens privilégiée et je serai éternellement reconnaissante pour ce moment.*

22 mai 2019

*Côté passager sur le ski-doo, je contempiais le ciel qui était d'une beauté indescriptible. Il était minuit, et on revenait d'une grosse journée de terrain. L'air était froid, et je souriais en regardant les montagnes et le glacier. J'étais bien.*

3 juin 2019

*2 heures du matin, enfin dans ma tente. Le vent souffle tellement fort que mes cheveux fraîchement lavés d'aujourd'hui (oui oui! Après 22 jours!) bougent sous les bourrasques. La toile de ma tente flotte dans tous les sens. Malgré toute cette agitation, ça ne prendra pas beaucoup de temps avant de m'endormir.*

9 juillet 2019

*Il faisait tellement chaud aujourd'hui! Ça sentait tellement bon. La vue était incroyable ; la banquise fractionnée par la chaleur au pied des falaises de Baffin, la toundra verte qui sentait les fleurs... Je crois avoir réussi à arrêter le temps pour un instant, mais j'aurais pu rester dans ce moment précis à l'infini.*

19 août 2019

*Le camp est rangé, il ne reste qu'une toute petite partie de l'équipe. Nos tentes sont rangées, on dort à l'intérieur du camp. Il fait presque noir, ça fait drôle. La lune éclaire le fond de la Vallée. Déjà la fin de la saison, j'ai peine à y croire et je ne veux pas partir. L'immensité, la fragilité et la force de l'Arctique vont me manquer, mais seront gravées dans ma mémoire à jamais.*

**Extraits de mon journal de terrain, été 2019**

## Remerciements

Je dois tout d'abord remercier sincèrement mon directeur Gilles Gauthier et mon codirecteur Dominique Fauteux. Gilles, merci pour tes bons conseils remplis de sagesse et de savoir. Merci d'avoir cru en moi pour ce projet et de m'avoir guidé jusqu'à la fin ; je suis très reconnaissante d'avoir été ton étudiante. Dom, merci pour ta présence infaillible tout au long de mon parcours et pour ton soutien infini, autant du côté technique que moral. Gilles et Dom, encore une fois, merci. Je n'aurais pas pu avoir une meilleure équipe de direction. Merci aussi à Jean-Pierre Tremblay, membre de mon comité d'évaluation, pour tes précieux conseils.

Je ne peux ensuite pas passer à côté de mes collègues avec qui j'ai partagé tant de moments précieux pendant ces années. Plus que des collègues, la gang du labo Gauthier-Legagneux (Ze Winneux) est devenue ma deuxième famille. Fred LeTourneux, Mathilde, Yannick, Charles, Ilona, Maeliss, Fred Dulude, Thierry, Maria, Marie-Christine : vous avez tous participé à rendre ma maîtrise une expérience inoubliable, merci pour votre soutien et votre énergie positive quotidienne. Je tiens à faire un remerciement tout spécial à Frédéric LeTourneux. Fred, tu as été celui qui m'a introduit au monde de la recherche et tu m'as accueilli à bras ouverts. Ta passion est clairement contagieuse, c'est entre autres ce qui m'a poussée à poursuivre à la Maîtrise suite à mon Baccalauréat et je te serai toujours reconnaissante. Merci aussi à tous ces ami(e)s que j'ai rencontrés à l'Université Laval ; Catherine, Claudia, Rachel et tout le monde du comité organisateur du Colloque de Biologie 2020 et 2021 et du Dévoué comité étudiant du CEN ; vous aussi avez contribué à embellir mes études graduées.

Je dois également remercier tous ceux et celles que j'ai côtoyés au camp de recherche de l'île Bylot, vous avez tous contribué à rendre la saison de terrain 2019 en un été arctique mémorable. Un merci tout particulier à Mathilde et Gab, pour votre bonne humeur éternelle qui a transformé les heures de terrain plus difficiles en souvenirs inoubliables (et cheers à notre complicité instantanée : team Lemmingnado for the win!). Aussi, je ne peux passer sous le silence les rencontres inoubliables que j'ai faites dans l'Arctique. Devin, Sylvia and James; I will always keep an unforgettable memory of our time spent together. I will for sure miss your joyfulness and your kindness and my experience in the North wouldn't have been the same without you.

Je veux aussi remercier mes ami(e)s à l'extérieur du monde de la recherche. Mollie, merci pour tous ces moments partagés entre Nord-Côtières. Fabien, merci pour ton soutien moral, une chance que tu étais au bout du fil. Merci aussi à Marie, Sandrine, Sarah (les filles d'en haut), Myriam, Marie-Pier (les Mams'elles) et Mélina (ma sœur cosmique), vous êtes des amies en or.



Je ne pourrais pas terminer ces remerciements sans mentionner le support inconditionnel de ma famille sans qui je ne serais pas qui je suis aujourd'hui. Maman, Papa, merci de m'avoir transmis votre amour de la nature. Votre soutien et amour inconditionnel n'ont pas de prix et je suis plus que choyée d'avoir des parents comme vous. Ma sœur, Soso, ma meilleure amie, ma complice depuis toujours, les mots ne sont pas assez forts pour te dire combien je t'aime et combien ta présence fut essentielle à la réussite de ce mémoire. Mes grands-mamans Denise et Lizette et mes grands-papas Roger et Berthier ; je vous remercie du plus profond de mon cœur pour votre soutien et votre amour, je suis si chanceuse de vous avoir à mes côtés. Gabriel, Gab, ma douce moitié, mon partner, merci pour ton écoute infinie lors des moments plus difficiles. Je me compte chanceuse de pouvoir aussi partager mes grandes joies avec toi. Tu as su me redonner du courage quand j'en manquais et tes encouragements quotidiens ont contribué à m'amener où je suis aujourd'hui. Je suis si reconnaissante de t'avoir dans ma vie. Merci d'être toi. J'ai déjà hâte aux prochains défis qui m'attendent sachant que tu seras à mes côtés.

Je tiens finalement à remercier tous les partenaires financiers qui ont rendu ce projet possible, soient : le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada, le réseau de centres d'excellence ArcticNet, le programme de recherche Sentinelle Nord financé par Apogée Canada, le programme de formation scientifique dans le Nord de Savoir polaire Canada, ainsi que Canadian North. Je veux aussi remercier le Polar Continental Shelf Program, le Parc National Sirmilik ainsi que le Centre d'études nordiques pour leur aide logistique.

## Avant-propos

Ce mémoire avait pour objectif de déterminer l'influence de l'habitat sur la répartition des deux espèces de lemmings (lemming brun; *Lemmus trimucronatus* et lemming variable; *Dicrostonyx groenlandicus*) de l'île Bylot, Nunavut, à fine et à large échelle spatiale. Les objectifs ont pu être répondus grâce à des suivis à long terme de trappage de lemmings (depuis 2009) et de transects de nids d'hiver (depuis 2015). En premier lieu, une introduction générale présentant les principaux concepts théoriques en lien avec l'étude. Ensuite, deux chapitres, sous forme d'articles scientifiques écrits en anglais, présentent l'influence de l'habitat sur la répartition des lemmings à deux échelles spatiales différentes. En dernier lieu, une conclusion générale synthétise les résultats principaux et présente des propositions pour de futures recherches pour terminer ce mémoire.

Les auteurs des deux chapitres sont Marianne Valcourt (MV), Dominique Fauteux (DF) et Gilles Gauthier (GG), respectivement. Les deux chapitres sont sous forme d'articles, qui seront soumis sous peu à des revues pour publication (il n'y a pas de date fixée pour le moment). Les trois auteurs ont défini le projet et MV a récolté les données d'habitat et celles des lemmings sur le terrain en 2019. Les analyses statistiques ont été effectuées par MV, guidé par DF et GG. MV a rédigé les deux articles alors que DF et GG ont été impliqués dans la révision de plusieurs versions des manuscrits.

Les données à long terme de trappage de lemmings, ainsi que celles des transects de nids d'hiver ont été gérées par Marie-Christine Cadieux.

# Introduction

L'utilisation de l'espace et comment elle est influencée par l'habitat revêt une importance particulière en écologie et suscite un fort intérêt puisqu'elle permet de comprendre les liens que la faune entretient avec son environnement (Beck et Jennings 2003 ; Martin et al. 2012 ; Honda et al. 2013). De plus, les processus écologiques qui influencent l'utilisation de l'espace peuvent changer selon l'échelle spatiale (Wiens 1989; Forman 1995). Plusieurs études portant sur la répartition des individus en fonction de l'habitat ont été faites à différentes échelles spatiales (Orians and Wittenberger 1991; Pedlar et al. 1997; Saab 1999; Guyot et al. 2017). Celles-ci soulignent l'importance de prendre en compte différentes échelles spatiales pour bien comprendre comment les individus d'une espèce sont répartis dans leur habitat. Par exemple, Guyot et al. (2017) montrent que les facteurs de l'habitat qui influencent la présence d'oiseaux dans les vignobles sont différents selon l'échelle spatiale. En effet, à large échelle, les vignobles entourés de boisés ont une plus grande richesse spécifique, alors qu'à fine échelle c'est la couverture de la végétation au sol qui influence la présence d'oiseaux. De plus, les facteurs influençant la répartition d'une espèce à une échelle spatiale donnée peuvent aider à comprendre les résultats à une autre échelle spatiale. Par exemple, Pedlar et al. (1997) ont montré que la distribution des rats laveurs (*Procyon lotor*) est positivement liée à la présence de framboisiers rouges (*Rubus idaeusi*), une source de nourriture, à fine échelle spatiale (rayon de 10 m). Ce résultat peut expliquer la relation positive trouvée à large échelle spatiale (rayon de 1 km) entre la présence de rats laveurs et les bordures de clôtures, un habitat favorable aux framboisiers rouges.

En Arctique, malgré le paysage ressemblant parfois à un désert polaire en raison de l'absence végétation érigée, la faune terrestre y montre néanmoins des associations avec l'habitat, que ce soit pour la quête alimentaire ou la sélection d'un site de mise bas (Hamel et al. 2013; Rickbeil et al. 2018). Par contre, on connaît encore mal comment la répartition des lemmings, un groupe d'espèces clés de l'écosystème terrestre arctique, dépend des caractéristiques de l'habitat à différentes échelles spatiales. Les effondrements récents des cycles de certaines populations de lemmings au Groenland et en Fennoscandie font en sorte qu'il est aujourd'hui essentiel de mieux documenter les facteurs limitants de ces proies qui conditionnent la reproduction et la survie d'une majorité des prédateurs terrestres de l'Arctique (Gilg et al. 2003; Hörnfeldt 2004). C'est pourquoi mon projet de maîtrise s'attardera aux facteurs qui influencent la répartition des lemmings en lien avec leur habitat à différentes échelles spatiales dans l'Arctique canadien.

## Utilisation de l'espace et échelle spatiale

L'étude de l'utilisation de l'espace par les animaux passe très souvent par ce qu'on appelle l'utilisation de l'habitat. Le terme « utilisation » de l'habitat se définit par l'étude d'une quantité d'habitats ou de ressources utilisés par unité de temps dans un paysage donné. L'utilisation de l'habitat se différencie de la sélection d'habitats qui est plutôt l'étude des choix d'habitat ou de ressources par rapport à leur disponibilité (i.e. utilisation / disponibilité) (Johnson 1980). L'utilisation de l'habitat s'applique à tous les êtres vivants mobiles du règne animal, que ce soit des mammifères, des reptiles ou des insectes. Chaque organisme occupe un certain espace et la façon dont cet espace est occupé diffère selon divers facteurs (Mandelik et al. 2012; Breed et al. 2017; Kurek et al. 2018). L'utilisation de l'habitat est très étudiée en écologie animale puisqu'elle permet de mettre en lumière les besoins en ressources d'une espèce dans son milieu et ultimement de déterminer sa répartition spatiale (Cederlund and Okarma 1988; Martin et al. 2012; Honda et al. 2013). Cependant, comme souligné par Levin (1992) les échelles sont primordiales en écologie que ce soit au niveau de l'organisation, du temps ou de l'espace. Les facteurs influençant l'utilisation de l'habitat peuvent être différents selon l'échelle spatiale que l'on considère et l'utilisation d'une échelle inappropriée pourrait faire en sorte que des facteurs clés ne soient jamais découverts (Orians and Wittenberger 1991). C'est pourquoi l'utilisation de l'habitat est un processus qui ne peut être étudié sans considérer l'échelle spatiale de façon hiérarchique (Levin 1992; Schaefer and Messier 1995; Saab 1999; Kurek et al. 2018).

Johnson (1980) a proposé de distinguer quatre échelles spatiales basées sur la biologie des espèces. Le premier niveau, le plus large, délimite la répartition géographique de l'espèce à l'échelle planétaire alors que le deuxième niveau tient compte de la localisation du domaine vital des individus ou d'une population à l'intérieur de l'échelle précédente. Le troisième niveau considère l'utilisation de l'habitat par les individus à l'intérieur de leur domaine vital, alors que le niveau le plus fin, le quatrième, se définit par l'utilisation d'items de nourriture à l'intérieur d'une parcelle d'habitat. Deux de ces quatre niveaux feront partie de la présente étude. Ainsi, la plus fine échelle dans mon étude correspondra principalement à l'utilisation de l'espace par les individus à l'intérieur de leur domaine vital. Tandis que l'utilisation de l'espace à une large échelle spatiale dans mon étude correspondra essentiellement à la localisation du domaine vital des individus à l'échelle du paysage. Nous qualifierons donc l'échelle la plus fine comme étant celle du domaine vital (3e niveau de Johnson 1980) et la plus large, l'échelle du paysage (2e niveau de Johnson 1980).

### *Utilisation de l'espace à l'échelle du domaine vital*

L'abondance ou la disponibilité d'une ressource biotique (e.g. la nourriture) peut souvent influencer la répartition spatiale des individus à l'intérieur de leur domaine vital. Par exemple, Simonetti (1989) a démontré que les souris à poil long (*Abrothrix longipilis*) choisissaient les habitats où il y avait le plus de larves d'insectes, une composante importante de leur régime alimentaire. De plus, plusieurs espèces de proies utilisent l'habitat à l'échelle de leur domaine vital pour se protéger de leurs prédateurs. Par exemple, les campagnols d'Ondrias (*Microtus levis*) utilisent les habitats qui offrent un meilleur couvert lorsqu'il y a présence de prédateurs aviaires, bien que ces habitats soient moins productifs d'un point de vue nutritif (Koivisto et al. 2018). D'un autre côté, la reproduction est un besoin immédiat des individus qui peut lui aussi influencer l'utilisation de l'habitat à l'échelle du domaine vital. Par exemple, les femelles orignaux (*Alces americanus*) utilisent les habitats où le couvert forestier est peu dense sous cinq mètres de hauteur, ce qui permet une meilleure détection des prédateurs et une meilleure survie pour leur faon (Melin et al. 2016).

Les habitats à l'échelle du domaine vital peuvent être utilisés pour contrer des conditions particulières du microclimat. Par exemple, le campagnol des prés (*Microtus pennsylvanicus*) utilise les marais puisqu'ils offrent un microclimat plus frais et humide dû au couvert de végétation important (Getz 1960). D'autres facteurs abiotiques peuvent influencer l'utilisation de l'espace de certains micromammifères. Par exemple, la présence de bois mort a un effet positif sur la présence de micromammifères en milieu forestier, puisque celui-ci offre un abri de qualité (Lee et al. 2008; Sullivan et al. 2017). Un autre exemple est celui du rat à grosse queue (*Zygomys pedunculatus*) qui utilise les petites crevasses dans la roche comme abris (McDonald et al. 2015).

### *Utilisation de l'espace à l'échelle du paysage*

À l'échelle du paysage, les variables biotiques et abiotiques qui doivent être étudiées sont celles qui ont un effet sur la localisation des domaines vitaux dans l'espace. L'abondance ou la disponibilité de la nourriture est un premier facteur qui peut grandement influencer la répartition des individus et des populations dans le paysage et donc changer la localisation des domaines vitaux. Par exemple, les cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) du nord de l'Europe migrent en fonction de la phénologie des plantes dont ils se nourrissent (Myrsterud et al. 2017). La topographie ou le climat sont des facteurs abiotiques qui peuvent aussi influencer la répartition des populations dans le paysage. C'est le cas des populations de guanacos (*Lama guanicoe*) qui se trouvent dans des régions rocheuses lors de la saison sèche puisque ces dernières offrent un climat particulier sans les grands vents et le froid du désert (Acebes et al. 2010). La compétition, jumelée à l'accessibilité à de la nourriture, est une autre variable qui peut influencer la répartition des populations dans le paysage. Par exemple, la récente extinction

du loup gris (*Canis lupus*), le principal compétiteur des coyotes (*C. latrans*), a permis à celui-ci d'exploiter les forêts de l'est de l'Amérique du Nord et d'ainsi tirer profit de nouvelles proies rendues disponibles (Crête et al. 2001; Gompper 2002; Kays et al. 2009). La prédation est un facteur biotique qui influence grandement la répartition des populations d'une espèce dans le paysage. Par exemple, la présence de loup gris change les habitats que les troupeaux de caribous (*Rangifer tarandus caribou*) et les groupes d'orignaux utilisent (Latombe et al. 2014). Des effets sociaux, comme la densité-dépendance, peuvent aussi influencer l'utilisation de l'habitat à l'échelle du paysage. C'est le cas des campagnols roussâtres (*Myodes glareolus*) et des campagnols agrestes (*Microtus agrestis*) qui vivent en sympatrie, mais qui ont des préférences d'habitat propre à chacun ; *Myodes* préfère les forêts alors que *Microtus* préfère les champs (Sundell et al. 2012). Cependant, lorsque les densités de campagnols sont élevées, on retrouve plus de *Microtus* en forêt et plus de *Myodes* dans les champs (Sundell et al. 2012). Conséquemment, les fluctuations des densités des populations de micromammifères et leur synchronie ou asynchronie peuvent être importants dans la compréhension que nous avons de leur répartition dans le paysage.

### **Synchronie spatiale des cycles d'abondance de petits mammifères**

La synchronie spatiale est l'étude des similitudes dans les variations d'abondance d'une espèce entre des sites distants de plusieurs kilomètres (Krebs et al. 2002). Les populations de petits mammifères fluctuent souvent de manière cyclique et plusieurs de ces fluctuations sont reconnues pour être synchrones à de grandes distances (Andersson and Jonasson 1986; Ranta et al. 1997; Sundell et al. 2004; Huitu et al. 2005). Par exemple, Sundell et al. (2004) ont observé que la synchronie spatiale entre des populations de campagnols pouvait aller jusqu'à 500 km. La synchronie spatiale est souvent expliquée soit par le mouvement des prédateurs, la dispersion des individus, le climat ou encore la saisonnalité (Ims and Andreassen 2000; Liebhold et al. 2004). Les prédateurs, surtout les prédateurs nomades, peuvent suivre les densités des populations de petits mammifères et contribuer à la synchronisation des cycles à grande échelle spatiale (Ims and Steen 1990). Plusieurs auteurs ont aussi proposé que la synchronie pouvait être engendrée par les conditions climatiques (Krebs and Myers 1974; Terraube et al. 2015). Selonon et al. (2019) ont observé que la synchronie entre des populations de polatouches de Sibérie (*Pteromys volans*) s'expliquait principalement par les précipitations hivernales, qui sont étroitement liées au succès reproducteur de cette espèce.

Il est possible que la synchronie spatiale soit causée par une combinaison de facteurs, telle que suggérée par Huitu et al. (2005). Ces auteurs ont observé que la synchronie spatiale des populations de campagnols pourrait être due à plusieurs mécanismes, c'est-à-dire la prédation, la nourriture et la

dispersion, qui agiraient de manière séquentielle au fil des saisons. Un autre facteur susceptible d'influencer synchronie spatiale est l'effet de variables de l'habitat en interaction avec la prédation et/ou la nourriture. Par exemple, Turkia et al. (2020) ont trouvé que la synchronie spatiale observée entre les populations d'écureuils d'Eurasie (*Sciurus vulgaris*) est dirigée par l'abondance des cônes de l'épicéa commun (*Picea abies*). Ainsi, la variation dans la disponibilité d'éléments importants de l'habitat au niveau du paysage est un autre facteur qui pourrait affecter le niveau de synchronie spatiale entre les populations, mais cela a reçu moins d'attention (Oksanen and Henttonen 1996; Stenseth et al. 1996; Oksanen et al. 1999; Huitu et al. 2003; Henden et al. 2011).

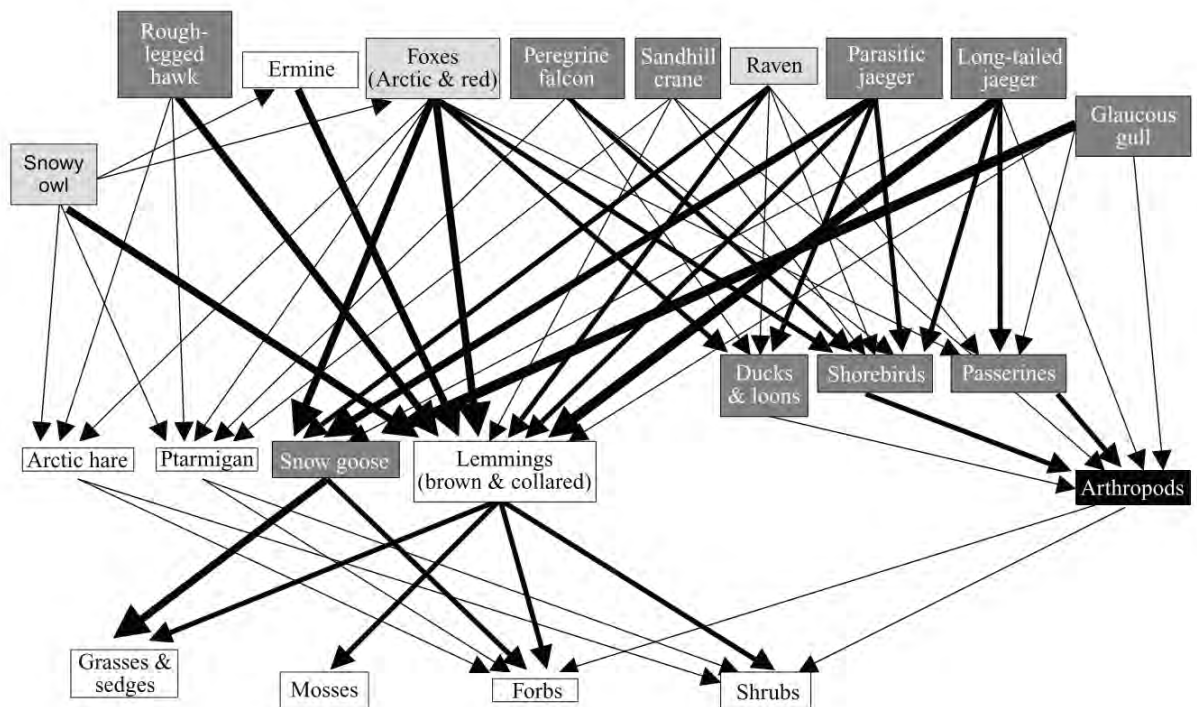
### *Synchronie spatiale chez les lemmings*

Un certain degré de synchronie spatiale dans les fluctuations de populations de lemmings a déjà été observé (Myrberget 1973; Angerbjörn et al. 2001; Krebs et al. 2002). Certaines études ont suggéré que la synchronie spatiale entre des populations de lemmings serait surtout causée par le mouvement des prédateurs (Ims and Steen 1990; Reid et al. 1995; Sundell 2006). En effet, lorsque la distance entre les populations dépasse la distance de dispersion des lemmings, la présence des prédateurs dans les populations serait un facteur pouvant expliquer la synchronisation des cycles. Cependant, les conditions météorologiques semblent être un facteur particulièrement important dans la synchronisation de plusieurs populations de lemmings dans l'Arctique (Koenig 1999; Krebs et al. 2002; Stenseth et al. 2004; Huitu et al. 2008). En effet, les conditions de neige influencent grandement la survie et la reproduction des lemmings, ce qui peut avoir un effet sur les fluctuations des populations (Kausrud et al. 2008; Gilg et al. 2009). Par exemple, des évènements de pluie-sur-neige peuvent dégrader l'habitat sous-nival essentiel aux lemmings pendant l'hiver (Berteaux et al. 2017; Dominé et al. 2018), synchronisant ainsi les populations de lemmings à l'échelle de l'évènement météorologique. À certains endroits dans l'Arctique, un surbroutement à large échelle après les pics d'abondance pourrait entraîner une synchronie dans les populations de lemmings (Turchin et al. 2000; Pitelka and Batzli 2007). Cependant, de tels évènements de surbroutement n'ont pas encore été observés dans l'Arctique canadien (Bilodeau et al. 2014).

## **Le rôle des lemmings dans le réseau trophique de la toundra arctique**

Dans plusieurs écosystèmes, les petits mammifères exercent une grande influence sur les prédateurs qui les consomment (Lima et al. 2002), mais aussi sur les autres proies du réseau trophique via la compétition apparente et le mutualisme apparent (Prugh and Brashares 2012). La compétition apparente se définit par une interaction indirecte qui a des effets négatifs sur deux espèces qui

partagent un prédateur (Holt 1984). À l'inverse, le mutualisme apparent se définit par une interaction où les deux espèces sont avantageées (Boucher et al. 1982). Plusieurs recherches ont mis en lumière les relations directes et indirectes que les différentes espèces de proies et de prédateurs peuvent avoir entre elles dans l'écosystème terrestre arctique : plusieurs prédateurs (principalement des oiseaux et quelques mammifères) partagent les mêmes espèces de proies (principalement des espèces de lemmings, limicoles, oies et lagopèdes) (Bêty et al. 2002; Krebs et al. 2003; Gauthier et al. 2004, 2011, 2013; Grenier-Potvin et al. 2021). Dans cet écosystème, les lemmings occupent une place centrale au sein du réseau trophique et y jouent un rôle clé (Fig. 1) (Gauthier et al. 2011).



**Figure 1.** Réseau trophique de l'écosystème terrestre de l'île Bylot illustrant 4 catégories d'espèces : migratrices (gris foncé), migratrices partielles (gris pâle), résidents (blanc) et résidentes gelées dans le sol pendant l'hiver (noir). L'épaisseur des flèches représente l'importance de la relation entre les deux groupes. (Gauthier et al. 2011).

Pendant la saison estivale, les lemmings ont plusieurs prédateurs, soit des mammifères résidents et plusieurs espèces de prédateurs aviaires migrateurs ou partiellement migrateurs (Gauthier et al. 2011). Entre autres, les lemmings servent de proie préférentielle pour l'hermine (*Mustela erminea*), le renard arctique (*Vulpes lagopus*), le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*) et la buse pattue (*Buteo lagopus*) (Elmhagen et al. 2000; Therrien et al. 2014a). L'hiver, les prédateurs des lemmings se résument aux renards arctiques et aux hermines (Bilodeau et al. 2013a).



Les fluctuations cycliques de grande amplitude dans l'abondance de lemmings avec une périodicité de trois à quatre ans ont un effet déterminant sur les interactions prédateurs-proies dans cet écosystème (Krebs 2011). Lors des années de forte abondance de lemmings, les harfangs des neiges, les labbes à longue queue et les buses pattues augmentent en nombre et ont un meilleur succès reproducteur (Therrien et al. 2014a). Lorsque l'abondance de lemmings est faible, la présence de certains prédateurs se fait rare ou la reproduction de ceux-ci est très faible, soulignant encore l'étroite relation entre les lemmings et leurs prédateurs (Krebs et al. 2003). Cette relation a d'autant plus été mise en évidence par l'affaissement des cycles dans des populations scandinaves et du Groenland, ce qui a eu des répercussions dévastatrices sur les prédateurs (Schmidt et al. 2012). Par exemple, la production d'oisillons de harfangs des neiges a chuté de 98% dans un site d'étude au Groenland suite à l'affaissement des cycles de lemmings (Schmidt et al. 2012).

Les lemmings partagent plusieurs prédateurs avec certaines espèces de proies comme la grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlantica*) et certains oiseaux limicoles, ce qui influence la prédation sur ceux-ci (Bêty et al. 2002, McKinnon et al. 2014). Par compétition apparente, les lemmings influencent le taux de prédation d'autres espèces de proies. Ainsi, ils ont un impact sur l'ensemble du réseau trophique de la toundra, le rendant hautement dynamique entre les phases de faible et de forte abondance des lemmings (Legagneux et al. 2012; Therrien et al. 2014a).

## **Utilisation de l'habitat par les lemmings**

Étant très influente sur les autres espèces de l'écosystème arctique, l'utilisation de l'habitat par les lemmings devient un aspect primordial à étudier pour bien comprendre l'ensemble du réseau trophique dont ils font partie. Les lemmings se divisent en deux genres, *Lemmus* et *Dicrostonyx* (Naughton, 2016), et ceux-ci n'utilisent pas l'habitat de la même façon. En général, *Lemmus* préfère les habitats plus humides, alors que *Dicrostonyx* préfère les habitats plus secs (MacLean et al. 1974; Morris et al. 2011; Soininen et al. 2013; von Beckerath et al. 2021). Contrairement aux prédateurs qui se déplacent sur de grandes distances (de l'ordre de plusieurs kilomètres ou dizaines de kilomètres), le domaine vital des lemmings est de petite taille (de l'ordre de quelques centaines de mètres ou moins) et diffère selon le sexe et l'âge (Predavec and Krebs 2000). En effet, les mâles à la recherche de femelles ont souvent un plus grand domaine vital que les femelles qui concentrent leurs activités autour du terrier pour s'occuper des jeunes (Predavec and Krebs 2000). De plus, les jeunes ont un domaine vital plus petit que les adultes bien qu'on ne sache pas si cette différence est causée par le stade de maturité ou la densité de lemmings (Predavec and Krebs 2000). Cependant, la densité joue un rôle important chez les adultes. Par exemple, lorsqu'elle est élevée, les lemmings variables

(*Dicrostonyx groenlandicus*) et les lemmings bruns (*Lemmus trimucronatus*) réduisent la taille de leur domaine vital (Predavec and Krebs 2000, et al. 1975).

Par la manière dont ils utilisent l'habitat, les deux genres de lemmings tentent de combler leurs besoins de base, soit un accès à de la nourriture de qualité, une protection contre les prédateurs, une protection du froid extrême en hiver, des conditions favorables à la reproduction et un sol bien drainé pour minimiser les risques d'inondation (Predavec and Krebs 2000). La saisonnalité est un autre facteur important, car l'habitat ne sera pas utilisé de la même façon en hiver et en été (Rodgers and Lewis 1986). Par exemple, les lemmings bruns semblent se déplacer des habitats mésiques à ceux plus humides au printemps et vice versa à l'automne (Batzli et al. 1983 ; Duchesne et al. 2011). Ainsi, il est important de considérer comment les besoins spécifiques des lemmings changent selon les saisons pour bien comprendre l'utilisation de l'habitat par ceux-ci.

### *Besoins des lemmings en hiver*

Contrairement à d'autres mammifères de plus grandes tailles, les lemmings n'hibernent pas. L'hiver, les lemmings continuent de vivre sous le manteau neigeux afin de survivre au froid extrême de l'Arctique et c'est pourquoi ils s'isolent en se construisant des nids faits de brins d'herbe (MacLean et al. 1974). Malgré les conditions climatiques extrêmes, un bon couvert neigeux permettra aux femelles d'avoir une ou plusieurs portées de jeunes pendant l'hiver (MacLean et al. 1974; Duchesne et al. 2011). Un manteau neigeux de plus de 60 cm d'épaisseur sera favorable pour bien isoler les lemmings du froid (Duchesne et al. 2011; Bilodeau et al. 2013a; Berteaux et al. 2017). C'est pourquoi on retrouve les lemmings le plus souvent dans les dépressions des milieux mésiques et le long des coulées, là où la neige s'accumule en plus grande quantité (Batzli et al. 1983; Duchesne et al. 2011; Poirier et al. 2019). Un couvert neigeux épais diminue aussi les risques de prédation par les renards arctiques, mais pas par les hermines (Duchesne et al. 2011; Bilodeau et al. 2013b). La dureté de la neige peut également influencer les populations de lemmings. Par exemple, des événements de pluie sur la neige engendreront un durcissement de la couche basale du manteau neigeux dû au gel-dégel (Dominé et al. 2018) et ainsi rendre la neige moins propice au cisaillement lors du creusage (Poirier et al. 2021). De telles conditions de neige affecteront négativement les paramètres démographiques des populations de lemmings (Dominé et al. 2018), entre autres en limitant l'accès à la nourriture (Korslund and Steen 2006). Une microtopographie hétérogène est aussi favorable aux lemmings, car elle crée des refuges pour éviter les inondations lors d'évènements de pluie importantes ou à la fonte de la neige au printemps (Duchesne et al. 2011).

Au niveau alimentaire, une abondance élevée de mousses et de graminées serait recherchée par *Lemmus* et assurerait une bonne reproduction hivernale (Duchesne et al. 2011). Par ailleurs, les saules (*Salix spp.*), qui font partie intégrante du régime alimentaire des deux espèces de lemmings en hiver, seraient particulièrement recherchés par *Dicrostonyx* (Predavec and Krebs 2000; Soininen et al. 2015). Malgré les récentes études menées sur l'abondance et la distribution des lemmings en hiver basé sur leurs nids, on connaît encore peu leur répartition à l'échelle du paysage, surtout en lien avec les caractéristiques des sols et des communautés végétales.

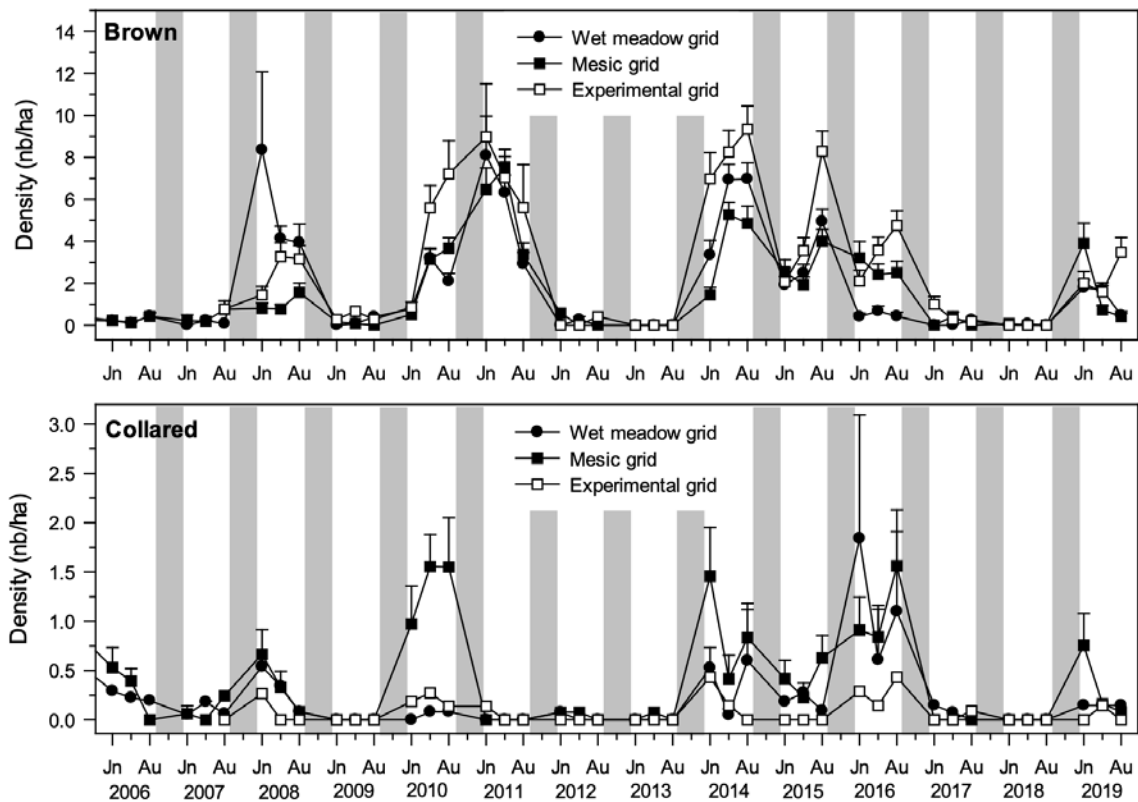
### *Besoins des lemmings en été*

Durant la période de fonte de la neige au printemps, les lemmings se déplacent vers les buttes ou les terrains plus hauts puisque les dépressions sont inondées (Batzli et al. 1983). Après la fonte de la neige, les lemmings vont dans les sites où la nourriture y est abondante (Batzli et al. 1983). Dû à une forte pression de prédation, les lemmings affectionneront les dépressions, entre les hummocks par exemple, ou encore les fentes dans le pergélisol pour se déplacer sans être détectés par leurs prédateurs durant l'été (Predavec and Krebs 2000). Aussi, ils creusent des tunnels dans le sol pour s'y déplacer à l'abri des prédateurs et se reproduire. Comme en hiver, les saules procurent une source importante de nourriture pour les *Dicrostonyx* l'été et ils seraient l'élément principal qui expliquerait leur utilisation des habitats plus secs à l'échelle du paysage selon Batzli et al. (1983). Les *Lemmus*, quant à eux, affectionnent les milieux plus humides où ils se nourrissent de mousses et de graminées qui poussent dans cet habitat (Rodgers and Lewis 1986; Soininen et al. 2015). Cependant, on peut aussi les observer dans les milieux mésiques, surtout dans les années de forte abondance (Morris et al. 2000, 2011), où ils se nourriront également de saules (Fauteux et al. 2017).

## **Les lemmings de l'île Bylot**

L'île Bylot au Nunavut est un site particulièrement riche en faune arctique et dont le réseau trophique est étudié depuis déjà quelques décennies (Gauthier et al. 2004, 2013). Des suivis sur plusieurs espèces fauniques sont réalisés depuis près de 30 ans, ce qui permet d'avoir un portrait assez complet des interactions entre les espèces des différents niveaux trophiques (Gauthier et al. 2011). Le lemming brun et le lemming variable y vivent en sympatrie et sont au centre du réseau trophique (Legagneux et al. 2012). Les deux espèces peuvent parfois entrer en compétition pour les ressources et le lemming brun est généralement dominant sur le lemming variable lors d'interactions agressives (Morris et al. 2000). À partir d'un nombre limité d'individus, Gruyer (2007) a estimé un domaine vital de  $14.2 \pm 4.0$  (SE) ha pour les lemmings variables et de  $7.5 \pm 3.5$  ha les lemmings bruns de l'île Bylot dans une année de faible abondance, et un domaine vital plus grand chez les mâles que les femelles, comme

mentionné précédemment. De plus, les lemmings de l'île Bylot suivent des cycles d'abondance qui varient entre trois et quatre ans (Gruyer et al. 2008, Gauthier et al. 2013), mais avec des cycles beaucoup plus prononcés pour les lemmings bruns que les lemmings variables (Fig. 2). La synchronie spatiale des cycles de lemmings dans ce système reste encore à être démontrée et, si elle existe, à quelle échelle spatiale elle s'opère sur l'île.



**Figure 2.** Densité estivale annuelle (+ SE) de lemmings bruns (Brown) et de lemmings variables (Collared) sur 3 grilles de trappage situées sur l'île Bylot en milieu humide (cercles noirs), en milieu mésique (carrés noirs) et en milieu mésique dans une grille expérimentale (carrés ouverts). Dans la grille expérimentale, la couverture neigeuse a été augmentée de 2008 à 2011 et les prédateurs ont été exclus de 2012 à 2019. La zone grise indique l'hiver. Jn = mi-juin, Au = mi-août. (Gauthier et al. 2019)

Les lemmings sont largement convoités par plusieurs prédateurs résidents ou migrateurs et la pression de prédation qui s'abat sur eux est très élevée (Legagneux et al. 2012). Le taux de prédation sur les lemmings variables peut même dépasser la production de jeunes, ce qui expliquerait que leurs cycles soient moins prononcés comparés aux lemmings bruns et aussi l'abondance plutôt faible de cette espèce sur l'île Bylot (Legagneux et al. 2012). Les lemmings de l'île entretiennent des liens indirects avec d'autres espèces de proies (e.g. la grande oie des neiges) par compétition apparente due au fait qu'ils partagent les mêmes prédateurs (Bêty et al. 2002).

## Objectifs et hypothèses

L'objectif de ce mémoire était de caractériser l'influence de l'habitat sur la répartition des lemmings à plusieurs échelles spatiales, de l'ordre de quelques dizaines de mètres (i.e. échelle du domaine vital) à plusieurs dizaines kilomètres (i.e. échelle du paysage). La présente étude se base sur les travaux menés à long terme à l'île Bylot, Nunavut, où les abondances de lemmings variables et lemmings bruns sont suivies depuis 2004 à l'aide de trappage vivant et depuis 2007 avec des transects de nids d'hiver à un site principal. De 2015 à 2019, les nids d'hiver ont aussi été suivis à 4 autres sites répartis le long de la plaine sud-ouest de l'île Bylot. En examinant la répartition des lemmings à fine (i.e. à l'échelle du domaine vital) et à large échelle (i.e. à l'échelle de la répartition des domaines vitaux dans le paysage) au sein de leur habitat et entre les années, cela devrait nous permettre d'obtenir une image plus détaillée des effets limitants de l'habitat pour ces espèces à travers leurs cycles d'abondance tout en examinant pour la présence de synchronie spatiale.

En ce qui a trait au premier objectif, le but était de détecter s'il existe une utilisation différentielle de l'espace en lien avec l'habitat à l'échelle des domaines vitaux des lemmings, et ce, au sein de grilles de trappage qui font quelques centaines de mètres. Pour ce faire, les données de trappage vivant de lemmings cumulées de 2008 à 2019 ont été utilisées. Puisque les lemmings variables sont peu abondants au site d'étude principal, seules les données sur les lemmings bruns ont été utilisées. Notre première hypothèse est que les lemmings bruns utiliseront l'habitat afin de réduire leur vulnérabilité aux prédateurs. Nous prévoyons donc que les lemmings utiliseront les habitats où la microtopographie est hétérogène, puisqu'elle offre la possibilité de se cacher. De plus, nous prévoyons que les lemmings utiliseront les endroits où le sol est propice au creusage de terriers qui offrent également des refuges partiels face à la prédation. Notre deuxième hypothèse est que les lemmings utiliseront l'habitat selon la disponibilité de leurs principales sources de nourriture. Ainsi, nous prévoyons que les lemmings bruns utiliseront les habitats ayant une forte abondance de mousses (*Aulacomnium* sp. et *Polytrichum* sp.) et de saules, deux groupes de plantes fortement consommées (Soininen et al. 2015). Notre dernière hypothèse est que les lemmings bruns utiliseront les habitats bien drainés pour éviter les inondations lors de la fonte de la neige.

Le deuxième objectif vise à déterminer le degré de synchronie spatiale dans les fluctuations d'abondance et comment la répartition des deux espèces varie selon l'habitat à l'échelle du paysage entre des sites séparés de 5 à 41 km. Pour répondre à cet objectif, des données de suivi de nids d'hiver de lemmings, un bon indice de leur abondance (Fauteux et al., 2018b), réalisés pendant 5 ans à 5 sites différents ont été utilisées. Notre première hypothèse est que les fluctuations interannuelles des populations de lemmings seront synchrones entre les sites à l'étude de l'île Bylot, soit jusqu'à une

distance de ~50 km. Nous prévoyons donc que les densités seront corrélées entre chaque paire de sites. Notre deuxième hypothèse est que l'abondance des deux espèces de lemmings à chaque site sera reliée à des caractéristiques de l'habitat à l'échelle du paysage. Ainsi, nous prévoyons que les deux espèces se retrouveront dans les habitats propices au creusage de terrier, c'est-à-dire où la dureté du sol est faible et où il y a un bon couvert de matière organique. Sur la base des différences connues dans les préférences d'habitat entre les deux espèces (Rodgers and Lewis 1985; Soininen et al. 2013; von Beckerath et al. 2021), nous prévoyons que les lemmings bruns se retrouveront en plus forte abondance aux sites où les communautés végétales de milieu humide dominant, alors que les lemmings variables se retrouveront en plus forte abondance aux sites où les communautés végétales de milieux mésiques à xériques dominant.

# 1 Influence of habitat on fine scale space use by brown lemmings in the High Arctic

## 1.1 Résumé

L'utilisation de l'espace par les petits mammifères devrait refléter leurs besoins immédiats de nourriture et de protection des prédateurs, mais elle peut aussi être influencée par des changements saisonniers dans les facteurs biotiques et abiotiques. Les lemmings de l'Arctique sont des espèces clés dans le réseau alimentaire de la toundra, pourtant les connaissances sur leur répartition spatiale en relation avec l'hétérogénéité des habitats sont limitées, surtout à fine échelle spatiale. Dans cette étude, nous avons utilisé des méthodes de captures-recaptures spatialement explicites pour déterminer comment la microtopographie, la végétation et l'hydrologie influencent les variations à fine échelle spatiale des densités estivales de lemmings bruns (*Lemmus trimucronatus*). Les lemmings ont été suivis tout au long de l'été dans des habitats de toundra humide et mésique et dans une grille d'exclusion des prédateurs. Nous avons constaté que dans la toundra humide, les densités de lemmings étaient plus élevées dans les sites avec une microtopographie accidentée dominée par des hummocks et une couverture élevée de saules, mais seulement pendant la fonte de la neige en juin. Dans la toundra mésique, les densités de lemmings étaient plus élevées dans les sites avec un mauvais drainage et une faible pente pendant tout l'été et dans les sites avec une forte abondance de mousses *Polytrichum* lors de la fonte des neiges. L'abondance des lemmings était davantage associée à la végétation dans la grille où les prédateurs étaient exclus. Dans l'ensemble, l'hydrologie et la topographie semblent jouer un rôle dominant en affectant l'utilisation de l'espace par le lemming brun à fine échelle avec un rôle secondaire pour l'évitement des prédateurs et l'abondance des plantes fourragères.

## 1.2 Abstract

Space use by small mammals should mirror their immediate needs for food and predator shelters but can also be influenced by seasonal changes in biotic and abiotic factors. Arctic lemmings are keystone species of the tundra food web, but information on their spatial distribution in relation to habitat heterogeneity is still scant, especially at a fine scale. In this study, we used spatially-explicit capture-recapture methods to determine how microtopography, vegetation and hydrology influence the fine-scale spatial variations in summer density of brown lemmings (*Lemmus trimucronatus*). Lemmings were monitored throughout the summer in wet and mesic tundra habitats and in a predator exclusion grid. We found that in wet tundra, lemming densities were higher at sites with a rugged microtopography dominated by hummocks and a high willow cover, but only during snow melt. In mesic tundra, lemming densities were higher in sites with poor drainage and low aspect throughout the summer and in sites with a high abundance of *Polytrichum* mosses at snow melt. Lemming abundance was most associated with vegetation in the grid where predators were excluded. Overall, hydrology and topography appear to play a dominant role in affecting small-scale space use of brown lemmings with a secondary role for predator avoidance and food plant abundance.



### 1.3 Introduction

Habitat use reflects where animals are found and how they interact with their environment (Elton 1966, Fretwell 1968). It is generally measured by how often and how many individuals use a specific set of biotic and abiotic characteristics, information which has a high value for conservation efforts. In addition to abiotic factors such as topography and extreme events like wildfires, habitat use can also be driven by species interactions such as the need to find food and mates and avoid predators (Lashley et al. 2015; Nifong and Silliman 2017; Chance et al. 2020; Pirotta et al. 2020). Such behaviours may ultimately affect whole food webs with cascading effects on other species at different spatial scales (Breed et al. 2017; Roder et al. 2020).

Habitat use operates at different temporal and spatial scales with implications for species distribution and interactions (Johnson 1980). Fine-scale habitat use is particularly useful to reveal how individuals are affected by the microtopography and hydrology, exploit patches of concentrated food, interact with conspecifics and competitors or respond to predation through the use of refuges (Červinka et al. 2013; Garnick et al. 2014; Brzeziński et al. 2018). For example, yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) mostly dig burrows in gentle slopes (Svendsen 1976), whereas mice and voles in Colorado move out of floodplains during inundations (Andersen et al. 2000). Saetnan et al. (2009) showed that field voles (*Microtus agrestis*) mainly use habitats rich in herbaceous plants and willows, which are important food items for them. Sometimes, interspecific competition influence habitat use, as in the brown and collared lemmings (*Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus*) where the presence of the former species negatively affects the density of the latter in its preferred habitat (Morris et al. 2000).

The way predators and prey use habitats is often influenced by one another with the latter searching for refuges in response to being hunted (Benoit-Bird et al. 2013; Everatt et al. 2015; Winnie and Creel 2017; Dellinger et al. 2019). As a result, prey can change their foraging behaviour, for instance by choosing less profitable feeding sites to reduce predation risk and increase their fitness (Lima and Valone 1986). For example, East European voles (*Microtus levis*) use covered feeding patches more than uncovered (i.e. the most productive patches) ones when avian predators are present (Koivisto et al. 2018). However, in contrast to structurally complex habitats such as forests, drivers of habitat use in simpler landscapes such as the tundra may be more subtle and difficult to determine.

In the High Arctic tundra, brown lemmings are a key prey species for many predators (Bêty et al. 2002; Gilg et al. 2003; Krebs 2011; Therrien et al. 2014a) and use different habitats depending on the season (Batzli et al. 1983; Rodgers and Lewis 1986). During summer, lemmings predominantly

use lowlands with high food availability (Batzli et al. 1983) and a heterogeneous topography in Alaska, presumably to minimize detection by predators. Predation may be an especially important factor as lemmings suffer a high mortality rate due to both mammalian and avian predators during the summer (Gilg et al. 2003; Therrien et al. 2014a; Fauteux et al. 2015). In winter, lemmings move to depressions or near steep slopes with deep snow accumulation in higher, drier grounds where they dig tunnels in the snow to move around (Duchesne et al. 2011; Poirier et al. 2019). Brown lemmings eat mosses and grasses all year long and willows are also an important food item in some areas, especially during winter (Rodgers and Lewis 1985, Soininen et al. 2015, Fauteux et al. 2017). Although some studies have documented the general habitats in which lemmings are found, we still know very little on how brown lemmings use space in relation to habitat features at a fine spatial scale. Habitat use by lemmings is likely to change seasonally in response to factors like heterogeneity in microtopography, presence of water bodies, melting of snow, food availability and predator activity.

The goal of this study is to identify biotic and abiotic variables that are the most important in determining summer space use of brown lemmings at a fine spatial scale. This was achieved using lemming densities estimated from a long-term live-trapping dataset (12 years) conducted in areas with contrasting microtopography, plant and predator conditions. Our scale of analysis corresponds roughly to the third order identified by Johnson (1980), which is the home range scale. Based on past studies emphasizing the role of predators in controlling lemming populations in the High Arctic during the summer (Gilg et al. 2003; Therrien et al. 2014a; Fauteux et al. 2016), we hypothesized that lemmings should use space to reduce their vulnerability to predation. We first predicted that brown lemmings should predominantly use sites with a rugged microtopography that could hamper detection by predators. Because burrows are good shelters in a landscape dominated by permafrost, we also predicted that they should use more sites with soil suitable for digging, i.e. those with soft soil and a deep active layer. We also hypothesized that lemmings should use space to maximize food acquisition. Thus, we predicted that brown lemmings would predominantly use sites with a high abundance of willows, grasses and palatable mosses (e.g. *Aulacomnium* spp. and *Polytrichum* spp.), all important food plants for them (Soininen et al. 2015). Finally, at snowmelt, we hypothesized that lemmings should use habitat to avoid flooding and predicted they would use well-drained areas.

## 1.4 Material and methods

### 1.4.1 Study area

The fieldwork was conducted in the Qarlikturvik Valley of Bylot Island, Sirmilik National Park, Nunavut (73°N, 80°W). The valley is located at the southwest end of the island and is bordered by mountains and glaciers to the north and east, the sea to the west, and rolling hills to the south. The lowlands of the valley are composed of two main habitats, wetlands in low-lying areas and mesic tundra in higher ground and along slopes. Wetlands are characterized by either low-centre polygons, which are depressions covered by vegetation, often filled with water at snow melt and surrounded by drier vegetation along their rims, or high-centre polygons, where water is present in troughs surrounding the drier, elevated centre of polygons (Billings and Peterson 1980). Mesic tundra is widely covered by vegetation and is often characterized by hummocks with a rugged microtopography; drainage is variable but generally good along slopes, and standing water is rare. The wetland vegetation is composed of mosses (e.g. *Aulacomnium* spp., *Polytrichum* spp.) and graminoids (e.g. *Eriophorum* spp., *Dupontia fisherii*), whereas the mesic tundra vegetation is dominated by herbaceous plants (e.g. *Saxifraga* spp.), shrubs (e.g. *Salix* spp.) and graminoids (e.g. *Arctagrostis latifolia*) (Gauthier et al. 1996; Bilodeau et al. 2014). The average temperature is 4.5°C during the summer and -32.8°C during winter and the snow covers the ground from October to early June (Cadieux et al. 2008).

The brown and collared lemming are the only two species of rodents present on the island. We focused on brown lemmings, which exhibit large-amplitude population cycles with peaks every 3-4 years (Fauteux et al. 2015), and ignored collared lemmings due to their low abundance at the study site. Lemmings have many predators, especially during summer, when resident mammals (Arctic fox, *Vulpes lagopus* and ermine, *Mustela ermine*) and migratory birds (snowy owls, *Bubo scandiacus*, rough-legged hawks, *Buteo lagopus* and long-tailed jaegers, *Stercorarius longicaudus*) are all present.

### 1.4.2 Trapping protocol

Lemming populations were monitored annually from 2008 to 2019 on two live-trapping grids, one located in the wetland habitat and one in mesic tundra. Each grid covered an area of approximately 11 ha and was laid out in a 12 x 12 Cartesian plane for a total of 144 trapping stations spaced out every 30 m. A third trapping grid surrounded by a fence and covered by a net to exclude predators was added in 2013 as part of an experiment to reduce the predation rate on lemmings (hereafter predator enclosure; see details in Fauteux et al. 2016). This grid covered approximately 9 ha and was composed of 8 x 12 trapping stations arranged in a similar fashion as the other grids.

Each trapping station had one Longworth trap baited with a mixture of peanut butter, flour and oat along with a piece of apple, as well as synthetic fabric batting to keep trapped lemmings warm and dry. Traps were set in sites with signs of lemming activity such as feces or burrows near each trapping station whenever possible. There were three primary trapping periods per grid each summer (mid-June at the end of snowmelt, mid-July and mid-August) and traps were active for 72 h with visits every 12 h (for a total of 6 secondary trapping periods per primary period). Each time a lemming was caught, the station and the lemming identification number (if it was a recapture) were noted. Captured animals were marked with a Passive Integrated Transponder (PIT, AVID®; Avid Identification Systems, Inc., Norco, CA, USA) or an ear tag (Monel 1005-1, National Band & Tag Co., Newport, KA, USA). All manipulations were authorized by the Université Laval animal care committee and Parks Canada and followed American Society of Mammalogists guidelines (Sikes 2016).

#### *1.4.3 Habitat sampling*

Habitat variables were sampled at all the 384 trapping stations of the three grids in summer 2019 and we assumed that habitat characteristics were constant over the years. Measurements were made between July 23 and 31.

We assessed the abundance of hummocks (Humm) in a circular plot with a radius of 5 m centred on each station on a scale between 0 (absent) and 3. A station with a class 1 had only a few scattered hummocks, a class 2 had several patches of uniformly distributed hummocks with flat areas in between them, and a class 3 had a uniform distribution of hummocks with little or no flat areas between them. The height of the tallest hummock in this plot was measured (nearest cm) using a measuring tape (Humm\_height). The slope (Aspect) of the plot was measured using a clinometer by a single observer for consistency. The total length of frost cracks in the soil (Crack\_length) large enough for lemmings to travel in ( $\geq 4$  cm wide) was also measured (nearest cm) within the same area.

Soil hardness (Soil\_hard) was measured with an electronic penetrometer (Chatillon DFX II, 250 N). We measured the force (in N, accuracy:  $\pm 0.75$  N of full scale) it took to push an extension rod with a pointed end 10 cm into the soil. Four measurements were taken in the four corners of a 1 m x 1 m quadrat facing north and centred on the station. We averaged those four measures to a single value per station. We measured the depth (nearest cm) of the active layer (Depth\_Act) at the same four locations by pushing a metal rod into the soil until the permafrost was reached and used the average value.

Within the same 1 m x 1 m quadrat, we visually estimated the cover (proportion to the nearest 0.01) of the following plant categories: *Aulacomnium* spp. (Aulacom), *Polytrichum* spp. (Polytrich), *Sphagnum* spp. and lichen (Sphagnum\_Lichen), other mosses (Other\_mosses), willows (Willows), *Cassiope tetragona* (Cassiope) and herbaceous plants (Herb). Plant categories were selected based on their preference or avoidance by lemmings (Soininen et al. 2015). Within the 5-m circular plot around the station, we visually estimated the cover (proportion to the nearest 0.01) of organic matter (i.e. green and dead vegetation, including mosses, lichens and vascular plants) (Org\_Mat).

Drainage was visually estimated within a radius of 5 m around each station on a scale from 1 (poorly drained with little runoff, presence of standing water, very wet) to 5 (well drained, extensive runoff, absence of standing water). Because drainage categories 1, 2 and 3 were rare in the mesic grid (drainage was mostly in categories 4 and 5), scales 1 and 2 were merged and 3 and 4 were also merged for the analysis in this habitat. Finally, we estimated the proportion (to the nearest 0.01) of the area within 10 m of each station covered by permanent water bodies (Water).

#### 1.4.4 Autocorrelation analyses

We initially checked for the presence of spatial autocorrelation in the distribution of brown lemming captures within each trapping grid with a Mantel test. We built a dissemblance matrix (number of captures at each trapping station) and compared it with a distance matrix (distance between traps separated in classes of 30 m, Borcard et al. 2011). We first ran an analysis with those matrices for each primary trapping period, trapping grid and years separately, except in 2013 and 2018 when we captured  $\leq 3$  lemmings during any primary trapping period. We then repeated these analyses by combining data in various ways. We first combined data of the three trapping periods within the dissemblance matrices, keeping years and grids separated, and then combined data across all years, keeping trapping periods and grids separated. These analyses should determine whether “hotspots” of lemmings were present in the trapping grids and if those varied between years or summer periods. When the global Mantel test was significant ( $p < 0.05$ ) for an analysis, we proceeded with an inspection of the correlogram to determine at which distance classes (30-330 m) correlations ( $r_m$ ) were significant ( $p < 0.05$ ). A positive  $r_m$  for a particular distance class indicated that traps spaced by this distance were similar in terms of lemming captures, whereas the opposite was true for a negative  $r_m$  (Sokal 1986). Mantel tests and correlograms were also conducted to check for the presence of spatial autocorrelation in habitat variables. The dissemblance matrix was built with habitat characteristics (e.g. cover proportion or abundance index), and compared with a distance matrix (distance between traps separated in classes of 30 m).

#### 1.4.5 Habitat use analyses

We used spatially explicit capture recapture (SECR) models to estimate lemming densities and examine the relationships between density and habitat variables at each trapping station with the ‘secr’ R package (Efford et al. 2009; Efford 2020). An important advantage of SECR models is that they account for the spatial component of captures by considering a variable detection probability based on both the location of the traps and the estimated centre of activity of each animal. However, such models require relatively large sample size, so we limited our analyses to years of moderate to high lemming density only (15 captures per primary period minimum or a minimum density of approximately  $>1$  lemmings  $\text{ha}^{-1}$ ). Because years of low abundance were excluded, we used a half-normal detection function (Krebs et al. 2011a).

We developed a set of candidate models based on specific hypotheses. Before doing so, we examined for the presence of collinearity between habitat variables and avoided including variables that were highly correlated ( $r > 0.7$ ) in the same models. The candidate set of models used to examine the relationships between density ( $D$ ) and habitat variables are presented in Table 1.S1. Some models were specific to trapping grids or periods due to variables being too spatially uniform, such as the rarity of standing water (variable “Water”) in the mesic trapping grids. Because of these particularities, a subset of the candidate models listed in Table 1.S1 was applied to each combination of trapping grid and primary period in separate analyses. We considered each year as a ‘session’ in the models allowing us to control for annual variations in  $D$ . For all models, we included this parameter to control for session-specific detection probabilities ( $g_0$ ) and animal movement ( $\sigma$ ). We used a theoretical buffer of 100 m around each trap to build the state space, where detection probabilities are estimated, because it represents 3 to 4 times the movement parameters ( $\sigma$ ) (Krebs et al. 2011a). The length of the buffer was recommended by Krebs et al. (2011a) to limit the total state-space mask to a reasonable level and specify the area where the spatial detection probability is estimated around all traps. The maximum likelihood was estimated with the BFGS optimization algorithm because it was less sensitive to local minima than the Nelder-Mead algorithm. When models showed problems of convergence with BFGS, we used the L-BFGS-B optimization algorithm (Zhu et al. 1994). When models still had convergence problems, we did not include them in the model selection. We selected the most parsimonious models with the second-order Akaike Information Criteria (AICc). We model averaged the coefficients of the variables from models with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  along with their respective 95% confidence intervals.

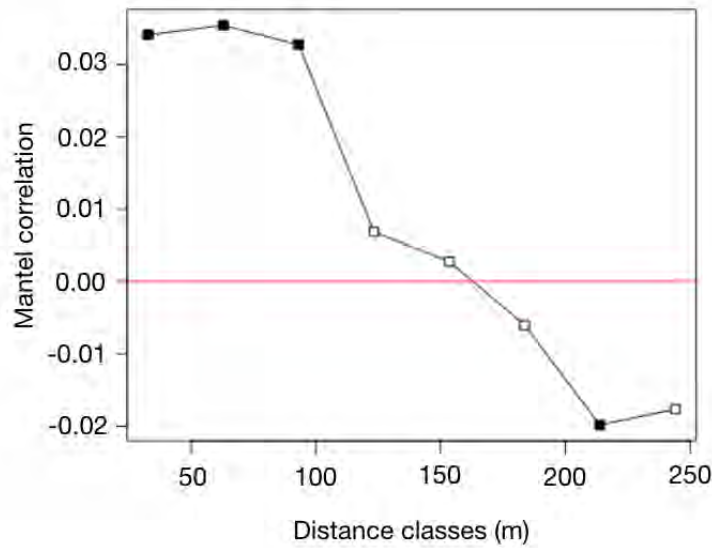
## 1.5 Results

### 1.5.1 Lemming densities

Brown lemming densities showed large fluctuations over time, ranging from 0 to 8 ha<sup>-1</sup> at each primary trapping session. In years of high lemming abundance, captures (including recaptures) can be as high as 250 in a single primary trapping period (e.g. wet trapping grid in July 2014) or can be totally absent in low abundance years (e.g. wet trapping grid in June and August 2012). Lemming densities were on average higher in the predator exclusion grid (2.41 ha<sup>-1</sup>) than in the other grids (1.36 to 1.42 ha<sup>-1</sup>). Years of low lemming abundance (density <1 lemmings ha<sup>-1</sup>) were 2009, 2012, 2013, 2017 and 2018, and were excluded from the SECR analyses of lemming habitat use.

### 1.5.2 Autocorrelation analyses

Although significant autocorrelations in lemming densities between trapping stations were occasionally detected, such situations were uncommon. Out of 53 autocorrelation analyses made on each combination of primary trapping period, trapping grid and year, there were only 7 significant ones (13%). When pooling capture data of all primary periods within years, autocorrelation was significant on 4 occasions out of 19 (21%) and when pooling data across years for each primary period, only one out of nine (11%) was significant (Table 1.1). When present, autocorrelations typically showed a positive association in lemming densities between stations located at <100 m (see Fig. 1.1 for an example). Most autocorrelations were observed in the mesic trapping grid (7 out of 12 significant analyses) and most often in the years 2014 and 2015 characterized with high lemming abundance (Gauthier et al., 2019). Since spatial autocorrelation in lemming densities was observed for only a small fraction of the situations, we proceeded to the habitat use analysis with the assumption that autocorrelation caused a negligible bias. Also, we visually found no evidence of spatial autocorrelation induced by an edge effect in the predator enclosure grid (Fig. 1.S1).



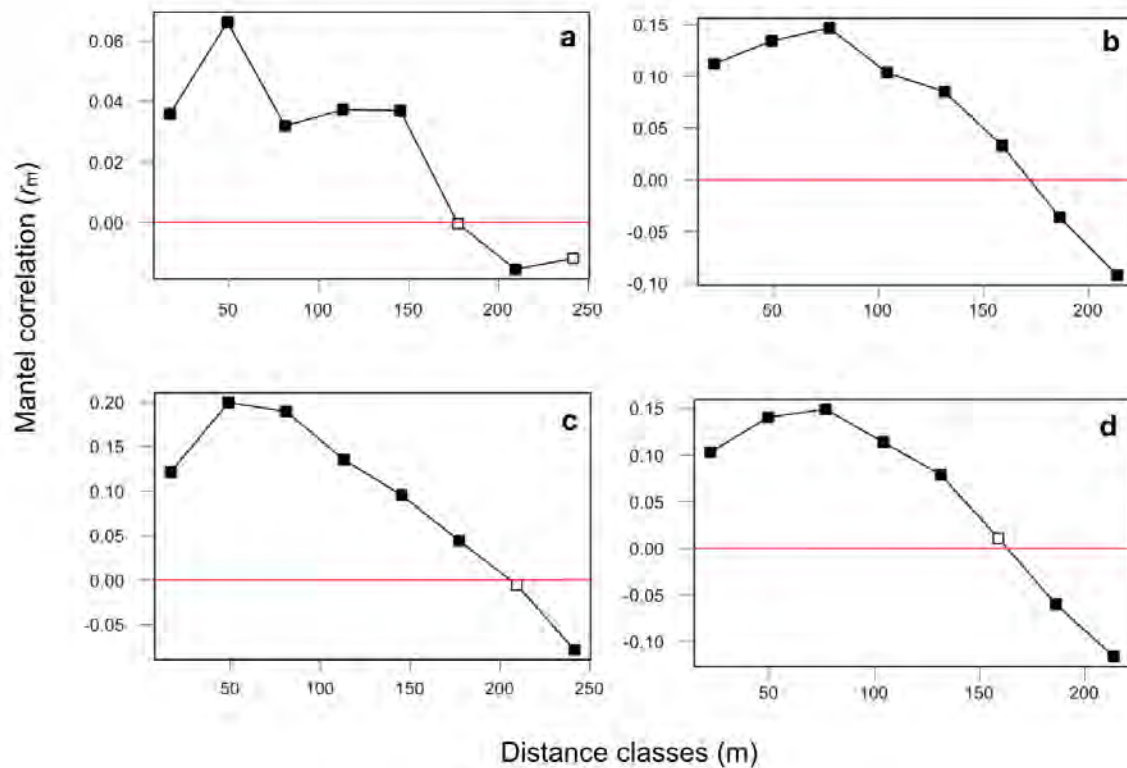
**Figure 1.1** Correlogram showing Mantel correlation coefficients ( $r_m$ ) of the number of brown lemmings captured for each distance classes (30 m increment) in the mesic trapping grid during summer 2014 ( $z = 6,453,662$ ;  $p = 0.049$ ) at Bylot Island. Full squares indicate significant ( $p < 0.05$ ) spatial autocorrelation for the specific distance class.

**Table 1.1** Percentages of significant results ( $p < 0.05$ ) revealed by the spatial autocorrelation analyses of brown lemming densities in the wet, mesic and predator exclosure trapping grids. Many analyses were run: i) separate analysis for each trapping grid, year and primary period (Individual session), ii) analysis with primary periods being pooled (Year) and iii) analysis with years being pooled (Primary period). Sample size is provided in parentheses.

Type of analysis	Period	Trapping grid		
		Wet	Mesic	Predator exclosure
Individual sessions	June	0% (7)	17% (6)	0% (5)
	July	14% (7)	29% (7)	0% (4)
	August	29% (7)	17% (6)	0% (4)
Year	-	14% (7)	29% (7)	20% (5)
Primary period	-	0% (3)	0% (3)	33% (3)

Autocorrelation was found in two of the seven habitat variables tested. Aspect was positively correlated between stations located  $\leq 150$  m in the mesic and predator exclosure grids, and for Drainage between stations located at  $\leq 180$  m in the mesic grid and  $\leq 140$  m in the predator exclosure grid (Fig. 1.2). The correlation was negative for both habitat variables between stations located  $> 210$  m in the mesic grid and  $\geq 180$  m in the predator exclosure grid (Fig. 1.2).





**Figure 1.2** Correlogram showing Mantel correlation coefficients ( $r_m$ ) (30 m increment) for the aspect in the mesic trapping grid (a) and the predator exclusion grid (b) and for the Drainage in the mesic trapping grid (c) and in the predator exclusion grid (d) at Bylot Island. Solid squares indicate significant ( $p < 0.05$ ) spatial autocorrelation for the specific distance class.

### 1.5.3 Habitat use

In the wet trapping grid, spatial variations in brown lemming abundance in June was influenced by habitat variables related to plants and topography (Table 1.S2). Lemming densities were positively associated with a high willow cover and a high abundance of hummocks (Table 1.2 and Figs. 1.3 and 1.S2). In July, densities were positively associated with a single variable, the proportion of the area occupied by permanent water bodies (Table 1.2 and Fig. 1.3). However, densities in August were not related to any habitat feature (Table 1.S2).

In both the mesic and predator exclusion grids, variables related to topography best explained variations in brown lemming abundance over the summer (Table 1.S3 and 1.S4). Lemming densities were negatively related to the variables Drainage and Aspect at several primary periods (Table 1.2). This indicates that lemmings occurred in high numbers in relatively flat sites with poor drainage in this type of habitat (Fig. 1.3, 1.S3 and 1.S4). Lemming densities were higher in sites with a high

abundance of *Polytrichum* mosses than in sites without them in June. In contrast, their densities were low in areas with a high abundance of *Sphagnum* and lichens in July (Table 1.2; Fig. 1.3). We found no links between lemming densities and the soil hardness or the depth of the active layer in the three trapping grids.

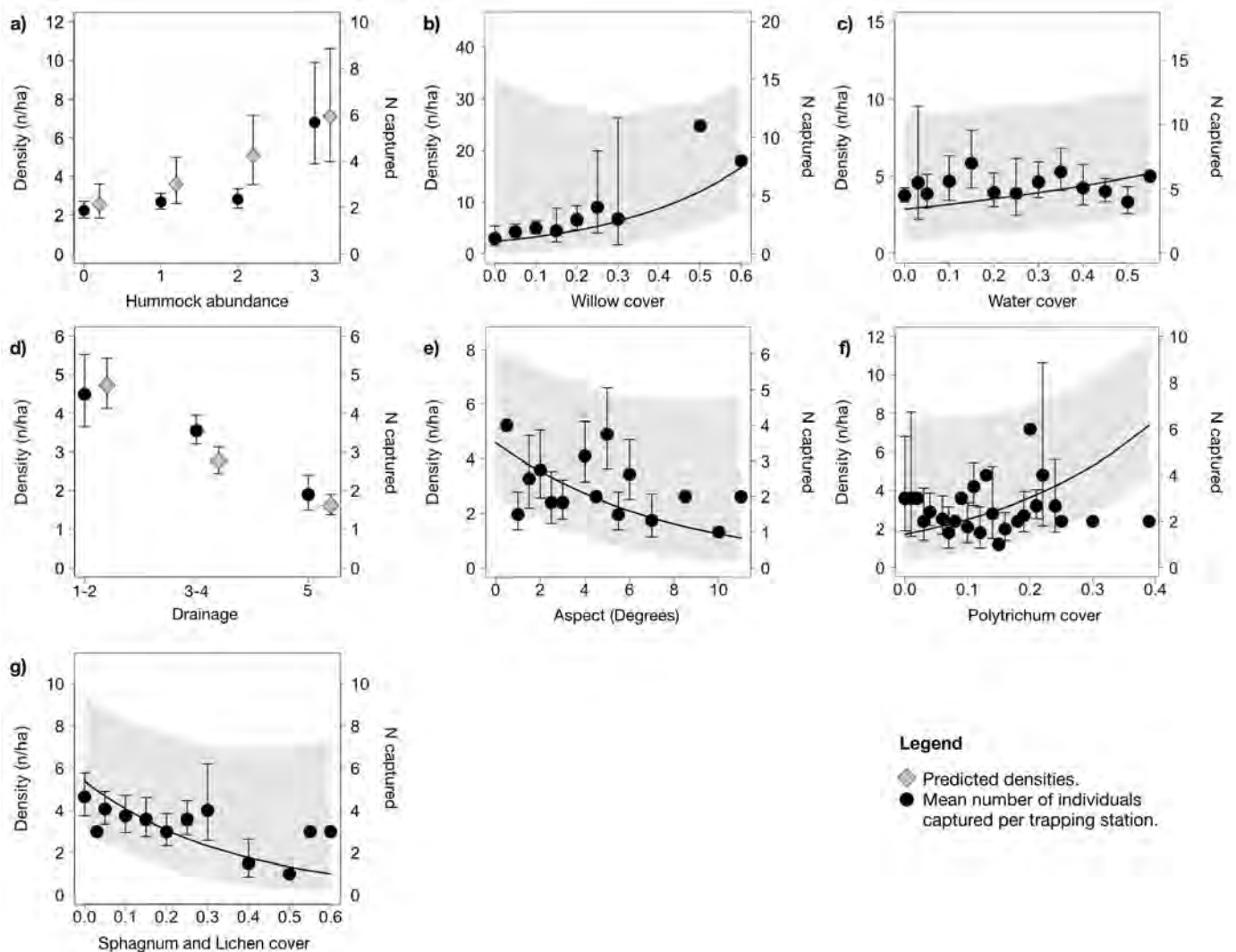
**Table 1.2** Parameter values of habitat variables retained in best ranked models ( $\Delta\text{AICc} < 4$ ; see Tables 1.S2, 1.S3 and 1.S4) explaining variations in brown lemming densities for each trapping grid and trapping period. The table shows the Beta ( $\beta$ ) and lower and upper 95% confidence interval (CI) for each variable estimated by model-averaging. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0.

Trapping grid	Period	Variable	$\beta$	low 95% CI	high 95% CI	
Wet	June	<b>Willows<sup>1</sup></b>	<b>3.28</b>	<b>1.60</b>	<b>4.95</b>	
		<b>Humm<sup>2</sup></b>	<b>0.49</b>	<b>0.12</b>	<b>0.87</b>	
		Herbaceous <sup>3</sup>	-2.57	-8.77	3.63	
	July	Linear_crack_length	5.90	-17.26	29.06	
		<b>Water<sup>4</sup></b>	<b>1.08</b>	<b>0.07</b>	<b>2.09</b>	
		Sphagnum_Lichen <sup>5</sup>	-2.73	-5.95	0.49	
		Herbaceous <sup>6</sup>	2.58	-0.71	5.86	
		Drainage	0	-0.31	0.31	
		Other_mosses <sup>7</sup>	0.35	-0.44	1.14	
		Aulacomnium <sup>8</sup>	-0.20	-1.02	0.62	
		Humm	0.03	-0.18	0.24	
		Humm_height <sup>9</sup>	0.27	-0.97	1.52	
		August*	–	–	–	
Mesic	June	<b>Drainage</b>	<b>-0.66</b>	<b>-0.89</b>	<b>-0.42</b>	
		Humm	0.52	-0.02	1.06	
		Humm_height	1.19	-2.16	4.54	
	July	<b>Aspect</b>	<b>-0.13</b>	<b>-0.19</b>	<b>-0.08</b>	
		<b>Drainage</b>	<b>-0.38</b>	<b>-0.55</b>	<b>-0.20</b>	
		August	<b>Drainage</b>	<b>-0.54</b>	<b>-0.73</b>	<b>-0.34</b>
Predator Exclosure	June	<b>Aspect</b>	<b>-0.13</b>	<b>-0.24</b>	<b>-0.02</b>	
		<b>Polytrichum<sup>10</sup></b>	<b>3.73</b>	<b>0.24</b>	<b>7.23</b>	
		Humm_height	3.43	-1.23	8.09	
	July	<b>Drainage</b>	<b>-0.39</b>	<b>-0.68</b>	<b>-0.10</b>	
		<b>Sphagnum_Lichen</b>	<b>-2.91</b>	<b>-5.32</b>	<b>-0.49</b>	
		<b>Aspect</b>	<b>-0.09</b>	<b>-0.17</b>	<b>-0.01</b>	
	August	<b>Aspect</b>	<b>-0.09</b>	<b>-0.15</b>	<b>-0.03</b>	
		Humm_height	1.31	-1.32	3.94	

\*Candidate models that included habitat variables had lower statistical support than the null model (see Table 1.S2).

<sup>1</sup>Willow cover

- <sup>2</sup>Hummock abundance
- <sup>3</sup>Herbaceous cover
- <sup>4</sup>Water cover
- <sup>5</sup>Sphagnum and Lichen cover
- <sup>6</sup>Herbaceous plant cover
- <sup>7</sup>Cover of mosses other than *Polytrichum* spp. and *Aulacomnium* spp.
- <sup>8</sup>*Aulacomnium* spp. cover
- <sup>9</sup>Height (cm) of the tallest hummock
- <sup>10</sup>*Polytrichum* spp. cover



**Figure 1.3** Significant relationships between brown lemming densities and various habitat variables. a) Hummock abundance and b) Willow cover in the wet grid in June, c) Water cover in the wet grid in July, d) Drainage in the mesic grid in August, e) Aspect and f) Polytrichum cover in the predator exclusion grid in June and g) Sphagnum and lichen cover in the predator exclusion grid in July at Bylot Island. Predicted densities are represented by grey diamonds in a and d or black lines in the other graphs along with the 95% confidence intervals (shaded area) and were backtransformed from

the logit scale. Black circles represent the mean number of individuals captured per trapping station, all years combined (right Y axis; provided for illustrative purpose only), for each observed value of the independent variables with their 95% confidence intervals (vertical black lines). These values are presented for illustrative purpose only as relationships are based on the output of the SECR models (see methods).

## 1.6 Discussion

The High Arctic tundra is a structurally simple habitat due to the absence of tall shrubs and erected trees, but for small burrowing animals like lemmings, this landscape is far from being homogeneous even within their restricted home range. We found that variables related to the hydrology and topography were the main drivers of fine-scale space use by brown lemmings during the summer and that the abundance of palatable vegetation as well as the ruggedness (i.e. presence of hummocks) were also important to consider, but to a lesser degree. Although the autocorrelation analysis did not reveal any clear and consistent spatial structure, suggesting weak aggregation within the trapping grids, lemmings were more numerous close to permanent water bodies in wet tundra or in poorly drained areas in mesic tundra. Hummocks in wet tundra at the time of snowmelt are heavily used, potentially as refuges against predation and/or to avoid risks of flooding. Lemmings also used sites with a high cover of some preferred food plants such as willows (*Salix* sp.) and *Polytrichum* mosses (Soininen et al., 2015), especially at snowmelt and in the grid protected from predators.

Standing water occupied a significant portion of the landscape only in the wet trapping grid. Water in this habitat is associated with low-centre polygons (mostly <30 m in diameter) characterized by shallow depressions permanently filled with water and surrounded by raised mesic edges and narrow wet troughs. The presence of a rugged microtopography along polygon rims (hummocks, frost cracks and troughs; Batzli et al. 1983) provides ideal runaways for lemmings to move around without being seen, and thus can reduce their vulnerability to predators. This could explain why water cover and presence of hummocks are both positively related to lemming densities in the wet habitat. Duchesne et al. (2011) reported that lemmings also prefer areas dominated by hummocks during winter. This may explain why the strongest association between lemming density and hummocks was found in June, at snow melts. The rugged microtopography provided by hummocks may help lemmings to avoid running water caused by fast snow melt and thus be beneficial to their survival. Given the potential benefits of microtopography to minimize detection by predators during their movements, it is surprising that lemming density was not related to hummock abundance in the mesic habitat. A possible explanation is that hummocks were such a dominant feature in this habitat that they did not represent a limiting microhabitat in this landscape (Myysterud and Ims 1998).

The high abundance of brown lemmings in poorly drained areas of the mesic habitat is in accordance with their known preference for wet habitats, where they can find many of their preferred food plants (Batzli et al. 1983). The mesic tundra offers a diversity of landscapes where flat areas tend to be wetter than those along slopes, which are typically drier and dominated by different plants due to high runoff (Bliss and Gold 1994; Virtanen et al. 1997; Young et al. 1997; Duclos et al. 2006; Woo and Young 2006; Campbell et al. 2021). It is therefore not surprising that brown lemmings were not present in areas with a high aspect. Steep slopes are also prone to the formation of snowbeds under certain wind conditions in winter (Pomeroy and Brun 2001), which explains why they are heavily used by lemmings in winter (Duchesne et al. 2011; Schmidt et al. 2021). However, snowbeds persist for a long time after snowmelt potentially leading to the formation of a refrozen basal layer (Colbeck 1982) This may prevent lemmings from using the subnivean space, delay plant growth and cause the release of excessive amounts of water during a prolonged period, which poses a risk for tunnel flooding (Isard 1986; Björk and Molau 2007). Not surprisingly, Drainage and Aspect showed positive spatial autocorrelation, which could explain why most spatial autocorrelations in lemming captures were located in the mesic tundra, a habitat characterized by rolling hills unlike wet lowlands.

Contrary to what was reported in Alaska (Batzli et al. 1983), food plant availability was not a dominant factor affecting habitat use of lemmings on Bylot Island, except at snow melt and in the predator exclusion grid. There are two possible reasons for this difference. First, the study in Alaska was conducted at a slightly larger spatial scale (i.e. between trapping grids, from ~36 m to ~1 km) compared to our study (i.e. within trapping grids, ~30 m) where differences in plant availability may be greater at larger scales. Second, lemmings reach much higher densities in Alaska than on Bylot Island, and thus food competition or congener avoidance may have a greater influence on habitat use at the former site. According to Soininen et al. (2015), willows (*Salix* spp.) and *Polytrichum* mosses are dominant food items in the winter diet of brown lemmings at our study site and are also consumed during the summer but likely to a lesser extent. As June represents the snowmelt period when many plant species have not yet initiated their summer growth, lemmings could still be largely using their winter forage, which may explain their abundance in sites with a high willow cover in the wet habitat (Fauteux et al. 2017). Moreover, as willows are especially prevalent in hummocky tundra, it is not surprising to find an association between lemming abundance and these two habitat variables in wet tundra. The absence of a similar association between lemmings and willows in mesic tundra may be due to the high abundance and relatively homogenous distribution of willow in this habitat (Bilodeau et al. 2014).

A positive association with *Polytrichum*, an important food item of brown lemming (Soininen et al. 2015) and a negative one with *Sphagnum* and lichens, which are not consumed by lemmings, was also reported in winter (Duchesne et al. 2011). Interestingly, even though the mesic and predator-exclusion trapping grids were both located in the same type of habitat (mesic tundra), we only found an association with lemming abundance and these plant taxa in the latter grid. This suggests that presence of predators affect habitat use of lemmings in summer and may override possible effects of plant species on their spatial distribution. Alternatively, it could also be related to the higher lemming density encountered on the predator exclusion grid (Fauteux et al. 2016), which could increase competition for food plants that have a slow regrowth after consumption like mosses. Some studies have previously found density-dependent habitat selection in lemmings (Morris et al. 2000; Schmidt et al. 2021).

Contrary to our expectations, soil hardness and active layer depth had no effect on lemming densities. This could be partly explained by the limited variability that we observed in these values among our sampling stations. It is possible that when measurements were taken in July, the soil was soft enough and the active layer deep enough to allow lemmings to dig burrows almost everywhere. Moreover, the rugged microtopography created by frost actions such as hummocks, frost cracks or soil collapse due to thermal erosion of ground ice through water infiltration (Fortier et al. 2007) may offer numerous opportunities for lemmings to move or hide underground without actively digging burrows in the soil.

Overall, our results suggest a primary role of hydrology in affecting the fine-scale habitat use of brown lemmings. Hydrology is a pervasive force leading to the formation of heterogeneous landscapes in the tundra underlined by permafrost and can contribute to creating a myriad of microhabitats for lemmings such as hummocks, frost cracks or gullies. In addition, running water at snowmelt may pose short-term risks to lemmings due to flooding of low-lying areas or burrows. Permafrost thawing, which can change the underground hydrology (Walvoord and Kurylyk 2016) and surface topography (Godin and Fortier 2012), changing snow accumulation (Derksen and Brown 2012; Bintanja and Selten 2014) and more intense and sudden spring run-off (Adam et al. 2009) are potential challenges that lemmings may face with climate warming. Those will add to other threats currently faced by some lemming populations such as increasing rain-on-snow in fall and winter and changing snow conditions (Ims et al. 2008; Kausrud et al. 2008; Berteaux et al. 2017; Dominé et al. 2018). Thus, the rapid warming arctic climate may have both positive effects on lemmings such as the creation of more heterogeneous microhabitats to hide in, but also negative ones with an increased risk of flooding or of exposure to predators due to more movements at snow melt.

## **1.7 Acknowledgments**

We thank Mathilde Poirier and Gabriel Bergeron for their invaluable help in collecting data in the field. We are also very thankful for the contribution of several field assistants who helped monitor the lemming population over the years. This project has been supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the ArcticNet network of center of excellence, the Sentinel North program of the Canada First Research Excellence Fund, the Northern Scientific Training Program of Polar Knowledge Canada and Canadian North. We are also thankful to Polar Continental Shelf Program and Sirmilik National Park for their logistical assistance.





## **2 Landscape-scale synchrony and distribution of sympatric collared and brown lemming populations in the High Arctic**

### **2.1 Résumé**

Le principal facteur influençant la répartition et l'abondance d'une espèce est la présence de caractéristiques d'habitat favorables. De nombreuses populations de petits mammifères sont connues pour avoir des fluctuations cycliques d'abondance qui peuvent être synchrones à grande échelle spatiale. Des facteurs tels que les événements météorologiques, la prédation, le surbroutement ou la dispersion ont été proposés pour expliquer la synchronie spatiale, mais le rôle de l'habitat a rarement été considéré. L'objectif de cette étude était d'examiner les variations spatiales des fluctuations de populations de lemmings bruns (*Lemmus trimucronatus*) et de lemmings variables (*Dicrostonyx groenlandicus*) et de déterminer quelles variables biotiques et abiotiques de l'habitat influencent leur répartition à une échelle spatiale d'environ 50 km. Nous avons échantillonné l'abondance des nids d'hiver des deux espèces sur cinq sites séparés par 5 à 41 km sur l'île Bylot (Nunavut, Canada) de 2015 à 2019. Nous avons constaté que les populations de lemmings variables sont synchrones à cette échelle spatiale, mais que la synchronie diminue avec la distance, alors qu'il y avait peu de synchronie entre les sites chez les lemmings bruns. L'abondance du lemming brun était plus importante sur les sites dominés par les communautés végétales des zones humides et les mousses, tandis que les lemmings variables étaient associés aux communautés végétales mésiques à xériques. Les sols plus mous étaient associés à une plus grande abondance de lemmings bruns, tandis que les sols plus durs étaient associés à une forte abondance de lemmings variable. Dans l'ensemble, nos résultats soulignent l'importance des caractéristiques de l'habitat au niveau du paysage, en particulier les types de communautés végétales selon un gradient hydrologique et la dureté du sol, pour affecter la répartition des lemmings. Ils suggèrent également que la synchronie spatiale des cycles de population de lemmings peut être plus complexe qu'on ne le pensait en raison de facteurs locaux tels que l'habitat.

### **2.2 Abstract**

The primary factor influencing the distribution and abundance of a species is the presence of favourable habitat characteristics. Many small mammal populations are known to have cyclic fluctuations of abundance that can be synchronous over a large spatial scale. Factors such as meteorological events, predation, overgrazing or dispersal have been proposed to explain spatial synchrony but the role of habitat has rarely been considered. The aim of this study was to examine spatial variations in population fluctuations of brown (*Lemmus trimucronatus*) and collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and to determine which biotic and abiotic habitat variables influence their distribution at a ~50 km spatial scale. We estimated winter nest abundances of both species at five sites separated by 5 to 41 km on Bylot Island (Nunavut, Canada) from

2015 to 2019. We found that collared lemming populations were synchronous at this spatial scale with a negative relationship between synchrony and distance, whereas there was little synchrony between sites in brown lemmings. Brown lemming abundance was greater at sites dominated by wetland plant communities and mosses, whereas collared lemmings were associated with mesic to xeric plant communities. Softer soils were associated with a high abundance of brown lemmings, while harder soils were associated with high collared lemming abundance. Overall, our results highlight the importance of habitat characteristics at the landscape level, especially variation in plant communities according to hydrology and soil hardness, in explaining lemming distribution. They also suggest that patterns of spatial synchrony in lemming population fluctuations may be more complex than previously anticipated and potentially affected by local factors such as habitat.

## **2.3 Introduction**

The primary factor affecting animal distribution is the availability of suitable habitats. Abiotic factors, such as topography or hydrology, and biotic factors such as food, competition and predation can determine habitat quality (Lashley et al. 2015; Nifong and Silliman 2017; Chance et al. 2020; Pirootta et al. 2020). Moreover, different spatial scales must be considered when attempting to link animal distribution with habitat (Johnson 1980; Morris 1984). For example, at the landscape scale, habitat will determine the location of home ranges of individuals within the range of the species, and thus local abundance (Johnson 1980). At this scale, individuals must find enough suitable habitats in terms of food resources, low abundance of competitors and predation risk and favourable abiotic conditions to complete their entire life cycle. Habitat quality can be a strong determinant of survival and growth of individuals, making it a factor that could affect population fluctuations at large spatial scale (Predavec and Dickman 1994; Shenbrot et al. 2010).

Small mammal populations are often cyclic with potential synchronous fluctuations over long distances (Andersson and Jonasson 1986; Ranta et al. 1997; Sundell et al. 2004; Huitu et al. 2005). For example, in Finland the degree of synchrony between vole populations can extend up to 500 km (Sundell et al. 2004). Several hypotheses have been proposed to explain spatial synchrony in population fluctuations such as animal movement, predator movement, overgrazing, weather and seasonality (Ims and Andreassen 2000; Liebhold et al. 2004). Ims and Andreassen (2000) reported that an increase in predation due to dispersal during the growth phase of populations could enhance synchrony among small mammal populations. The authors suggest that when densities are high, small mammals disperse more, making them more vulnerable to predation and causing a general negative feedback loop. Nomadic predators can also track the density of small mammal populations and contribute to the synchronization of cycles at a large spatial scale (Ims and Steen 1990). Weather is another factor that can influence population synchrony among small mammal populations over large distances according to many authors (Krebs and Myers 1974). For

instance, severe conditions in fall and winter can induce mortality simultaneously over a large area and thus synchronize fluctuations in small mammal populations at a large spatial scale. Huitu et al. (2005) suggested that the spatial synchrony in vole populations could be driven by several mechanisms (i.e., predation, food and dispersal), which could act sequentially throughout the seasons. Variations in habitat availability and use at the landscape level are other factors that could also affect the level of spatial synchrony among populations although this has received little attention (Oksanen and Henttonen 1996; Oksanen et al. 1999; Huitu et al. 2003; Henden et al. 2011).

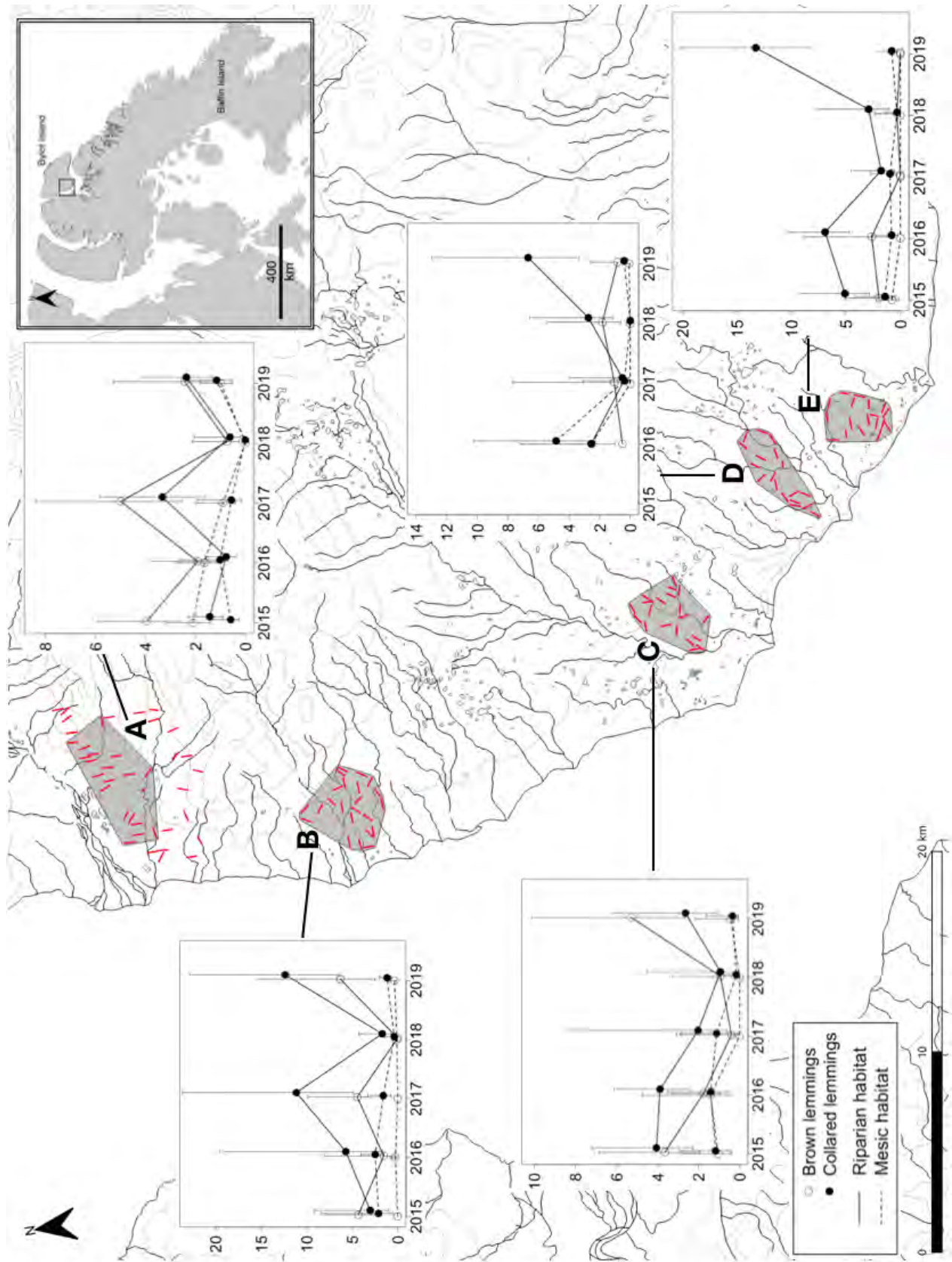
Lemmings are small mammals that play a major role in the tundra ecosystem because they are the main prey of many predators (Bêty et al. 2002; Gilg et al. 2003; Legagneux et al. 2012) and they can impact the habitat by consuming large amounts of plants (Virtanen et al. 1997; Olofsson et al. 2012; Olofsson et al. 2014). Lemmings belong to two genera that are largely sympatric but with different habitat preferences. During summer, the genus *Dicrostonyx* generally prefers mesic to xeric habitats with an abundance of *Salix* and *Dryas* shrubs, whereas *Lemmus* prefers wet habitats with a dominance of mosses and graminoids. However, in years of high abundance, both genera can be found in most habitats (MacLean et al. 1974; Morris et al. 2011; Soinen et al. 2013; von Beckerath et al. 2021). During winter, both genera use mesic and riparian habitats in areas that are conducive to deep snow accumulation, which provide a favourable thermal environment (Reid et al. 2012; Bilodeau et al. 2013b). Both genera are also known to compete for habitat at high density with brown lemmings being the dominant competitor (Morris 2000). However, most studies have been conducted at a single site and few studies have examined how habitat can affect the distribution of the two genera and their spatial synchrony at the landscape level (Le Vaillant et al. 2018).

The objectives of this study are to examine spatial variations in the abundance of sympatric collared (*Dicrostonyx groenlandicus*) and brown lemming (*Lemmus trimucronatus*) populations at multiple sites, and how biotic and abiotic habitat characteristics could explain their distribution. This was achieved by sampling lemming winter nest densities, an efficient and reliable proxy of their abundance (Krebs et al. 2012), over five years at five sites on Bylot Island, Nunavut, separated by 5 - 41 km from one another and with heterogeneous habitat characteristics. We first hypothesized that population fluctuations of each species would be synchronous across all our sites considering that they are separated by <50 km (Ehrich et al. 2001a) and that other studies in similar systems have detected synchrony in small rodent populations at this spatial scale (Ims and Andreassen 2000; Hansen et al. 2013). Consequently, we expected annual abundance to be correlated between all pairs of sites regardless of the distance. Considering that each lemming species prefer different plant food and habitat at fine spatial scale (Rodgers and Lewis 1985, 1986; Soinen et al. 2015; Valcourt et al. (Chapitre 1)), we also hypothesized that the abundance of each species at each site would be related to the dominant habitat characteristics at the landscape level. Thus, we predicted that abundance of both species would be greater at sites where the soil is soft and dominated by organic

matter as this would provide more favourable conditions for digging burrows. We also predicted that brown lemmings would be more abundant in sites where the landscape is dominated by wet plant communities and palatable mosses, whereas collared lemmings would be more abundant in sites dominated by mesic to xeric plant communities where shrubs are abundant (Rodgers and Lewis 1985; Soininen et al. 2013; von Beckerath et al. 2021).

## 2.4 Material and methods

*Study area* - Our study was conducted on the southwest plain of Bylot Island, Sirmilik National Park, Nunavut (73°N, 80°W). Five study sites spanning a total distance of 46 km from north to south (sites A to E) over the southwest plain were used (Fig. 2.1). Sites were selected based on logistic constraints (access, possibility to establish a field camp). The southwest plain of Bylot Island is bordered by the sea to the west and south, and mountains (>1000 m of elevation) to the north and east. The dominant landscape is made of rolling hills with elevations ranging from 20 to 400 m bisected by numerous streams and rivers and lowland areas. Extensive wetland patches and mesic tundra are the most common habitats in lowlands whereas hillsides are dominated by mesic tundra and hilltops by xeric tundra (Fig. 2.S1). Wetlands are mainly composed of mosses (e.g. *Aulacomnium* spp., *Polytrichum* spp.) and graminoids (e.g. *Eriophorum* spp., *Dupontia fisherii*). Mesic tundra is typically covered by herbaceous plants (e.g. *Saxifraga* spp.), shrubs (e.g. *Salix* spp. and *Cassiope tetragona*) and graminoids (e.g. *Arctagrostis latifolia*) (Gauthier et al. 1996; Bilodeau et al. 2014). The riparian habitat is found along streams at all sites and is characterized by wetland vegetation next to the water and mesic tundra on the surrounding slopes (Fig. 2.S1). During summer, the average temperature is 4.5°C, whereas in winter the average temperature drops to -32.8°C and the ground is covered by snow from October to early June (Cadieux et al. 2008).



**Figure 2.1** Map of the southern plain of Bylot Island, Nunavut, Canada, showing the location of our five study sites (A-E) and the location of transects used to sample lemming winter nests (red lines). The grey shaded areas are the minimum convex polygons used to calculate the cover of different plant communities at each site. Habitat variables of transects located outside the grey shading at site A were not sampled in the field and were excluded from the habitat analyses. The light grey lines on the map show elevation contours at 100 m intervals. The graphs represent time series of average lemming winter nest densities (nest/ha) at each site with their 95% confidence intervals.

There are only two rodent species on the island, the brown lemming and the collared lemming. Both species build winter nests in sites where the microtopography is heterogeneous, along steep slopes and where mosses are abundant (Duchesne et al. 2011). Both species share resident predators such as arctic foxes (*Vulpes lagopus*) and ermines (*Mustela ermine*) and migratory predators such as snowy owls (*Bubo scandiacus*), rough-legged hawks (*Buteo lagopus*) and long-tailed jaegers (*Stercorarius longicaudus*) (Gauthier et al. 2011).

*Winter nest sampling* - We sampled lemming winter nests to analyze their spatial distribution and population synchrony at the landscape scale. Both brown and collared lemmings make nests with dried grass, forbs or shrubs to take shelter and breed during winter months. Typically, a single lemming occupies a nest throughout the winter except for females with their young (MacLean et al. 1974; Casey 1981). Assigning each sampled nest to a species is relatively easy based on the shape and colour of the feces in the nest (Duchesne et al. 2011; Soininen et al. 2015). This non-invasive sampling method is particularly useful to assess abundance at multiple sites spaced out over large distances because they are a good indicator of summer densities (Krebs et al. 2012; Fauteux et al. 2018b).

From 2015 to 2019 (except site D, which was not sampled in 2015), winter nests were sampled along transects randomly positioned across the landscape in two habitat types used by lemmings in winter, mesic and riparian habitats, at each site. The number of transects at each site varied among years and ranged from 10 to 40 per site in 2015 to 18 to 40 in 2019 (Table 2.S1). In the mesic habitat, transects were 500 m straight lines whereas in the riparian habitat, transects followed streams or riverbeds and their length ranged from 224 m to 749 m. The transects were walked after snow melt between June 19 and July 26 and a few riparian transects were revisited in late July-early August due to heavy snow accumulate and late melt. Location of each nest was recorded and the perpendicular distance between the nest and the transect was measured. The same transects were conducted every year and each nest found was destroyed to avoid counting again the same ones from the previous year. Older nests (over a year old) are easy to distinguish from fresh ones because they are flattened and have a gray colour. We estimated nest densities of each species separately using distance-sampling methods (Buckland et al. 2015), which accounts for imperfect detection (package Distance; Miller et al., 2019), following the recommendations of Fauteux et al. (2018a).

We estimated densities separately for each habitat (mesic and riparian) by pooling all transects sampled in each habitat.

*Habitat variables* - We measured several habitat variables in the field between July 1 and July 31 2019. Habitat was sampled at the end or the beginning of each transect (randomly selected) over a 10 m-radius plot. All transects were sampled except at Site A where only half of them were sampled.

Soil hardness (SoilHardness) was measured with an electronic penetrometer (Chatillon DFX II, 250 N  $\pm$  0.75 N). We determined the force it took to insert a rod with a pointed end 10 cm deep into the soil. Four measurements were taken, each one located 1 m from the centre of the plot in each cardinal direction. Organic matter (OrganicMatter, mostly moss-covered soil) and sand (Sand) cover were visually assessed in the 10 m-radius plots. All soil hardness, organic matter and sand measurements taken at each site were averaged across transects to have a single value per site. Finally, the three most abundant vascular and non-vascular plant types were visually assessed in the plot and ranked from one (highest abundance) to three (the third-highest abundance) at each transect, but we only used data concerning mosses for the analyses, because of their importance in the diet of brown lemmings. We calculated the proportion of plots per site that had *Aulacomnium* spp. and/or *Polytrichum* spp. (PolyAula; two important food plants for brown lemmings, Soininen et al. 2015) in the three most abundant plant types.

We assessed the proportion of the landscape covered by various plant communities and water at each site. We first delimited the area covered by our transects at each study site by drawing the minimum convex polygon (MCP) from the locations of the start and end of all sampled transects with QGIS (QGIS Development Team, 2021). We added a 100 m buffer around MCPs to consider local movements of lemmings. The MCPs had areas of 15.04 km<sup>2</sup>, 10.97 km<sup>2</sup>, 8.67 km<sup>2</sup>, 6.88 km<sup>2</sup> and 6.35 km<sup>2</sup> for sites A to E respectively (Table 2.S1 and Fig. 2.1). Variables included the proportion of the MCP surface covered by water bodies (Water) and various plant communities based on rasters of the Bylot Island vegetation map produced by Duclos et al. (2006). The plant communities were graminoid wet meadow (GramWetMeadow), graminoid moist meadow (GramMoistMeadow), moist meadow (MoistMeadow), moist shrub tundra (MoistShrub), grass mesic meadow (GrassMesicMeadow), shrub heath tundra dominated by *Dryas integrifolia* (ShrubHeathDryas), shrub heath tundra dominated by *Cassiope tetragona* (ShrubHeathCass) and shrub heath tundra dominated by *Vaccinium uliginosum* (ShrubHeathVacc) (see Table 2.S2 for details). The average value per site for each habitat variable is summarized in Table 2.1.

**Table 2.1** Mean values ( $\pm$  standard deviation) of habitat variables at each site measured in the field along transects and of plant communities determined from a vegetation map at Bylot Island (see methods).

Habitat variables	Site A	Site B	Site C	Site D	Site E
Variables sampled in the field					
SoilHardness (Newton)	10.4 $\pm$ 5.4	47.9 $\pm$ 11.3	38.3 $\pm$ 9.1	45.1 $\pm$ 17.8	57.4 $\pm$ 23.8
OrganicMatter cover <sup>1</sup>	0.980 $\pm$ 0.033	0.856 $\pm$ 0.189	0.839 $\pm$ 0.179	0.762 $\pm$ 0.159	0.831 $\pm$ 0.218
Sand cover	0.008 $\pm$ 0.011	0.053 $\pm$ 0.090	0.084 $\pm$ 0.089	0.113 $\pm$ 0.118	0.047 $\pm$ 0.087
PolyAula <sup>2</sup> (proportion)	0.350	0.240	0.225	0.180	0.080
Plant communities <sup>3</sup> and water (proportion)					
Water cover	0.050	0.064	0.004	0.008	0.019
GramWetMeadow cover	0.039	0.014	0.040	0.026	0.011
GramMoistMeadow cover	0.124	0.108	0.087	0.115	0.203
MoistMeadow covers	0.280	0.301	0.341	0.323	0.270
MoistShrub cover	0.082	0.046	0.067	0.054	0.045
GrassMesicMeadow cover	0.162	0.154	0.178	0.162	0.144
ShrubHeathDryas cover	0.064	0.094	0.089	0.093	0.105
ShrubHeathCass cover	0.159	0.151	0.144	0.162	0.145
ShrubHeathVacc cover	0.040	0.068	0.050	0.057	0.057
PC1 <sup>4</sup>	-2.49	1.54	-1.97	-0.14	3.04

<sup>1</sup> All cover values are expressed as proportions

<sup>2</sup> Proportion of transects having *Polytrichum* and/or *Aulacomnium* in their most abundant plant species.

<sup>3</sup> See Table 2.S2 for a description of plant communities.

<sup>4</sup> Score on the first axis of a principal component analysis of the plant communities. Negative values are associated with mesic to wet plant communities and positive values to mesic to xeric plant communities (see results).

*Statistical analyses* - We first examined synchrony in brown and collared lemming population fluctuations across sites. We used Pearson's correlations to compare annual densities between each pair of sites. We also compared the proportion of winter nests of brown lemmings between each site with a generalized linear model (GLM) with a binomial distribution.

We examined relationships between annual brown and collared lemming winter nest densities at each site and habitat variables with linear models or with a GLM with a binomial distribution when using the proportion of brown lemming winter nests as a response variable. To ensure that winter nests densities were normally distributed, we log-transformed them. Because some densities were equal to 0, we added half the smallest density value (i.e. 0.04) to all densities before the log transformation. Prior to building our candidate set of models, we tested for collinearity between habitat variables in the models. Many habitat variables were correlated ( $r \geq 0.7$ ), especially the proportions of each plant communities. Thus, we used a principal component analysis (PCA) to reduce the number of plant communities. We also added the habitat type where the transect was located (MesicHabitat or RiparianHabitat), and year as categorical variables to control for inter-annual population fluctuations. The most parsimonious models were selected based on the



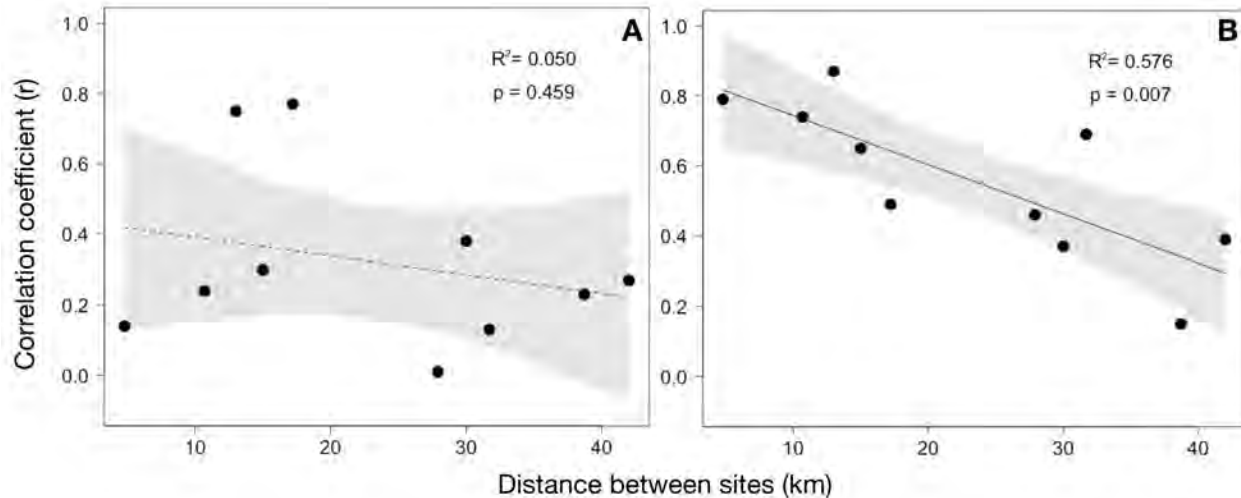
second order Akaike Information Criterion (AICc). If multiple models had high statistical support (i.e. with a  $\Delta\text{AICc} < 4$ ), the estimates of each variable included in these models were computed by model averaging across those models.

We also related the proportion of brown lemming winter nest at each site to habitat variables using a GLM with a binomial distribution. We used the same habitat variables and the same model structure as the models with nest densities (see above). We also performed model selection and model averaging as described for densities. All analyses were conducted in R software (R core team, 2020).

## 2.5 Results

*Spatial variations in winter nests densities and synchrony* - Over the course of our study, winter nest densities of both lemming species showed high amplitude fluctuations among years, except at sites D and E where brown lemmings remained at low densities, and also varied among sites (Fig. 2.1). The density of brown lemming winter nests in the mesic transects ranged from 0 nests/ha at all sites in some years to 2.5 nests/ha at Site D (2016). In the riparian transects, densities ranged from 0 nests/ha at Sites B and E in some years to 6.3 nests/ha at Site B (2019; Fig. 2.1). Values were higher for collared lemmings with densities ranging from 0 nests/ha at Site A and D (2018) to 4.8 nests/ha at Site D (2016) in the mesic transects, and from 0.5 nests/ha at Site D (2017) to 13.3 nests/ha at Site E (2019) in the riparian transects. Brown lemmings represented on average 60 % of total nests found in site A, 25% in site B, 40 % in site C, 33% in site D, and 13% in site E. Overall, proportions of brown lemming winter nests differed significantly among sites and was higher at Site A than at other sites except at Site C (Table 2.S3).

Analysis of synchrony between paired sites in mesic or riparian habitats revealed no significant correlation ( $p > 0.05$ ) for either species, except between sites B and C in collared lemmings and C and D for brown lemmings in mesic habitat (Fig. 2.S2 and 2.S3). However, when data from both habitats (mesic and riparian transects) were pooled, all 20 correlation coefficients between paired sites were positive and 7 of them were statistically significant ( $p \leq 0.05$ ; brown lemmings: A-B, and B-C; collared lemmings: A-B, B-E, C-D, C-E, and D-E; Fig. 2.S4). We found stronger correlations between sites separated by short distances compared to those separated by long distances in collared lemmings ( $R^2 = 0.58$ ) but not in brown lemmings (Fig. 2.2).



**Figure 2.2** Relationship between correlation coefficients of winter nests densities (mesic and riparian transects together) between paired sites and distance between sites in brown (A) and collared (B) lemmings at Bylot Island (NU), 2015-2019. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area). The figure shows the p-value ( $p$ ) and adjusted R-squared values ( $R^2$ ) of the relationships.

*Winter nest abundance and habitat characteristics* - The PCA discriminated between plant communities along the first axis, which explained 58% of the variation in the data set (Fig. 2.S5). Three plant communities typical of mesic to xeric tundra (graminoid moist meadow, shrub heath *Dryas* and shrub heath *Vaccinium*; see Table 2.1) had a positive loading on this axis (1.9 to 2.3). In contrast, all remaining plant communities typical of mesic to wet tundra (graminoid wet meadow, moist meadow, moist shrub tundra, grass mesic meadow and shrub heath *Cassiope*) had negative loadings (-2.5 to -1.0). We thus interpreted the first principal component (PC1) as an index of dryness of plant communities, from wet (negative values) to dry (positive values). Sites A and C were dominated by wet plant communities, Sites B and especially E by dry ones and Site D was intermediate (Fig. 2.S5).

Winter nest densities of brown lemmings were positively related to the abundance of *Polytrichum* spp. and *Aulacomnium* spp. and negatively related to soil hardness and PC1, indicating a negative association with mesic to xeric plant communities at the site level (Tables 2.2 and 2.S4, Fig. 2.3). In collared lemmings, we found a positive relationship between winter nest densities and soil hardness and between winter nest densities and PC1, indicating a positive association with mesic to xeric plant communities (Tables 2.3 and 2.S5, Fig. 2.4). In both species, winter nest densities were 4.0 (collared lemmings) and 4.2 (brown lemmings) times higher in Riparian habitat than in Mesic habitat on average and varied among years (Tables 2.2 and 2.3).

**Table 2.2** Results from the most parsimonious linear models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table 2.S4) testing the relationship between winter nest densities of brown lemmings (log-transformed) and various habitat variables. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0.

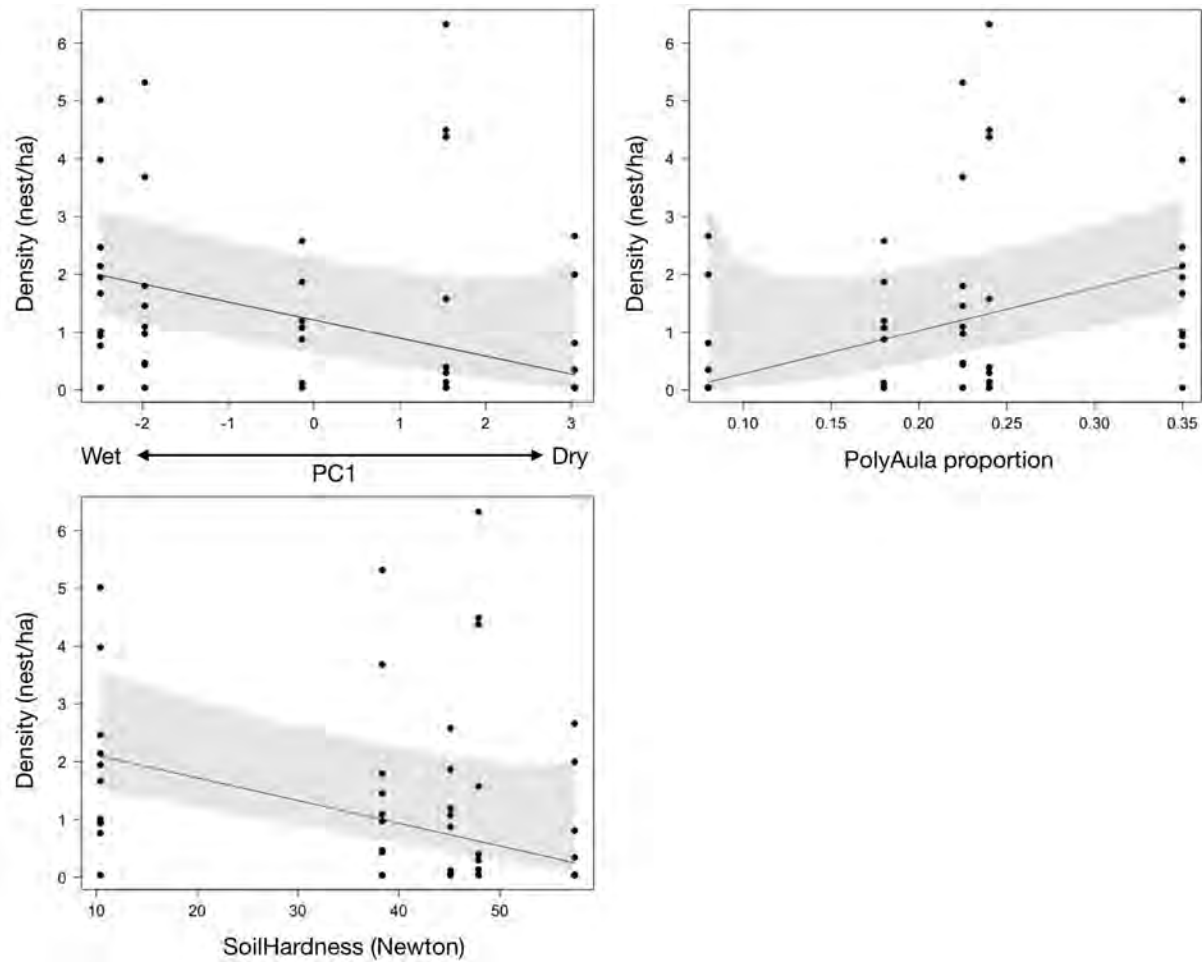
Habitat variables	Estimate	lwr CI	upp CI
(Intercept)	-0.81	-3.84	2.23
<b>PC1<sup>1</sup></b>	<b>-0.31</b>	<b>-0.48</b>	<b>-0.14</b>
<b>PolyAula<sup>2</sup></b>	<b>7.43</b>	<b>3.56</b>	<b>11.30</b>
<b>SoilHardness</b>	<b>-0.04</b>	<b>-0.07</b>	<b>-0.02</b>
Sand <sup>3</sup>	4.40	-11.06	19.87
OrgMat <sup>4</sup>	1.64	-4.25	7.54
Year2016	-0.24	-1.38	0.91
<b>Year2017</b>	<b>-1.64</b>	<b>-2.78</b>	<b>-0.50</b>
<b>Year2018</b>	<b>-2.14</b>	<b>-3.29</b>	<b>-1.00</b>
Year2019	-0.86	-2.00	0.29
<b>RiparianHabitat</b>	<b>1.83</b>	<b>1.14</b>	<b>2.53</b>

<sup>1</sup> Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

<sup>2</sup> Proportion of transects having *Polytrichum* and/or *Aulacomnium* in their most abundant plant species.

<sup>3</sup> Sand cover.

<sup>4</sup> Organic matter cover.



**Figure 2.3** Winter nests densities (nest/ha) of brown lemmings in relation to an index of dryness of plant communities (wet to dry) based on a principal component analysis (PC1), the proportion of plots with a high abundance of *Polytrichum* and *Aulacomnium* (PolyAula cover) and soil hardness at Bylot Island. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area).

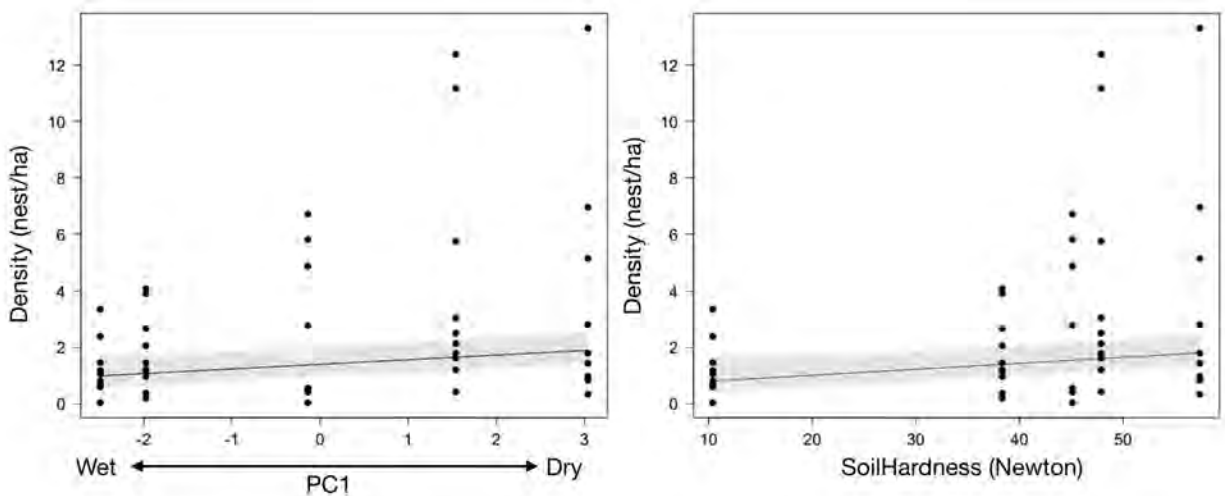
**Table 2.3** Results from the most parsimonious linear models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table 2.S5) testing the relationship between winter nest densities of collared lemmings (log-transformed) and various habitat variables. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0.

Variable	Estimate	lwr CI	upp CI
(Intercept)	-0.39	-1.89	1.10
<b>PC1<sup>1</sup></b>	<b>0.16</b>	<b>0.06</b>	<b>0.27</b>
<b>SoilHardness</b>	<b>0.02</b>	<b>0.01</b>	<b>0.04</b>
Sand <sup>2</sup>	-2.79	-11.77	6.20
OrgMat <sup>3</sup>	-0.60	-4.35	3.15
Year2016	0.26	-0.45	0.97
Year2017	-0.32	-1.03	0.39
<b>Year2018</b>	<b>-1.45</b>	<b>-2.16</b>	<b>-0.75</b>
Year2019	0.05	-0.66	0.76
<b>RiparianHabitat</b>	<b>1.47</b>	<b>1.04</b>	<b>1.90</b>

<sup>1</sup> Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

<sup>2</sup>Sand cover.

<sup>3</sup>Organic matter cover.



**Figure 2.4** Winter nests densities (nest/ha) of collared lemmings in relation to an index of dryness of plant communities (wet to dry) based on a principal component analysis (PC1) and soil hardness at Bylot Island. The line represents the predicted relationship with the 95% confidence interval (grey shaded area).

Examination of the proportions of the winter nests occupied by brown lemmings as a function of habitat variables yielded similar results to those obtained with densities. Proportion of brown lemmings was negatively related to the PC1, an index of mesic to xeric plant communities, and soil hardness, and positively

related to the ground cover of organic matter at the site level (Table 2.4 and 2.S6). In addition, proportion of brown lemmings was higher in the riparian habitat (35% on average) than in the mesic habitat (25%).

**Table 2.4** Results from the most parsimonious binomial models ( $\Delta AICc < 4$ ; model ranking in Table A6) testing the relationship between the proportion of winter nests of brown lemmings and various habitat variables and year. The table shows the model averaged coefficients and their respective lower and upper bound of the 95% confidence interval (lwr CI and upp CI) for each variable. Variables in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0.

Variables	Estimate	lwr CI	upp CI
(Intercept)	-1.25	-5.49	2.99
<b>PC1<sup>1</sup></b>	<b>-0.30</b>	<b>-0.39</b>	<b>-0.22</b>
<b>OrgMat<sup>2</sup></b>	<b>3.56</b>	<b>1.47</b>	<b>5.64</b>
Sand <sup>3</sup>	0.26	-13.81	14.33
<b>SoilHardness</b>	<b>-0.05</b>	<b>-0.06</b>	<b>-0.04</b>
<b>Year2016</b>	<b>-0.57</b>	<b>-0.92</b>	<b>-0.22</b>
<b>Year2017</b>	<b>-0.74</b>	<b>-1.20</b>	<b>-0.28</b>
<b>Year2018</b>	<b>-0.73</b>	<b>-1.38</b>	<b>-0.08</b>
<b>Year2019</b>	<b>-0.71</b>	<b>-1.03</b>	<b>-0.38</b>
<b>Riparian habitat</b>	<b>0.33</b>	<b>0.04</b>	<b>0.62</b>

<sup>1</sup>Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

<sup>2</sup>Organic matter cover.

<sup>3</sup>Sand cover.

## 2.6 Discussion

We found temporal and spatial variations in the abundance of sympatric collared and brown lemmings between several sites on Bylot Island. There was evidence of spatial synchrony among sampling sites in the temporal fluctuations of collared lemmings but, contrary to our expectation, spatial synchrony weakened with distance between sites over ~50 km. Evidence for spatial synchrony was weak for brown lemmings and did not change with distance between sampling sites. Spatial variations in the abundance of each species could be explained by dominant habitat characteristics at the landscape level, especially plant communities, abundance of some moss species and soil hardness, and were in accordance with known habitat preference in each species.

*Spatial synchrony* - Similar to what Krebs et al. (2002) reported, we found spatial synchrony among collared lemming populations separated by up to 50 kilometres in the south plain (ca 1600 km<sup>2</sup> of tundra) of a large island. Three main hypotheses have been proposed to explain spatial synchrony in lemmings: plant overgrazing, predation and weather. In some area, large-scale overgrazing of plants after a population peak

that reduces food availability can induce a collapse of lemming populations and synchronize population fluctuations (Turchin et al. 2000; Pitelka and Batzli 2007). However, there is no evidence that lemmings overgraze their food plants during peak populations in the Canadian Arctic (Bilodeau et al. 2014). According to several studies, mobile predators could play a major role in synchronizing small mammal population cycles (Ims and Steen 1990; Reid et al. 1995; Sundell 2006). On Bylot Island, several migrating (e.g. snowy owls, long-tailed jaegers, rough-legged hawk) and resident predators (e.g. arctic foxes and ermines) are present and play a major role in lemming population fluctuations (Legagneux et al. 2012, Hutchison et al. 2020). It is therefore possible that mobile predators contribute to spatial synchrony in collared lemming population fluctuations. It is widely recognized that synchronization of population cycles can also be induced by weather conditions (Koenig 1999; Krebs et al. 2002; Stenseth et al. 2004; Huitu et al. 2008). Snow conditions are critical for lemmings in winter and may play a role in the cyclic population fluctuations (Ims et al. 2008; Kausrud et al. 2008; Gilg et al. 2009). Weather events such as melt-freeze sequences or rain-on-snow events, which are likely to equally affect all our sites at the spatial scale of our study, can degrade the subnivean habitat of lemmings (Berteaux et al. 2017; Dominé et al. 2018), and thus could be an important factor enforcing spatial synchrony in population fluctuations.

It was surprising to see a decay in the spatial synchrony of collared lemming population fluctuations over 50 km considering that Krebs et al. (2002) found evidence of synchrony over several hundred kilometres in the Canadian Arctic. Moreover, the breeding dispersal of snowy owls, a lemming specialist, in the Canadian Arctic (~700 km on average, Therrien et al. 2014b) is also consistent with the idea of a spatial synchrony in lemming populations at this scale. Lemming movements between our sites are possible. As observed by Ehrich et al. (2001a), collared lemmings can disperse over long distances during population peaks (up to 20 km), which could favour spatial synchrony among our sites, especially considering the absence of physical barriers such as glaciers or high mountains. Moreover, dispersal of individuals has been shown to play a major role in population synchrony (Ims and Andreassen 2000; Kendall et al. 2000). We note, however, the presence of a large snow goose colony on Bylot Island centred on Site C (Fig. 2.1). The presence of this colony affects the spatial distribution of predators on this island and leads to spatial patterns of predation pressure (Giroux et al. 2012; Lamarre et al. 2017; Grenier-Potvin et al. 2021). Indeed, the stability in prey availability in the goose colony may limit the dispersal of predators away from the area of Site C, reinforcing the negative impact of predation on lemming dispersal and thus on population synchrony. Our results therefore suggest that patterns of spatial synchrony in lemming population fluctuations may be more complex than previously thought and affected by local factors.

Considering our results for collared lemmings, the weak synchrony found in brown lemming populations is puzzling. However, collared lemmings are found in a habitat more or less continuous across the landscape unlike brown lemmings which are mostly limited to isolated patches of wet plant

communities. In contrast with the more homogenous mesic habitat, patches of wet habitats may be separated by several kilometres and dispersal among them may represent a high-risk journey for brown lemmings. Low dispersal success may then weaken spatial synchrony at the scale of our study. On the other hand, some factors could have affected our ability to detect spatial synchrony in this species. Brown lemming abundance was especially low at two of our five sites in all years, probably because habitat was less suitable for them at those sites (see below). Brown lemmings typically reach much higher densities than collared lemmings in peak years on Bylot Island (Gruyer et al. 2008; Gauthier et al. 2013). However, no large peak in brown lemming populations occurred during our 5-year study (last peak was the year before the start of our study). Therefore, a longer study period could have revealed a different pattern of spatial synchrony in population fluctuations of brown lemmings.

*Abundance in relation to habitat* – The dominance of wet vs dry plant communities and soil hardness at the landscape level were the two most important variables related to spatial variation in abundance of both species. However, contrary to our expectation, the relation between soil hardness and abundance was positive in collared lemmings and differed between the two species. On Bylot Island, soft soil is usually associated with a high organic matter content, typically moss-dominated fens, whereas hard soil is associated with a high mineral content (silt or gravel). Therefore, the different response of each species to soil hardness may either reflect species-specific habitat preference or a better ability of collared lemmings to dig in hard soil than brown lemmings as documented in snow (Poirier et al. 2021).

As predicted, brown lemmings were more abundant at sites where wet plant communities were dominant and collared lemmings at sites where dry plant communities were more abundant, which is in accordance with their known habitat preferences, i.e. wet vs mesic to xeric tundra, respectively (MacLean et al. 1974; Rodgers and Lewis 1986; Morris et al. 2011). The same pattern was found when we examined the links between the proportion of each species present and habitat features. In addition, brown lemmings were more prevalent in sites with a high abundance of moss species. Therefore, both species use habitats where they are susceptible to find a high proportion of their preferred food, mosses for brown lemmings and shrubs for collared lemmings (Soininen et al. 2015, von Beckerath et al., 2021). Nonetheless, considering that both species were present at all sites and show some overlap in habitat use and diet (Rodgers and Lewis 1985, 1986; Morris et al. 2011; Soininen et al. 2015), it is also possible that interspecific competition contributed to the observed pattern of relative abundance of the two species at each site (Morris et al. 2000).

Factors affecting the abundance of lemmings at large spatial scale (> 5 km) differed from what was found by Valcourt et al. (Chapitre 1) at a finer spatial scale. At a fine spatial scale (~30 m), distribution of brown lemmings was primarily driven by hydrology and topography but vegetation and soil hardness, two important factors here, had little influence. The relative homogeneity of the latter variables at a fine spatial



scale may explain their lack of influence. Also, the differences observed between the results of Valcourt et al. (Chapitre 1) and the present ones could be caused by seasonal differences in habitat use because the former study was based on summer live-trapping and this study was based on winter nests. However, seasonal movements, which are mainly documented in brown lemmings, are short and of smaller scale than the one used in this study. Thus, differences of habitat use between the two studies are more likely due to the hierarchical processes of habitat selection than due to seasonal variations. However, these results still demonstrate the importance of considering the spatial scale when studying variations in abundance in relation to habitat features.

*Importance of habitat in lemming cycles and spatial synchrony* – Because brown lemmings are dominant over collared lemmings during interspecific interactions (Morris et al. 2000), we expected that they would be more synchronous over our study area than collared lemming, whose abundance might have been limited by that of the brown lemming through density-dependent competition. However, large wetland areas are often spatially constrained in the tundra and were scarce at some of our sites, which may be another factor affecting the pattern of spatial synchrony for brown lemmings among our study sites. Krebs et al. (2011) found high short-distance heterogeneity in brown lemming densities with one trapping grid located in a large wetland patch having densities ten times higher than another grid located two km away in a peak year. This suggests that very high densities of brown lemmings may be spatially restricted by their preferred habitats. Habitats of poor quality may always harbor low population densities, and the lack of high amplitude fluctuations at such sites may disturb signals of spatial synchrony. Thus, considering habitat characteristics may be critical in understanding small mammal population cycles and their spatial synchrony.

*Conclusions* – We conclude that collared lemming population cycles fluctuate synchronously up to a scale of ~50 km and that habitat variables such as variations in plant communities in response to hydrology and soil hardness are key features that determine the distribution of brown and collared lemmings at this spatial scale. Hence, this study highlights the importance of habitat in understanding population cycles and spatial synchrony. Climate warming in the Arctic may lead to a drying out of wetlands, either due to evaporation (Smol and Douglas 2007) or drainage following thawing of permafrost (Perreault et al. 2016). This could lead to habitat loss for brown lemmings and cause a population decline in favour of collared lemmings as the habitat becomes drier and a competitor disappears (Ale et al. 2011). In turn, a reduction in brown lemming population densities could have far-reaching consequences on the whole food web with a possible increase in predation rates on other prey species in the short term (Summers et al. 1998; Bêty et al. 2002; Gauthier et al. 2004) and a decline in predator populations in the long term (Gilg et al. 2009; Schmidt et al. 2012). We can also anticipate that habitat alterations caused by climate change will directly affect collared

lemming distribution as well, which further emphasizes the importance of habitat in affecting the distribution of tundra small mammals.

## **2.7 Acknowledgements**

We are thankful for the contribution of many field assistants who monitored the lemming winter nests over the years. This study has been funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the ArcticNet network of centers of excellence, the Sentinel North program of the Canada First Research Excellence Fund, the Northern Scientific Training Program of Polar Knowledge Canada, and Canadian North. We are also grateful for the logistical assistance of Polar Continental Shelf Program and Sirmilik National Park.

## Conclusion

Les objectifs de ce mémoire étaient de déterminer quelles caractéristiques de l'habitat influençaient l'utilisation de l'espace par les lemmings du Haut-Arctique à l'échelle de leur domaine vital et pour leur répartition spatiale à l'échelle du paysage, ainsi que de vérifier si les fluctuations des populations étaient spatialement synchrones. Comme les lemmings sont au centre du réseau trophique de la toundra (Gauthier et al. 2013), ils exercent une forte influence sur plusieurs espèces fauniques qui partagent le même habitat, et ce de manière directe et/ou indirecte. Il est donc plus que pertinent de comprendre ce qui peut affecter la répartition des lemmings, car cela nous donnera une meilleure perspective globale de la modulation des interactions trophiques en fonction de l'habitat. Les résultats de ce mémoire soulignent l'importance de l'habitat dans la répartition des lemmings à plusieurs échelles spatiales, et confirment la présence de synchronie spatiale à une échelle de ~50 km chez au moins une espèce.

### Influence de l'habitat sur l'utilisation de l'espace

#### *À l'échelle du domaine vital*

Bien que plusieurs études se soient penchées sur l'écologie spatiale des lemmings (Predavec and Krebs 2000; Krebs 2011; Fauteux et al. 2015), nous en savons toujours peu sur leur répartition spatiale à l'échelle de leur domaine vital. Pour mieux comprendre comment les lemmings bruns utilisent l'espace à cette échelle spatiale, les densités de lemmings ont été mises en relation avec plusieurs variables d'habitat. Les résultats montrent que les variables hydrologiques et topographiques influencent grandement la répartition des lemmings à l'échelle de leur domaine vital. Les lemmings bruns utilisent davantage les pentes plus douces et mal drainées en milieu mésique, alors qu'au mois de juin, en milieu humide, ils utilisent les endroits où les saules et les hummocks sont plus abondants pour se nourrir et possiblement éviter les inondations lors de la fonte de la neige.

Si la prédation avait été un facteur important affectant la répartition des lemmings à fine échelle spatiale, nous supposons qu'ils utiliseraient principalement les sites avec des sols propices au creusage (e.g. faible dureté du sol et mollisol épais) ou des sites où la microtopographie est accidentée pour réduire leur vulnérabilité aux prédateurs, ce qui a été observé, mais à un niveau un peu plus faible que celui attendu. La répartition plutôt uniforme des hummocks a probablement contribué à réduire l'effet de cette variable dans l'étude. L'absence de variation significative dans l'épaisseur du mollisol et la dureté du sol à cette échelle pourraient expliquer l'absence d'effet de ces variables sur l'utilisation de l'espace par les lemmings. Une forte utilisation des hummocks, et potentiellement les rebords de polygones, où les refuges abondent (fentes linéaires et mottes renversées) en juin dans les milieux humides pourrait néanmoins être due à une réduction

du risque de prédation à ces sites. En milieu mésique en revanche, les hummocks sont omniprésents et l'épaisseur de la couche active peu variable, uniformisant la disponibilité des refuges. Il est donc possible que la prédation joue un rôle dans la répartition des lemmings bruns à l'intérieur de leur domaine vital, mais que cet effet soit difficile à détecter dû à l'uniformité de la grande disponibilité de refuges.

La nourriture est une autre variable qui pourrait influencer la répartition des lemmings bruns à fine échelle spatiale, mais dont l'effet n'a pas été détecté pour tous les sites ni toutes les périodes. Comme c'est le cas pour la microtopographie et le type de sol, la nourriture est probablement distribuée de manière trop uniforme dans leurs domaines vitaux pour qu'elle ait un grand effet sur leur répartition. Cependant, l'importance de plusieurs variables liées à l'hydrologie pourrait s'expliquer via un lien avec la nourriture. En effet, les lemmings bruns utilisent les milieux les moins bien drainés et où leur nourriture préférée comme les mousses poussent en abondance. Ceci peut expliquer pourquoi l'hydrologie semble être une variable qui influence fortement la répartition des lemmings bruns à l'intérieur de leur domaine vital.

Nous avons trouvé une relation négative entre la répartition des lemmings bruns à fine échelle spatiale et l'abondance relative de sphaignes et de lichens. Les lichens pourraient être un indicateur de la présence de milieux mésiques plus secs, un habitat moins favorable pour eux, alors que les sphaignes ne sont pas consommées par les lemmings bruns et ne présentent donc aucun intérêt pour eux. D'autres variables, comme la longueur des fentes linéaires ou la hauteur des hummocks, ne semblent pas influencer la répartition des lemmings. L'absence d'effet significatif de ces variables pourrait également s'expliquer par le peu de variation spatiale dans les longueurs des fentes et hauteurs d'hummocks.

#### *À l'échelle du paysage*

Tout comme c'est le cas à fine échelle spatiale, on connaît peu les variations dans la répartition des lemmings à large échelle spatiale et les facteurs qui l'influencent, d'où l'intérêt de mon étude. Les deux espèces semblent utiliser des milieux qui répondent le mieux à leurs besoins alimentaires connus: les lemmings bruns utilisent les sites où les communautés végétales sont typiques des milieux plus humides, alors que les lemmings variables utilisent les sites avec des communautés végétales typiques de milieux plus secs. Ces résultats montrent l'importance des types de végétation dans la répartition des deux espèces de lemmings dans le paysage. Les cartes de Duclos et al. (2006) utilisées pour étudier les types de communautés végétales en lien avec l'hydrologie se sont avérées très utiles et assez détaillées pour donner des résultats convaincants dans notre étude. Ces cartes pourraient certainement servir à nouveau pour de futures études sur l'habitat à large échelle spatiale sur l'île Bylot.

À large échelle spatiale, nous avons obtenu des résultats mitigés sur le rôle de la prédation qui semble être un facteur limitant la répartition des deux espèces de lemmings à plus fine échelle. En effet, la dureté du sol et donc la propension au creusage de terrier, un refuge connu pour réduire les risques de prédation chez les petits mammifères fouisseurs (Jackson 2000), ont eu une influence opposée sur la répartition spatiale des deux espèces. Les lemmings bruns ont utilisé les endroits où le sol est plus propice au creusage de terrier, suggérant l'importance de ces refuges chez cette espèce. Cependant, les lemmings variables ont utilisé davantage des sites où le sol est plus dur et moins propice au creusage. Il est toutefois à noter que cette espèce est possiblement mieux adaptée au creusage que le lemming brun (Poirier et al. 2021). Une répartition relativement uniforme de prédateurs comme le renard arctique à travers les habitats fréquentés par les lemmings (Grenier-Potvin et al. 2021) pourrait aussi engendrer un paysage de la peur relativement uniforme, comme suggéré par Dupuch et al. (2014), et expliquer un rôle limité de la prédation sur la répartition spatiale des lemmings à l'échelle du paysage. Il est à noter que l'étude de l'utilisation de l'habitat à l'échelle du paysage était basée sur l'emplacement des nids d'hiver de lemmings, et non sur le trappage vivant estival utilisé au Chapitre 1 pour l'étude à fine échelle spatiale. Cependant, l'échelle de l'étude était plus grande que celle des mouvements saisonniers connus des lemmings, excepté pour les longues dispersions. Il est donc peu probable que l'utilisation de l'habitat à l'échelle du paysage change de façon substantielle en été comparativement à celle en hiver.

Comme c'est le cas à fine échelle spatiale, l'hydrologie est une variable importante dans la répartition des lemmings à large échelle spatiale. En effet, les lemmings bruns se retrouvent dans les habitats avec des communautés végétales typiques de milieu humide où le drainage est moins bon. Ainsi, on peut dire que la répartition spatiale des lemmings bruns est étroitement liée à l'hydrologie, que ce soit à l'échelle du paysage ou à l'intérieur de leur domaine vital. La toundra est un écosystème façonné par l'hydrologie de surface, notamment à cause de la présence du pergélisol et des glaciers (Hodkinson et al. 1999). Des animaux terrestres fouisseurs, tels les lemmings, sont vulnérables à l'infiltration des eaux de ruissèlement dans le sol, un phénomène fréquent en milieu dominé par le pergélisol (Fortier et al. 2007). On peut donc penser que des changements hydrologiques de la toundra dus au réchauffement climatique pourraient exercer une grande influence sur la répartition des lemmings dans l'avenir.

## **Synchronie spatiale des populations de lemmings et habitat**

Les populations de lemmings variables fluctuent de manière assez synchrone à une échelle de 5 à 41 km sur l'île Bylot. On peut ainsi déduire que certains facteurs engendrent la synchronie à cette échelle spatiale. Sur l'île Bylot, il est probable que la prédation et le climat soient les principaux facteurs influençant la synchronie des populations. En effet, plusieurs prédateurs résidents, migrants et nomades sont présents

sur l'île en grand nombre tous les 3 ou 4 ans lors des pics de lemmings et ils se nourrissent principalement de ceux-ci à cette occasion (Legagneux et al. 2012). Ainsi, les prédateurs viendraient baisser les effectifs de lemmings, jusqu'à ce que l'abondance des populations soit faible à nouveau (Hutchison et al. 2020). La majorité des prédateurs de lemmings étant très mobiles, leur forte abondance lors d'années de pic de lemmings est généralement uniforme à une échelle de >50 km, ce qui viendrait synchroniser les populations. À cela pourraient s'ajouter des événements météorologiques régionaux qui exerceraient une influence à une échelle spatiale similaire ou plus grande que les prédateurs (e.g. >50 km) et contribueraient aussi à synchroniser les fluctuations des populations. Par exemple, des événements de pluie sur neige pourraient engendrer un durcissement du manteau neigeux et rendre plus difficiles les déplacements des lemmings en hiver (Poirier et al. 2021), ce qui pourrait entraîner une baisse généralisée dans la reproduction hivernale et donc dans la taille des populations (Dominé et al. 2018; Solonen and Ahola 2010; Merritt et al. 2001).

L'atténuation de la synchronie spatiale des cycles des lemmings avec la distance était inattendue, car d'autres études ont trouvé des évidences de synchronie spatiale des populations de petits mammifères à une échelle spatiale beaucoup plus large que celle de notre étude, soit de plusieurs centaines de kilomètres (Erlinge et al. 1999, Krebs et al. 2002, Sundell et al. 2004). Une explication possible pourrait être une variation spatiale dans la présence d'habitats peu favorables aux lemmings variables, des habitats plus humides par exemple. Ainsi, la faible abondance de lemmings variables dans ces habitats entrainerait des fluctuations de faible amplitude, ce qui se traduirait par une apparente atténuation de la synchronie spatiale avec la distance.

À l'inverse, les populations de lemmings bruns ne fluctuaient pas de manière synchrone entre les sites, ce qui était également étonnant. Toutefois, on note une faible proportion d'habitats humides, l'habitat préféré des lemmings bruns, dans trois des cinq sites étudiés. Dans ces sites, les populations étaient possiblement limitées à des « îlots » d'habitats favorables, surtout en période creuse, ce qui ne leur permettait pas des fluctuations de populations de grande amplitude à l'échelle du site d'échantillonnage, brouillant ainsi les signes de synchronie. Nos résultats suggèrent donc que l'habitat serait un facteur qui devrait être pris en compte car il pourrait partiellement masquer la détection d'une synchronie spatiale. Néanmoins, le faible nombre d'années et de sites échantillonnés dans notre étude ne permet pas de conclure de façon définitive à cet égard.

## **Implication des résultats de cette étude**

Les résultats de ce projet permettent de mieux comprendre comment la répartition spatiale des lemmings est affectée par l'habitat à différentes échelles spatiales. La force d'étudier les associations entre l'habitat et une espèce à plusieurs échelles spatiales est de pouvoir déterminer un classement hiérarchique des facteurs limitant sa répartition et son abondance. Ainsi, les variables influençant la répartition des lemmings à l'intérieur de leur domaine vital peuvent être très différentes de celles qui influencent la répartition à large échelle spatiale.

Mon projet confirme l'importance des milieux humides dans l'écologie des lemmings bruns. La fonte du pergélisol, accélérée par les changements climatiques, est préoccupante pour cette espèce, car elle risque d'entraîner une modification importante des habitats humides. En effet, plusieurs études affirment que la fonte du pergélisol accentue la formation de ravins, et ceux-ci entraînent un assèchement important, en drainant les milieux humides (Fortier et al. 2007; Godin and Fortier 2012). Ainsi, les communautés végétales humides sont remplacées par des communautés végétales mésiques (Perreault et al. 2016). Les lemmings variables, qui utilisent davantage les milieux secs, bien drainés, pourraient au contraire être favorisés par cet assèchement des milieux humides qui devrait créer de nouveaux habitats propices à leur présence. En revanche, les interactions interspécifiques entre les deux espèces de lemmings pourraient devenir plus intenses, par exemple si les lemmings bruns se déplacent davantage vers les milieux mésiques. Cependant, cette compétition interspécifique s'essoufflerait probablement au rythme de la diminution des populations de lemmings bruns, puisque les milieux mésiques sont des habitats moins favorables pour cette espèce. D'un autre côté, la synchronie spatiale entre les populations de lemmings variables augmente les risques d'extinction locale de ces populations à l'échelle régionale puisqu'elles répondent simultanément à certains phénomènes tels que des événements météorologiques extrêmes (Post and Forchhammer 2002, 2004; Selonen et al. 2019). Ainsi, cette étude met en lumière la possible précarité des populations des deux espèces de lemmings de l'île Bylot face aux changements climatiques même si les mécanismes en cause peuvent différer selon les espèces.

## **Limites de l'étude et perspectives de recherche**

Pour ce qui est du premier chapitre, certaines variables d'habitat intéressantes n'ont pas pu être mesurées, telles que les patrons de fonte de la neige. Considérant l'importance de l'hydrologie dans l'utilisation de l'habitat par les lemmings bruns et du lien entre cette variable et la fonte de la neige, il serait intéressant de mesurer les variations spatiales à fine échelle dans la fonte de la neige au printemps. Bien que cela était prévu dans la présente étude, une fonte hâtive de la neige en 2019 a empêché de prendre de telles mesures.

Aussi, les mesures qui auraient dû être prises en juin 2020 n'ont pas été possibles dû à l'annulation des activités de terrain au Nunavut à cause de la pandémie de COVID-19. Ainsi, pour de futures études sur le sujet et pour approfondir les résultats de cette recherche, il serait pertinent de mesurer la couverture de neige lors de la fonte et faire un suivi de l'évolution spatiale de cette couverture jusqu'à sa disparition complète. Cela permettrait d'identifier les zones où la neige fond en dernier (refuges possibles pour les lemmings contre la prédation) et où l'eau issue de la fonte de la neige s'accumule (zones possiblement évitées par les lemmings à cause des risques de noyade). Cette information supplémentaire pourrait appuyer nos résultats qui mettent en évidence l'importance de l'hydrologie dans la répartition des lemmings bruns à l'intérieur de leur domaine vital.

Certaines difficultés ont été rencontrées lors de la prise des données d'habitat sur le terrain avec le quadrat de 1m x 1m en milieu humide. En effet, le quadrat devait être systématiquement centré sur l'indicateur de la station de trappage dans nos grilles. Ce faisant, il tombait parfois dans un microhabitat peu ou pas utilisé par les lemmings comme le centre de polygones inondés. Le quadrat a ainsi dû être déplacé sur le rebord des polygones dans ces situations, mais une portion significative d'eau a quand même pu être incluse dans les quadrats, ce qui ne décrit pas bien l'habitat disponible pour les lemmings. Pour de futures études, il serait pertinent d'ajouter des quadrats dans des sites aléatoires à une distance minimale de l'eau. Ainsi, l'habitat disponible pour les lemmings serait mieux décrit et mieux représenté dans les milieux humides. Une autre possibilité serait d'utiliser des images satellites à haute résolution pour inclure la longueur et l'épaisseur des rebords de polygones comme une variable d'habitat dans les analyses. Cela ajouterait des informations quant à l'habitat utilisé par les lemmings bruns en milieu humide.

Le site d'étude du premier chapitre est dominé par des milieux humides, où les lemmings bruns se retrouvent en plus forte abondance comparés aux lemmings variables. Il serait intéressant de répéter l'étude à fine échelle spatiale du chapitre 1 à un autre site dominé par des milieux mésiques, où les lemmings variables sont plus abondants (voir chapitre 2). Ainsi, il serait possible de vérifier si les caractéristiques hydrologiques de l'habitat sont toujours aussi importantes dans de tels sites. Une autre suggestion serait de répéter cette étude à d'autres sites en Arctique dans l'aire de répartition des lemmings bruns pour vérifier si ce sont les mêmes variables de l'habitat qui influencent leur répartition à l'intérieur de leur domaine vital. Les résultats de ces études, mis en commun, permettraient de cerner le rôle des facteurs hydrologiques, de la nourriture et de la prédation dans l'écologie des lemmings et de mieux anticiper les effets du présent changement climatique sur cette espèce. De plus, de telles études révéleraient le degré de flexibilité des lemmings bruns dans l'utilisation de l'habitat.

En plus des effets de l'habitat, il aurait été intéressant d'étudier les effets de la compétition interspécifique entre les deux espèces de lemmings. En effet, bien que les lemmings bruns et les lemmings variables aient des préférences générales d'habitat différentes (Morris et al. 2011; Soininen et al. 2013; von



Beckerath et al. 2021), il est reconnu que les lemmings bruns sont dominants sur les lemmings variables lors d'interactions interspécifiques (Morris et al. 2000). Néanmoins, à cause de leur dominance, on peut supposer que les lemmings bruns utilisent, malgré tout, les endroits qui leur sont les plus favorables malgré la présence de lemmings variables. Cependant, trop peu de lemmings variables ont été capturés pendant notre étude pour étudier leur cooccurrence avec les lemmings bruns. Ainsi, il serait intéressant de vérifier si la répartition des lemmings variable à fine échelle spatiale dépend des interactions interspécifiques avec les lemmings bruns en plus des facteurs d'habitats (Ale et al. 2011).

Il serait intéressant de répéter cette étude sur une période plus longue, et à plus de sites en particulier au chapitre 2. En effet, notre étude s'étend sur une période de cinq ans, soit à peine plus d'un cycle de population. Il serait pertinent de refaire l'étude sur une période d'au moins dix ans pour couvrir plus d'oscillations cycliques. La puissance des analyses statistiques serait ainsi augmentée, et avoir plusieurs années de forte abondance permettrait peut-être de mieux déceler la présence ou l'absence de synchronie entre les populations. De plus, des études futures seraient nécessaires pour préciser l'échelle spatiale de la synchronie entre les populations de lemmings variables du Haut-Arctique canadien. Augmenter la distance entre les populations à l'étude serait intéressant pour voir jusqu'où cette synchronie opère.

Les résultats de ce mémoire devraient être pertinents ailleurs dans l'Arctique puisqu'on retrouve des milieux humide et mésique dans plusieurs régions de l'Arctique, où se côtoient lemmings bruns et variables. Néanmoins, nous proposons de répéter cette étude à d'autres sites pour les valider et en tester leur généralité.

# Bibliographie

- ACEBES, P., J. TRABA, J. E. MALO, R. OVEJERO, AND C. E. BORCHI. 2010. Density and habitat use at different spatial scales of a guanaco population (*Lama guanicoe*) in the Monte desert of Argentina. *Mammalia* 74:57–62.
- ADAM, J. C., A. F. HAMLET, AND D. P. LETTENMAIER. 2009. Implications of global climate change for snowmelt hydrology in the twenty-first century. *Hydrological Processes* 23:962–972.
- ALE, S. B., D. W. MORRIS, A. DUPUCH, AND D. E. F. MOORE. 2011. Habitat selection and the scale of ghostly coexistence among arctic rodents. *Oikos* 120:1191–1200.
- ANDERSEN, D. C., K. R. WILSON, M. S. MILLER, AND M. FALCK. 2000. Movement patterns of riparian small mammals during predictable floodplain inundation. *Journal of Mammalogy* 81:1087–1099.
- ANDERSSON, M., AND S. JONASSON. 1986. Rodent cycles in relation to food resources on an alpine heath. *Oikos* 46:93–106.
- ANGERBJÖRN, A., M. TANNERFELDT, AND H. LUNDBERG. 2001. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* 24:298–308
- BANKS, E. M., R. J. BROOKS, AND J. SCHNELL. 1975. A radiotracking study of home range and activity of the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*). *American society of Mammalogists* 56:888–901.
- BATZLI, G. O., F. A. PITELKA, AND G. N. CAMERON. 1983. Habitat use by lemmings near Barrow, Alaska. *Holarctic Ecology* 6:255–262.
- BECK, D. D., AND R. D. JENNINGS. 2003. Habitat use by gila monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs* 17:111–129.
- VON BECKERATH, X. ET AL. 2021. Long-term monitoring reveals topographical features and vegetation explain winter habitat use of an Arctic rodent. *Arctic science* 00: 1–13 (0000)
- BENOIT-BIRD, K. J. ET AL. 2013. Prey patch patterns predict habitat use by top marine predators with diverse foraging strategies. *PLoS ONE* 8(1): e53348. doi:10.1371/journal.pone.0053348
- BERTEAUX, D. ET AL. 2017. Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science* 3:65–90.
- BÊTY, J., G. GAUTHIER, E. KORPIMÄKI, AND J. F. GIROUX. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71:88–98.
- BILLINGS, W. D., AND K. M. PETERSON. 1980. Vegetational change and ice-wedge polygons through the thaw-lake cycle in arctic Alaska. *Arctic and Alpine Research* 12:413–432.
- BILODEAU, F., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2013a. The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Oecologia* 172:1007–1016.

- BILODEAU, F., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2013b. Effect of snow cover on the vulnerability of lemmings to mammalian predators in the Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy* 94:813–819.
- BILODEAU, F., G. GAUTHIER, D. FAUTEUX, AND D. BERTEAUX. 2014. Does lemming winter grazing impact vegetation in the Canadian Arctic? *Polar Biology* 37:845–857.
- BINTANJA, R., AND F. M. SELTEN. 2014. Future increases in Arctic precipitation linked to local evaporation and sea-ice retreat. *Nature* 509:479–482.
- BJÖRK, R. G., AND U. MOLAU. 2007. Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39:34–43.
- BLISS, L. C., AND W. G. GOLD. 1994. The patterning of plant communities and edaphic factors along a high arctic coastline: Implications for succession. *Canadian Journal of Botany* 72:1095–1107.
- BORCARD, D., F. GILLET AND P. LEGENDRE. 2011. Numerical ecology with R. Springer Science+Business Media.
- BOUCHER, D. H., S. JAMES AND K. H. KEELER. 1982. The Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- BREED, G. A. ET AL. 2017. Sustained disruption of narwhal habitat use and behavior in the presence of Arctic killer whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:2628–2633.
- BRZEZIŃSKI, M., P. IGNATIUK, M. ŻMIHORSKI, AND A. ZALEWSKI. 2018. An invasive predator affects habitat use by native prey: American mink and water vole co-existence in riparian habitats. *Journal of Zoology* 304:109–116.
- BUCKLAND, S. T., E. A. REXSTAD, T. A. MARQUES, AND C. S. OEDEKOVEN. 2015. Distance sampling: methods and applications. Springer Ed. New York, NY, USA.
- CADIEUX, M.-C., G. GAUTHIER, C. A. GAGNON, J. BÊTY, D. BERTEAUX, AND E. LÉVESQUE. 2008. Monitoring the environmental and ecological impacts of climate change on Bylot Island, Sirmilik National Park.
- CAMPBELL, T. K. F., T. C. LANTZ, R. H. FRASER, AND D. HOGAN. 2021. High Arctic vegetation change mediated by hydrological conditions. *Ecosystems* 24:106–121.
- CASEY, T. M. 1981. Nest insulation: Energy savings to brown lemmings using a winter nest. *Oecologia* 50:199–204.
- CEDERLUND, G. N., AND H. OKARMA. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *Journal of Wildlife Management* 52:336–343.
- ČERVINKA, J., M. ŠÁLEK, E. PADYŠÁKOVÁ, AND P. ŠMILAUER. 2013. The effects of local and landscape-scale habitat characteristics and prey availability on corridor use by carnivores: A comparison of two contrasting farmlands. *Journal for Nature Conservation* 21:105–113.
- CHANCE, D. P., J. R. MCCOLLUM, G. M. STREET, B. K. STRICKLAND, AND M. A. LASHLEY. 2020. Vegetation characteristics influence fine-scale intensity of habitat use by wild turkey and white-tailed deer in a loblolly pine plantation. *Basic and Applied Ecology* 43:42–51.

- COLBECK, S. C. 1982. An overview of seasonal snow metamorphism. *Reviews of Geophysics and Space Physics* 20:45–61.
- CRÊTE, M., J. P. OUELLET, J. P. TREMBLAY, AND R. ARSENAULT. 2001. Suitability of the forest landscape for coyotes in northeastern North America and its implications for coexistence with other carnivores. *Ecoscience* 8:311–319.
- DELLINGER, J. A., C. R. SHORES, A. CRAIG, M. R. HEITHAUS, W. J. RIPPLE, AND A. J. WIRSING. 2019. Habitat use of sympatric prey suggests divergent anti-predator responses to recolonizing gray wolves. *Oecologia* 189:487–500.
- DERKSEN, C., AND R. BROWN. 2012. Spring snow cover extent reductions in the 2008–2012 period exceeding climate model projections. *Geophysical Research Letters* 39:1–6.
- DOMINÉ, F., G. GAUTHIER, V. VIONNET, D. FAUTEUX, M. DUMONT, AND M. BARRERE. 2018. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science* 4:813–826.
- DUCHESNE, D., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2011. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia* 167:967–980.
- DUCLOS, I., E. LÉVESQUE, D. GRATTON, AND P.-A. BORDELEAU. 2006. Vegetation mapping of Bylot Island and Sirmilik National Park. Trois-Rivières, Québec, Canada.
- DUPUCH, A., D. W. MORRIS, AND W. D. HALLIDAY. 2014. Patch use and vigilance by sympatric lemmings in predator and competitor-driven landscapes of fear. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:299–308.
- EFFORD, M. G., D. L. BORCHERS, AND A. E. BYROM. 2009. Density estimation by spatially explicit capture-recapture: likelihood-based methods. *Environmental and Ecological Statistics* 3:255–269.
- EFFORD, M. 2020. secr: Spatially explicit capture-recapture. R package version 4.2.2. <https://CRAN.R-project.org/package=secur>.
- EHRICH, D., P. E. JORDE, C. J. KREBS, A. J. KENNEY, J. E. STACY, AND N. C. STENSETH. 2001a. Spatial structure of lemming populations (*Dicrostonyx groenlandicus*) fluctuating in density. *Molecular Ecology* 10:481–495.
- EHRICH, D., C. J. KREBS, A. J. KENNEY, AND N. CHR. STENSETH. 2001b. Comparing the genetic population structure of two species of arctic lemmings: more local differentiation in *Lemmus trimucronatus* than in *Dicrostonyx groenlandicus*. *Oikos* 94:143–150.
- ELMHAGEN, B., M. TANNERFELDT, P. VERUCCI, AND A. ANGERBJORN. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology London* 251:139–149.
- ELTON, C. 1966. The pattern of animal communities. Springer Science and Business Media. Methuen, London.
- ERLINGE, S. ET AL. 1999. Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palaeartic tundra. *Oecologia* 119:493–500

- EVERATT, K. T., L. ANDRESEN, AND M. J. SOMERS. 2015. The influence of prey, pastoralism and poaching on the hierarchical use of habitat by an apex predator. *African Journal of Wildlife Research* 45:187–196.
- FAUTEUX, D., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2015. Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology* 84:1412–1422.
- FAUTEUX, D., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2016. Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology* 97:3231–3241.
- FAUTEUX, D., G. GAUTHIER, AND M.-C. CADIEUX. 2018a. Estimating small mammal and winter nest densities using capture-recapture and distance sampling with R.
- FAUTEUX, D., G. GAUTHIER, M. J. MAZEROLLE, N. COALLIER, J. BÊTY, AND D. BERTEAUX. 2018b. Evaluation of invasive and non-invasive methods to monitor rodent abundance in the Arctic: *Ecosphere* 9, e02124.
- FAUTEUX, D., G. SLEVAN-TREMBLAY, G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2017. Feeding preference of brown lemmings (*Lemmus trimucronatus*) for plant parts of Arctic willow (*Salix arctica*). *Polar Biology* 40:2329–2334.
- FORMAN, R. T. T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10:133–142.
- FORTIER, D., M. ALLARD, AND Y. SHUR. 2007. Observation of rapid drainage system development by thermal erosion of ice wedges on Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes* 18:229–243.
- FRETWELL, S. D. 1968. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Journal of Nanoscience and Nanotechnology*:45–52.
- GARNICK, S., J. DI STEFANO, M. A. ELGAR, AND G. COULSON. 2014. Inter- and intraspecific effects of body size on habitat use among sexually-dimorphic macropodids. *Oikos* 123:984–992.
- GAUTHIER, G. ET AL. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience* 18:223–235.
- GAUTHIER, G. ET AL. 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 of London. Series B, Biological sciences* 368:20120482.
- GAUTHIER, G., M.-C. CADIEUX, P. LEGAGNEUX, J. LEFEBVRE, J. BÊTY, AND D. BERTEAUX. 2019. Population study of greater snow geese and its nesting habitat on Bylot Island, Nunavut in 2019: a progress report.
- GAUTHIER, G., J. BÊTY, J. F. GIROUX, AND L. ROCHEFORT. 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology* 44:119–129.
- GAUTHIER, G., L. ROCHEFORT, AND A. REED. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada* 23:253–259.

- GETZ, L. L. 1960. A population study of the vole, *Microtus pennsylvanicus*. *The American Naturalist* 64:392–405.
- GILG, O., I. HANSKI, AND B. SITTLER. 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302:866–868.
- GILG, O., B. SITTLER, AND I. HANSKI. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology* 15:2634–2652.
- GIROUX, M. A., D. BERTEAUX, N. LECOMTE, G. GAUTHIER, G. SZOR, AND J. BÊTY. 2012. Benefiting from a migratory prey: Spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* 81:533–542.
- GODIN, E., AND D. FORTIER. 2012. Geomorphology of a thermo-erosion gully, Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 49:979–986.
- GOMPPER, M. E. 2002. The ecology of northeast coyotes. *Wildlife Conservation Society* 17:1–47.
- GRENIER-POTVIN, A., J. CLERMONT, G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2021. Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: addressing intraspecific interactions, behavioural state and time. *Movement Ecology* 9:1–13.
- GRUYER, N. 2007. Étude comparative de la démographie de deux espèces de lemmings (*Lemmus sibericus* et *Dicrostonyx groenlandicus*), à l'île Bylot, Nunavut, Canada:94.
- GRUYER, N., G. GAUTHIER, AND D. BERTEAUX. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 86:910–917.
- GUYOT, C., R. ARLETTAZ, P. KORNER, AND A. JACOT. 2017. Temporal and spatial scales matter: circannual habitat selection by bird communities in Vineyardsa. *Plos One* 12:1–28.
- GYLLENBERG, M., G. SÖDERBACKA, AND S. ERICSSON. 1993. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model. *Mathematical Biosciences* 118(1):25–49.
- HAMEL, S., S. T. KILLENGREEN, J. A. HENDEN, N. G. YOCCOZ, AND R. A. IMS. 2013. Disentangling the importance of interspecific competition, food availability, and habitat in species occupancy: Recolonization of the endangered fennoscandian arctic fox. *Biological Conservation* 160:114–120.
- HANSEN, B. B., V. GRØTAN, R. AANES, B. SÆTHER, AND A. STIEN. 2013. Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the High Arctic. *Science* 339:313–315.
- HENDEN, J. A., R. A. IMS, N. G. YOCCOZ, R. SØRENSEN, AND S. T. KILLENGREEN. 2011. Population dynamics of tundra voles in relation to configuration of willow thickets in southern arctic tundra. *Polar Biology* 34:533–540.
- HODKINSON, I. D., N. R. WEBB, J. S. BALE, AND W. BLOCK. 1999. Hydrology, water availability and tundra ecosystem function in a changing climate: the need for a closer integration of ideas? *Global Change Biology* 5:359–369.

- HOLT, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species 124:377–406.
- HONDA, K., Y. NAKAMURA, M. NAKAOKA, W. H. UY, AND M. D. FORTES. 2013. Habitat use by fishes in coral reefs, seagrass beds and mangrove habitats in the Philippines. PLoS ONE 8:1–11.
- HÖRNFELDT, B. 2004. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. Oikos 107:376–392.
- HUITU, O., J. LAAKSONEN, T. KLEMOLA, AND E. KORPIMÄKI. 2008. Spatial dynamics of *Microtus* vole populations in continuous and fragmented agricultural landscapes. Oecologia 155:53–61.
- HUITU, O., J. LAAKSONEN, K. NORRDAHL, AND E. KORPIMÄKI. 2005. Spatial synchrony in vole population fluctuations - A field experiment. Oikos 109:583–593.
- HUITU, O., K. NORRDAHL, AND E. KORPIMÄKI. 2003. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations. Oecologia 135:209–220.
- HUTCHISON, C., ET AL. 2020. Seasonal food webs with migrations: multi-season models reveal indirect species interactions in the Canadian Arctic tundra. Philosophical Transactions of the Royal Society A – Physical Sciences A **378**: 20190354.
- IMS, R. A., AND H. P. ANDREASSEN. 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. Nature 408:194–196.
- IMS, R. A., J. A. HENDEN, AND S. T. KILLENGREEN. 2008. Collapsing population cycles. Trends in Ecology and Evolution 23:79–86.
- IMS, R. A., AND H. STEEN. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. Oikos 57:381–387.
- ISARD, A. 1986. Factors influencing soil moisture and plant community. Arctic and Alpine Research 18:83–96.
- JACKSON, T. P. 2000. Adaptation to living in an open arid environment: Lessons from the burrow structure of the two southern African whistling rats, *Parotomys brantsii* and *P. Littledalei*. Journal of Arid Environments 46:345–355.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61:65–71.
- KAUSRUD, K. L. ET AL. 2008. Linking climate change to lemming cycles. Nature 456:93–97.
- KAYS, R., A. CURTIS, AND J. J. KIRCHMAN. 2009. Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves. Biology Letters 6:89–93.
- KENDALL, B. E., O. N. BJØRNSTAD, J. BASCOMPTE, T. H. KEITT, AND W.F. FAGAN. 2000. Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. The American Naturalist 155(5):628–636.

- KOENIG, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution* 14:22–26.
- KOIVISTO, E., K. S. HOSET, O. HUITU, AND E. KORPIMÄKI. 2018. Habitat use of coexisting *Microtus* vole species under competition and predation risk. *Canadian Journal of Zoology* 96:237–244.
- KORSLUND, L., AND H. STEEN. 2006. Small rodent winter survival: Snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology* 75:156–166.
- KREBS, C. J. ET AL. 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 80:1323–1333.
- KREBS, C. J. ET AL. 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 81:827–843.
- KREBS, C. J. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: The ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:481–489.
- KREBS, C. J. ET AL. 2012. Are lemming winter nest counts a good index of population density? *Journal of Mammalogy* 93:87–92.
- KREBS, C. J., R. BOONSTRA, S. GILBERT, D. REID, A. J. KENNEY, AND E. J. HOFER. 2011a. Density estimation for small mammals from livetrapping grids: Rodents in northern Canada. *Journal of Mammalogy* 92:974–981.
- KREBS, C. J., AND J. H. MYERS. 1974. Population Cycles in Small Mammals. *Advances in Ecological Research* 8:267–399.
- KUREK, K. ET AL. 2018. Habitat use of the Aesculapian snake at different spatial scales. *Journal of Wildlife Management* 82:1746–1755.
- LAMARRE, J. F., P. LEGAGNEUX, G. GAUTHIER, E. T. REED, AND J. BÊTY. 2017. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere* 8:1–13.
- LASHLEY, M. A., M. C. CHITWOOD, R. KAYS, C. A. HARPER, C. S. DEPERNO, AND C. E. MOORMAN. 2015. Prescribed fire affects female white-tailed deer habitat use during summer lactation. *Forest Ecology and Management* 348:220–225.
- LATOMBE, G., D. FORTIN, AND L. PARROTT. 2014. Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolf. *Journal of Animal Ecology* 83:185–198.
- LEE, E. J., W. S. LEE, AND S. J. RHIM. 2008. Characteristics of small rodent populations in post-fire silvicultural management stands within pine forest. *Forest Ecology and Management* 255:1418–1422.
- LEGAGNEUX, A. P. ET AL. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93:1707–1716.
- LEVIN, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967.



- LIEBHOLD, A., W. D. KOENIG, AND O. N. BJØRNSTAD. 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:467–490.
- LIMA, M., N. C. STENSETH, AND F. M. JAKSIC. 2002. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters* 5:273–284.
- MACLEAN, S. F., JR. B. M. FITZGERALD, AND F. A. PITELKA. 1974. Population cycles in Arctic lemmings: winter reproduction and predation by weasels. *Arctic and Alpine Research* 6:1–12.
- MANDELIK, Y., R. WINFREE, T. NEESON, AND C. KREMEN. 2012. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecological Applications* 22:1535–1546.
- MARTIN, J. A., W. E. PALMER, S. MICHAEL JUHAN, AND J. P. CARROLL. 2012. Wild Turkey habitat use in frequently-burned pine savanna. *Forest Ecology and Management* 285:179–186.
- MCDONALD, P. J., A. D. GRIFFITHS, C. E. M. NANO, C. R. DICKMAN, S. J. WARD, AND G. W. LUCK. 2015. Landscape-scale factors determine occupancy of the critically endangered central rock-rat in arid Australia: The utility of camera trapping. *Biological Conservation* 191:93–100.
- MCKINNON, L., D. BERTEAUX AND J. BÉTY. 2014. Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk* 131(4):619–628.
- MELIN, M., J. MATALA, L. MEHTÄTALO, J. PUSENIUS, AND P. PACKALEN. 2016. Ecological dimensions of airborne laser scanning - Analyzing the role of forest structure in moose habitat use within a year. *Remote Sensing of Environment* 173:238–247.
- MERRITT, J. F., M. LIMA, AND F. BOZINOVIC. 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos*, 94:5058–514.
- MILLER DL, REXSTAD E, THOMAS L, MARSHALL L, LAAKE JL, 2019. Distance Sampling in R. *Journal of Statistical Software* 89:18–28.
- MORRIS, D. W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone, small mammal faunas. *Canadian Journal of Zoology* 62:1540–1547.
- MORRIS, D. W., D. L. DAVIDSON, AND C. J. KREBS. 2000. Measuring the ghost of competition: Insights from density-dependent habitat selection on the co-existence and dynamics of lemmings. *Evolutionary Ecology Research* 2:41–67.
- MORRIS, D. W., D. E. MOORE, S. B. ALE, AND A. DUPUCH. 2011. Forecasting ecological and evolutionary strategies to global change: An example from habitat selection by lemmings. *Global Change Biology* 17:1266–1276.
- MYRBERGET, S. 1973. Geographical synchronism of cycles of small rodents in Norway. *Oikos* 24: 220-224
- MYSTERUD, A., AND R. A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79:1435-1441

- MYSTERUD, A., B. K. VIKE, E. L. MEISINGSET, AND I. M. RIVRUD. 2017. The role of landscape characteristics for forage maturation and nutritional benefits of migration in red deer. *Ecology and Evolution* 7:4448–4455.
- NAUGHTON, D. 2016. Histoire naturelle des mammifères du Canada. Musée canadien de la nature. Michel Quintin Ed., pp.134–137 and 122–125. Waterloo, Québec.
- NIFONG, J. C., AND B. SILLIMAN. 2017. Abiotic factors influence the dynamics of marine habitat use by a highly mobile “freshwater” top predator. *Hydrobiologia* 802:155–174.
- OKSANEN, T., AND H. HENTTONEN. 1996. Dynamics of voles and small mustelids in the taiga landscape of northern Fennoscandia in relation to habitat quality. *Ecography* 19:432–443.
- OKSANEN, T., M. SCHNEIDER, U. RAMMUL, P. HAMBAC, AND M. AUNAPUU. 1999. Population fluctuations of voles in North Fennoscandian tundra: contrasting dynamics in adjacent areas with different habitat composition. *Nordic Society Oikos* 86:463–478.
- OLOFSSON, J., TOMMERVIK, H., AND CALLAGHAN, T. V. 2012. Vole and lemming activity observed from space. *Nature Climate Change* 2:880–883.
- OLOFSSON, J., OKSANEN, L., OKSANEN, T., TUOMI, M., HOSET, K. S., VIRTANEN, R., AND KYRO, K. 2014. Long-term experiments reveal strong interactions between lemmings and plants in the Fennoscandian highland tundra. *Ecosystems* 17:606–615.
- ORIAN, G. H., AND J. F. WITTENBERGER. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137: S29–S49.
- PEDLAR, J. H., L. FAHRIG, AND H. G. MERRIAM. 1997. Raccoon habitat use at 2 spatial scales. *The Journal of Wildlife Management* 61:102–112.
- PERREAULT, N., E. LÉVESQUE, D. FORTIER, AND L. J. LAMARQUE. 2016. Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences* 13:1237–1253.
- PIROTTA, E., J. M. BROTONS, M. CERDÀ, S. BAKKERS, AND L. E. RENDELL. 2020. Multi-scale analysis reveals changing distribution patterns and the influence of social structure on the habitat use of an endangered marine predator, the sperm whale *Physeter macrocephalus* in the Western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 155.
- PITELKA, F. A., AND G. O. BATZLI. 2007. Population cycles of lemmings near Barrow, Alaska: A historical review. *Acta Theriologica* 52:323–336.
- POIRIER, M., D. FAUTEUX, G. GAUTHIER, F. DOMINÉ AND J.F. LAMARRE. 2021. Snow hardness impacts intranivean locomotion of arctic small mammal. *Ecosphere* (in press)
- POIRIER, M., G. GAUTHIER, AND F. DOMINÉ. 2019. What guides lemmings movements through the snowpack? *Journal of Mammalogy* 100:1416–1426.
- POMEROY, J. W., AND E. BRUN. 2001. Physical properties of snow. Pp. 45–126 in *Snow ecology: An interdisciplinary examination of snow-covered ecosystems*.

- POST, E., AND M. C. FORCHHAMMER. 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature* 420:168–171.
- POST, E., AND M. C. FORCHHAMMER. 2004. Spatial synchrony of local populations has increased in association with the recent Northern Hemisphere climate trend. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:9286–9290.
- PREDAVEC, M., AND C. R. DICKMAN. 1994. Population dynamics and habitat use of the long-haired rat (*Rattus villosissimus*) in South-western Queensland. *Wildlife Research* 21:57–65.
- PREDAVEC, M., AND C. J. KREBS. 2000. Microhabitat utilisation, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology* 78:1885–1890.
- PRUGH, L. R., AND J. S. BRASHARES. 2012. Partitioning the effects of an ecosystem engineer: Kangaroo rats control community structure via multiple pathways. *Journal of Animal Ecology* 81:667–678.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2021. QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R CORE TEAM, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RANTA, E., V. KAITALA, J. LINDSTROM, AND E. HELLE. 1997. The moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos* 78:136–142.
- REID, D. G. ET AL. 2012. Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia* 168:935–946.
- REID, D. G., C. J. KREBS, AND A. KENNEY. 1995. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality. *Oikos* 73:387–398.
- RICKBEIL, G. J. M., T. HERMOSILLA, N. C. COOPS, J. C. WHITE, M. A. WULDER, AND T. C. LANTZ. 2018. Changing northern vegetation conditions are influencing barren ground caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) post-calving movement rates. *Journal of Biogeography* 45:702–712.
- RODER, S. ET AL. 2020. Deer density drives habitat use of establishing wolves in the Western European Alps. *Journal of Applied Ecology* 57:995–1008.
- RODGERS, A. R., AND M. C. LEWIS. 1985. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): food preferences. *Canadian Journal of Zoology* 63:1161–1173.
- RODGERS, A. R., AND M. C. LEWIS. 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): Demography, home range, and habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 64:2717–2727.
- SAAB, V. 1999. Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forests: A hierarchical analysis. *Ecological Applications* 9:135–151.
- SAETNAN, E. R., J. O. GJERSHAUG, AND G. O. BATZLI. 2009. Habitat use and diet composition of Norwegian lemmings and field voles in Central Norway. *Journal of Mammalogy* 90:183–188.

- SCHAEFER, J. A., AND F. MESSIER. 1995. Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by muskoxen. *Ecography* 18:333–344.
- SCHMIDT, N. M. ET AL. 2012. Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:4417–4422.
- SCHMIDT, N. M., F. M. VAN BEEST, A. DUPUCH, L. H. HANSEN, J. PIERRE, AND D. W. MORRIS. 2021. Long-term patterns in winter habitat selection, breeding and predation in a density-fluctuating, high Arctic lemming population. *Oecologia* 195:927–935.
- SELONEN, V. ET AL. 2019. Population fluctuations and spatial synchrony in an arboreal rodent. *Oecologia* 191:861–871.
- SHENBROT, G., B. KRASNOV, AND S. BURDELOV. 2010. Long-term study of population dynamics and habitat selection of rodents in the Negev Desert. *Journal of Mammalogy* 91:776–786.
- SIKES, R. S. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97:663–688.
- SIMONETTI, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central chile. *Nordic Society Oikos* 56:309–318.
- SMOL, J. P., AND M. S. V. DOUGLAS. 2007. Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:12395–12397.
- SOININEN, E. M. ET AL. 2013. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content. *Polar Biology* 36:1069–1076.
- SOININEN, E. M., G. GAUTHIER, F. BILODEAU, AND D. BERTEAUX. 2015. Highly overlapping winter diet in two sympatric lemming species revealed by DNA metabarcoding. *Plos One* 10:1–18.
- SOKAL, R. R. 1986. Spatial data analysis and historical processes. In Diday E., et al. (eds) *Data analysis and informatics IV*, pp. 29–43. North-Holland, Amsterdam.
- SOLONEN, T. AND P. AHOLA. 2010. Intrinsic and extrinsic factors in the dynamics of local small-mammal populations. *Canadian Journal of Zoology* 88:178–185.
- STENSETH, N. C. ET AL. 2004. The effect of climatic forcing on population synchrony and genetic structuring of the Canadian lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:6056–6061.
- STENSETH, N. C., O. N. BJORNSTAD, AND T. SAITOH. 1996. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263:1117–1126.
- SULLIVAN, T. P., D. S. SULLIVAN, AND J. H. RAH SULLIVAN. 2017. Mammalian responses to windrows of woody debris on clearcuts: Abundance and diversity of forest-floor small mammals and presence of small mustelids. *Forest Ecology and Management* 399:143–154.

- SUMMERS, R. W. 1986. Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *branta bernicla bemicla* in relation to lemming cycles. *Bird Study* 33:105–108.
- SUMMERS, R. W., L. G. UNDERHILL, AND J. SYROECKOVSKI. 1998. The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* 21:573–580.
- SUNDELL, J. ET AL. 2004. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators. *Journal of Animal Ecology* 73:167–178.
- SUNDELL, J. 2006. Experimental tests of the role of predation in the population dynamics of voles and lemmings. *Mammal Review* 36:107–141.
- SUNDELL, J., C. CHURCH, AND O. OVASKAINEN. 2012. Spatio-temporal patterns of habitat use in voles and shrews modified by density, season and predators. *Journal of Animal Ecology* 81:747–755.
- SVENDSEN, G. E. 1976. Structure and location of burrows of yellow-bellied marmot. *The Southwestern Naturalist* 20:487–494.
- TERRAUBE, J. ET AL. 2015. Coping with fast climate change in northern ecosystems: Mechanisms underlying the population-level response of a specialist avian predator. *Ecography* 38:690–699.
- TERRIEN, A. J. ET AL. 2014a. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* 95:56–67.
- TERRIEN, J. F., G. GAUTHIER, D. PINAUD, AND J. BÉTY. 2014b. Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: A specialized predator exploiting a pulsed resource. *Journal of Avian Biology* 45:536–544.
- TURCHIN, P., L. OKSANEN, P. EKERTHOLM, T. OKSANEN, AND H. HENTTONEN. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature* 405:562–565.
- TURKIA, T. ET AL. 2020. Large-scale spatial synchrony in red squirrel populations driven by a bottom-up effect. *Oecologia* 192:425–437.
- LE VAILLANT, M., R. ERLANDSSON, B. ELMHAGEN, B. HÖRNFELDT, N. E. EIDE, AND A. ANGERBJÖRN. 2018. Spatial distribution in Norwegian lemming *Lemmus lemmus* in relation to the phase of the cycle. *Polar Biology* 41:1391–1403.
- VIRTANEN, R. J., P. A. LUNDBERG, J. MOEN, AND L. OKSANEN. 1997. Topographic and altitudinal patterns in plant communities on European arctic islands. *Polar Biology* 17:95–113.
- VIRTANEN, R., HENTTONEN, H., AND LAINE, K. 1997. Lemming grazing and structure of a snowbed plant community - A long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos* 79:155-166
- WALVOORD, M. A., AND B. L. KURYLYK. 2016. Hydrologic impacts of thawing permafrost-A review. *Vadose Zone Journal* 15:vzj2016.01.0010.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397.

- WINNIE, J., AND S. CREEL. 2017. The many effects of carnivores on their prey and their implications for trophic cascades, and ecosystem structure and function. *Food Webs* 12:88–94.
- WOO, M. K., AND K. L. YOUNG. 2006. High Arctic wetlands: Their occurrence, hydrological characteristics and sustainability. *Journal of Hydrology* 320:432–450.
- YOUNG, K. L., M. K. WOO, AND S. A. EDLUND. 1997. Influence of local topography, soils, and vegetation on microclimate and hydrology at a High Arctic site, Ellesmere Island, Canada. *Arctic and Alpine Research* 29:270–284.
- ZHU, C., R. H. BYRD, AND P. LU. 1994. L-BFGS-B: a limited memory FORTRAN code for solving bound constrained optimization problems. *ACM Transactions on Mathematical Software*:1–17.

## Annexe A – Tableaux supplémentaires

**Table 1.S1** Candidate models used to examine the influence of habitat variables on brown lemming densities, the response variable, and their number of parameters (K). The session was included as a variable in all models and its influence on detection probabilities ( $g_0$ ) and movement parameters ( $\sigma$ ) was tested.

Model ID	Independent variables	K	Model description
Hydrology	Drainage + Water	23	Influence of drainage, water cover or both on densities in July and August.
	Water	22	
	Drainage	22	
Pedology	Soil_hard + Depth_Act + Org_Mat	24	Influence of soil hardness, depth of active layer, organic matter cover or a combination of those on densities.
	Soil_hard + Depth_Act	23	
	Soil_hard	22	
	Depth_Act	22	
	Org_Mat	22	
Topography	Humm + Linear_crack_length	23	Influence of hummock abundance, hummock height, linear crack length aspect or a combination of those on densities.
	Humm + Humm_height + Aspect	24	
	Humm	22	
	Humm_height	22	
	Aspect	22	
	Linear_crack_length	22	
Vegetation	Sphagnum_Lichen + Other_Mosses	24	Influence of <i>Polytrichum</i> spp., <i>Aulacomnium</i> spp., <i>Sphagnum</i> /lichen, other mosses, willows, <i>Cassiope tetragona</i> , herbaceous plants or a combination of those on densities.
	Willows + Herbaceous	23	
	Aulacomnium + Polytrichum	23	
	Sphagnum_Lichen	22	
	Other_Mosses	22	
	Cassiope	22	
	Aulacomnium	22	
	Polytrichum	22	
	Willows	22	
	Herbaceous	22	

**Table 1.S2** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the wet trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters ( $K$ ), the log-likelihood ( $\log\text{Lik}$ ), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and the model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables.

Period	Model variables	$K$	$\log\text{Lik}$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$
June	<b>Willows</b> + Session	22	-1422.94	0	0.27
	<b>Willows</b> + Herbaceous + Session	23	-1422.14	0.94	0.17
	<b>Humm</b> + Session	22	-1423.43	0.97	0.17
	<b>Humm</b> + Linear_crack_length + Session	23	-1421.77	3.28	0.05
	session	21	-1426.65	4.90	0.02
July	<b>Water</b> + Session	22	-3774.22	0	0.21
	Sphagnum_Lichen + Session	22	-3774.88	1.32	0.11
	Herbaceous + Session	22	-3774.99	1.52	0.10
	Drainage + <b>Water</b> + Session	23	-3774.13	2.06	0.08
	Sphagnum_Lichen + Other_mosses + Session	23	-3774.18	2.16	0.07
	Session	21	-3776.52	2.35	0.07
	Aulacomnium + Session	22	-3776.07	3.68	0.03
	Humm_height + Session	22	-3776.13	3.82	0.03
	Humm + Session	22	-3776.20	3.95	0.03
August	session	21	-2523.78	0	0.11
	Polytrichum + Session	22	-2522.82	0.41	0.09
	Other_mosses + Session	22	-2522.82	0.41	0.09
	Soil_hard + Session	22	-2523.0	0.77	0.07
	Depth_Act + Session	22	-2523.08	0.92	0.07
	Linear_crack_length + Session	22	-2523.14	1.03	0.06
	Humm + Session	22	-2523.18	1.13	0.06
	Org_Mat + Session	22	-2523.19	1.15	0.06
	Soil_hard + Depth_Act + Session	23	-2522.27	1.65	0.05
	Drainage + Session	22	-2523.45	1.66	0.05
	Humm_height + Session	22	-2523.48	1.73	0.05
	Aulacomnium + Polytrichum + Session	23	-2522.37	1.85	0.04
	Water + Session	22	-2523.65	2.07	0.04
	Aulacomnium + Session	22	-2523.67	2.11	0.04
	Soil_hard + Depth_Act + Org_Mat + Session	24	-2521.33	2.13	0.04
	Sphagnum_lichen + Session	22	-2523.76	2.28	0.03
	Sphagnum_lichen + Other_mosses + Session	23	-2522.80	2.71	0.03
	Humm + Linear_crack_length + Session	23	-2523.15	3.41	0.02
	Drainage + Water + Session	23	-2523.38	3.87	0.02

Note: The effect of Session on  $g_0$  (detection probability relative to center of home ranges) and  $\sigma$  (animal movement; spatial scale parameter of the half-normal detection model) is present in every model.



**Table 1.S3** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the mesic trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters ( $K$ ), the log-likelihood ( $\log\text{Lik}$ ), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables.

Period	Model variables	$K$	$\log\text{Lik}$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$
June	<b>Drainage</b> + Session	19	-1672.08	0	0.85
	Humm + Humm_height + <b>Aspect</b> + Session	21	-1671.38	3.53	0.15
	Session	18	-1687.84	28.40	0.00
July	<b>Drainage</b> + Session	22	-2786.55	0	0.90
	Session	21	-2795.30	15.19	0.00
August	<b>Drainage</b> + Session	22	-2273.81	0	0.98
	Session	21	-2288.60	27.22	0.00

Note: The effect of Session on  $g_0$  (detection probability relative to center of home ranges) and  $\sigma$  (animal movement; spatial scale parameter of the half-normal detection model) is present in every model.

**Table 1.S4** Best ranked models testing for relationships between brown lemming density and habitat variables in the predator enclosure trapping grid at each trapping period. The table shows the number of model parameters ( $K$ ), the log-likelihood ( $\log\text{Lik}$ ), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and model weights ( $w_i$ ) for all models with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the model without any habitat effect (Session). Variables in bold are statistically significant based on their 95% confidence interval (see Table 1.2). See Table 1.A1 for definition of variables.

Period	Model variables	$K$	$\log\text{Lik}$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$
June	<b>Aspect</b> + Session	13	-989.07	0	0.38
	<b>Aspect</b> + Humm_height + Session	14	-988.26	1.02	0.23
	<b>Polytrichum</b> + Session	13	-990.44	2.57	0.10
	Session	12	-992.26	3.81	0.06
July	<b>Drainage</b> + Session	13	-1794.27	0	0.39
	<b>Sphagnum_Lichen</b> + Session	13	-1794.92	1.29	0.20
	<b>Aspect</b> + Session	13	-1795.41	2.27	0.12
	Session	12	-1798.29	5.71	0.02
August	<b>Aspect</b> + Session	13	-2259.52	0	0.51
	<b>Aspect</b> + Humm_height + Session	14	-2259.06	1.31	0.26
	Session	12	-2263.51	5.75	0.03

Note: The effect of session on  $g_0$  (detection probability relative to center of home ranges) and  $\sigma$  (animal movement; spatial scale parameter of the half-normal detection model) is present in every model.

**Table 2.S1** Number of transects sampled for lemming winter nests at each site according to habitat type and year at Bylot Island. The table also shows the area of each minimum convex polygons used to estimate plant community cover at each site (Area).

Site	Area (km <sup>2</sup> )	Habitat type	2015	2016	2017	2018	2019
A	15.04	Mesic	20	20	20	20	20
		Riparian	20	20	20	20	20
B	10.97	Mesic	5	15	17	17	17
		Riparian	5	5	5	5	6
C	8.67	Mesic	10	8	10	10	10
		Riparian	10	10	9	10	10
D	6.88	Mesic	0	6	6	11	11
		Riparian	0	1	7	7	7
E	6.35	Mesic	5	8	11	11	11
		Riparian	5	5	0	7	7

**Table 2.S2** Description of the plant communities identified by Duclos et al. (2006) at our study sites at Bylot Island.

Plant community	Description
GramWetMeadow	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by mosses and hydrophilic graminoids (such as <i>Dupontia fisheri</i>, <i>Eriophorum</i> spp and <i>Carex aquatilis</i>)</li> <li>- Moss cover: 81%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 7%</li> <li>- Graminoid cover: 76%</li> <li>- Main microtopography: Polygons</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: &lt; 2%</li> <li>- Water table above the soil surface</li> <li>- Small lakes and ponds are common</li> </ul>
GramMoistMeadow	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by species of moist to mesic conditions (such as <i>Eriophorum triste</i>, <i>Carex</i> spp. and <i>Arctagrostis latifolia</i>)</li> <li>- Moss cover: 42%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 43%</li> <li>- Graminoid cover: 62%</li> <li>- Main microtopography: Hummocks and flat</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: 5%, 2% and 0.4% respectively</li> </ul>
MoistMeadow	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by <i>Poaceae</i> and <i>Juncaceae</i> typical of mesic conditions (such as <i>Arctagrostis latifolia</i>)</li> <li>- Shrubs; <i>Salix</i> spp., <i>Cassiope tetragona</i></li> <li>- Moss cover: 58%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 35%</li> <li>- Graminoid cover: 42%</li> <li>- Main microtopography: Hummocks</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: &lt; 2%</li> </ul>
MoistShrub	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by shrubs (<i>Salix</i> spp.)</li> <li>- Moss cover: 44%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 49%</li> <li>- Graminoid cover: 21%</li> <li>- Low graminoid cover &lt; 25%</li> <li>- High forb diversity (50 species)</li> <li>- Main microtopography: Hummocks</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: &lt; 2%</li> </ul>
GrassMesicMeadow	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by <i>Luzula nivalis</i> and <i>Saxifraga oppositifolia</i></li> <li>- High forbs cover</li> <li>- High vascular plants species richness (87 species)</li> </ul>

---

	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Moss cover: 32%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 20%</li> <li>- Graminoid cover: 26%</li> <li>- Main microtopography: Flat</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: 16%, 5% and 2%, respectively</li> </ul>
ShrubHeathDryas	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by dwarf-shrubs like <i>Dryas integrifolia</i>, <i>Salix</i> spp <i>arctica</i> and <i>Cassiope tetragona</i></li> <li>- Mesic-xeric to xeric plant community</li> <li>- Moss cover: 17%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 60%</li> <li>- Graminoid cover: 7%</li> <li>- Main microtopography: Hummocks and flat</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: 11%, 5% and 1%, respectively</li> </ul>
ShrubHeathCass	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dominated by dwarf-shrubs such as <i>Cassiope tetragona</i> and <i>Salix reticulata</i></li> <li>- Moss cover: 50%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 54%</li> <li>- Graminoid cover: 25%</li> <li>- Mesic plant community</li> <li>- More moisture than Shrub Heath-Tundra</li> <li>- Main microtopography: Hummocks and flat</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: &lt; 2%</li> </ul>
ShrubHeathVacc	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Hight cover of dwarf-shrubs like <i>Vaccinium uliginosum</i>, <i>Dryas integrifolia</i>, <i>Salix</i> spp, and <i>Cassiope tetragona</i></li> <li>- Moss cover: 36%</li> <li>- Dwarf-Shrub cover: 63%</li> <li>- Graminoid cover: 21%</li> <li>- Mesic to Xeric plant community</li> <li>- Presence of biological crust</li> <li>- Main microtopography: Hummocks</li> <li>- Gravel, stones and rocks cover: 3%, 5% and 11%, respectively</li> </ul>

---

**Table 2.S3** Results of the analysis testing the relationship between the proportion of winter nests of brown lemming and sites (A (intercept), B, C, D, and E). The table shows the estimates (Estimate) and their lower and upper 95 % confidence intervals (lwr CI and upp CI). Estimates in bold are those with a 95% confidence interval that excludes 0.

Variable	Estimate	lwr CI	upp CI
Intercept	<b>0.54</b>	<b>0.12</b>	<b>0.97</b>
B	<b>-1.74</b>	<b>-2.52</b>	<b>-1.01</b>
C	-0.67	-1.37	0.02
D	<b>-1.74</b>	<b>-2.90</b>	<b>-0.74</b>
E	<b>-2.52</b>	<b>-3.69</b>	<b>-1.55</b>

**Table 2.S4** Ranked models testing for relationships between winter nest densities of brown lemmings (log-transformed) and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model ( $K$ ), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and the model weights ( $w_i$ ).

Model	$K$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	LogLik
PC1 <sup>1</sup> + Year + Habitat	8	0	0.292	-73.78
PolyAula <sup>2</sup> + Year + Habitat	8	0.03	0.288	-73.80
SoilHardness + Year + Habitat	8	1.24	0.157	-74.40
Sand <sup>3</sup> + SoilHardness + Year + Habitat	9	1.92	0.112	-73.22
PC1 + OrgMat <sup>4</sup> + Year + Habitat	9	2.72	0.075	-73.62
PC1 + Sand + Year + Habitat	9	2.81	0.072	-73.67
OrgMat + Year + Habitat	8	9.62	0.002	-78.59

<sup>1</sup>Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

<sup>2</sup>Proportion of transects having *Polytrichum* and/or *Aulacomnium* in their most abundant plant species.

<sup>3</sup>Sand cover.

<sup>4</sup>Organic matter cover.

**Table 2.S5** Ranked models testing for relationships between winter nest densities of collared lemmings (log-transformed) and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model ( $K$ ), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and the model weights ( $w_i$ ).

Model	$K$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	LogLik
PC1 <sup>1</sup> + Year + Habitat	8	0	0.345	-50.77
SoilHardness + Year + Habitat	8	0.30	0.297	-50.92
Sand <sup>2</sup> + SoilHardness + Year + Habitat	9	1.45	0.167	-49.97
PC1 + Sand + Year + Habitat	9	2.88	0.082	-50.68
PC1 + OrgMat <sup>3</sup> + Year + Habitat	9	2.98	0.078	-50.73
PolyAula <sup>4</sup> + Year + Habitat	8	6.22	0.015	-53.88

<sup>1</sup>Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

<sup>2</sup>Sand cover.

<sup>3</sup>Organic matter cover.

<sup>4</sup>Proportion of transects having *Polytrichum* and/or *Aulacomnium* in their most abundant plant species.



**Table 2.S6** Ranked models testing for relationships between the proportion of winter nests of brown lemmings and various habitat variables and year. Models presented are those with a  $\Delta\text{AICc} < 4$  and the following one. The table shows the number of parameters for each model ( $K$ ), the log-likelihood (LogLik), the difference in Akaike's Information Criterion between the current and the top-ranked model ( $\Delta\text{AICc}$ ) and the model weights ( $w_i$ ).

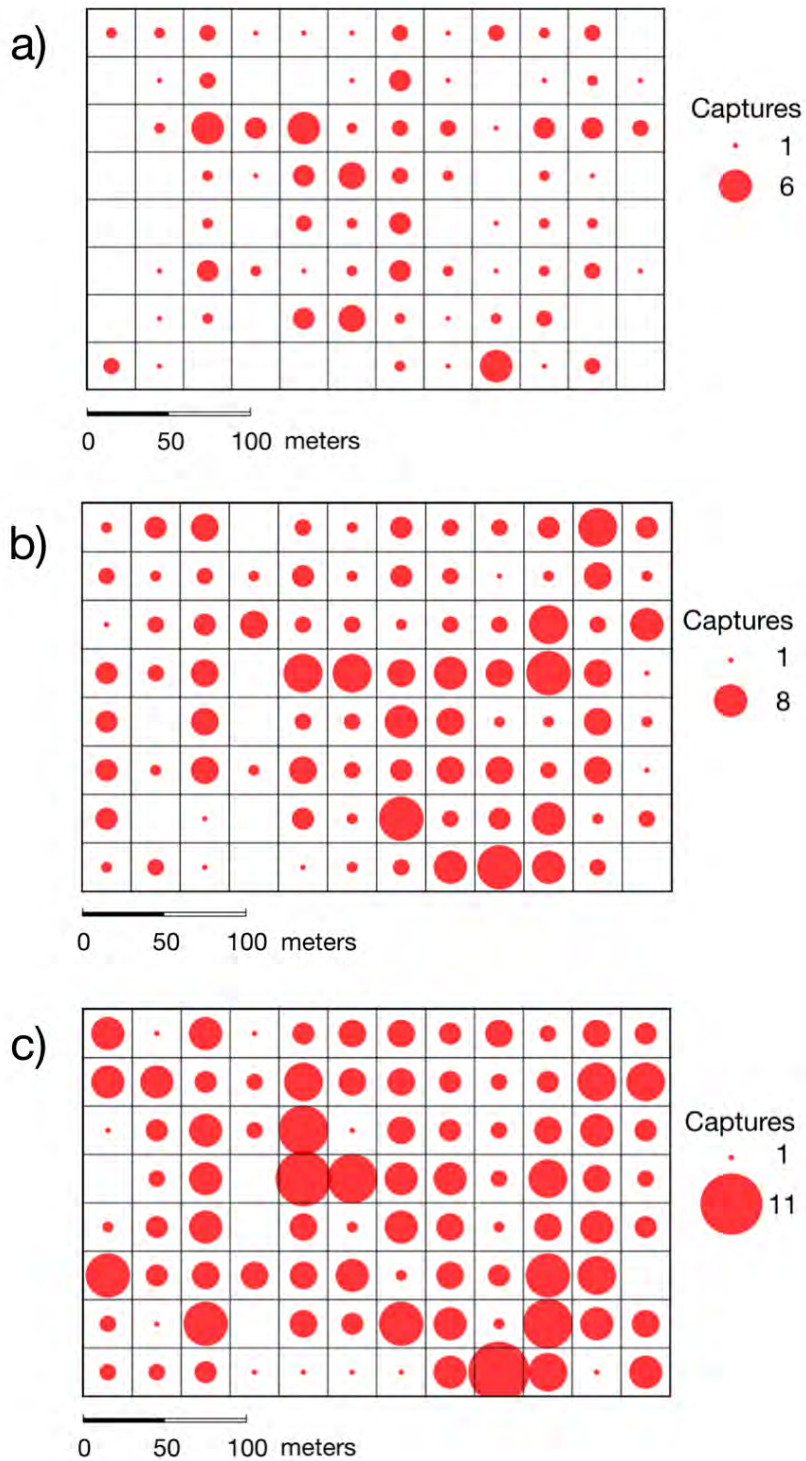
Model	$K$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	LogLik
PC1 <sup>1</sup> + OrgMat <sup>2</sup> + Year + Habitat	8	0	0.451	-115.78
PC1 + Sand <sup>3</sup> + Year + Habitat	8	0.95	0.28	-116.26
Sand + SoilHardness + Year + Habitat	8	1.26	0.24	-116.41
SoilHardness + Year + Habitat	7	6.83	0.015	-120.67

<sup>1</sup>Index of dryness of plant communities based on a principal component analysis of the plant communities (see results).

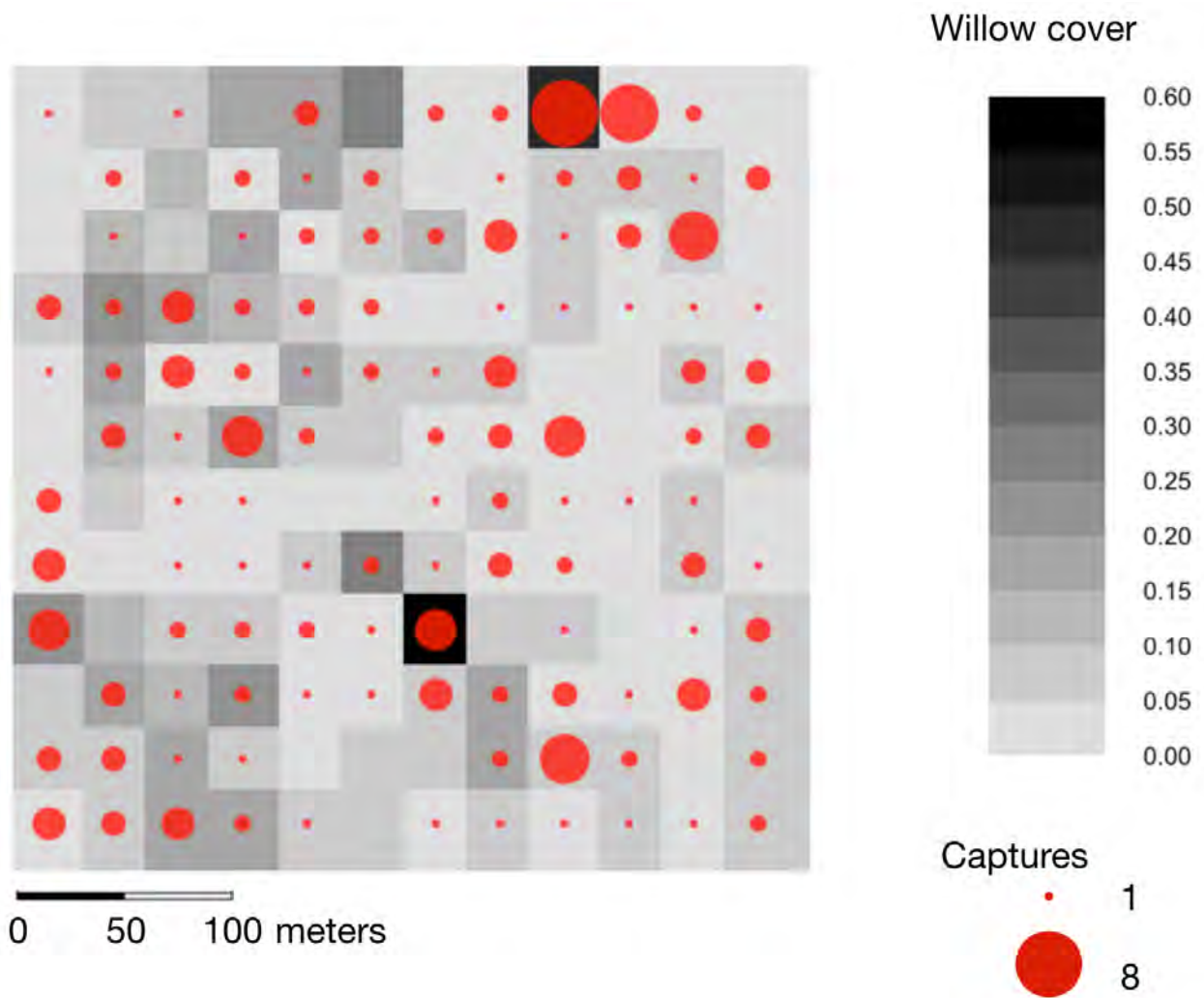
<sup>2</sup>Organic matter cover.

<sup>3</sup>Sand cover

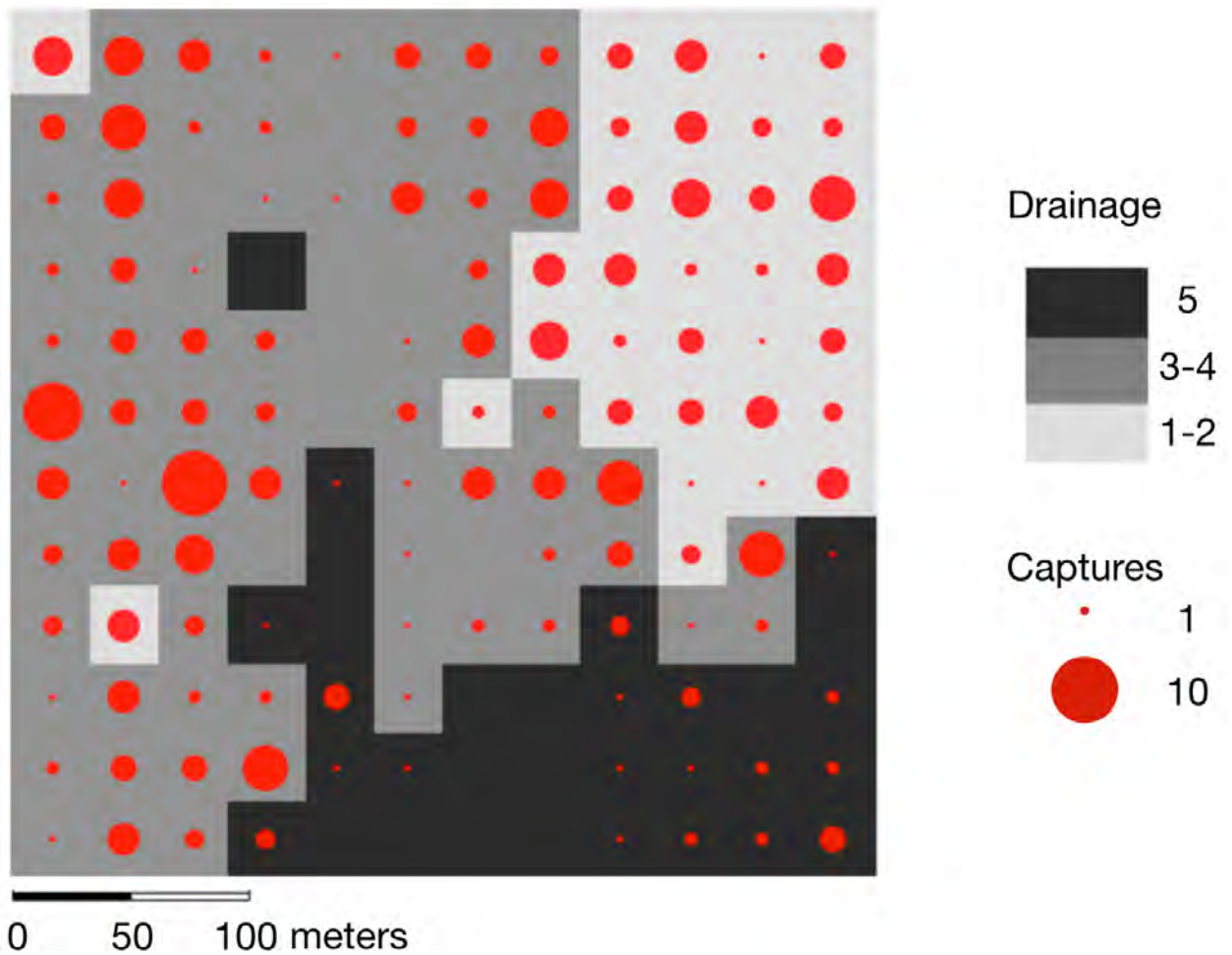
## Annexe B – Figures supplémentaires



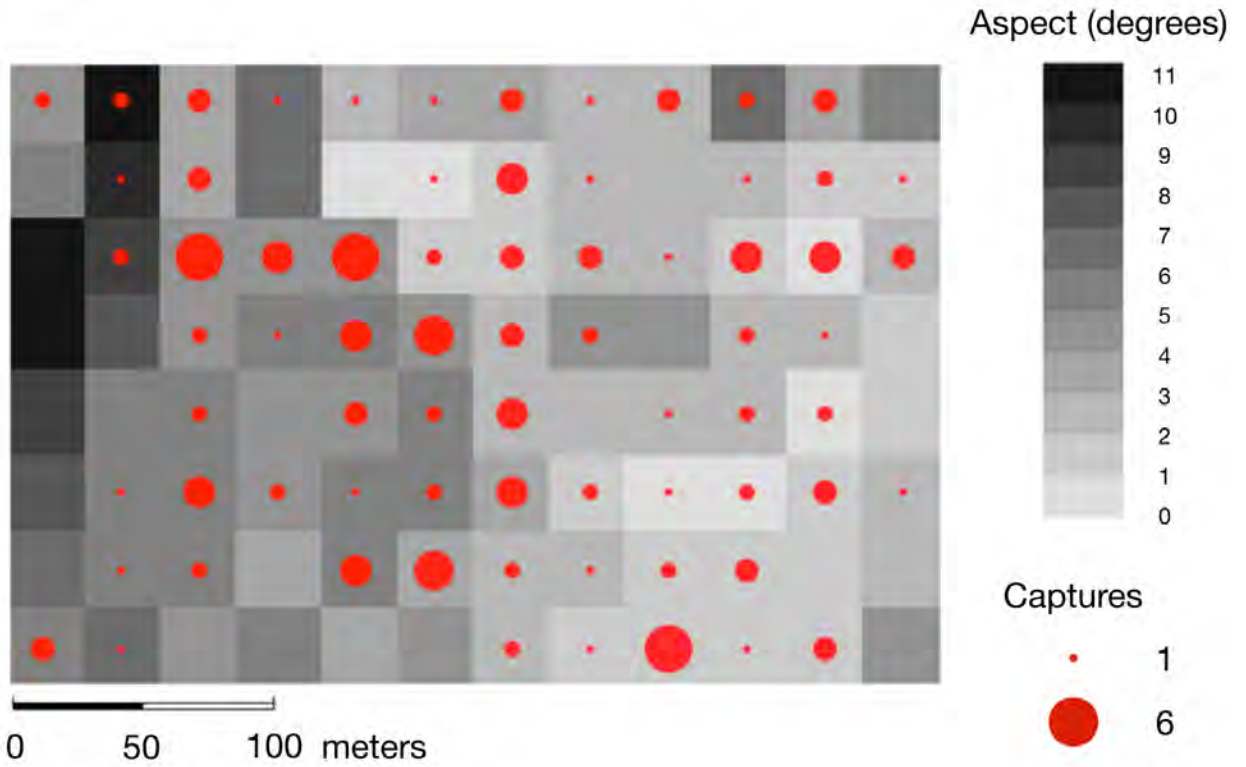
**Figure 1.S1** Total number of brown lemmings captured (red dots) at each trapping station in the predator enclosure grid in a) June, b) July and c) August, all years combined (i.e. 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island.



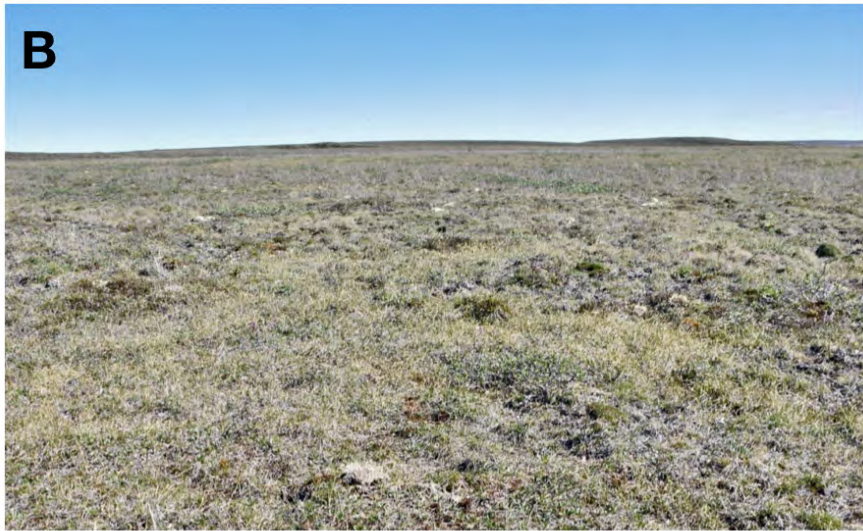
**Figure 1.S2** Heatmap showing willow cover (proportion) sampled in a 1-m x 1-m quadrat centred on for each trapping station in the wet grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured at each trapping station in June for all years combined (2008, 2010, 2011, 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island.



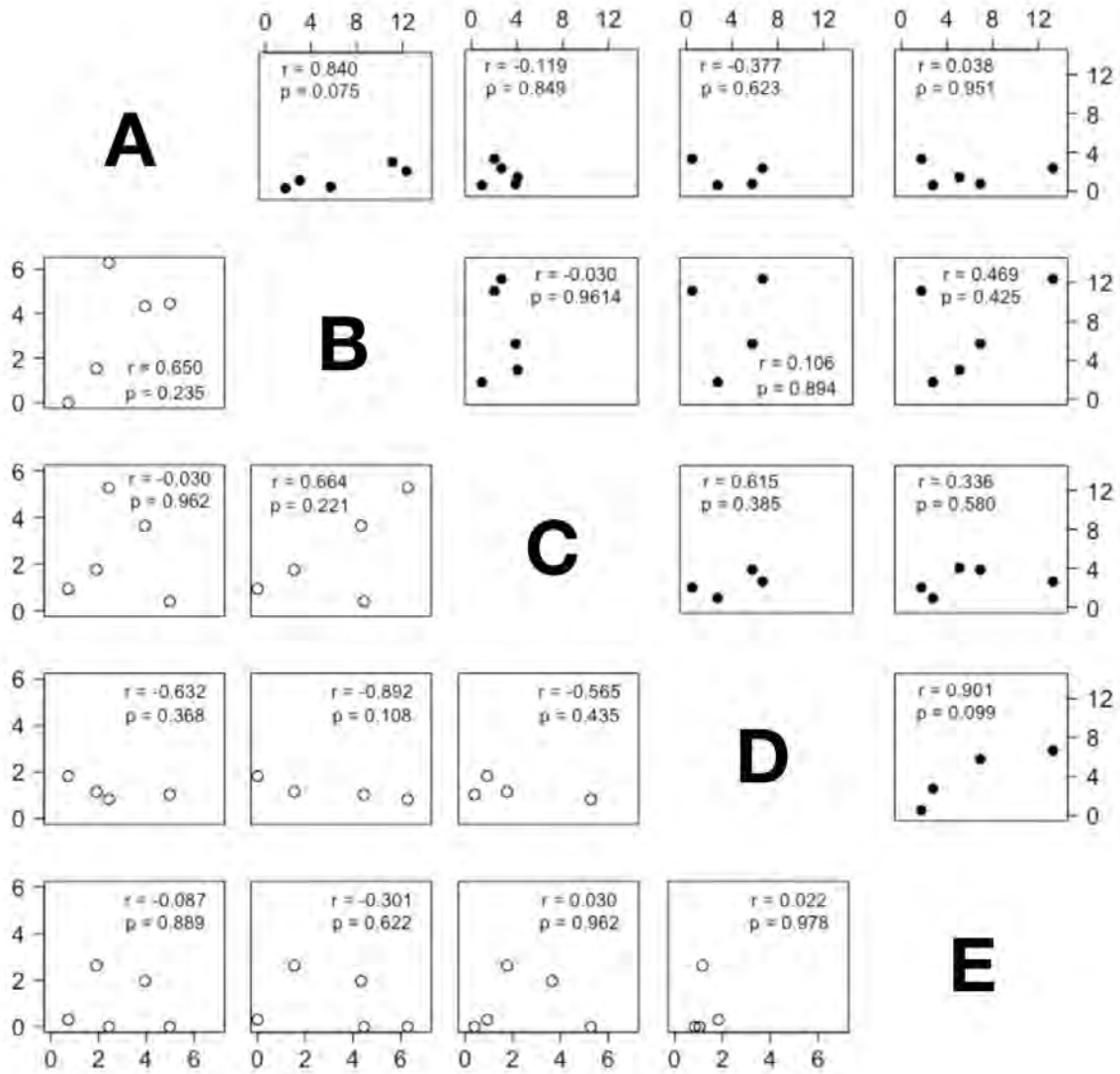
**Figure 1.S3** Heatmap showing the drainage from a scale of 1 and 2 (poorly drained) to 5 (well drained) for each trapping station of the mesic grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured in August for all years combined (2008, 2010, 2011, 2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island.



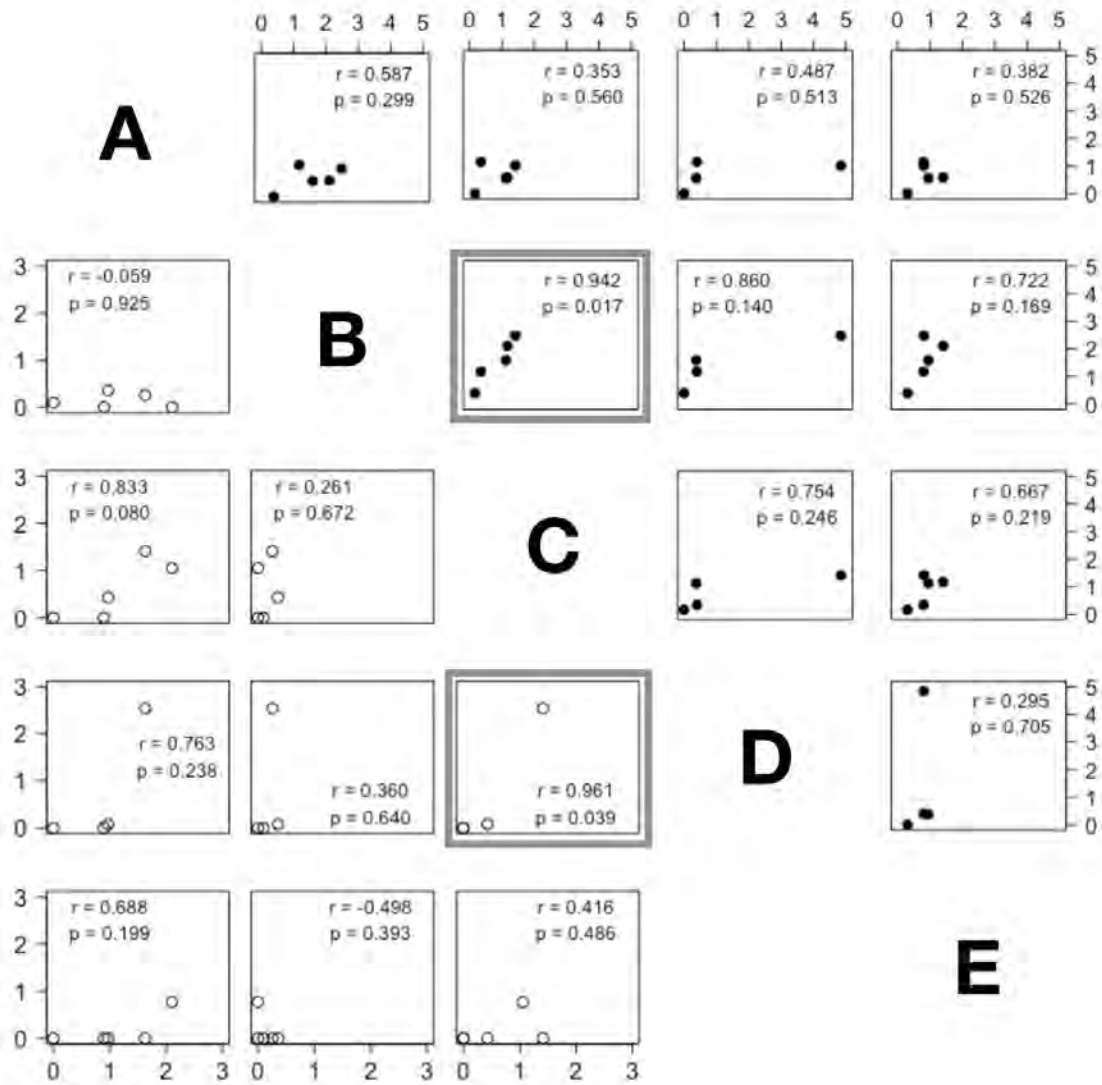
**Figure 1.S4** Heatmap showing the aspect (degrees) for each trapping station in the predator exclusion grid. The size of the red dots is proportional to the total number of brown lemmings captured at each trapping station in June for all years combined (2014, 2015, 2016, 2019) at Bylot Island.



**Figure 2.S1** Dominant habitat types at Bylot Island, NU, Canada: Wet (A), mesic (B) and riparian (C) habitats. (A – photo credit: Mathilde Poirier; B and C – photo credit: Marianne Valcourt)

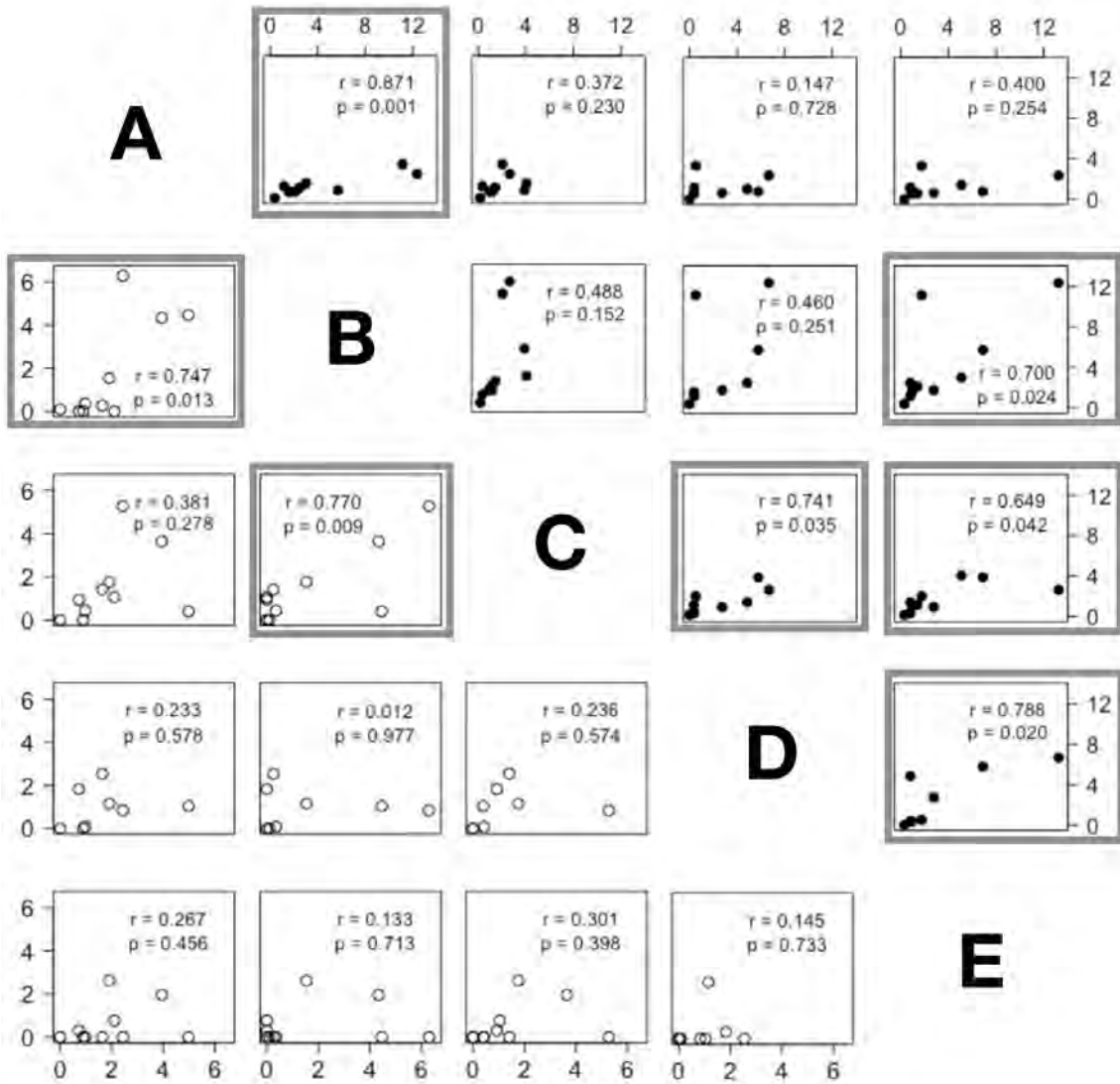


**Figure 2.S2** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in the riparian habitat at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown.

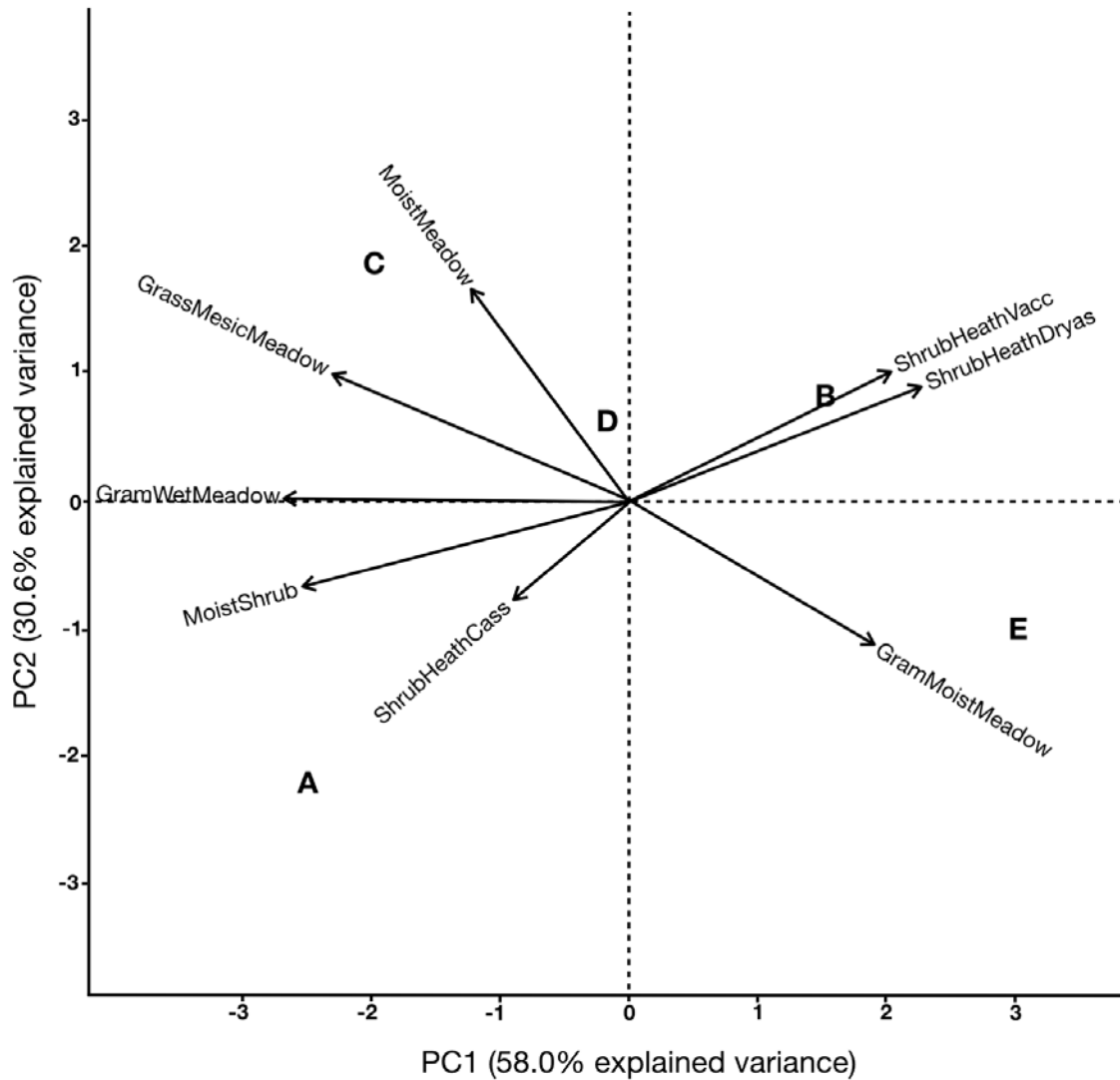


**Figure 2.S3** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in the mesic habitat at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown. Correlations with a significant p-value (< 0.05) are framed with a grey box.





**Figure 2.S4** Correlations of lemming winter nests densities (nest/ha) between each pair of sites (A, B, C, D, and E) in riparian and mesic habitats at Bylot Island, 2015-2019. Open circles represent brown lemmings, solid circles collared lemmings. The p-value (p) and the Pearson correlation coefficient (r) are shown. Correlation with a significant p-value (< 0.05) are framed with a grey box.



**Figure 2.S5** Principal component analysis (PCA) of the plant communities encountered across the 5 sites at Bylot Island (see Table 2.S7 for a description of plant communities). The first principal component (PC1) represents an index of dryness of plant communities from wet (negative values) to dry (positive values). Arrows indicate the position of each plant community and letters the position of each study site (A to E) on the two axes.