

IMPACTS DE LA VARIABILITÉ CLIMATIQUE  
SUR LES INTERACTIONS PRÉDATEUR-PROIE  
EN ARCTIQUE

THÈSE PRÉSENTÉE À LA FACULTÉ DES ÉTUDES SUPÉRIEURES  
ET DE LA RECHERCHE EN VUE DE L'OBTENTION DU DOCTORAT  
EN SCIENCES DE LA VIE

CLAIRE-CÉCILE JUHASZ

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE MONCTON

MAI 2020



---

*Aux femmes de ma vie qui m'insufflent le courage  
et qui m'ont toujours fait sentir que rien  
n'était jamais impossible ...*





---

## REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier mon directeur de thèse, Nicolas Lecomte, qui m'a offert cette opportunité incroyable de construire mon expérience de recherche au travers de notre collaboration pour mon doctorat. Il m'a également donné la chance incroyable de découvrir et de travailler dans un environnement exceptionnel et dont l'accès est réservé à peu d'entre nous, l'Arctique. Cette expérience m'a métamorphosée tant sur le plan professionnel que personnel. Je souhaite remercier sincèrement mon co-directeur, Gilles Gauthier, dont le rôle a été essentiel et très apprécié au cours de mon expérience doctorale. Il suffit parfois de quelques mots de compréhension et d'encouragement pour créer un nouvel élan. En ce sens, je souhaite également remercier Gaétan Moreau, qui a su trouver les mots au cours d'une phase délicate à la fin de ma première année de doctorat.

Je souhaite remercier sincèrement les membres du jury consultatif de ma thèse, Simon Lamarre et Joël Bêty, pour leur écoute attentive, leur soutien et leurs conseils avisés. Merci également aux membres du jury, Céline Surette et Marc Mazerolle qui ont accepté de porter un oeil critique à mes travaux, mais également à Nicolas Pichaud et Pier Morin pour m'avoir accompagnée dans les dernières étapes cruciales vers le dépôt de ma thèse.

Un des cadeaux précieux que m'a offerts cette thèse a été l'opportunité de collaborer avec plusieurs chercheurs issus de plusieurs universités ; en plus de ceux cités précédemment, viennent s'ajouter Jean-François Giroux, Vincent Careau, Bill Shipley, Dominique Berteaux. Merci à vous d'avoir développé mon sens critique, ma rigueur et de m'avoir permise de faire de la science de qualité. Je souhaite par ailleurs remercier Marco Festa-Bianchet, Bill Shipley, Dominique Gravel et Marc Belisle pour leur chaleureux accueil au sein de leurs laboratoires



respectifs à l'université de Sherbrooke. Grâce à leur bienveillance, mais aussi pour les ressources tant professionnelles que personnelles que cette université m'a offertes, je la considère comme mon université d'adoption et de coeur.

Le terrain en Arctique a été une occasion unique dans ma vie de me prouver de nombreuses choses. Beaucoup de limites ont été repoussées et là encore, les personnes présentes au même endroit, au même moment représentent des sources d'énergie et de résilience inestimables. Je voudrais remercier tout particulièrement mes collègues rencontré.e.s lors de ma toute première saison de terrain, en 2015 : Don Jean Léandri-Breton, Vilmantas Preskienis, Audrey Veillette & Maxime Tremblay, votre présence et votre aide les tous premiers jours de mon arrivée à Bylot ont eu un rôle considérable dans mon adaptation éclair à ce nouvel environnement totalement inconnu, mais aussi déterminant pour le bon déroulement de la suite de ce terrain et de ceux, qui ont suivi. Une pensée particulière pour ceux du camp 2 : Fred Letourneau, Jean-François Lamarre, Philip Bertrand, Cynthia Resendiz, Marianne Valcourt, Éliane Duchesne, Andréanne Beardsell & Mathieu Manuel qui m'a tant aidé pour ma dernière saison de terrain ; pour les courageux et courageuses de la fox team : Ariane Bisson (pour les fous rires, les longues marches dans la tundra, les livraisons de pain ou ... de soundboxes. Ta compagne, ton écoute et ta compréhension ont été d'un profond réconfort bien des fois!), Clément Chevallier, Florence Lapierre-Poulin, Sandra Lai ; celles et ceux du camp 1 : les protagonistes des capsules de Toundra-TV, j'ai nommé Michel (aka Frédéric Bouchard), Jean-Pierre (aka Thomas Pacoureau) & Sergueï, brillant par ces absences répétées pour des raisons toujours plus ou moins loufoques - sérieusement messieurs, vous m'avez tout simplement réappris à rire ! - , Yannick Seyer, mon confident infailible, Guillaume Slevan-Tremblay, notre musicien et chanteur, Marie-Christine Cadieux, pour tes compétences folles de gestion et ta gentillesse, ainsi que tou.te.s les autres qui ont contribué à rendre cette expérience inoubliable !

Je souhaite également remercier les étudiant.e.s de l'université de Moncton, les ancien.ne.s autant que les nouveaux ! Votre présence a rendu la vie plus douce au labo ainsi qu'en dehors : Franck Gandiaga, Georges Semodo Cabral, Roxane Roquiny, Maroua Mbarik, Reuhmi Torrenta, Antoine Zboralski, Aline Lacaze,



Adrien Biessy (pour ta très grande générosité et ton accueil. La coloc pré-examen pré-doctoral a été royale à tes côtés !), Marianne Gousy-Leblanc (pour le serrage de coude, ta sagesse et ton écoute ! Merci tellement !), Audrey Bédard, Sarah Jacques, Laurie Maynard, Sylvain Christin, Cléa Frapin.

Pour ma part, cette thèse n'aurait pu exister sans le soutien de mon entourage proche, passé et présent. Par ces remerciements, je souhaite être la plus exhaustive possible et espère de tout mon coeur n'oublier personne qui a contribué, de près ou de loin à cette aventure. Je commencerais par remercier Grégoire Cortial qui a contribué au cheminement personnel et aux prises de décisions qui m'ont amenée à oser relever ce défi imposant. La vie à Moncton a représenté pour moi de nombreux défis. Mentions spéciales pour Catherine Geoffroy et Laurent Montagano. Vous avez été mes piliers dans les moments les plus joyeux, comme dans ceux les plus difficiles ! Vos rayons d'action étaient assez opposés, mais ça a produit un équilibre idéal. À commencer par le binôme "Kat'Éclair" qui en a essoufflé ? impressionné ? désespéré ? agacé ? quelques un.e.s. Je crois que je n'oublierai jamais lorsque nous avons frôlé l'éviction d'un bar dont je garderai secret le nom et la cause ou encore ta capacité incroyablement classe à manger des mugs cake au chocolat. Malgré des débuts délicats ("non, non, je te jure, ton mascara n'a pas coulé"), je sais que nous nous sommes trouvées au bon moment. Merci pour tout Cath. Laurent, alias Magneau, source de beaucoup de fous rires et d'instantanés de douce folie. Ta loyauté, ton flegme et ta capacité à m'apaiser de façon quasi instantané (sans oublier bien sûr ta passion pour les moutons !) ont fait de toi un ami précieux. Ton accueil chez vous que ce soit pour jouer de la musique, chanter, ou simplement manger des pâtes ou prendre une douche était source de régénération morale et mentale indispensable. Mèèèerci Mââââââââgneau ! J'ai également une pensée pleine d'affection pour Vincent Lamarre et Josée-Anne Otis. Vous avez été de vrais rayons de soleil pendant votre passage à Moncton.

En plus des ami.e.s de Moncton viennent s'ajouter celles et ceux de Sherbrooke. Quelle chance et quel bonheur de vous avoir trouvé ! Azénor Bideault (ton énergie et ton amitié infaillible me nourrissent chaque jour qui passe), Luca Montana (le super coloc plein de gentillesse, de compassion, et dont le côté chaleureux de son



tempérament n'a d'égal que le régal et le réconfort de ses pâtes à la carbonara - particulièrement à 3 h du matin), Pauline Toni, Émilie Lefol, Thibaut Hestin, Mathilde Tissier, Dan Garrett, Steve Vissault, Michael Belluau, les voisin.e.s fantastiques (Marine Texereau, Joris Deschamps, Pierre Grandjean & Audrey Babin-Alexandre). Le temps de qualité passé à vos côtés à boire de la bière et à manger des grilled-cheeses n'a pas de prix! Enfin, une grosse pensée à Pam Westgate et Jacques Tremblay qui m'ont accueillie comme leur propre fille et qui m'ont ouvert les portes vers de nouvelles aventures équine.s si chères à mon équilibre. Je reçois leur écoute et leur sagesse comme des cadeaux qui m'a permis de tenir bon jusqu'au bout!

Au cours de ces dernières années, ma famille m'a inspirée et m'a permis de passer au travers les heures les plus sombres. La force, le courage et la résilience de ma soeur, la force de caractère de mon père, la sagesse de ma grand-mère. Et bien sûr, l'amour et la confiance en mes capacités que me portait ma mère. Bien que n'étant plus des nôtres, sa lumière brille encore aujourd'hui et continue de me guider.

Je clôturerais ces remerciements par une pensée particulière envers celui qui partage ma vie aujourd'hui, François Rousseu. Ta patience, ta compréhension et ta tendresse font de toi un compagnon idéal pendant cette période pas toujours rose (on peut se l'avouer!). Ta loyauté et ton soutien sans failles ont été des pierres angulaires dans ma réussite. Je me sens chanceuse que nos chemins se soient croisés (à une période si inattendue) et je te suis très reconnaissante pour tout ce que tu m'apportes jour après jour. Je nous souhaite encore plein d'aventures et de défis que nous aurons le plaisir de relever ensemble.



---

"Scientific research is not itself a science ; it is still an art or craft."

W.H. George (1957) *The Art of Scientific Investigation*



## COMPOSITION DU COMITÉ CONSULTATIF DE THÈSE

### **Directeur de thèse**

Nicolas Lecomte, Ph. D.

Département de biologie, Université de Moncton, Nouveau-Brunswick

### **Co-directeur de thèse**

Gilles Gauthier, Ph. D.

Département de biologie, Université Laval, Québec

### **Membre interne**

Simon Lamarre, Ph. D.

Département de biologie, Université de Moncton, Nouveau-Brunswick

### **Membre externe**

Joël Bêty, Ph. D.

Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, Québec





## COMPOSITION DU JURY DE THÈSE

### **Président du jury**

Nicolas Pichaud, Ph. D.

Département de biologie, Université de Moncton, Nouveau-Brunswick

### **Directeur**

Nicolas Lecomte, Ph. D.

Département de biologie, Université de Moncton, Nouveau-Brunswick

### **Membre interne du jury**

Céline Surette, Ph. D.

Département de chimie et de biochimie, Université de Moncton, Nouveau-Brunswick

### **Examineur externe**

Marc Mazerolle, Ph. D.

Département des des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, Québec



---

## RÉSUMÉ

Les interactions entre espèces sont essentielles au fonctionnement d'un écosystème. Une des relations interspécifiques clés réside dans la relation entre un prédateur et sa proie. En plus de ce lien trophique direct, des liens indirects (apparents) entre les deux proies (c.-à-d., compétition et mutualisme apparents) peuvent exister lorsque plusieurs proies sont consommées par un même prédateur.

Les conditions environnementales peuvent fortement influencer la dynamique au sein d'un réseau trophique de par ses effets sur la dynamique de population ou le comportement d'une ou plusieurs espèces simultanément. Dans un tel contexte, arriver à démêler les effets directs et indirects du climat sur la relation entre les proies et leur prédateur représente un vrai défi.

Dans le contexte de la crise climatique actuelle, il est essentiel de comprendre l'influence de la variabilité climatique sur les relations interspécifiques afin de prédire les conséquences sur la dynamique des populations. L'Arctique est un des systèmes les plus affectés par les changements climatiques, se traduisant par une grande variabilité des paramètres météorologiques tels que la température de l'air et les précipitations tout au long de l'année. De par sa sensibilité face aux changements globaux et son réseau trophique bien étudié, l'Arctique représente un modèle de choix pour l'étude de l'impact de la variabilité climatique sur les relations prédateur-proie.

Le chapitre I présente les mécanismes directs et indirects par lesquels les variations climatiques (via des paramètres météorologiques), à une échelle régionale et locale, influencent les forces trophiques et les interactions apparentes entre la proie préférée (le lemming) et la proie alternative (la grande oie des neiges)



d'un unique prédateur (le renard arctique). Nous avons ainsi mesuré les liens causaux et les forces d'interaction au sein d'un réseau trophique, en quantifiant notamment la réponse numérique du prédateur. Ces résultats mettent également en évidence un effet positif de l'augmentation des températures et des précipitations sur la reproduction de la proie alternative, aucun effet sur la reproduction de la proie préférée et des effets contrastés sur la reproduction du prédateur. En illustrant les réponses différentes de ces espèces face à la variabilité climatiques, cette étude améliore notre capacité à anticiper la réponse des réseaux trophiques aux changements climatiques.

Alors que la dynamique des ressources primaires (eau et végétaux) est étroitement liée à la variabilité climatique en Arctique, le chapitre II met en évidence les effets de leur accessibilité sur la reproduction d'une espèce proie nichant en Arctique, la grande oie des neiges, via sa relation avec son prédateur. Une expérience originale de supplémentation en eau et en nourriture en milieu naturel pendant la période d'incubation de l'oie des neiges nous a permis de mettre en évidence qu'une augmentation de l'accès aux ressources pouvait diminuer la force d'interaction entre l'oie et son prédateur, favorisant ainsi la reproduction de la grande oie des neiges. L'ajout d'eau présente un effet bénéfique pour toutes les années de supplémentation. En comparaison, la nourriture a amélioré la reproduction de l'oie des neiges seulement au cours d'une année, qui fut caractérisée par un printemps tardif. Ce chapitre nous permet d'améliorer nos connaissances sur la dynamique des réseaux trophiques dans un environnement présentant une variabilité des ressources primaires (comme l'augmentation de l'accès à l'eau et de la croissance de la végétation avec les changements climatiques), en altérant les relations prédateur-proie et les effets descendants au sein de ces réseaux.

Le chapitre III cherche à déterminer l'effet de la variabilité météorologique sur la plasticité comportementale de prédation du renard arctique sur les nids de la grande oie des neiges. Cette étude basée sur l'analyse de nombreuses observations comportementales a montré que le renard arctique présente une réponse différente face à la variabilité météorologique en fonction de l'abondance de sa proie préférée, le lemming. Pendant les années de faible abondance de lemmings, le renard arctique



présente une diminution des taux d'attaques sur les nids de la grande oie des neiges protégés par les adultes avec l'augmentation de la température et de la précipitation, alors que l'inverse est observé pendant les années de forte abondance de lemmings. Cette étude met en évidence la plasticité comportementale de prédation d'une espèce endotherme en lien avec les changements environnementaux.

Le comportement de cache alimentaire est considéré comme un comportement adaptatif en réponse à des périodes prévisibles pauvres en ressources. Cette stratégie permet d'allonger dans le temps l'accessibilité en nourriture après la survenue d'un pic de ressources. En été, les renards arctiques établis dans la colonie de reproduction de la grande oie des neiges, à l'Île Bylot, présentent des taux de cache d'œuf d'oie variables dépendamment de l'abondance en lemmings. Cette stratégie, indispensable au renard arctique pour assurer sa survie et sa reproduction pendant les périodes où les ressources alimentaires se font rares, peut influencer la dynamique des interactions entre le prédateur et ses proies. Cependant, des mécanismes sous-jacents à ce comportement restent encore mal compris chez le renard, et les canidés en général. Ainsi, le chapitre IV présente une étude descriptive sur le comportement de cache alimentaire du renard arctique et sa capacité à sélectionner son habitat pour enterrer ses ressources alimentaires. Notre étude a montré que le renard arctique favorise des sites de caches à proximité de hummocks mesurant presque le double de ceux avoisinants, se basant ainsi sur des indices visuels. La profondeur de la couche active du pergélisol ne présente pas d'effet sur la sélection des sites. Nous suggérons que le renard sélectionne des caractéristiques de la toundra qui peuvent augmenter l'efficacité de la cache et la probabilité de la retrouver. Cette étude élucide un aspect du comportement de cache alimentaire dans un habitat extrême, caractérisé par de fortes variations de ressources alimentaires.

Cette thèse permet d'améliorer nos connaissances fondamentales en écologie via la mise en évidence de liens étroits (directs et indirects) entre l'environnement et les relations trophiques liant plusieurs espèces. Nous avons également montré les relations entre le climat et la reproduction d'une espèce proie et la plasticité comportementale d'une espèce prédatrice. D'un point de vue de la science appliquée,



cette thèse illustre l'importance et la nécessité de prendre en compte les effets de la variabilité climatique, de la dynamique au sein des réseaux trophiques et de la plasticité comportementale sur la dynamique des populations de l'espèce proie ciblée par les enjeux de conservation.



---

## ABSTRACT

Interactions between species are essential to the ecosystem functioning. One of the key interspecific relationships is between predator and prey. In addition to this direct trophic link, indirect (apparent) links between the two prey (i.e., apparent competition and mutualism) may exist when multiple prey share the same predator.

Environmental conditions can strongly influence the dynamic within a food web through its effects on population breeding and the behaviour of one or more species simultaneously. Thus, untangling the direct and indirect effects of climate on the relationship between prey and predator is a real challenge.

In the context of the current climate crisis, it is essential to understand the influence of climate variability on interspecific relationships in order to be able to predict the consequences on population dynamics. The Arctic is one of the biomes most affected by climate change, resulting in a high variability of meteorological parameters such as air temperature and precipitation throughout the year. Because of its sensitivity to global changes and its well-studied food web, the Arctic is a model of choice for studying the impact of climate variability on predator-prey relationships.

Chapter I presents the direct and indirect mechanisms by which climatic variations (via meteorological parameters), on a regional and local scale, influence trophic strength and the apparent interactions between the preferred prey (lemming) and the alternate prey (greater snow goose) of the same predator (arctic fox). We thus measured the causal links and interaction strength within a food web, in particular by quantifying the numerical response of the predator. These



results also show a positive effect of increased temperature and precipitation on the reproduction of the alternate prey, no effect on the breeding of the preferred prey, and contrasting effects on the reproduction of the predator. By illustrating the different responses of these species to climate variability, this study improves our ability to anticipate food web responses to climate change.

While primary resource dynamics (water and plants) are closely linked to climate variability in the Arctic, Chapter II highlights the effects of their accessibility on the reproduction of a prey species nesting in the Arctic, the greater snow geese, through its relationship with its predator. An original experiment involving water and food supplementations in the natural environment during the snow goose incubation period has shown that increased accessibility to resources can decrease the interaction strength between the goose and its predator, thereby promoting the reproduction of the greater snow goose. Water supplementations have a beneficial effect for all years of supplementation. In comparison, food supplementation improved snow goose reproduction during only one year, characterized by a late spring. This chapter allows us to improve our knowledge of food web dynamics in an environment characterized by primary resource variability (such as increased water access and vegetation growth with climate change) by altering predator-prey relationships and top-down effects within the food web.

Chapter III seeks to determine the effect of meteorological variability on the behavioural plasticity of arctic fox predation on greater snow goose nests. This study, based on the analysis of behavioural observations during 9 non-consecutive years, showed that the arctic fox displayed a different response to meteorological variability depending on the abundance of its preferred prey, the lemming. During years with low lemming abundance, arctic foxes decreased attack rates on goose nests with increasing temperature and precipitation, while the opposite was observed during years with high lemming abundance. This study highlights the plasticity in predation behaviours in endotherm species linked to environmental changes.

Hoarding behaviour in animals is considered an adaptive behaviour in response to predictable resource-poor periods. This strategy extends food accessibility over



time after a resource peak. In summer, arctic foxes established in the greater snow goose breeding colony, at Bylot Island, display a variability in goose egg caching rate depending on lemming abundance. This strategy, which is essential for arctic foxes to ensure their survival and reproduction during periods when food resources are scarce, can influence interaction dynamics between a predator and its prey. However, mechanisms underlying this behaviour are still poorly understood in foxes and canids in general. Thus, chapter IV describes the hoarding behaviour of arctic fox and its ability for selecting its habitat in order to cache its food items. Our study showed that arctic foxes favoured cache sites near hummocks that were almost twice the size of those nearby, basing habitat selection on visual clues. The depth of the active layer of the permafrost had no effect on site selection by the fox. We suggest foxes selected tundra features that possibly enhance caching efficiency and retrieval probability. This study elucidates one aspect of food caching behaviour in extreme habitat, characterized by high variations in food resources.

This thesis allows us to improve our fundamental knowledge of ecology by highlighting the close links (direct and indirect) between the environment and trophic relationships linking several species. We have also shown the relationships between climate and reproduction of a prey species and the behavioural plasticity of a predatory species. From an applied science point of view, this thesis illustrates the importance and necessity of taking into account the effects of climate variability, food web dynamics and behavioural plasticity on the population dynamics of the prey species targeted by conservation issues.





---

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
COMPOSITION DU COMITÉ CONSULTATIF DE THÈSE	vii
COMPOSITION DU JURY DE THÈSE	viii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xx
LISTE DES FIGURES	xxii
LISTE DES ANNEXES	xxv
LISTE DES SIGLES, ABRÉVIATIONS ET TERMES	xxvi
AVANT-PROPOS	xxvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Relations interspécifiques au sein d'un réseau trophique . . . . .	1
Relation de prédation . . . . .	1
Relations apparentes : cas de la compétition apparente et du mutualisme apparent . . . . .	2
Exemples d'impacts des changements climatiques sur les populations	4
Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle individuelle . . . . .	4
Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle populationnelle . . . . .	4



Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle du réseau trophique . . . . .	6
Écosystème arctique . . . . .	7
Sensibilité aux changements climatiques . . . . .	7
Simplicité du système . . . . .	10
Importance des interactions trophiques directes . . . . .	11
Grande oie des neiges . . . . .	12
Description biologique . . . . .	12
Reproduction . . . . .	13
Sensibilité de l'espèce . . . . .	14
Renard arctique . . . . .	15
Description biologique et reproduction . . . . .	15
Comportements de prédation et de mise en réserve . . . . .	16
Question générale, objectifs de recherche et structure de la thèse . . . . .	16
Objectif 1 . . . . .	16
Objectif 2 . . . . .	18
Objectif 3 . . . . .	19
Objectif 4 . . . . .	20

<b>1 CHAPITRE I. DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF REGIONAL AND LOCAL CLIMATIC FACTORS ON TROPHIC INTERACTIONS IN THE ARCTIC TUNDRA</b>	<b>21</b>
1.1 Résumé . . . . .	23
1.2 Abstract . . . . .	25
1.3 Introduction . . . . .	27
1.4 Methods . . . . .	29
1.4.1 Study system . . . . .	29
1.4.2 Goose nesting success . . . . .	30
1.4.3 Lemming abundance . . . . .	31
1.4.4 Fox breeding activity . . . . .	31
1.4.5 Climate data . . . . .	32
1.4.6 Statistical analysis . . . . .	33
1.5 Results . . . . .	35



---

1.5.1	Biotic and abiotic trends . . . . .	35
1.5.2	Weather and climatic impacts on Arctic species . . . . .	35
1.6	Discussion . . . . .	37
1.6.1	Prey-predator interactions . . . . .	37
1.6.2	Climate and goose nesting success . . . . .	38
1.6.3	Climate and fox breeding . . . . .	39
1.6.4	Climate and lemming abundance . . . . .	41
1.7	Conclusion . . . . .	41
<b>2</b>	<b>CHAPITRE II. NESTING SUCCESS WITH CHANGING RE-SOURCE AVAILABILITY</b>	<b>61</b>
2.1	Résumé . . . . .	63
2.2	Abstract . . . . .	65
2.3	Introduction . . . . .	66
2.4	Methods . . . . .	69
2.4.1	Study site . . . . .	69
2.4.2	Goose nest monitoring . . . . .	70
2.4.3	Resource supplementation experiment . . . . .	71
2.4.4	Data analysis . . . . .	71
2.5	Results . . . . .	72
2.5.1	Control and supplemented monitored goose nests . . . . .	72
2.5.2	Goose nesting success and treatment effects . . . . .	73
2.6	Discussion . . . . .	74
2.6.1	Water supplementation effects . . . . .	75
2.6.2	Food supplementation effects . . . . .	76
2.6.3	Conclusion . . . . .	76
<b>3</b>	<b>CHAPITRE III. SOME LIKE IT WARM AND RAINY</b>	<b>85</b>
3.1	Résumé . . . . .	87
3.2	Abstract . . . . .	89
3.3	Introduction . . . . .	91
3.4	Method . . . . .	93
3.4.1	Study site . . . . .	93



---

3.4.2	Fox behavioural observations and attack rate . . . . .	93
3.4.3	Goose nest density and lemming density . . . . .	95
3.4.4	Weather parameters . . . . .	96
3.4.5	Statistical analyses . . . . .	96
3.5	Results . . . . .	97
3.5.1	Goose nest density and lemming abundance . . . . .	97
3.5.2	Fox behavioural observations and attack rate . . . . .	97
3.6	Discussion . . . . .	99
<b>4</b>	<b>CHAPITRE IV. PICKING THE RIGHT CACHE</b>	<b>110</b>
4.1	Résumé . . . . .	112
4.2	Abstract . . . . .	113
4.3	Introduction . . . . .	114
4.4	Methods . . . . .	115
4.4.1	Study site . . . . .	115
4.4.2	Cache detection and characterization . . . . .	116
4.4.3	Statistical analyses . . . . .	116
4.5	Results . . . . .	117
4.6	Discussion . . . . .	118
	<b>DISCUSSION GÉNÉRALE</b>	<b>127</b>
4.7	Originalité de la thèse, situation dans le débat actuel et contribution de chaque chapitre . . . . .	127
4.8	Limites de l'étude et suggestions . . . . .	130
4.8.1	Chapitre I . . . . .	130
4.8.2	Chapitre II . . . . .	133
4.8.3	Chapitre III . . . . .	134
4.8.4	Chapitre IV . . . . .	137
4.9	Perspectives du projet de recherche, ouverture et applications . . .	139
	<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>141</b>



---

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1	Hypothesized causal links between climate, a predator species and its two main prey hypothesized in our study and implied known mechanisms specific to the Arctic ecosystem . . . . .	43
Tableau 2.1	Detailed information about goose breeding phenology, period of supplementation experiments, lemming abundance, predation level and abiotic factors during the study period (2015–2017), Bylot Island, Nunavut . . . . .	78
Tableau 2.2	Sample size, mean laying date and mean clutch size of monitored goose nests per treatment, per habitat and per year during the study period, Bylot Island, Nunavut. . . . .	79
Tableau 2.3	Model selection for water supplementations, the effect of age of nest, habitat, and year on the daily survival rate of greater snow goose nests, 2015–2017, Bylot Island, Nunavut . . . . .	80
Tableau 2.4	Model selection for food supplementation, the effect of age of nest, habitat, and year on the daily survival rate of greater snow goose nests, 2015–2017, Bylot Island, Nunavut . . . . .	81
Tableau 3.1	Estimates of lemming density, nesting parameters of greater snow goose, and details on the behavioural observations of foxes in the goose breeding colony, Bylot Island, Nunavut, 1996–1999, 2004–2005, 2015–2017 . . . . .	102



---

Tableau 3.2	Abiotic and biotic variables tested to explain the number of fox attacks on attended goose nests during summer, in a greater snow goose breeding colony, Bylot Island, Nunavut, 1996–1999, 2004–2005, 2015–2017 . . . . .	103
Tableau 3.3	Selection of generalized linear mixed models to estimate the number of fox attacks per hour on attended goose nests in relation to the total precipitation during the observation day, the maximal air temperature during the observation period, the relative date of the season, goose nest density and lemming abundance . . . . .	104
Tableau 3.4	Best fitted generalized linear mixed model of the number of fox attacks per hour on attended goose nests . . . . .	105
Tableau 4.1	Parameters and measurements used to characterize egg-caching sites selected by arctic foxes and random sites at both small and large spatial scales, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004 . . . . .	121
Tableau 4.2	Environmental variables used to characterize plots centered or not on an egg-caching site of arctic foxes, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004 . . . . .	122



---

## LISTE DES FIGURES

Figure 1	Schéma représentant les relations indirectes entre deux espèces proies ayant une espèce de prédateur commun . . . . .	3
Figure 2	Tendances des températures de surface terrestre en Arctique, calculées à partir des données du GHCN et mise à jour . . .	8
Figure 3	Tendances des précipitations en Arctique, calculées à partir des données du GHCN et mise à jour . . . . .	9
Figure 4	Facteurs affectant la perte de chaleur d'une oie en incubation	14
Figure 5	Schéma récapitulatif des hypothèses du premier objectif . . .	17
Figure 6	Schéma récapitulatif des hypothèses du deuxième objectif . .	18
Figure 7	Schéma récapitulatif des hypothèses du troisième objectif . .	19
Figure 1.1	Hypothesized causal links between climate, one predator and two prey species specific to the high Arctic . . . . .	44
Figure 1.2	Variation of lemming abundance, greater snow goose nesting success and proportion of the Arctic fox dens with breeding between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada . . .	45
Figure 1.3	Path diagram with model averaged estimates showing the significant direct and indirect links between regional and local climate variables and the reproduction of prey, and their predator	46



---

Figure 1.4	Relationship between goose nesting success probability, cumulative precipitation, and mean air temperature during the nesting period of each nest, between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada . . . . .	47
Figure 1.5	Relationship between the proportion of fox dens with breeding and lemming abundance during the summer season, between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada . . . . .	48
Figure 2.1	Predicted goose nesting success between 2015–2017 for control, food, and water supplementations, in both habitats, Bylot Island, Nunavut. . . . .	82
Figure 3.1	Variation of fox attack rates on attended goose nests depending on the maximal air temperature during the observation periods according to lemming abundance . . . . .	106
Figure 3.2	Variation of fox attack rates on attended goose nests depending on the total precipitation during the day of the observation periods according to lemming abundance . . . . .	107
Figure 3.3	Variation of fox attack rates on attended goose nests depending on the relative date of the season according to lemming abundance . . . . .	108
Figure 3.4	Variation of fox attack rates on attended goose nests depending on goose nest density . . . . .	109
Figure 4.1	Study area with egg-caching site locations within the breeding colony of Greater Snow Geese, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada . . . . .	123
Figure 4.2	Examples of consumed caches found during transects in this study . . . . .	124





Figure 4.3 Impacts de la variabilité climatique sur les interactions prédateur-proie au sein d'un réseau trophique simplifié en Arctique . . . 128



---

## LISTE DES ANNEXES

Appendix 1 . . . . .	49
Appendix 2 . . . . .	50
Appendix 3 . . . . .	55
Appendix 4 . . . . .	56
Appendix 5 . . . . .	57
Appendix 6 . . . . .	58
Appendix 7 . . . . .	59
Appendix 8 . . . . .	60
Appendix 9 . . . . .	83
Appendix 10 . . . . .	84
Appendix 11 . . . . .	125
Appendix 12 . . . . .	126



---

## LISTE DES SIGLES, ABRÉVIATIONS ET TERMES

AIC	<i>Akaike Information Criterion</i>
AO	<i>Arctic Oscillation</i>
a.s.l	<i>above sea level</i>
DAG	<i>Directed Acyclic Graph</i>
DSR	<i>Daily Survival Rate</i>
GHCN	<i>Global Historical Climatology Network</i>
ITEX	<i>International Tundra Experiment</i>



---

## AVANT-PROPOS

Ce document suit le format d'une thèse par article et est articulé autour de six parties. La première et la dernière, respectivement l'introduction et la discussion générales de la thèse, sont rédigées en français. Les parties 2 à 5, respectivement les chapitres 1, 2, 3 et 4, sont rédigées en anglais et sont fidèles à la structure classique des articles scientifiques révisés par les pairs.

### **Chapitre I. Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the Arctic tundra**

Claire-Cécile Juhasz, Bill Shipley, Gilles Gauthier, Dominique Berteaux & Nicolas Lecomte

Publié en août 2019 dans *Journal of Animal Ecology* (DOI : 10.1111/1365-2656.13104)

Contribution des auteur.e.s : CCJ a contribué à la collection des données, produit les analyses et a rédigé le manuscrit. NL et GG ont conçu l'étude. GG et DB ont contribué à cette étude via le partage des données. BS a été un allié essentiel quant aux analyses. Tous les co-auteurs ont participé à la rédaction de cet article.

### **Chapitre II. Nesting success with changing resource availability : food and water supplementation experiment mimicking earlier springs in the Arctic**

Claire-Cécile Juhasz, Gilles Gauthier & Nicolas Lecomte

Soumis prochainement dans *Proceeding of the Royal Society B : Biological Sciences*



Contribution des auteur.e.s : CCJ a collecté les données d'expérimentation sur le terrain, a effectué les analyses et a rédigé le manuscrit. NL a conçu l'étude. GG a contribué à cette étude via le partage de ses données. NL et GG ont participé à la rédaction du manuscrit.

### **Chapitre III. Some like it warm and rainy : how temperature and rainfall variability can alter predator behaviour**

Claire-Cécile Juhasz, Gilles Gauthier, Joël Bêty, Vincent Careau, Dominique Berteaux & Nicolas Lecomte

Soumis prochainement dans *Behavioural Ecology*

Contribution des auteur.e.s : CCJ a contribué à la récolte de données comportementales sur le terrain en Arctique, a conçu les analyses et a rédigé le manuscrit. NL a conçu l'étude. JB, VC et NL ont contribué à la récolte des données. NL, VC, GG et DB ont participé à la rédaction du manuscrit.

### **Chapitre IV. Picking the right cache : caching site selection for egg predators in the Arctic**

Claire-Cécile Juhasz, Ambroise Lycke, Vincent Careau, Gilles Gauthier, Jean-François Giroux & Nicolas Lecomte

Publié en juin 2018 dans *Polar Biology* (DOI : 10.1007/s00300-018-2358-6)

Contributions des auteur.e.s : CCJ a effectué les analyses et a rédigé l'article. AL, VC, NL et J-FG ont conçu l'étude et récolté les données. NL, VC, AL, GG et J-FG ont participé à la rédaction du manuscrit.



---

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### Relations interspécifiques au sein d'un réseau trophique

#### *Relation de prédation*

La prédation est une relation de consommation interspécifique qui implique la mise à mort rapide d'une proie (la ressource) par un prédateur (le consommateur). Le prédateur tire profit de l'utilisation de la proie (effet positif pour le prédateur, mais négatif pour la proie). Les populations de prédateurs peuvent influencer ou être influencées à leur tour par les populations de proie via la dynamique du réseau trophique. Cette dynamique peut se simplifier en deux types de forces :

1. Dans notre cas de suivi de la prédation, la force ascendante se produit lorsque la proie est limitante pour les espèces des niveaux trophiques supérieurs (Ohgushi & Sawada, 1985 ; Schultz, 1988). Le prédateur va avoir essentiellement deux types de réponses lors de la variation de densité de la proie : a-La réponse numérique va relier les variations de densité du prédateur avec celles de la proie ; b-La réponse fonctionnelle permet de prédire le taux de consommation de la proie par le prédateur pour différents niveaux de densité de la proie.
2. La force descendante a lieu lorsque la limitation des niveaux trophiques est régie par les prédateurs (Hairston et al., 1960 ; Lawton & Strong, 1981).

Les forces descendante et ascendante agissent de façon simultanée (Hunter & Price, 1992) au sein d'un réseau trophique.

Le prédateur peut aussi avoir un impact sur les proies en l'absence de consommation directe. Ceci s'explique par des comportements d'évitement du



prédateur (Schmitz et al., 2010). Ce type de comportements chez les proies peut se traduire par de nouvelles stratégies de recherche alimentaire (Berger et al., 2001), l'utilisation d'habitats différents (Lima & Bednekoff, 1999) ou des modifications du patron d'activités journalières (Holomuzki, 1986 ; Hudgens & Garcelon, 2011 ; Lima & Bednekoff, 1999). Pourtant ces modifications comportementales visant à augmenter la survie de la proie peuvent favoriser, par exemple, des stratégies de défense coûteuses (réduction d'entrée d'énergie ; Downes, 2001, réduction de la période d'alimentation ; Morrison, 1999), la diminution du succès d'accouplement (Barry, 1994) ou l'augmentation de la vulnérabilité de ces proies face à d'autres prédateurs (Eklöv & VanKooten, 2001).

*Relations apparentes : cas de la compétition apparente et du mutualisme apparent*

Des relations de compétition et de mutualisme indirectes (apparentes) peuvent se mettre en place dans un système contenant au moins trois espèces : deux espèces de proies partageant une espèce de prédateur. Dans ce cas, la variation de densité d'une espèce de proie peut avoir un impact sur la densité d'une deuxième espèce proie, via leur influence sur la densité de l'espèce de prédateur commun (Holt, 1997).

Si la relation entre les deux espèces proies est respectivement négative et indirecte l'une sur l'autre (diminution de la densité des deux espèces), alors il s'agit d'un cas de compétition apparente (Figure 1 a). Si cette relation est positive et indirecte pour les deux espèces proies (augmentation de la densité des deux espèces), alors il s'agit de mutualisme apparent (Figure 1 b).

Ces relations apparentes entre ces deux espèces de proies peuvent alterner dans le temps. La prédominance d'une de ces relations peut ainsi varier en fonction de la préférence du prédateur pour une des deux espèces proies et/ou en fonction de l'amplitude de la réponse numérique du prédateur face aux variations de la densité de la proie principale.

En effet comme le décrit l'hypothèse de la proie alternative, les réponses numérique et fonctionnelle du prédateur face aux variations de densité de la proie

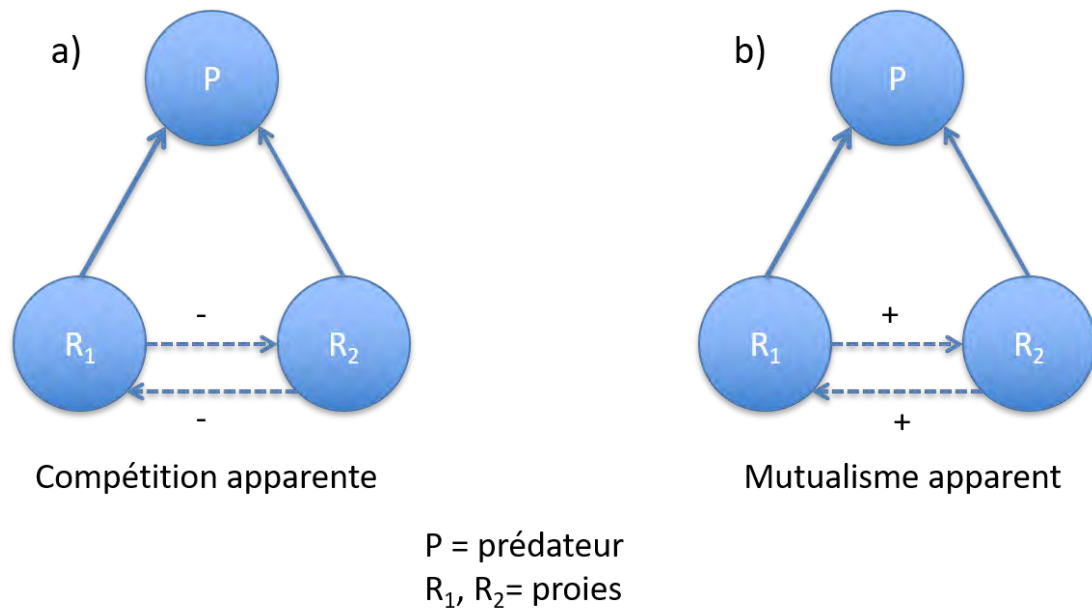


FIGURE 1 – Schéma représentant les relations indirectes entre deux espèces proies (R<sub>1</sub> et R<sub>2</sub>) ayant une espèce de prédateur commun (P). La compétition apparente (a) est une interaction négative réciproque entre les deux espèces de proies, alors que le mutualisme apparent (b) est une interaction positive réciproque entre les deux espèces de proies. Les flèches pleines représentent le lien trophique entre les espèces. Les flèches discontinues représentent les relations indirectes entre les espèces. (+) illustre un effet positif d'une espèce sur l'autre alors que (-) illustre un effet négatif.

principale influencent le taux de prédation des proies alternatives. Ici, la proie alternative est considérée comme la proie initialement moins abondante ou moins accessible pour le prédateur que la proie principale (Angelstam et al., 1984; Holt, 1977). Lorsque la densité de la proie principale atteint une valeur trop faible pour soutenir la population de prédateur, celui-ci peut effectuer un changement de diète et augmenter ainsi la pression de prédation sur la proie alternative. Angelstam et al. (1984) avancent que la proie alternative voit son abondance diminuer. Dans le même temps, les taux de survie et de reproduction du prédateur diminuent.

Via la prédation ou via les interactions apparentes, les prédateurs ont ainsi un rôle essentiel dans les réseaux trophiques (Roemer et al., 2002). Les relations indirectes présentent une importance notable puisqu'elles peuvent engendrer le déclin ou l'accroissement d'une espèce dans divers niveaux du réseau trophique (Estes et al., 2001).





## Exemples d'impacts des changements climatiques sur les populations

Les changements climatiques, tels que l'augmentation de la température et des précipitations, peuvent influencer entre autres le comportement des espèces en altérant la reproduction, la migration et la survie. Ces facteurs participent à la dynamique des populations de ces espèces et par conséquent, peuvent influencer les relations entre prédateurs et proies.

### *Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle individuelle*

Les facteurs environnementaux peuvent être responsables de l'augmentation du stress chez les individus (Wingfield et al., 1995). Cette augmentation peut avoir un effet sur le comportement, la survie et le succès reproducteur des individus (Sheriff et al., 2009 ; Wingfield et al., 2011). Par exemple, l'étude de Breuner & Hahn en 2003 menée sur le bruant à couronne blanche montre que des individus avec un niveau de stress élevé vont se comporter différemment suite à de mauvaises conditions météorologiques (tempête saisonnière). Ces derniers vont, en particulier, mettre plus de temps pour revenir sur site de reproduction que les individus témoins.

La variation des paramètres climatiques peut également affecter la qualité des soins parentaux. Une étude sur la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*, Poussart et al. 2001) montre que la femelle en incubation augmente la fréquence de ces sorties de nid lorsque le vent diminue et lorsque la température et les radiations solaires augmentent. Ainsi l'accroissement de la température de l'air en Arctique pourrait avoir des impacts sur la dynamique d'incubation des oiseaux et par conséquent sur leur succès de nidification.

### *Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle populationnelle*

Les conséquences de l'altération des comportements des espèces dues aux changements climatiques peuvent se faire ressentir à l'échelle de la population



par la modification de la phénologie et du succès reproducteur. Par exemple, la phénologie de nombreuses espèces du Haut-Arctique est impactée par les printemps plus hâtifs. Une étude menée par [Hoye et al.](#) en 2007 a été une des premières à documenter la force de l'impact des variations climatiques sur la phénologie de nombreuses espèces, et ce sur un même site d'étude, qui dans ce cas-ci était Zackenberg au Groenland. Ces auteurs ont montré que les dates d'émergences pour 12 taxons d'arthropodes ont avancé de plus de 30 jours/décennie alors que 6 espèces végétales montraient un avancement similaire de leur floraison vs une initiation de reproduction avancée de près de 10 jours/décennie pour 3 espèces aviaires. De nombreuses études confirment ces ordres de grandeur dans l'avancement des cycles de vie, et ce dans divers écosystèmes ([Edwards et al., 2004](#); [Oberbauer et al., 2013](#); [Parmesan, 2006](#); [Walther et al., 2002](#)).

Les facteurs climatiques influencent également directement le succès reproducteur des espèces via la modification de la qualité et de l'abondance de la nourriture ([Doiron et al., 2015](#)) ou via la congruence de conditions climatiques favorables durant la saison de reproduction ([Verhulst et al., 1995](#)). Ainsi la bernache à cou roux (*Branta ruficollis*) au nord de la Sibérie voit sa reproduction influencée par la couverture neigeuse lors de son arrivée sur le site de reproduction, mais aussi par les températures et les précipitations estivales durant son incubation et l'élevage des jeunes ([Kostin & Mooij, 1995](#)). En effet, l'augmentation des températures accélère la fonte des neiges favorisant l'accès à la nourriture et les espaces de nidification, ce qui permet l'augmentation de la proportion d'oiseaux reproducteurs. Le réchauffement des températures est également responsable de l'avancée de la date d'arrivée sur la colonie, de début d'incubation et de pic d'éclosion des poussins. Les paramètres climatiques (températures et précipitations) influencent également le nombre de poussins par nid et le taux de mortalité embryonnaire et post-embryonnaire ([Kostin & Mooij, 1995](#)).



*Exemples d'impacts des perturbations comportementales à l'échelle du réseau trophique*

Les impacts des changements climatiques sur les relations prédateur-proie au sein d'un réseau trophique peuvent avoir des conséquences importantes alors que les perturbations d'une espèce peuvent se répercuter sur plusieurs autres via leurs relations trophiques. Cet effet peut être illustré par le fait que les changements climatiques modifient certains indices utilisés par les espèces pour déclencher la migration ou la reproduction. Le décalage temporel dans ces comportements peut engendrer un décalage entre la nécessité de la ressource et l'apparition de cette dernière. Cette désynchronisation temporelle peut avoir des conséquences fortement négatives quant à la reproduction des espèces et au recrutement des jeunes dans les populations (Miller-Rushing et al., 2010 ; Post & Forchhammer, 2008). De nombreuses études ont démontré que cette désynchronisation est la conséquence des changements climatiques pour de nombreux taxons : les passereaux en milieu tempéré (Both et al., 2006), les ongulés en milieu polaire (Kerby & Post, 2013 ; Post & Forchhammer, 2008), les insectes défoliateurs en milieu tempéré (Schwartzberg et al., 2014). Schmidt montre en 1999 que les modifications de l'environnement et notamment les paramètres climatiques influencent le taux de rencontre prédateur-proie, la vigilance, la défense des nids et la stratégie et l'effort de recherche du prédateur (Schmidt, 1999). D'autres exemples démontrent la responsabilité des changements climatiques dans la disparition des cycles d'abondance des rongeurs en Arctique (Ims et al., 2008, 2011) ; ce qui perturbe la dynamique des populations de leurs prédateurs (Henden et al., 2008).

En Arctique, les espèces de la toundra subissent un fort impact de réchauffement global. Notamment via la modification de leurs relations trophiques (Kerby & Post, 2013 ; Van Der Putten et al., 2010, 2004). L'altération de ces relations serait due à une modification accrue de l'accès aux ressources comme l'eau (Lecomte et al., 2009), de la force d'interaction prédateur-proie (Legagneux et al., 2014 ; Schmidt et al., 2017) ou de la désynchronisation entre les niveaux trophiques (Ross et al., 2017). Legagneux et al. (2014) ont montré que dans le Haut-Arctique, les changements climatiques impactent l'ensemble du réseau trophique, car ils ont



le potentiel de changer simultanément la productivité primaire de la toundra, la structure des réseaux trophiques ainsi que la force d'interaction entre les espèces (augmentation de l'intensité de prédation sur les réseaux trophiques inférieurs avec la température).

## Écosystème arctique

### *Sensibilité aux changements climatiques*

#### *Température de l'air*

La température en Arctique suit la même tendance que celle observée dans l'hémisphère nord, c'est-à-dire une augmentation depuis les années 1960. Cependant, l'amplitude du phénomène est plus marquée en Arctique (tendances décennales et variabilité interannuelle plus grande) que dans le reste du monde.

Entre 1966 et 2003, l'Arctique a ainsi présenté une augmentation globale de la température annuelle de l'air de 0.4 °C/décennie, soit environ quatre fois plus que la moyenne pour le XXe siècle (Figure 2, [ACIA, 2004](#)). À titre de comparaison, les latitudes plus basses présentent un réchauffement de 0.25 °C/décennie pour la même période. Depuis 1900, les températures de l'air en Arctique ont présenté des valeurs maximales record au cours des années 2014 à 2018. L'Arctique présente également une augmentation des températures estivales (juin – août) globales entre 1971 et 2017 de 1.8°C ([AMAP, 2019](#)).

#### *Précipitation*

Depuis 1966, les précipitations annuelles semblent avoir augmenté dans l'Arctique canadien alors qu'elles sont en diminution dans le sud du Groenland et dans l'est de la Russie. Cette tendance est principalement expliquée par une diminution des précipitations hivernales ([ACIA, 2004](#); [AMAP, 2019](#)). La tendance des précipitations estivales entre 1966 et 2003 est également contrastée dans le cercle polaire. Le Haut-Arctique canadien semble être majoritairement marqué par

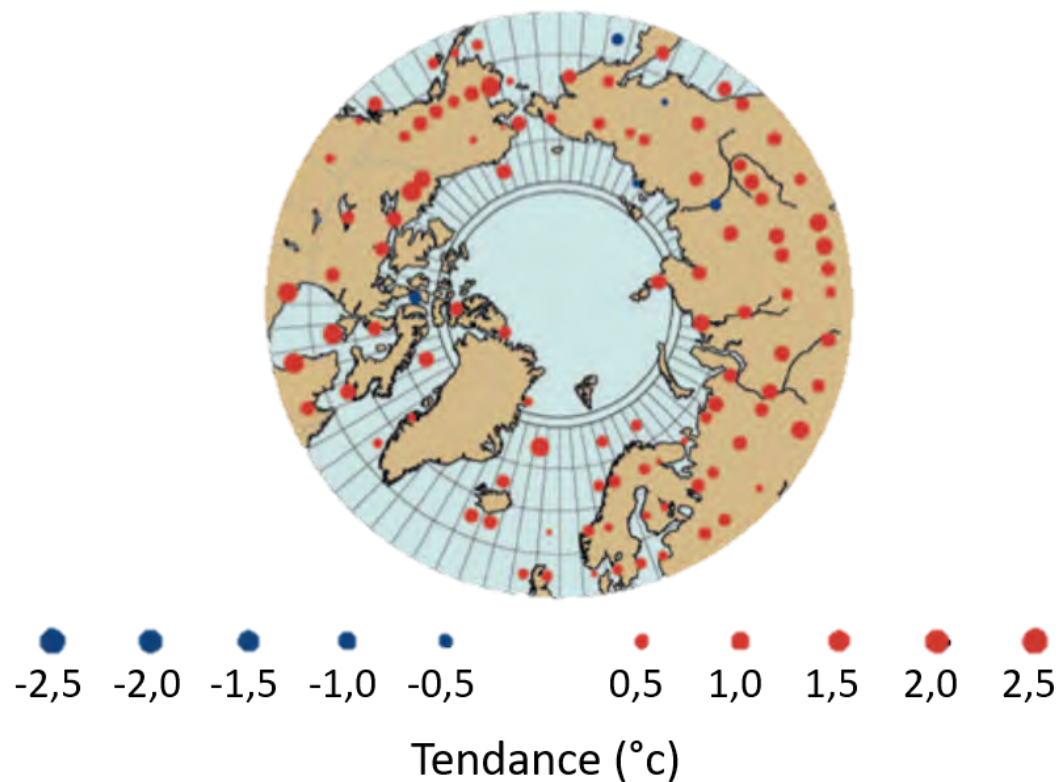


FIGURE 2 – Tendances des températures de surface terrestre en Arctique, calculées à partir des données du GHCN (Global Historical Climatology Network) et mises à jour de [Peterson & Vose, 1997](#). La carte montre la moyenne des tendances estivales (juin – août) entre 1966 et 2003. Issu de [ACIA, 2004](#).

une augmentation des précipitations allant jusqu'à + 20 % par décennie (Figure 3) durant cette période.

L'Arctique est globalement marqué par une augmentation de la fréquence des précipitations extrêmes ([IPCC, 2013](#)). Cette tendance est en accord avec de nombreuses études menées à l'échelle régionale. Ainsi l'Alaska ([Karl et al., 1993](#)), le Nord canadien ([Mekis & Hogg, 1999](#)) et le nord de la Russie ([Groisman & Rankova, 2001](#)) présentent une augmentation des précipitations de plus de 20 % ces 40 dernières années. Enfin, [Lee et al. \(2000\)](#) décrivent une augmentation générale des précipitations dans l'Arctique entre 1880 et 1993. Ils précisent que la fraction de précipitation sous forme solide (p. ex., neige) semble cependant diminuer. Ce phénomène est en accord avec le réchauffement généralisé de l'Arctique.

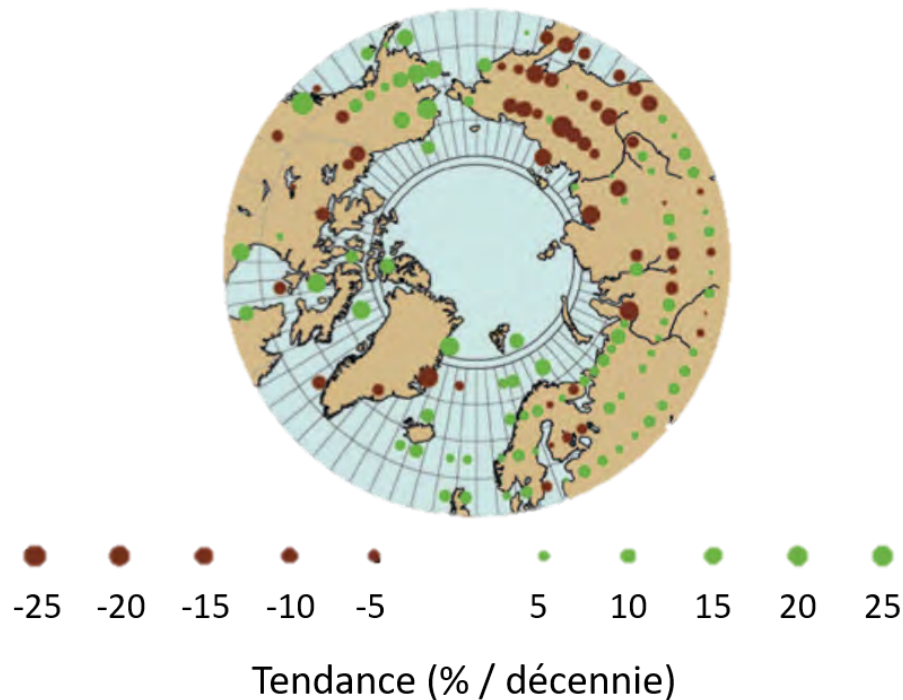


FIGURE 3 – Tendances des précipitations en Arctique, calculées à partir des données du GHCN et mises à jour de [Peterson & Vose, 1997](#). La carte montre la moyenne des tendances estivales (juin – août) entre 1966 et 2003. Issu de [ACIA, 2004](#).

Il est intéressant de noter que l'évaluation des précipitations en Arctique est limitée par des problèmes logistiques ou méthodologiques de mesures de pluie ou de chute de neige dans les environnements froids ([Goodison et al., 1998](#)). Cette situation peut aboutir à de la variation dans la tendance prédite pour les précipitations soit au niveau spatial (p. ex., interpolation régionale) ou au niveau temporel (p. ex., incertitude des modèles de prévisions pour le siècle à venir).

#### *Productivité primaire*

Le groupe ITEX (International Tundra Experiment) est à l'origine de nombreuses études sur la réponse des végétaux au réchauffement climatique dans les régions polaires. Notamment ITEX a permis de montrer que l'augmentation des températures provoque l'accélération de la phénologie, l'augmentation de la croissance et de l'effort de reproduction chez les végétaux ([Arft et al., 1999](#); [Elmendorf et al., 2012](#); [Oberbauer et al., 2013](#)).



Les végétaux sont une source essentielle de nutriments pour les herbivores. L'impact du réchauffement sur la production de ces nutriments est très contrasté dans les études : augmentation, diminution ou aucun impact observé sur la productivité des plantes (Doiron et al., 2014; Natali et al., 2012; Welker et al., 2005). Ce contraste peut être causé par des différences dans les espèces étudiées, des conditions climatiques et édaphiques, le type de réchauffement expérimental et la durée d'échantillonnage (Doiron et al., 2014).

Cependant, un accroissement de la biomasse végétale a été observée dans les écosystèmes arctiques en réponse à l'augmentation des températures (Arft et al., 1999; Doiron et al., 2014; Wookey et al., 1995). Les graminoides (éléments principaux de l'alimentation de la grande oie des neiges) sont les plus sensibles au réchauffement dans les sites les plus froids (Elmendorf et al., 2012). Après une production plus importante de nutriments en début de saison, leurs quantités diminuent plus rapidement à cause de la croissance accélérée des plantes (Doiron et al., 2014). Cette dynamique altérée crée un impact important sur la croissance des jeunes herbivores tels que la grande oie des neiges ou encore le caribou (Doiron et al., 2014; Post & Forchhammer, 2008). Pour ces deux espèces, on s'attend à des impacts sur leur survie lors de leur première année et de leur reproduction (Doiron et al., 2014; Menu et al., 2005; Sedinger et al., 1995). Les changements climatiques peuvent donc favoriser les adultes en termes d'expansion de l'aire de reproduction, de la durée des étés et de l'augmentation de la biomasse végétale (Gilg et al., 2012). Cependant, ces mêmes perturbations peuvent aboutir à la réduction de la croissance des jeunes herbivores en Arctique, à cause d'un décalage de l'apparition de la ressource, pouvant ultimement mener à des conséquences négatives sur la dynamique des populations (Dickey et al., 2008; Kerby & Post, 2013).

### *Simplicité du système*

La toundra est caractérisée par un climat rude et une faible productivité primaire. Ces conditions supportent une faible richesse spécifique et une structure des réseaux trophiques simples (p. ex., Gilg et al., 2009; Krebs et al., 2003; Legagneux et al., 2014). Selon l'hypothèse d'exploitation des écosystèmes (Oksanen



et al., 1981), seules des populations d'herbivores pourraient être supportées dans ce type de système. Cependant plusieurs études (Gauthier et al., 2004; Gilg et al., 2003; Krebs et al., 2003; Legagneux et al., 2014) ont démontré que la toundra pouvait également soutenir des populations viables de prédateurs et d'herbivores.

### *Importance des interactions trophiques indirectes*

#### *Espèce clé et proie principale*

Le lemming par son rôle essentiel dans les réseaux trophiques de la toundra (proie principale de nombreux prédateurs) est une espèce clé (Gauthier et al., 2004; Krebs et al., 2003). Leur population présente des cycles (succession de pic et de creux d'abondance) allant de 3 à 5 ans. Ces cycles sont régis par la reproduction, la survie de l'espèce et les facteurs environnementaux. Les changements climatiques, via la modification du couvert nival en hiver, pourraient avoir un impact sur la fluctuation d'abondance des lemmings (Gilg et al., 2009; Ims et al., 2011; Dominé et al., 2018).

L'île Bylot (Nunavut, Canada) possède deux espèces sympatriques de lemmings (lemming brun - *Lemmus trimucronatus* et lemming variable - *Dicrostonyx groenlandicus*). Les populations de ces deux espèces présentent des cycles de 3 à 4 ans (Gruyer et al., 2008). Une étude de Legagneux et al. en 2012 montre qu'un effet descendant serait suffisant pour limiter la population de lemmings variables.

#### *Proie alternative*

Des études ont montré la relation entre le cycle des populations de micro-mammifères et la fluctuation du succès de nidification des oiseaux dans les écosystèmes arctiques (Norrdahl & Korpimäki, 2000; Bêty et al., 2001; Mckimmon et al., 2013). Ce lien peut être expliqué par l'hypothèse de la proie alternative.

Comme vu précédemment, lorsque la densité des rongeurs (proie principale) est élevée, les prédateurs vont les chasser en priorité, leur permettant ainsi d'augmenter la densité de couples reproducteurs et la taille leurs portées. Lorsque





la population de la proie principale diminue, les prédateurs augmentent leur consommation d'œufs et de jeunes oiseaux (proie alternative) et vont alors voir leur taux de reproduction diminuer. Les proies alternatives souffrent alors d'une augmentation de la pression de prédation lors des phases de creux de la proie principale (Angelstam et al., 1984 ; Lack, 1954).

Ainsi à l'île Bylot, le cycle des lemmings et la fluctuation du succès de nidification de la grande oie des neiges présentent un lien étroit (Bêty et al., 2002 ; Gauthier et al., 2004 ; Lecomte et al., 2008a), via le partage d'un prédateur commun, le renard arctique (*Vulpes lagopus*). Le succès de nidification de la grande oie des neiges varie de 22 % à 91 % selon s'il s'agit d'une année de creux ou de pic de lemming (Bêty et al., 2001 ; Lecomte et al., 2008a). La diminution du succès de nidification de la grande oie des neiges est due à la prédation principalement effectuée sur les œufs par le renard arctique (Bêty et al., 2001).

## Grande oie des neiges

### *Description biologique*

Une des deux espèces centrales de mon étude est la grande oie des neiges. Elle appartient à la famille des Anserinae. Il s'agit d'une espèce longévive présentant une survie annuelle des adultes très élevée, 83 % (Gauthier et al., 2001). L'oie des neiges est monogame et forme des liens intracouples durables (Mowbray et al., 2000). Cette espèce est itéropare, effectuant un seul événement de reproduction par an, sans seconde couvée possible. La première cause d'échec de reproduction est due à la pression de prédation du nid (Bêty et al., 2001) principalement exercée par le renard arctique, deuxième espèce centrale de ma thèse. Il est intéressant de noter que les prédateurs aviaires tels que le labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*) et le grand corbeau (*Corvus corax*) jouent également un rôle dans la prédation des nids d'oie et que tous ces prédateurs possèdent une proie principale commune, d'importance capitale dans ce système, le lemming (*Lemmus trimucronatus* ; *Dicrostonyx groenlandicus* ; Bêty et al., 2002).



Les caractéristiques démographiques de la grande oie des neiges facilitent le suivi de succès de nidification et permettent une bonne compréhension du système en minimisant les facteurs confondants (c.-à-d. condition des individus, parasitismes).

Les oies exercent une pression considérable sur la productivité primaire de leur site de reproduction, principalement lors des périodes de pré ponte et d'élevage des jeunes. Cependant, la grande oie des neiges n'a pas pour autant dépassé la capacité de charge du milieu (Gauthier et al., 1996, 2013). Au cours de l'incubation, l'oie des neiges se nourrit peu ce qui engendre une perte de poids. Selon Harvey (1971), une partie importante de cette perte de poids est en fonction de la perte de chaleur et est donc impactée par les conditions météorologiques (température ambiante, vitesse des vents, radiation incidente et température de surface des oies ; Figure 4). Les oies incubant perdent continuellement de la chaleur par conduction, convection, radiation et évaporation (Harvey, 1971). Afin de garder une température constante, une partie est gagnée via l'environnement (principalement les radiations) et le reste est récupéré via le métabolisme des nutriments stockés. La limite de perte de poids que les oies peuvent tolérer est de 30 à 40 % de leur poids printanier. Un tel stress peut réduire les phases d'incubation et engendrer de l'inattention ou des désertions du nid (Harvey, 1971). Le comportement des oies en incubation est le résultat d'interactions complexes entre le degré de stress nutritionnel et la condition physique printanière, l'âge, l'expérience et l'instinct pour l'incubation.

### *Reproduction*

La grande oie de neiges est une des espèces d'oies nichant aux plus hautes latitudes en Amérique du Nord (Bellrose, 1980). Son milieu de reproduction est caractérisé par une forte dichotomie avec la présence de zones humides et des zones mésiques. Les oies ont tendance à se concentrer dans les zones humides, mais peuvent également nicher dans les zones plus sèches. La localisation des nids est fortement reliée à la fonte des neiges qui est plus tardive dans les milieux humides et qui peut être plus lente lors des années de fortes précipitations neigeuses. Les différentes zones vont également engendrer une modification dans la pression de

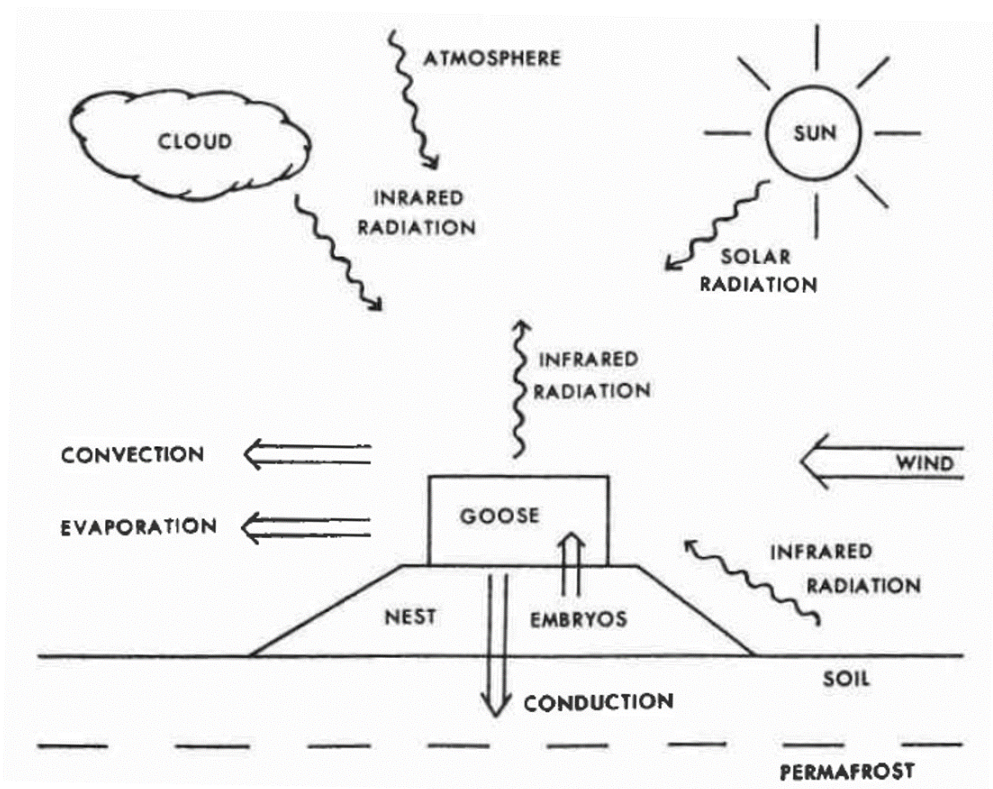


FIGURE 4 – Facteurs affectant la perte de chaleur d’une oie en incubation. Issue de [Harvey, 1971](#).

prédations des renards. Ces derniers sont plus actifs dans les zones mésiques, car leurs mouvements sont moins entravés que dans les zones humides ([Lecomte et al., 2008a](#)).

### *Sensibilité de l'espèce*

La population de la grande oie des neiges était au plus bas au début des années 1900 avec environ 3,000 individus recensés ([Lemieux, 1959](#)). Elle a bénéficié de mesures de conservation comme la mise en place de sanctuaires le long de son parcours migratoire dans le Nord-est américain et la régulation de la chasse lors des migrations de printemps et d’automne ([Lefebvre et al., 2017](#)). Les pratiques agricoles intenses ont avantagé l’espèce avec un apport alimentaire subséquent et très enrichi accessible lors de la migration, augmentant conséquemment leur condition corporelle lors de leur arrivée sur le site de reproduction. Ces mesures et



changements dans les pratiques agricoles en plus de l'influence des changements climatiques en Arctique semblent favoriser l'augmentation de l'abondance de la grande oie des neiges ([Anonyme, 2013](#); [Lefebvre et al., 2017](#)). Ces mesures de conservation ont été suivies par une forte croissance de la population au début des années 1980, qualifiant la grande oie des neiges comme une espèce sur-abondante en 1998. Une espèce est qualifiée de surabondante lorsque la taille de la population engendre une menace directe sur la conservation d'espèces (elle-même ou autres) et/ou leurs habitats ou encore, sur les intérêts agricoles et environnementaux.

Depuis 1999 la population de grande oie des neiges s'est stabilisée comptant près de 1,000,000 d'individus ce qui la classe comme une espèce sur-abondante. Elle est responsable de nombreux dégâts au sein des cultures qu'elle traverse lors de son hivernation dans le sud et lors de son parcours migratoire. Bien que la grande oie des neiges n'ait pas encore atteint la moitié de la capacité de charge de son milieu de reproduction, l'écosystème arctique reste un milieu fragile. Il est nécessaire et indispensable d'appliquer une politique de prévention efficace afin d'éviter que la population ne provoque des dégâts irréversibles en dépassant le seuil de capacité maximale de son écosystème ([Anonyme, 2013](#); [Lefebvre et al., 2017](#)).

## **Renard arctique**

### *Description biologique et reproduction*

La deuxième espèce centrale de mon doctorat est le renard arctique. Cette espèce présente une aire de répartition circumpolaire ([Prestrud, 1991](#); [Angerbjörn et al., 1994](#)) et réside à l'année longue en Arctique. Ce renard présente des traits morphologiques, physiologiques et comportementaux adaptés aux conditions abiotiques et biotiques extrêmes et hautement variables de l'Arctique ([Audet et al., 2002](#)). Le renard arctique présente une durée de vie moyenne de 3–4 ans, jusqu'à un maximum de 8 ans dans les populations canadiennes ([Audet et al., 2002](#); [Hiruki & Stirling, 1989](#)). La maturité sexuelle est atteinte à 1 an et la



reproduction a lieu une fois par année. Le nombre de jeunes produits par tentative de reproduction varie beaucoup d'une année sur l'autre et dépend fortement de la ressource alimentaire. Dans les régions où le régime alimentaire du renard arctique est basé sur des micro-mammifères, les portées sont de plus grandes tailles que dans des régions où les ressources sont davantage prévisibles, mais uniquement produites lors des années avec une forte abondance de rongeurs ([Angerbjörn et al., 1995](#)).

### *Comportements de prédation et de mise en réserve*

Le renard arctique peut être considéré comme un spécialiste opportuniste (voir [Elmhagen et al. 2000](#) ; [Tarrowx et al. 2012](#)). Il prédate principalement des micro-mammifères comme les lemmings, mais il peut compléter son alimentation par d'autres sources allant d'espèces d'oiseaux variées (adultes, jeunes et œufs) à des carcasses ([Audet et al., 2002](#) ; [Tarrowx et al., 2012](#)).

Il présente également le comportement de mise en réserve de nourriture. Le renard arctique peut soit regrouper les items dans les tanières, soit les placer dans des caches dispersées dans le paysage ([Careau et al., 2007, 2008a](#) ; [Samelius et al., 2007](#) ; [Juhasz et al., 2018](#)). Les caches permettent de prolonger le pic d'abondance de ressource qui ont lieu en été jusqu'en hiver ([Samelius et al., 2007](#)). Ce comportement est indispensable à la survie des adultes pendant l'hiver et à l'élevage des jeunes au cours de pénurie alimentaire, fréquent en Arctique.

## **Objectifs de recherche et structure de la thèse**

### *Objectif 1*

Le premier objectif de cette étude visait à identifier les mécanismes directs et indirects par lesquels les variations climatiques peuvent avoir un impact sur la force des relations prédateur-proie. En particulier, nous voulions déterminer l'importance relative des phases du cycle des lemmings (abondance de la proie



principale du système) et du climat local (températures et précipitations) et régional (oscillation arctique) sur la pression de prédation par le renard arctique (prédateur principal), via sa propension à se reproduire et le succès de nidification de la grande oie des neiges (proie alternative). Ayant l'accès à une base de données à long terme compilant ces paramètres (incluant mes années de doctorat), nous avons utilisé une approche basée sur la modélisation par équations structurelles (analyses de piste). Cette méthode a permis d'établir plusieurs scénarii plausibles illustrant les relations directes et indirectes entre les variables, mais également de quantifier la force des liens entre les espèces contenues dans notre système. Puisque le climat conditionne plusieurs niveaux dans ce système, nous nous attendions à ce que son rôle soit prépondérant quant à la reproduction des espèces de ce système (abondance de lemmings, succès de nidification des oies, nombre de tanières de renard en reproduction) et dans l'interaction de ces variables (Figure 5).

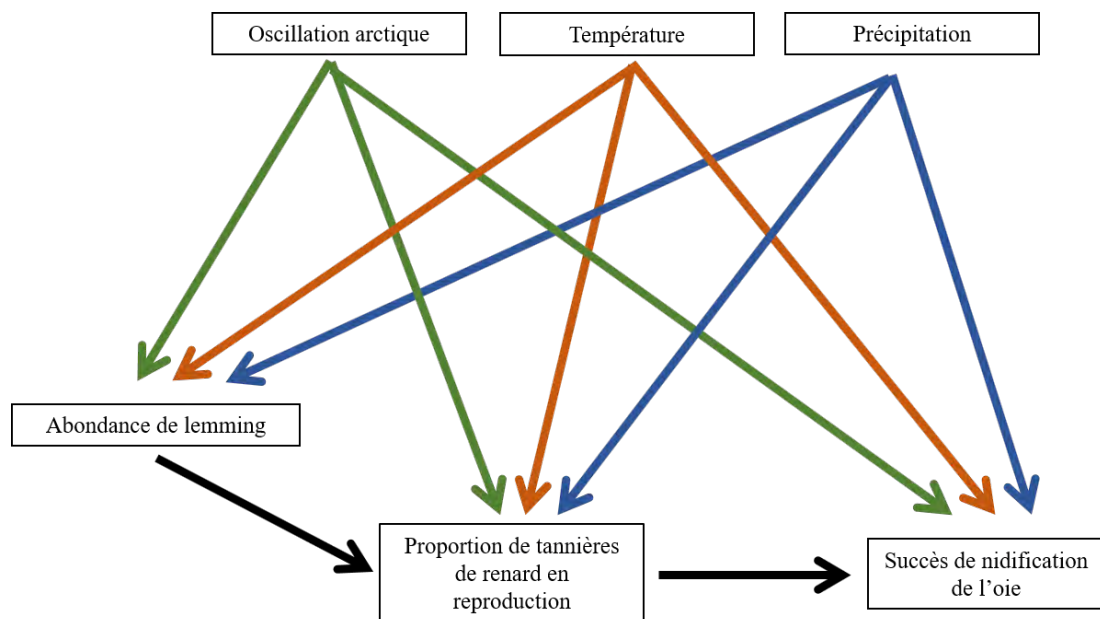


FIGURE 5 – Schéma récapitulatif des hypothèses du premier objectif de cette thèse. Une flèche représente un lien causal entre deux variables. Il s'agit ici d'une des combinaisons possibles de relations causales entre les variables définissant notre système.

*Objectif 2*

Le deuxième objectif de mon doctorat consistait en l'évaluation de l'impact des variations climatiques sur le comportement reproducteur et anti-prédateur d'un oiseau migrateur arctique, la grande oie des neiges. Pour ce faire, nous avons effectué le suivi de nidification de nids témoins et de nids supplémentés en eau et en aliment sur un des sites de reproduction principaux de la grande oie des neiges. Ces suppléments visaient à simuler l'augmentation de la productivité primaire et de la présence d'eau liée aux variations climatiques en Arctique. En augmentant l'accès aux ressources basales (eau et nourriture) de la grande oie des neiges, nous nous attendions à influencer son comportement d'incubation (fréquence et durée de sortie des nids) et ainsi, sa capacité à défendre son nid contre les attaques de ses prédateurs (Figure 6).

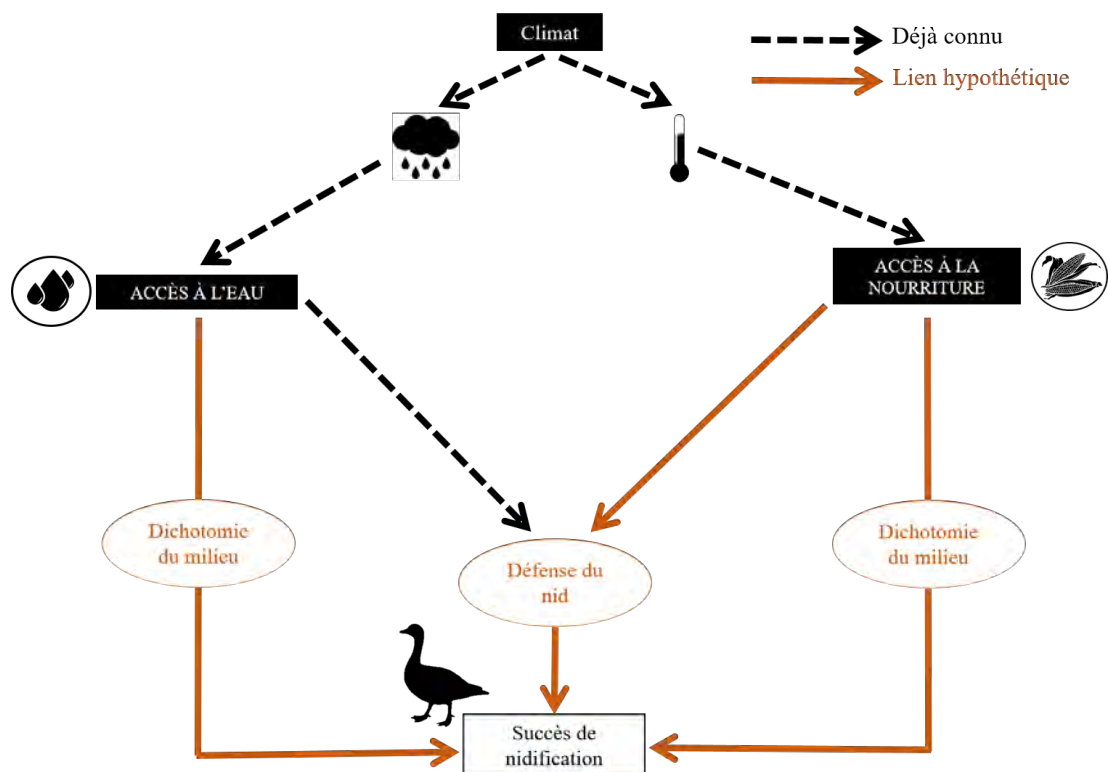


FIGURE 6 – Schéma récapitulatif des hypothèses du deuxième objectif de cette thèse. Les flèches en pointillé illustrent les relations déjà connues entre les variables. Les flèches pleines sont les relations hypothétiques.

*Objectif 3*

Le troisième objectif de mon doctorat reposait sur l'évaluation de l'impact des variations climatiques sur le comportement de prédation du renard arctique. Pour ce faire, nous avons utilisé des données à long terme sur le climat et sur le comportement de prédation du renard arctique sur les nids de la grande oie des neiges. Nous nous attendions à observer une influence des paramètres météorologiques tels que la température de l'air et la précipitation cumulée, ainsi qu'un effet de la densité de lemmings et des nids d'oie (Figure 7).

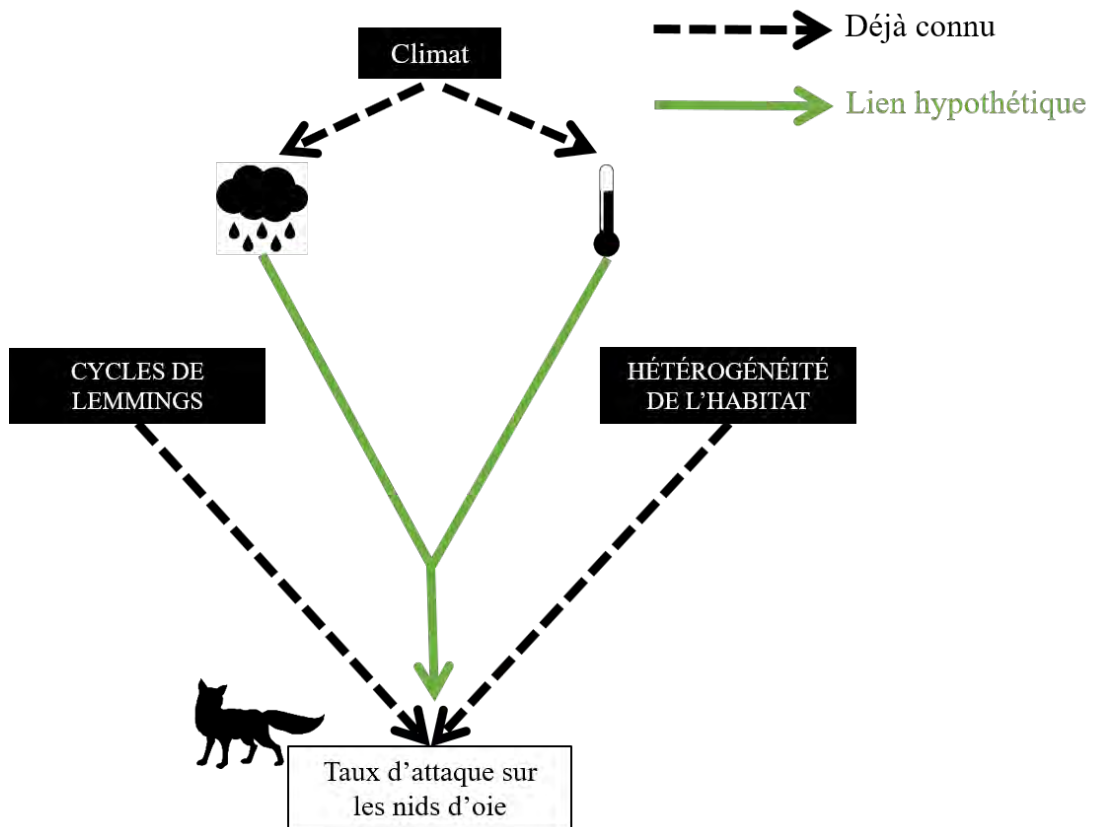


FIGURE 7 – Schéma récapitulatif des hypothèses du troisième objectif de cette thèse. Les flèches en pointillé illustrent les relations déjà connues entre les variables. Les flèches pleines sont les relations hypothétiques.



*Objectif 4*

Le comportement de cache alimentaire chez les animaux est considéré comme un comportement adaptatif en réponse à des périodes prévisibles pauvres en ressources. Cette stratégie permet d'allonger dans le temps l'accessibilité en nourriture après la survenue d'un pic de ressources. En été, les renards arctiques établis dans la colonie de reproduction de la grande oie des neiges, à l'île Bylot, présentent des taux de cache d'œuf d'oie variables dépendamment de l'abondance en lemmings. Cette stratégie, indispensable au renard arctique pour assurer sa survie et sa reproduction pendant les périodes où les ressources alimentaires se font rares, peut influencer la dynamique des interactions entre le prédateur et ses proies. Cependant, des mécanismes sous-jacents à ce comportement restent encore mal compris chez le renard et les canidés en général. Le dernier objectif de mon doctorat était de mettre en évidence une sélection de l'habitat par le renard arctique pour choisir les sites de caches alimentaires. Nous avons émis l'hypothèse que le renard arctique se base sur des indices visuels dans son environnement pour choisir et retrouver des sites de caches alimentaires au cours d'un même été.



---

## Chapitre 1

# DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF REGIONAL AND LOCAL CLIMATIC FACTORS ON TROPHIC INTERACTIONS IN THE ARCTIC TUNDRA



**Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the Arctic tundra**

Claire-Cécile Juhasz<sup>1,2</sup>, Bill Shipley<sup>3</sup>, Gilles Gauthier<sup>2,4</sup>, Dominique Berteaux<sup>2,5</sup>,  
Nicolas Lecomte<sup>1,2</sup>

Accepté dans *Journal of Animal Ecology* le 13 août 2019

Juhasz, C.-C., Shipley, B., Gauthier, G., Berteaux, D., Lecomte, N. (2020). Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 89, 704–715. DOI :10.1111/1365-2656.13104

<sup>1</sup>Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada

<sup>2</sup>Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada

<sup>3</sup>Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada

<sup>4</sup>Département de biologie, Université Laval, Québec, Québec, Canada

<sup>5</sup>Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada



## 1.1 Résumé

1. Les changements climatiques peuvent avoir un impact sur les écosystèmes au travers des modifications de la dynamique d'exploitation des ressources par les prédateurs et leurs proies. Dans le cas de l'Arctique, caractérisé par un réseau trophique simple et une sensibilité marquée au réchauffement climatique, l'altération de ces relations trophiques pourrait être particulièrement importante. Cependant, la quantification des nombreux liens directs et indirects à travers lesquels les changements climatiques peuvent affecter les interactions trophiques demeure un défi.

2. Notre objectif est d'identifier les mécanismes causaux directs et indirects, sous-tendus par le climat, affectant les interactions prédateur-proie au sein d'un réseau trophique au cœur de la toundra.

3. Notre étude se base sur les relations entre un prédateur (renard arctique) et ses deux proies principales –le lemming (proie préférée) et la grande oie des neiges (proie alternative)– et qui subissent un accroissement des précipitations et des températures au travers des années. Nous avons utilisé une combinaison de modèles illustrant les liens causaux multiples entre les variables clés issues d'une base de données à long terme (21 ans).

4. Nous avons obtenu plusieurs scénarios possibles reliant les facteurs climatiques régionaux (Oscillation Arctique) et les températures et précipitations locales à la reproduction de nos trois espèces. Nos résultats suggèrent que les facteurs climatiques régionaux et locaux présentent des impacts directs et indirects sur la reproduction du renard arctique et de l'oie des neiges. Le climat local présente un lien causal positif avec le succès de nidification de l'oie, alors que le climat local et régional démontre un effet contrasté sur la proportion de renard en reproduction. Aucune relation entre les facteurs climatiques et l'abondance des lemmings n'a été trouvée. Nous avons observé des liens causaux positifs entre la reproduction du lemming, du renard et de l'oie, mettant en évidence les réponses numériques et fonctionnelles du renard arctique face à la variabilité de l'abondance de lemming.



5. Notre étude est une des premières à mesurer les liens causaux et les forces d'interaction entre les espèces partageant un même réseau trophique, quantifiant ainsi la réponse numérique du prédateur et les interactions apparentes entre ses proies principales. Ces résultats améliorent notre compréhension des effets complexes du climat sur les interactions prédateur-proie et notre capacité à anticiper la réponse des réseaux trophiques aux changements climatiques en cours.

**Mots-clés**

Impacts climatiques; Analyses de piste; Interactions trophiques; Réseau trophique; Toundra arctique



## 1.2 Abstract

1. Climate change can impact ecosystems by reshaping the dynamics of resource exploitation for predators and their prey. Alterations of these pathways could be especially intense in ecosystems characterized by a simple trophic structure and rapid warming trends, such as in the Arctic. However, quantifying the multiple direct and indirect pathways through which climate change is likely to alter trophic interactions and their relative strength remains a challenge.

2. Here we aim to identify direct and indirect causal mechanisms driven by climate affecting predator-prey interactions of species sharing a tundra food web.

3. We based our study on relationships between one arctic predator (arctic fox) and its two main prey, lemmings (preferred prey) and snow geese (alternate prey), which are exposed to variable local and regional climatic factors across years. We used a combination of models mapping multiple causal links among key variables derived from a long-term dataset (21 years).

4. We obtained several possible scenarios linking regional climate factors (Arctic Oscillations) and local temperature and precipitation to the breeding of species. Our results suggest that both regional and local climate factors have direct and indirect impacts on the breeding of foxes and geese. Local climate showed a positive causal link with goose nesting success, while both regional and local climate displayed contrasted effects on the proportion of fox breeding. We found no impact of climate on lemming abundance. We observed positive relationships between lemming, fox, and goose reproduction highlighting numerical and functional responses of fox to the variability of lemming abundance.

5. Our study measures causal links and strength of interactions in a food web, quantifying both numerical response of a predator and apparent interactions between its two main prey. These results improve our understanding of the complex effects of climate on predator-prey interactions and our capacity to anticipate food web response to ongoing climate change.



**Key words**

Climate impacts ; Path analysis ; Trophic interactions ; Food web ; Arctic tundra



### 1.3 Introduction

Impacts of climate change on species dynamics are already widespread across many ecosystems (Ims & Fuglei, 2005; Ockendon et al., 2014). Such impacts reshape species distributions redefining the functioning of ecosystems by changing resource availability and species interactions (Walther et al., 2002; Cahill et al., 2012). For instance, increased air temperatures can not only directly alter the number of prey and their predators but also indirectly facilitate predation or dampen predation risks by influencing both searching activities and handling time of prey (Sentis et al., 2012; Thakur et al., 2017). So far, few studies have measured the relative strengths of direct and indirect impacts of climate changes on trophic interactions (Ogilvie et al., 2017; Antigueira et al., 2018) and especially among endotherm species. This knowledge gap is even more apparent when accounting for the fact that alteration of trophic interactions differs greatly according to the thermoregulatory capacity of animals (ectotherm predator and prey : Grigaltchik et al., 2012; endotherm predator — ectotherm prey : Rodenhouse, 1992; ectotherm/endotherm predators and endotherm prey : Cox et al., 2013; endotherm predator and prey : Creel et al., 2016).

Climate change may affect species directly, via physiological impacts, and indirectly, through alterations in interactions between species. Indirect effects (such as phenological mismatch or changing food availability and predation) generally have a greater impact on species dynamics than direct ones (such as physiological stress; Cahill et al., 2012; Ockendon et al., 2014). The relative importance of direct and indirect impacts of ongoing climate change on trophic interactions could be particularly acute in ecosystems characterized by a simple trophic structure and rapid warming trends. As air temperatures and precipitation amounts rise rapidly across the Arctic tundra (IPCC, 2013), weather conditions have the potential to play a determinant role in species dynamics and interactions in this biome (*e.g.* Hansen et al., 2013). Despite the paucity of studies, some have already reported contrasting impacts of various climatic factors on species dynamics in various regions of the Arctic, from positive (geese : Jensen et al., 2008; Lecomte et al., 2009) to negative (geese : Doiron et al., 2015; raptors : Lamarre et al., 2018;





lemming : [Ims et al., 2008](#)). At the ecosystem level, [Legagneux et al. \(2014\)](#) showed that warmer temperatures in the Arctic could increase predation intensity on herbivore prey. Nonetheless, quantifying the multiple direct and indirect pathways through which various climatic factors may alter trophic interactions and their relative strength remain a challenge that few studies have addressed in the Arctic.

Using a dataset ranging from 1996 to 2016, we examined direct and indirect mechanisms driven by climate that could potentially affect predator-prey interactions between a tundra top predator, the arctic fox (*Vulpes lagopus*; terrestrial predator), their main prey, lemmings (*Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus*), and their main alternative prey, greater snow geese (*Anser caerulescens atlantica*); together these form a hypothesized causal structure (Figure 1.1 a). These links were defined by a series of a priori hypotheses based on known mechanisms specific to the Arctic ecosystem (see Table 1.1). Climate may influence goose nesting success in several ways : 1) When geese arrive at the breeding site, the snow cover (linked to weather conditions) impacts food and nest site availability ([Dickey et al., 2008](#)). A delayed spring, associated with a late snowmelt, should decrease the body condition of breeding females and increase the stress linked to intra-specific competition for nest sites, resulting in decreased nesting success. 2) During incubation, temperature can influence the cooling of eggs, implying an increased risk of embryo mortality during cold days ([Poussart et al., 2000](#); [Dickey et al., 2008](#)). Rainfall, by modifying water accessibility through travelled distance for incubating females, should alter goose capacity to go back to nests and fend off predators during incubation recesses ([Lecomte et al., 2009](#)). Lemmings, the other major prey in this system, show 3-4 year population cycles and their abundance during summer is linked to their winter breeding and possibly to winter climate conditions affecting snow quality (food access, predation pressure; [Bilodeau et al., 2013](#); [Dominé et al., 2018](#)). Arctic fox breeding success is dependent on lemming population fluctuations and is maximal during years of high lemming abundance (fox numerical response; [Tarroux et al., 2012](#)). During the decreasing and low phase of lemming abundance, foxes shift prey and heavily feed on goose eggs and goslings (fox functional response toward the alternative prey; [Bêty et al., 2001](#)). Fox predation is the main cause of nesting failure in geese ([Bêty et al., 2001](#);



Lecomte et al., 2009) and it can lead to almost complete nesting failure during a lemming crash (Bêty et al., 2001, 2002; Lecomte et al., 2008b).

Thus, we have good reasons to suspect that goose reproduction can be affected by both predation and local climatic conditions during the nesting period (Bêty et al., 2002; Lecomte et al., 2009). However, we do not know the relative strengths of these multiple biotic and abiotic effects on goose reproduction and how they interact with each other. Therefore, in this study, we examined (1) whether climate could positively or negatively affect lemming abundance, goose breeding success, and the reproduction of their main predator, either directly or indirectly, and (2) whether these effects could result in an alteration of the prey-predator dynamics between the arctic fox and snow goose (Table 1.1; Figure 1.1 a). We used confirmatory path analysis (Shipley, 2009), also known as piecewise structural equation modelling (Lefcheck, 2016), to disentangle the direct and indirect effects of climate on the predator-prey interactions between foxes and geese. We based our hypothetical causal claims between observed and latent variables (*i.e.*, non-measured variables) on our specific knowledge about this system (Table 1.1; Figure 1.1 a). To do so, we analyzed long-term data (21 years) on fox and goose breeding success, lemming abundance, as well as local (air temperatures and cumulative precipitations) and regional (Arctic Oscillation, AO) climate indices.

## 1.4 Methods

### 1.4.1 Study system

The study was conducted at Bylot Island, Sirmilik National Park of Canada (73° N, 80° W), which contains the largest greater snow goose breeding colony (ca 20,000 pairs; Reed et al., 2002) in the Canadian Arctic. More than 95 % of goose nests are concentrated in a high-density area (50 – 70 km<sup>2</sup>). The landscape is dominated by mesic tundra in the upland and a mixture of mesic tundra and wetlands (primarily polygonal tundra) in the lowlands (Gauthier et al., 2013). Wetlands account for ca. 15 % of the study area (Massé et al., 2001; Lecomte



et al., 2008b). Between 1989 and 2011, Bylot Island experienced a warming trend during both spring and summer (from 0.3 °C per decade in June to 1.1 °C per decade in both May and August) and the average annual cumulative thawing degree-days (sum of the daily mean temperature above 0 °C) increased by almost 40 % (Gauthier et al., 2011, 2013). Although the entire Arctic has experienced a modest increase in the amount of summer precipitation since 1950 (+ 5 %; AMAP, 2012), this period has witnessed an increase of extreme events, including the occurrence of the five wettest summers in the Arctic over the past 20 years (AMAP, 2012). Furthermore, climate models project precipitation increases of 30 to 50 % during the cold season over the coming decades, with an increasing proportion falling as rain instead of snow (AMAP, 2017; Bintanja & Andry, 2017).

#### 1.4.2 *Goose nesting success*

The monitoring of goose nesting activity took place annually since 1994 (see Bêty & Gauthier, 2001). Nest searches were conducted using two methods : 1) over an intensively studied area (ca. 50 ha) located in the center of the colony every year, and 2) within a variable number of 1 and 2-ha plots randomly located throughout the colony. Previous analyses showed that nesting success did not differ between those two samples of nests (Reed et al., 2005), which were combined in this study. In the field, nests were systematically found and marked during periods of laying and early incubation. Nests were revisited at least three times during the nesting season to determine initiation and hatching dates and their success. A nest was considered successful if at least one egg hatched. Apparent nest survival (*goose*) was thus a binomial variable for each monitored nest over the years (with 1 for successful nest and 0 for failed nest ; **appendix 1**). As we monitored the majority of nests from the beginning of the nesting attempts, we used this apparent estimator in our analysis.



### 1.4.3 *Lemming abundance*

Since 2004, lemming abundance (*lmg*) was annually estimated with live trapping and capture-mark-recapture methods during summer (**appendix 1**) in two 11-ha permanent grids (one for each type of habitat – mesic tundra and wetland) for 3 consecutive days during 3 periods (mid-June, mid-July, and mid-August). Each grid contained 100 to 144 trapping stations separated by 30 m and arranged in a Cartesian plane (see more details in [Fauteux et al., 2015](#)). We used the average between grids to determine an overall lemming density. Before 2004, index of lemming abundance was estimated by using the relationship between annual lemming density obtained from the previous method and the abundance index obtained from snap-trapping ([Gruyer et al., 2008](#)) over 2004 – 2014 ( $R_{adj}^2 = 0.81$ ; [Gauthier et al., 2013](#)).

### 1.4.4 *Fox breeding activity*

Generally considered as a meso-predator in the Arctic ecosystem, the arctic fox represents one of the top-predator species at Bylot Island. We monitored arctic fox dens opportunistically from 1993 to 2002 and systematically throughout the study area since 2003 (number of monitored dens ranged from 35 before 2003 to about 100 after 2003). Fox dens were checked at least twice during the summer (late May and early July; **appendix 1**) to monitor signs of breeding activity ([Szor et al., 2008](#)). Arctic fox breeding activity (*fox*) was estimated as the proportion of monitored dens from which an arctic fox litter emerged during summer, hereafter called the proportion of fox dens with breeding (average date of pup emergence = 17 June; Morin 2015).



#### 1.4.5 Climate data

##### Regional climate

The Arctic Oscillation (AO) represents fluctuations in atmospheric pressure between polar and middle latitudes (Thompson & Wallace, 1998) and has a strong influence on weather conditions in the Arctic (Comiso & Hall, 2014). In the eastern Canadian Arctic, including the North Baffin area, negative AO values are associated with weaker winds, higher precipitation, and warmer temperatures than normal, while positive values correspond to opposite conditions (Thompson & Wallace, 2000). Dickey et al. (2008) already demonstrated the seasonal influence of AO (winter, spring and summer) on goose nesting success in the High Arctic. Moreover, winter AO, by influencing winter conditions, could impact survival and condition of resident species (*i.e.*, lemmings, arctic fox) and thus their ability to breed during spring and summer (Williams et al., 2015). We therefore decided to consider these three seasonal periods (winter, spring and summer) to study the impact of AO on species interactions (**appendix 1**). We obtained daily values for the AO index from the Climate Prediction Center of the National Weather Service (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov>). For each year, we estimated three AO index (*winAO*, *sprAO* and *sumAO*) by averaging daily index AO of the interested period. We used the same period described in Dickey et al. (2008; **appendix 1**).

##### Local climate

Temperature data was extracted from an automated weather station located in the south plain of Bylot Island (hourly basis record at 20 m above sea level a.s.l. (CEN, 2018). The daily air temperature was obtained by averaging data recorded every minute for 24 hours. Daily precipitation was recorded manually during the summer using a rain gauge. For each monitored nest, we computed the mean of daily air temperature (*temp*) and the cumulative precipitation (*prec*) experienced between its initiation date and hatching or failure date (**appendix 1**).



### 1.4.6 Statistical analysis

We used confirmatory path analyses to test our causal hypotheses describing how the variables are causally linked based on hypothesized direct and indirect effects. This kind of analysis is used to specify and test complex multivariate relationships among a suite of interrelated variables, which can be both predictors and responses. Links among variables are represented by a path diagram and arrows illustrate hypothesized direct causal relationships, *i.e.*, relationships that are not mediated by any other variable in the model. We associated several datasets (regional and local climate, nesting success of geese, breeding success of foxes, lemming abundance) over 21 years (1996–2016).

We first defined our multivariate causal hypotheses based on our knowledge specific to the studied system (Table 1.1) and then expressed these hypotheses into a directed acyclic path diagram (*i.e.*, a graph describing the causal relationship between variables; Fig. 1.1a, [Grace et al., 2012](#)). We specified hypothesized mechanisms (Table 1.1) by building the original path diagram with both observed and latent variables (Fig. 1.1a). Latent variables were not measured in the field but are part of the hypothesized causal model. In our system, they represented predation behaviour on lemmings and geese by foxes (*i.e.*, lemming and goose egg consumption rates). In order to test our causal hypothesis with our measured data, we translated the original path diagram (with latent variables) into an equivalent directed acyclic graph (only with observed variables; Fig. 1.1b). This new directed acyclic graph is equivalent to the original one in its d-separation claims involving the observed variables and so allowed us to consider the hypothesized causal links between several variables (*i.e.*, proportion of fox dens with breeding, goose nesting success and some climate variables; see results) as inducing paths involving these latent variables ([Shiple, 2016](#)). Specifically, we detailed how we proceeded in **appendix 2**. This path diagram implies a series of zero (partial) correlations (absence of correlation between two variables when fixing a third variable in the path diagram, to a constant value) which, together, can be tested using a d-sep test ([Shiple, 2000](#)). This method allows us to use data with non-normal distributions and that is hierarchically structured ([Shiple, 2009, 2016](#)).



We translated hypothesized causal links of the path diagram into a path model. The path model was composed of a set of statistical models : one statistical model for each variable having at least one causal parent in the tested path diagram (*i.e.*, lemming abundance, proportion of fox dens with breeding, and success/failure for each goose nest). Since it is biologically reasonable to hypothesize that a summer that is both warm and wet would favour nesting success in greater snow geese, we also included an interaction term in our models. [Royer-Boutin \(2015\)](#) previously found a weak lagged effect of lemming abundance on goose nesting success in our system, as success tended to be lower in the year following a lemming peak. In a preliminary analysis, we tested for a lagged effect of predation on goose nesting success, but this link was never significant. We therefore did not consider lagged effect any further in our analyses.

All statistical models in a path model were based on the same dataset. We used linear (LMs) or generalized linear mixed models (GLMs) each with their appropriate distributions (normal or binomial) and their appropriate random effects (year). To overcome issues related to non-linear relationships with the proportion of fox dens with breeding, we log-transformed lemming abundance data. For all models, the overdispersion was checked. We started by fitting the full path model to our data (Fig. 1.1a) and then proceeded by fitting a series of path models derived from the original one, *i.e.*, with different links among our variables (see **appendix 3**). We used the AIC statistic to select the best fitting model. In presence of models having  $\Delta\text{AIC} < 3$  ([Burnham & Anderson, 2010](#)), we proceed with a model-averaging method ([Shipley, 2013](#)). Finally, each variable of the best path model was first standardized to unite variance and zero mean in order to obtain standardized path coefficients. These coefficients allowed us to compare the strength of direct and indirect causal links between variables in the model. The strength of an indirect path between two variables was obtained by multiplying path coefficients belonging to this path.

We used the package PiecewiseSEM ([Lefcheck, 2016](#), package version 1.2.1, R version 3.3.2) to run the analyses.



## 1.5 Results

### 1.5.1 Biotic and abiotic trends

During our 21-year study (1996 – 2016), lemming abundance, the proportion of fox dens with breeding, and goose nesting success presented large fluctuations (Fig. 1.2). Lemming abundance ranged from a minimum of 0.02 in 2013 to up to 9.35 lemming.ha<sup>-1</sup> in 2000 (mean  $\pm$  sd = 2.19  $\pm$  2.52 lemming.ha<sup>-1</sup>), with 7 years of low, intermediate, and high abundance, respectively. The proportion of breeding fox dens ranged from 0 in 2002 to 0.33 in 2016 (mean  $\pm$  sd = 0.14  $\pm$  0.09). Finally, goose nesting success fluctuated between 0.14 in 1999 and 0.91 in 2014 (mean  $\pm$  sd = 0.69  $\pm$  0.18).

Between 1996 and 2016, winter, spring, and summer AO ranged from -1.65 to +1.07 with no temporal trend (*winAO*,  $F_{1,19} = 1.06$ ,  $P = 0.32$ ; *sprAO*,  $F_{1,19} = 0.08$ ,  $P = 0.78$ ; *sumAO*,  $F_{1,19} = 1.35$ ,  $P = 0.26$ ; **appendix 4**). During the same period, the mean temperatures measured between the annual mean initiation date and the mean hatching date of geese (*i.e.*, the laying and incubation periods) was 4.6  $\pm$  0.8°C, with annual values fluctuating from 3.3°C to + 6.1°C (**appendix 5**). Between 1996 and 2016, the average cumulative precipitation during the goose nesting period was 21.6  $\pm$  17.9 mm, with a maximal value in 2012 (69.0 mm) and a minimal one in 2016 (1.6 mm; **appendix 5**). There was no temporal trend in air temperature and cumulative precipitation during the goose nesting period (LMs, air temperature,  $F_{1,19} = 0.23$ ,  $P = 0.64$ ; precipitation,  $F_{1,19} = 0.86$ ,  $P = 0.36$ ), but climatic factors could aptly be described as being highly variable over time.

### 1.5.2 Weather and climatic impacts on Arctic species

Among all path models tested, seven of them were not statistically rejected by our data (*i.e.*, p-value > 0.05 for the C-statistic value; **appendix 3 & appendix 6**) but only two were close competitors with a  $\Delta AIC < 3$  (**appendix 7**). Both present the same causal links illustrating relationships between the local climate





and any species, and between species themselves. The only difference was in the absence of a regional climate influence (*i.e.*, winter AO) in the path model. We therefore calculated model-averaged estimators of each causal link present in these two path models (**appendix 8**).

The proportion of fox dens with breeding, air temperature, and cumulative precipitation during the period of goose nesting explained 72 % of the variation in goose nesting success. According to the path coefficients (PC), local climate had the largest influence on goose nesting success, which increased when both temperature and precipitation were high, though with a stronger effect of the latter variable ( $PC_{prec \rightarrow goose} = 2.11 \pm 0.12$ ;  $PC_{temp \rightarrow goose} = 1.41 \pm 0.10$ ; Fig. 1.3). Fox breeding also displayed a positive causal link with goose nesting success ( $PC_{fox \rightarrow goose} = 0.89 \pm 0.39$ ; Fig. 1.4). We did not find any evidence for a link between spring AO and goose nesting success. Contrary to our expectations, summer AO was not linked to local climate (*i.e.*, temperature and precipitation) during the goose nesting period.

Lemming abundance, local, and regional climatic factors were all related to the proportion of fox dens with breeding and explained 74 % of its variation. However, lemming abundance was the principal driver of fox breeding with a positive causal link at least 5 times stronger than any other causal links (Fig. 1.5;  $PC_{lmg \rightarrow fox} = 0.80 \pm 0.01$ ;  $PC_{temp \rightarrow fox} = 0.05 \pm 0.01$ ;  $PC_{prec \rightarrow fox} = -0.14 \pm 0.01$ ;  $PC_{winAO \rightarrow fox} = 0.03 \pm 0.002$ ; Fig. 1.3). Local temperature and precipitation during the goose nesting period had a contrasted influence on the proportion of fox dens with breeding, which increased with high temperature but decreased with high precipitation, with a stronger effect of the latter variable ( $PC_{prec \rightarrow fox}$  was 2 times stronger than the  $PC_{temp \rightarrow fox}$ ). The stronger wind, lesser precipitation, and warmer temperature associated to an increasing winter AO positively influenced the reproduction of foxes. However, its influence was weak ( $PC_{winAO \rightarrow fox} = 0.03 \pm 0.002$ ). Contrary to our original hypotheses, we found no link between winter AO and lemming abundance. Finally, goose nesting success displayed indirect causal paths with all of climate variables ( $PC_{winAO \rightarrow fox \rightarrow goose} = 0.03$ ;  $PC_{temp \rightarrow fox \rightarrow goose} = 0.04$ ,  $PC_{prec \rightarrow fox \rightarrow goose} = -0.12$ ; Fig. 1.3); the strongest one linking precipitation



and goose nesting success, through the proportion of fox dens with breeding. We found no indirect causal path linking fox breeding and the regional and local climate indices. Our *a-posteriori* analysis allowed us to explore further the causal link between the proportion of fox dens with breeding and goose nesting success. This analysis supported our hypothesis that these two observed variables are linked via two latent variables, the consumption rates of lemmings and goose eggs by foxes. These two variables are themselves subject to an influence of local climate (see details in **appendix 3**). This provides a mechanistic explanation for the causal link between the proportion of fox dens with breeding and goose nesting success in Fig. 1.3.

## 1.6 Discussion

While the body of evidence showing the potential impacts of climate change on trophic interactions is expanding (Renner & Zohner, 2018), it is still unclear whether predator-prey systems will be more affected by direct or indirect climate-driven processes, even in simple food webs. Here we found that both regional (winter AO) and local climate could both directly affect the breeding success of an arctic herbivore, the snow geese, and indirectly through effects on its main predator, the arctic fox. Our path analyses suggested that goose reproduction is mainly driven by direct local climate effects since precipitation and air temperature was twice as strong as a climate effect mediated through the reproductive activity of foxes on goose nesting success. Contrary to our expectations, we found no relationship between either regional or local climate and summer lemming abundance, although lemmings still played an important role in this system by their strong, positive effect on fox breeding activity.

### 1.6.1 Prey-predator interactions

Several studies demonstrated the key role of lemming population cycles on the tundra food web dynamics (*e.g.* Ims & Fuglei, 2005; Schmidt et al., 2012). While our study further illustrates that role, our analyses allowed us to quantify



the relative strengths of predator-prey links between the arctic fox and its two major prey. Latent variables helped to illustrate the hypothesized mechanisms (8 & 9 in Table 1.1) driving the almost equally strong and positive causal links between (1) lemming abundance  $\rightarrow$  proportion of fox dens with breeding and (2) proportion of fox dens with breeding  $\rightarrow$  goose nesting success (**appendix 3**). We hypothesized that the link between lemmings and fox breeding is due to an increase in lemming consumption rate by foxes (latent variable) in years of high lemming abundance, which leads to a strong numerical response of breeding foxes. This numerical response has also been documented by previous studies across the range of arctic foxes (Braestrup, 1941 ; Angerbjörn et al., 1999). The positive link between fox breeding and goose nesting success is the consequence of another hypothesized latent variable, the rate of consumption of goose eggs by foxes. When lemming abundance increases, goose egg consumption decreases due to the functional response of foxes. The type of indirect interactions between lemmings and geese can vary between apparent mutualism and apparent competition as a result of the strongly fluctuating abundance of lemmings between years (Bêty et al., 2002). The link between lemming abundance and goose nesting success through fox predation behavior, a latent variable, can be viewed as a form of apparent mutualism (see Abrams et al., 1998 ; Bêty et al., 2002).

Few studies have measured both the causal links and strength of relationships in a food web (but see Ogilvie et al., 2017 ; Antiqueira et al., 2018). Here we did so by linking numerical and functional responses of a predator and indirect interactions between its prey. Our study, based on long-term data series, improves our understanding of a simplified Arctic food web and helps quantify apparent interactions between two prey species sharing a common predator.

### 1.6.2 *Climate and goose nesting success*

While most climate change-related studies primarily focus on measuring the response of organisms to temperature increase, we are only starting to examine the consequences of changes in rainfall on vital rates of animals. Most results



point to negative effects of rainfall on reproduction via increased risks of young mortality and foraging cost for parents (Öberg et al., 2015; Lamarre et al., 2018).

An increase in summer temperatures and precipitations may positively influence goose nesting success through an increase in resource accessibility (*e.g.* greater access to food resources with earlier snow melt; unlimited access to surface drinking water after rainfall, Lecomte et al., 2009). In addition to confirming impacts of air temperature, our results showed the crucial role of rainfall in our system being the most influential climate parameter on goose-nesting success (Fig. 1.3).

Temperature and precipitation both can have bottom-up effects in many system (Holmgren et al., 2006; Ogutu et al., 2008). Here, we argue that the difference in strength of these effects can be the result of water access not just being a resource (*e.g.* to alleviate the fasting cost during incubation; Le Maho et al., 1981) but especially by being a driver of the risk of predation on goose nests resulting in a top-down process. The surge in water accessibility created by temporary water holes after rainfall reduces the distance traveled by females to drink during an incubation recess and thereby decreases both predation opportunity and success by foxes (*i.e.*, goose egg consumption rate; Lecomte et al., 2009). By altering the predator-prey interactions between foxes and geese, increased water access via rainfall positively affects goose nesting success. Hence, our study illustrates novel pathways by which local climate conditions can induce cumulative indirect and direct effects on species and their trophic interactions.

### 1.6.3 *Climate and fox breeding*

Because individual species often present an unique response to climate variability, climate impacts on trophic interactions are complex to unravel. Depending on the species, variation in air temperature or rainfall may improve predator efficiency (Grigaltchik et al., 2012; Creel et al., 2016) or favor prey survival and/or reproduction (Lecomte et al., 2009; Mysterud, 2016). Compared to geese, fox breeding displayed weaker and more ambivalent links with local climate (*i.e.*,



positive effect of both temperature and precipitation on goose nesting success vs. opposite effects of these variables on the proportion of fox dens with breeding). To a lesser extent, our study showed that conditions during winter and early summer could partially determine the proportion of breeding fox dens due to the ability of foxes to quickly respond to increasing food availability (lemming abundance ; presence of geese in spring & summer ; [Hersteinsson, 1984](#) ; [Hall, 1989](#)). We suggest that the regional winter climate can directly affect fox breeding through carry over effects on their body condition and stress level at the start of the breeding season. Local climate during late spring/early summer can also indirectly drive fox breeding through an alteration in predator-prey interactions by modifying the availability of one the food resources (goose eggs).

Climate effects may occur throughout the life cycle of a species. Cumulative impacts during wintering and breeding seasons may exacerbate the effect of climate variation on species dynamics ([Williams et al., 2015](#) ; [Pomara & Zuckerberg, 2017](#)). For instance, the resilience of species to energetic stress in winter and during the subsequent breeding season can be determined by climatic conditions during winter and during post-winter resource acquisition ([Irwin & Lee, 2003](#) ; [Breed et al., 2013](#)). Our results illustrate the successive impact of winter regional and summer local climate on arctic fox breeding activity. Although we did not have data on fox body condition, we suggest the following potential mechanism. Harsh conditions during winter, associated to a negative AO index in our area, can increase thermoregulation costs and decrease body condition, food availability, and predation opportunities ([Williams et al., 2015](#)). This may lead to poor female body condition, small litter size, reduced birth weight and consequently low pup survival ([Angerbjörn et al., 1991](#)). These mechanisms suggest a delayed effect of specific winter conditions on fox reproduction, with eventual detrimental consequences on breeding propensity and pup survival.

During the goose nesting period, precipitation had a weak negative effect on fox breeding. We suggest this causal link may be partly mediated through predator-prey interactions between geese and foxes (*i.e.*, rate of goose eggs consumption). Arctic foxes are characterized by high behavioural flexibility, which allows for an



important variation in their feeding niche. [Tarroux et al. \(2012\)](#) showed that in presence of a large goose colony, arctic foxes are more versatile and behave more as a generalist forager than a specialist one. During spring and summer, goose eggs are always part of the fox diet regardless of the variability in lemming abundance between years ([Careau et al., 2008b](#)). If high precipitation increases the ability of geese to defend their nest from fox attacks as we argued above, this could reduce egg consumption rate by foxes. This change in fox resource acquisition could reduce their reproductive success, and explain the negative link detected between precipitation and the proportion of fox dens with breeding.

#### 1.6.4 *Climate and lemming abundance*

Although winter AO index is a proxy for air temperature and precipitation in the Arctic, we detected no causal relationship between winter AO and summer lemming abundance. This may be because winter AO is too much of a coarse-grain climate index for lemmings, which may be sensitive to climate conditions at much smaller spatial and temporal scales. Indeed, several studies have shown the importance of snow properties in the subnivean space for lemmings ([Ims et al., 2008](#); [Berteaux et al., 2017](#)). In particular, subnivean conditions with a dry snowpack and a soft basal depth hoar without wetting/refreezing events ([Berteaux et al., 2017](#)) may enhance lemming survival and improve reproduction during the winter via increased thermal insulation, food access, and predator protection ([Lindström & Hörnfeldt, 1994](#); [Korslund & Steen, 2006](#)). [Dominé et al. \(2018\)](#) also showed that the physical properties of the subnivean space may be determined during a short time window at the onset of the winter, when the snow cover gets established.

## 1.7 Conclusion

The contrasting response of one prey (snow goose) and its predator (arctic fox) to temperature and precipitation variations suggests that predator-prey relationships are modulated by multiple climate interactions. This potential climate-based



---

decoupling between species adds another layer of complexity in our understanding of food web response to a changing climate. Moreover, recent reviews (Cahill et al., 2012; Ockendon et al., 2014) highlighted our limited understanding of climate change impacts on food webs. While most studies only focus on the climatic tolerance of species (Mitchell et al., 2018) or alterations on direct trophic interactions (Legagneux et al., 2014; Creel et al., 2016), little is known about the indirect climate effects on species and trophic interactions. Our study integrated the combined effects of regional and local climate as well as direct and indirect trophic interactions into a single analytical framework based on long-term data series. Doing so, we quantified the mechanisms underlying the multiple pathways through which climate can affect species reproduction including via trophic interactions and demonstrated that prey reproduction can be mainly driven by local climate effects, while its predator reproduction is subject to both regional and local climate impacts. Improving our understanding of the relationships between regional climate indices like the AO and local climate variables, as well as climate effects on all parts of a species life cycle is necessary to enhance our capacity to anticipate direct and indirect climate impacts on food web dynamics.



TABLE 1.1 – Hypothesized causal links between climate, a predator species and its two main prey hypothesized in our study and implied known mechanisms specific to the Arctic ecosystem.

	Causal variable (name)	Affected variable (name)	Expected effect	Hypothesized mechanisms
1.	Winter AO ( <i>winAO</i> )	Lemming abundance ( <i>lmg</i> )	Negative	High winter AO index, which is linked to a decrease of precipitation and an increase of wind strength, decreases the quality of lemming subnivean habitat (access to food and cold protection) and lemming breeding during winter (Berteaux et al., 2017; Dominé et al., 2018) and influences their summer abundance (Fauteux et al., 2015; Ims et al., 2008)
2.	Spring AO ( <i>sprAO</i> )	Lemming abundance ( <i>lmg</i> )	Positive	High spring AO index, which is linked to a decrease in air temperature, prolongs the snow cover and a good quality subnivean habitat for lemmings (cold protection and reduced predation risk; Berteaux et al., 2017) and influences their summer abundance
3.	Spring AO ( <i>sprAO</i> )	Goose nesting success ( <i>goose</i> )	Negative	High spring AO, which is linked to a decrease in air temperature, delays spring and prolongs the snow cover, which have a negative effect on food and nest site availability for geese (Dickey et al., 2008)
4.	Summer AO ( <i>sumAO</i> )	Average of air temperature during nesting ( <i>temp</i> )	Negative	High summer AO index, which is linked to an increase of wind strength and a decrease of air temperature, is indicative of cold temperature during the goose nesting period (Thompson & Wallace, 2000)
5.	Summer AO ( <i>sumAO</i> )	Cumulative summer rainfall during nesting ( <i>prec</i> )	Negative	High summer AO index, which is linked to a decrease of precipitation, is indicative of a low cumulative rainfall during the goose nesting period (Thompson & Wallace, 2000)
6.	Average of air temperature during nesting ( <i>temp</i> )	Goose nesting success ( <i>goose</i> )	Positive	Warm temperature during incubation reduces embryo mortality (Dickey et al., 2008; Poussart et al., 2000)
7.	Cumulative summer rainfall during nesting ( <i>prec</i> )	Goose nesting success ( <i>goose</i> )	Positive	High rainfall increases water availability and goose ability of fending predators off (Lecomte et al., 2009)
8.	Lemming abundance ( <i>lmg</i> )	Proportion of fox dens with breeding ( <i>fox</i> )	Positive	High abundance of lemmings leads to high lemming consumption by foxes and a high number of fox dens with breeding (numerical response to the increased lemming abundance; Angerbjörn et al., 1999; Braestrup, 1941)
9.	Proportion of fox dens with breeding ( <i>fox</i> )	Goose nesting success ( <i>goose</i> )	Positive	High breeding activity of foxes occurs when lemming abundance is high. Consumption of lemmings by foxes then increases, which reduces the consumption of goose eggs by foxes and improves the nesting success of geese (functional response of fox to the high abundance of its main prey; Bêty et al., 2002)



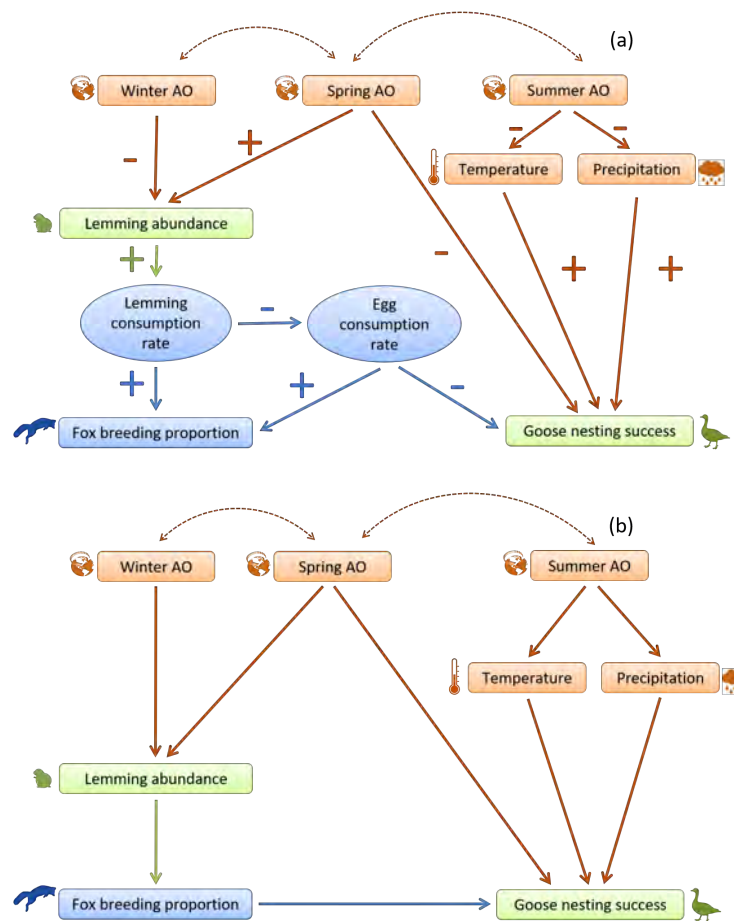


FIGURE 1.1 – Hypothesized causal links between climate (orange boxes), one predator (Arctic fox; blue box) and two prey species (greater snow goose and lemming sp.; green boxes) specific to the high Arctic. Regional climate (*i.e.*, winter and spring AO) may directly influence lemming abundance and goose nesting success, while summer AO may be directly linked with temperature and precipitation during goose nesting period. In turn, these local climate variables may directly influence goose nesting success. (a) Illustrates the path diagram with hypothesized causal links between latent variables (non[U+2010]measured variables; blue circles) and other variables. Thus, lemming abundance may have an indirect causal link with goose nesting success and the proportion of active breeding fox dens through consumption rates of prey by foxes (latent variables; blue circles). (b) Corresponds to the directed acyclic graph with no latent variables and equivalent to the original path diagram (a). Doubleheaded stippled arrows represent a free covariance between exogenous variables (*i.e.*, winter, spring and summer AO).

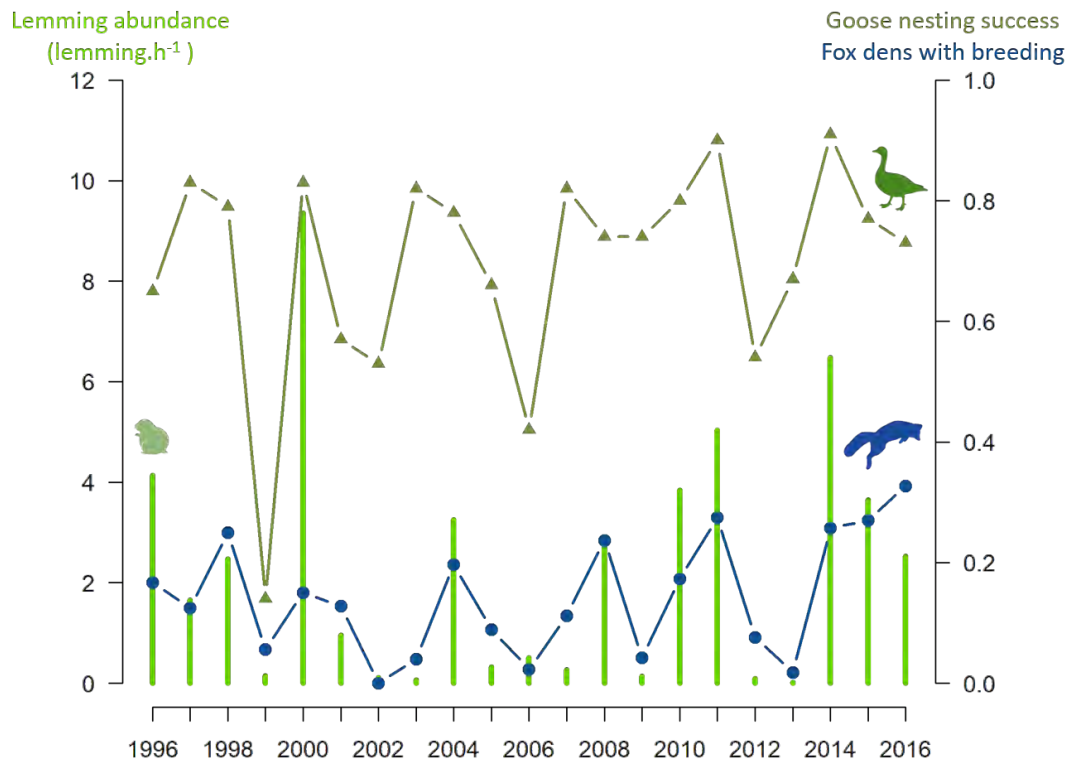


FIGURE 1.2 – Variation of lemming abundance (green bars), greater snow goose nesting success (triangle dots) and proportion of the Arctic fox dens with breeding (circle dots) between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada.

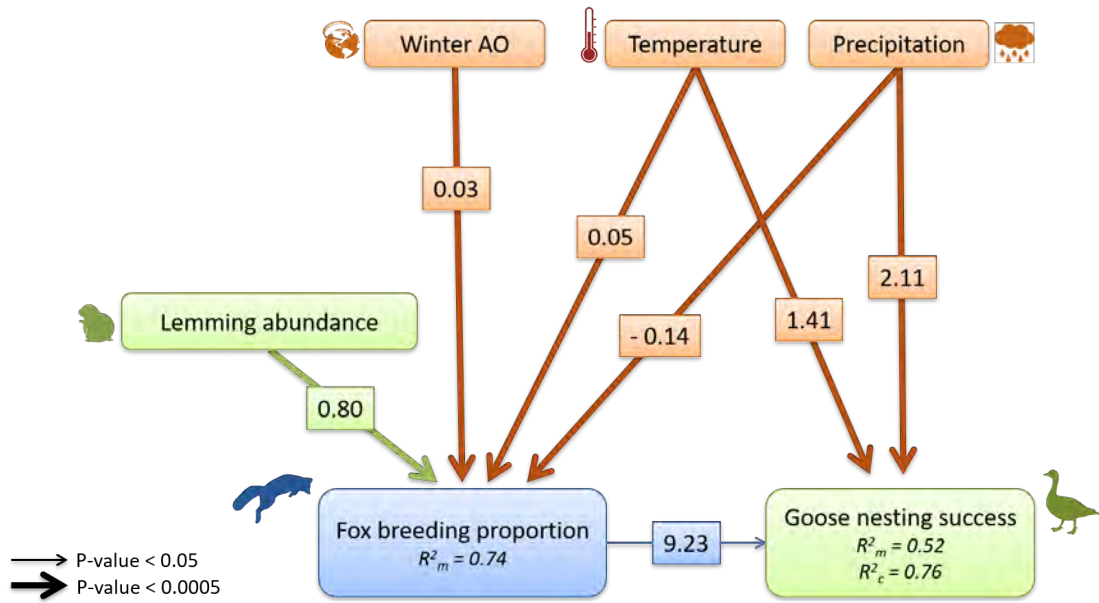


FIGURE 1.3 – Path diagram with model[U+2010] averaged estimates showing the significant direct and indirect links between regional and local climate variables and the reproduction of prey (lemming and snow goose), and their predator (Arctic fox). Arrows represent the direction of causal links. Each value on top of the arrows displays the path coefficients, which represent the strength (value) and the effect (positive/negative) of the causal link. The thickness of arrows depends on the significance level of this path coefficient (thick :  $p < .0005$  ; thin :  $p < .05$ ).  $R_c^2$  and  $R_m^2$  are the explained variances with and without random effects, respectively ( $R2c$  is lacking in fox box because we did not use random effects in the model to explain the variability of the proportion of fox dens with breeding).

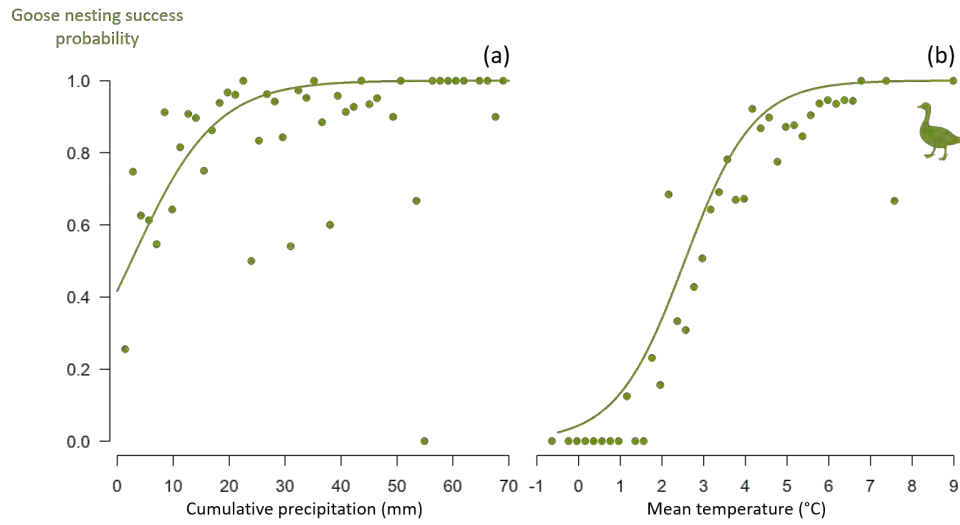


FIGURE 1.4 – Relationship between goose nesting success probability, cumulative precipitation (prec ; a), and mean air temperature (temp ; b) during the nesting period of each nest (mean number of monitored nests across years = 192, range number of monitored nests across years = [42 ; 315]), between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada. Local climate displays a key role in the variation of goose nesting success (Figure 1.3). Even though analyses were performed on individual data points (see “Materials and methods”), for sake of clarity the proportion of successful nests observed for 50 evenly spaced bins along the x-axis is presented for cumulative precipitation (a) and mean air temperature (b).

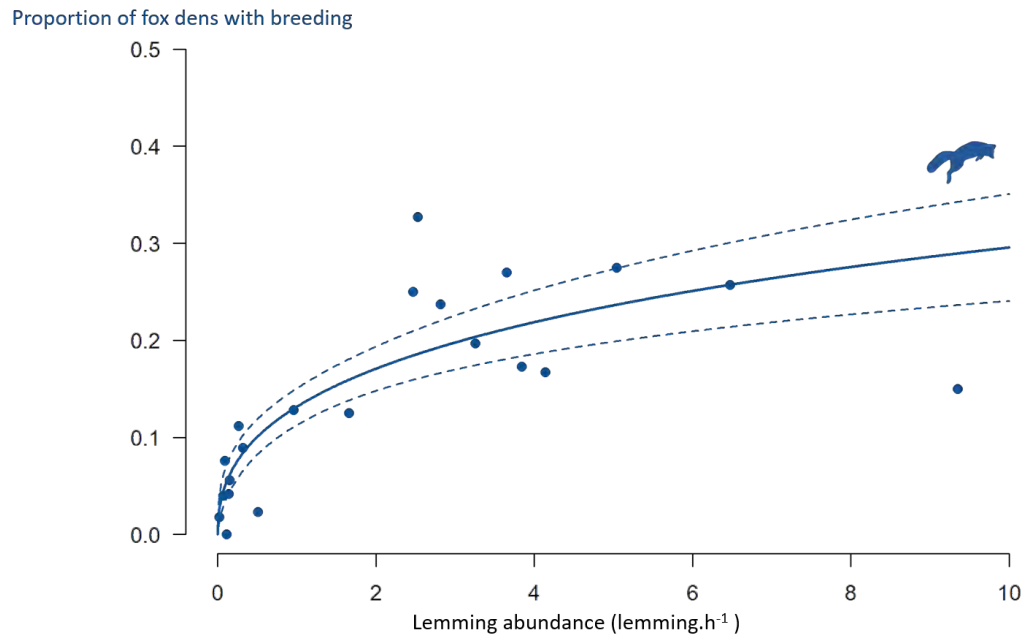


FIGURE 1.5 – Relationship between the proportion of fox dens with breeding (fox) and lemming abundance (lmg) during the summer season, between 1996 and 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada. Lemming abundance is the critical causal variable explaining variation in proportion of fox dens with breeding in our path model (Figure 1.3). The solid and dashed lines represent predicted values and confidence interval, respectively.



## Appendix 1

Description of the variables used in path analyses and source of the data.

Type	Variable	Name	Sampling	Details	Origin
Goose	Nesting success	<i>goose</i>		Apparent nest survival with success (1) or failure (0) per nest (Béty & Gauthier, 2001)	Field monitoring
Fox	Proportion of breeding fox dens	<i>fox</i>	Seasonal	Based on presence or absence of pups at each know den (Szor et al., 2008)	Field monitoring
Lemming	Summer abundance	<i>lmq</i>		Density obtained by live trapping and capture-mark-recapture methods (Gruyer et al., 2008; Fauteux et al., 2015)	Field monitoring
Regional climate	Winter AO	<i>winAO</i>		Mean daily index between 1 November and 30 April (Shindell et al., 1999; Aanes et al., 2002; Dickey et al., 2008)	
	Spring AO	<i>sprAO</i>	Daily	Mean daily index between 20 May and 20 June (Dickey et al., 2008)	NOAA*
	Summer AO	<i>sumAO</i>		Mean daily index between 21 June and 15 August (Dickey et al., 2008)	
Local climate	Summer temperatures	<i>temp</i>	Hourly	Average value (for temperature) and cumulative value (for rainfall) between the first and the last date of each monitored nest	Automated station at the field site (CEN, 2018)
	Summer precipitations	<i>prec</i>	Daily		Manual rain gauge in the field



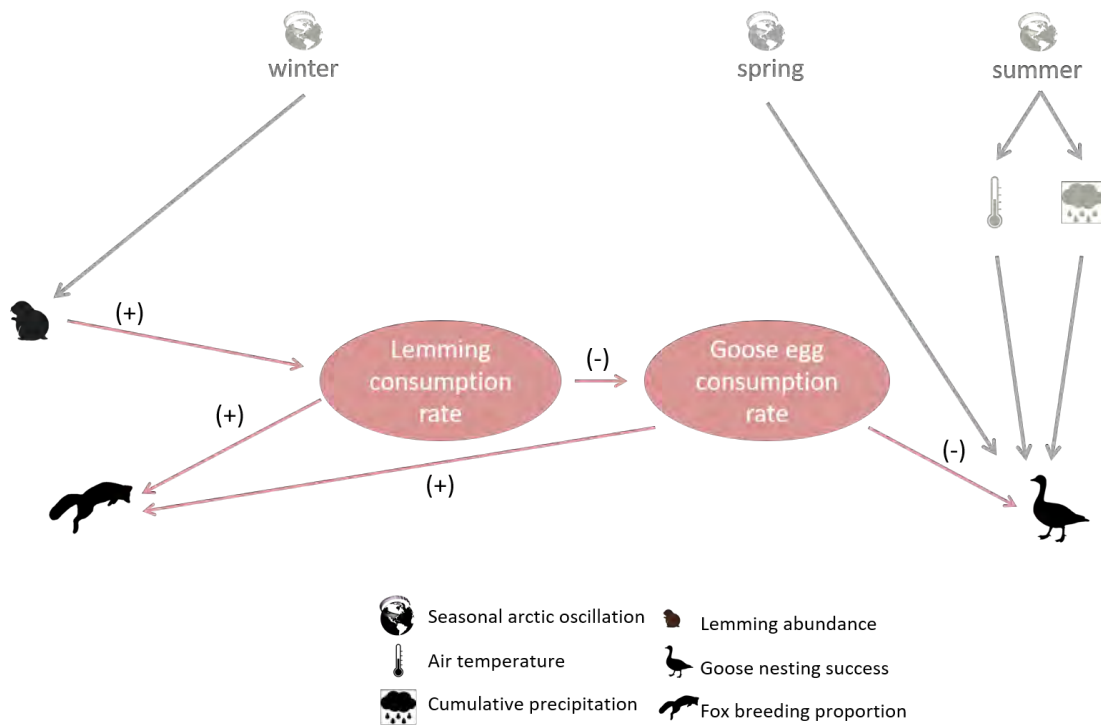
## Appendix 2

Methodological explanations for the translation of the original path diagram containing latent variables into an equivalent one, only based on observed variables.

**Step 1.** The original path diagram included latent variables follows the causal logic explained in the introduction sections of the paper (Table 1.1) : (1) Lemmings are the preferred prey of foxes. During a phase of high lemming abundance, foxes preferentially eat lemmings and so the consumption rate of lemmings by foxes increases. Simultaneously, this reduces the consumption rate of goose eggs by foxes, which improves the nesting success of geese. (2) Increasing temperature and cumulative precipitation improves resource availability for geese and hence their incubation attentiveness, which decreases both fox predation opportunity and success (*i.e.*, *consumption rate of goose eggs*). A decrease in the rate of goose egg consumption improves goose nesting success. (3) The arctic oscillation (AO), by influencing several interrelated climatic factors, can affect lemming reproduction and survival during the winter, which drive lemming abundance during the following summer. The spring AO can influence goose nesting success by modeling the environment of goose breeders (food accessibility, space for nest).

**Step 2.** In the full causal hypothesis, *lemming* and *goose egg consumption rate* are latent variables (*i.e.*, lacking measurements in our study). We can determine how the directed acyclic graph (DAG) in **Graph 1** must be modified in order to maintain the same causal relationships as in the full causal model but involving only the observed variables. This is done by maintaining the d-separation relationships (Shiple, 2009, 2016) among the measured variables. This step requires that we determine the inducing paths (Shiple, 2016) between each pair of observed variables. An inducing path exists between a pair of observed variables if these two variables are d-connected in the original DAG (*i.e.*, **Graph 1**, Shiple, 2009, 2016) given any (possibly empty) subset of the observed variables.

For instance, a positive inducing path exists between *lemming abundance* and *goose nesting success*, since both of these variables are connected through

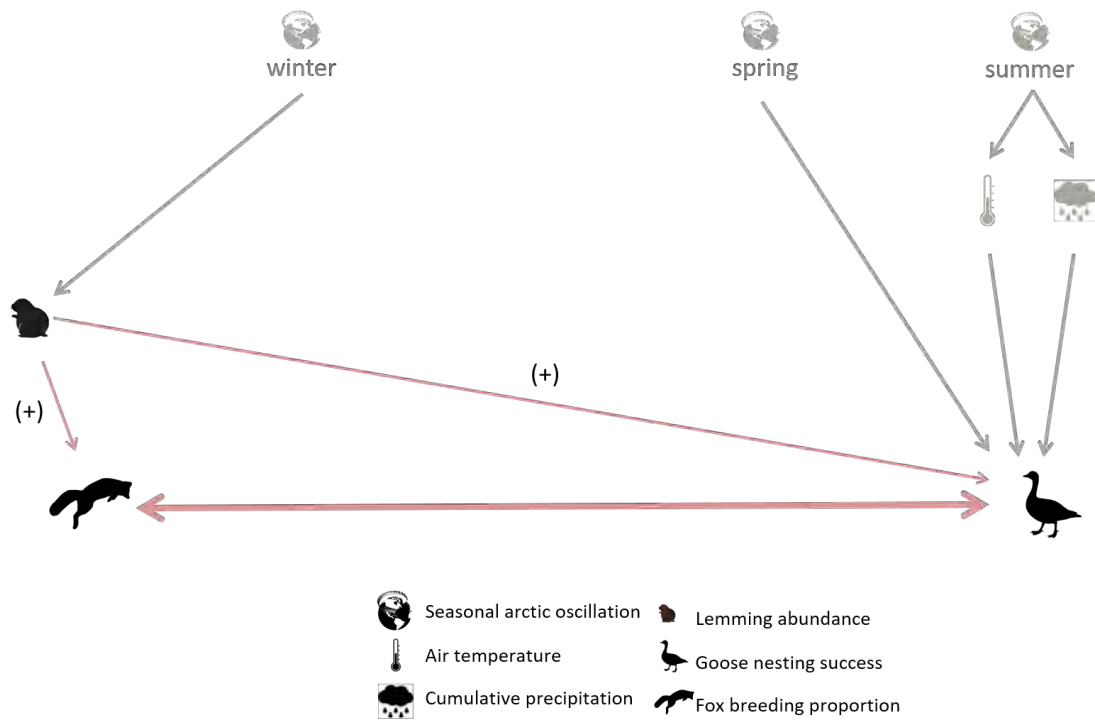


**Graph 1.** Original path diagram involving emphasized latent variables and their causal links (pink arrows, boxes, and circles). Causal links between *fox breeding proportion* and both *goose nesting success* and *lemming abundance*, are explained through two latent variables (circle box) : *lemming consumption rate* and *goose egg consumption rate*. Signs (+)/(-) illustrate the hypothesized causal effect between pairs of variables.

two latent variables [lemming abundance —(+)—> lemming consumption rate —(-)—> consumption rate of goose eggs —(-)—> goose nesting success] but no observed variables (**Graph 2**). Because the latent variables are not measured, they cannot be statistically controlled while the absence of observed variables along this directed path prevents the path being blocked by statistical control. Thus, *fox breeding proportion* and *goose nesting success* stay d-connected given any subset of observed variables.

**Step 3.** Despite the double-headed arrow between *fox breeding proportion* and *goose nesting success*, it is still possible to statistically test this IPG because there exists an equivalent directed acyclic graph (Shiple, 2016) shown in **Graph 3**, which possesses the exact same d-separation claims as the DAG in **Graph 2** and therefore has the same statistical fit and null probability. An equivalent DAG is one that has (i) the same variables, (ii) the same skeleton (*i.e.*, direct links between

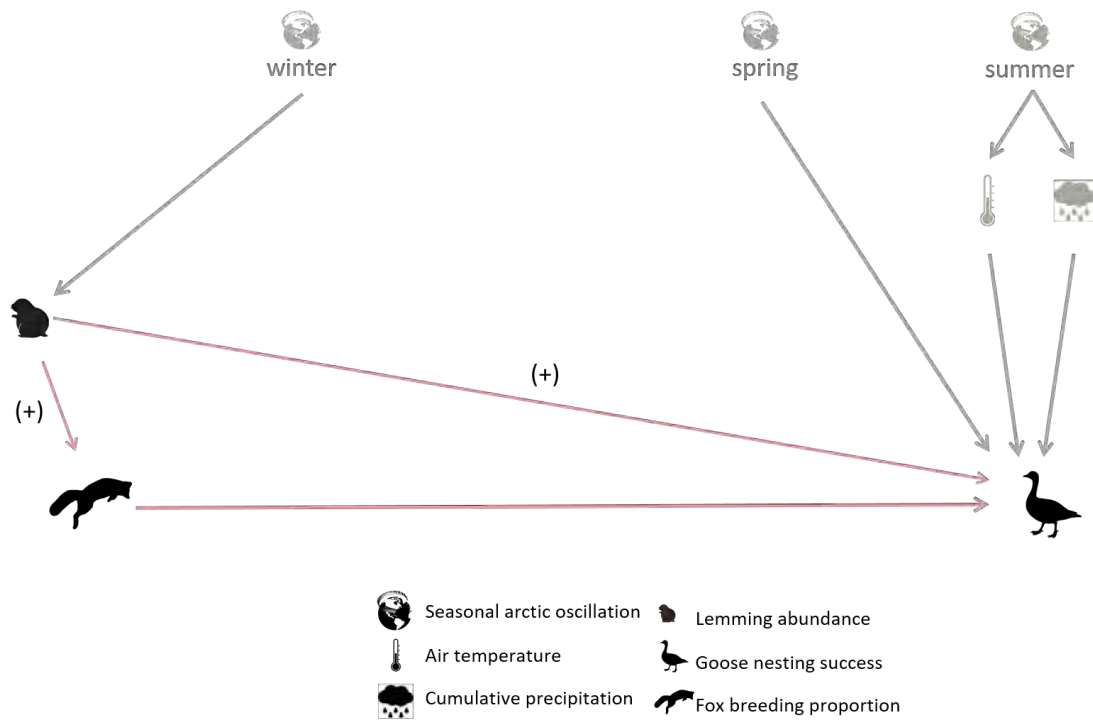




**Graph 2.** Inducing path graph (IPG) derived from the DAG in **Graph 1**. The IPG is characterized by an absence of explicit latent variables and the double-headed arrow. The latent variables are removed and replaced by inducing paths that now represent direct causal links, illustrated by a single headed arrow, and by the double-headed arrow between *fox breeding proportion* and *goose nesting success*. The double-headed arrow means that there is no direct causal link between the two variables but the correlation between them is generated only by shared common latent variables between both observed variables. Signs (+)/(-) illustrate the hypothesized causal effect between the pair of variables.

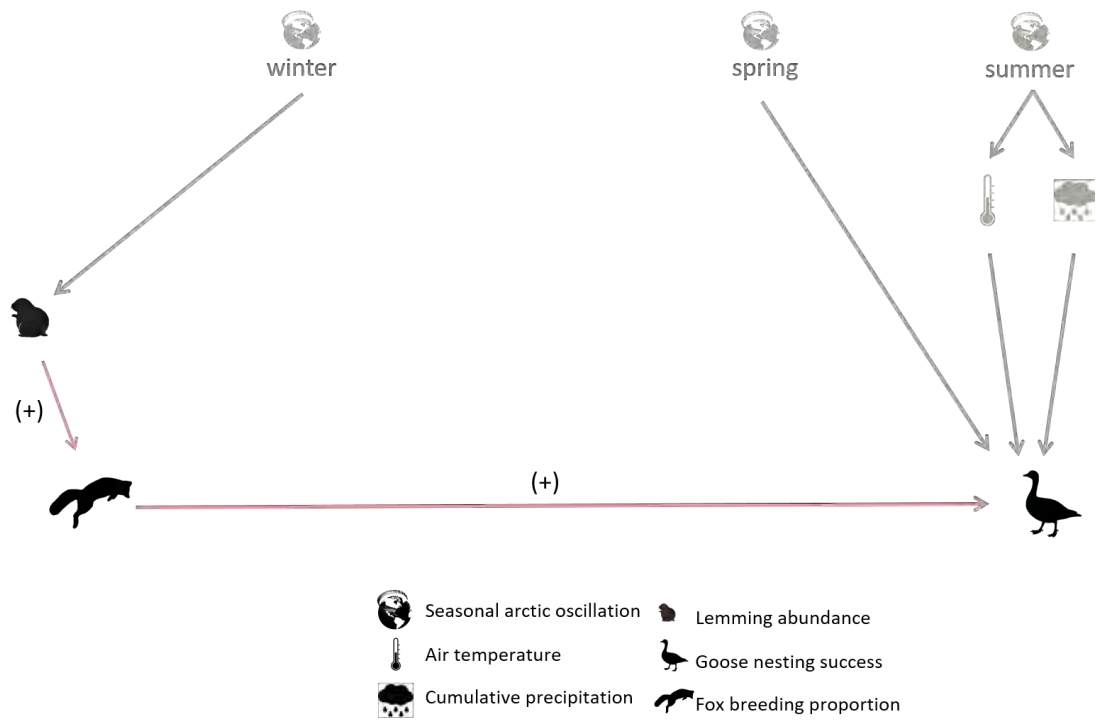
the variables), (iii) the same unshielded colliders (a pattern  $X \rightarrow Y \leftarrow Z$  with no direct link between  $X$  and  $Z$ ) and (iv) no new unshielded colliders. **Graph 3** is an equivalent DAG; *i.e.*, it implies the exact same d-separation claims of the causal hypothesis shown in **Graph 2** even though the direct path *fox breeding proportion*  $\rightarrow$  *goose nesting success* is not in **Graph 2** and so should be interpreted as a statistical association rather than an exact causal claim.

**Step 4.** The model based on the DAG in **Graph 3** gives a good fit to data but neither the connection [*fox breeding proportion*  $\rightarrow$  *goose nesting success*], or the connection [*lemming abundance*  $\rightarrow$  *goose nesting success*], are significantly



**Graph 3.** Equivalent directed acyclic graph derived from the IPG in **Graph 2** using the shielded collider formed by the triplet of variables, *lemming abundance*, *fox breeding proportion*, and *goose nesting success*. Signs (+) illustrate the hypothesized causal effect between the pair of variables.

different from zero. When the edge [*lemming abundance* → *goose nesting success*] is removed, the remaining edge [*fox breeding proportion* → *goose nesting success*], becomes significant with a positive causal link (**Graph 4**). This is because there is one positive directed path from *lemming abundance* to *goose nesting success* and two different paths linking *fox breeding proportion* and *goose nesting success*. Presumably (although we cannot show this without measurements of the latent variables), the positive path *fox breeding success* ← *lemming consumption rate* → *consumption rate of goose eggs* → *goose nesting success*, is so much stronger than the others that, given the statistical power of our data, only this one can be detected. Thus, we expected positive causal links between *lemming abundance* → *fox breeding proportion* and *fox breeding proportion* → *goose nesting success*.

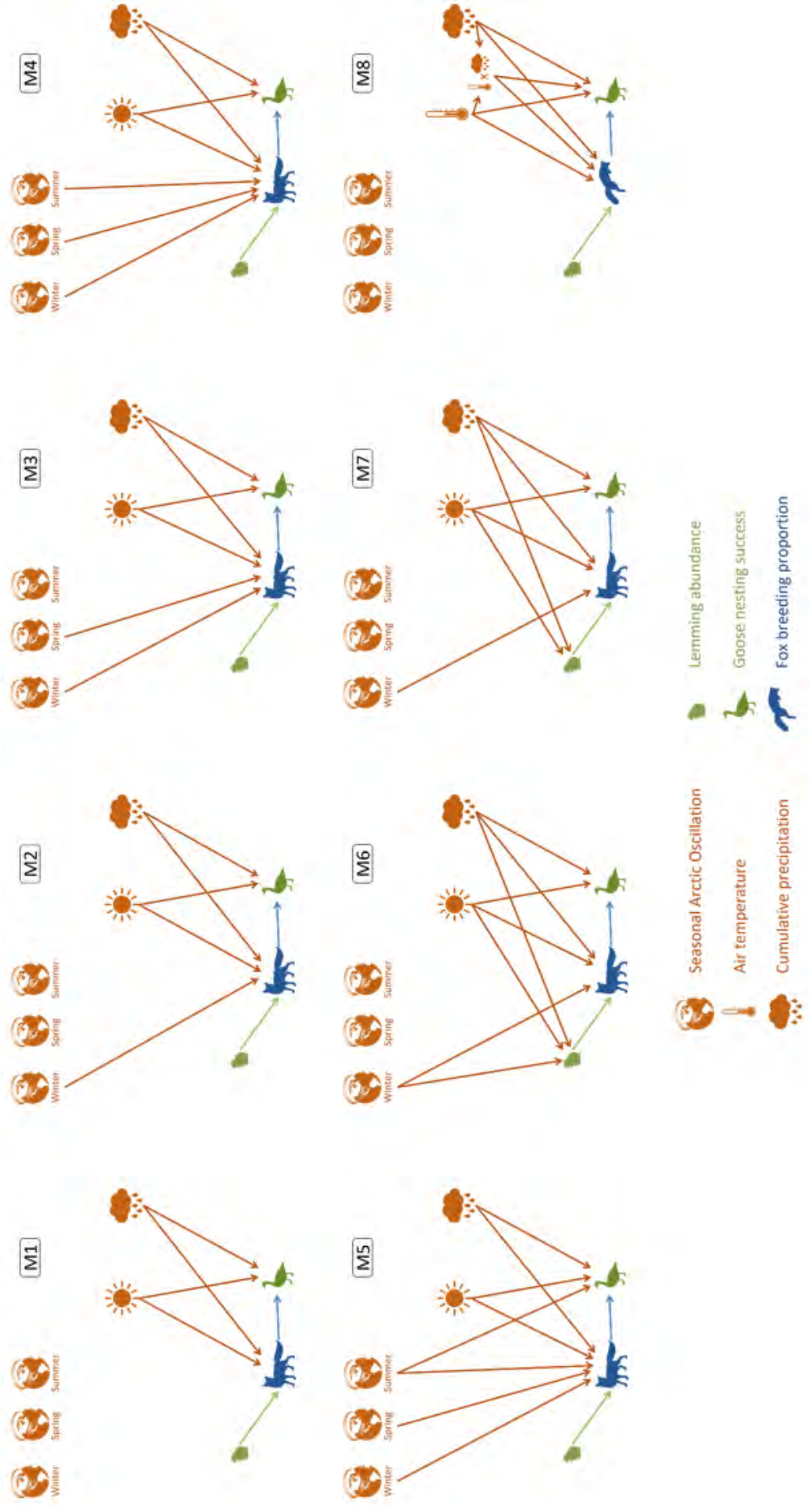


**Graph 4.** Final equivalent DAG demonstrating a positive causal link between *fox breeding proportion* and *goose nesting success*. Signs (+) illustrate the hypothesized causal effect.



### Appendix 3

Path diagrams of six models tested that differed in terms of direct and indirect links between local and regional climate and species. All of them provided a good fit to our data (see **appendix 6** for details). The M8 model tested an interaction between the cumulative precipitation and the mean air temperature for each monitored nest.





### Appendix 4

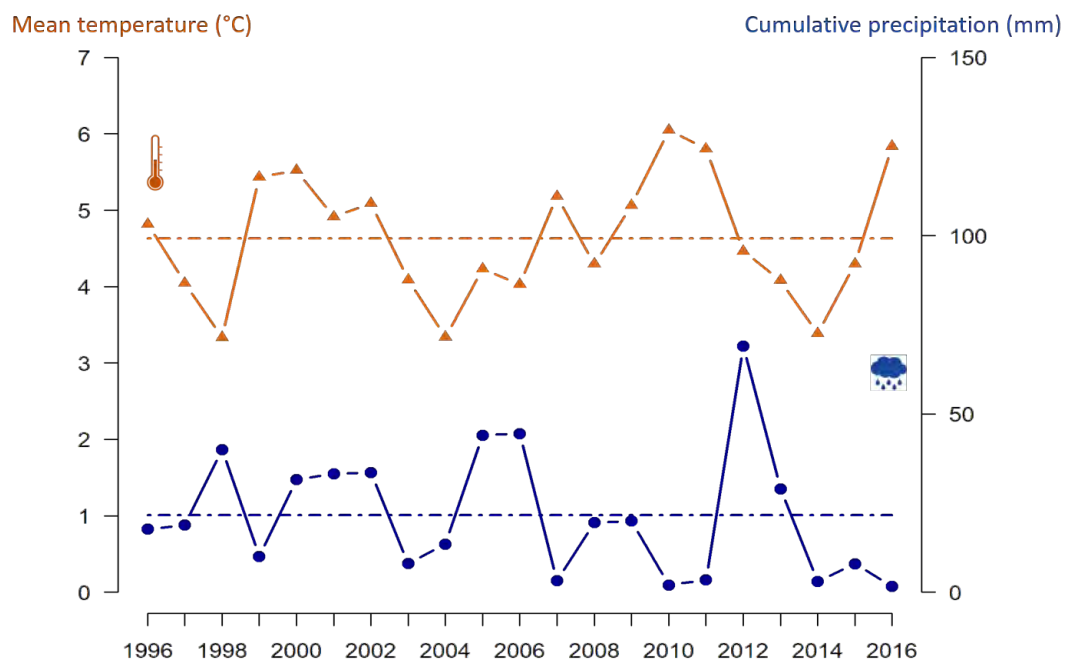
Changes in winter, spring, and summer Arctic Oscillation index (*winAO*, *sprAO* and *sumAO*, respectively) from 1996 to 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada. Dots represent an average of daily winter, spring and summer AO index per year (see **appendix 1** for duration of each season). The dashed line displays the average of the winter, spring and summer AO index for all years.





### Appendix 5

Changes in air temperature (orange – triangle – line) and cumulative precipitation (blue – circle – line) from 1996 to 2016, Bylot Island, Nunavut, Canada. A dot represents the mean temperature and the cumulative precipitation for the period between the mean initiation and hatching dates of geese for each year, while the dashed lines display the average air temperature and cumulative precipitation during the same period across all years.



**Appendix 6**

Summary statistics of the path analysis models shown in **appendix 2** and fitted to our dataset composed of 4,024 goose nests monitored between 1996 and 2016. We only show models that provided a good fit to our data (*i.e.*, P-value > 0.05). C value is for the Fisher’s C statistics and df, for the degree of freedom. The comparison between models is based on the Akaike’s Information Criterion (AIC), and their associated  $\Delta$ AIC and weight (W). We obtained two equivalent models (in bold in the table).

Model	Response	Predictors	C value	df	P-value	$\Delta$ AIC	W	K
<b>M1</b>	<b>fox</b>	<b>log(lmg), prec, temp</b>	<b>0.00</b>	<b>2</b>	<b>0.998</b>	<b>0.0</b>	<b>0.74</b>	<b>9</b>
	<b>goose</b>	<b>fox, prec, temp</b>						
<b>M2</b>	<b>fox</b>	<b>log(lmg), prec, temp, winAO</b>	<b>0.06</b>	<b>4</b>	<b>0.999</b>	<b>2.1</b>	<b>0.26</b>	<b>10</b>
	<b>goose</b>	<b>fox, prec, temp</b>						
M8	fox	log(lmg), prec, temp, prec*temp	0.19	2	0.908	4.2	0.00	11
	goose	fox, prec, prec*temp						
M3	fox	log(lmg), prec, temp, winAO, sprAO	0.55	6	0.997	4.6	0.00	11
	goose	fox, prec, temp						
M7	fox	log(lmg), prec, temp, winAO						
	goose	fox, prec, temp	0.4	6	0.999	10.5	0.00	14
M5	fox	log(lmg), prec, temp, winAO, sprAO, sumAO	4.04	6	0.672	12.1	0.00	13
	goose	fox, prec, temp, sumAO						
M6	fox	log(lmg), prec, temp, winAO						
	goose	fox, prec, temp	0.07	4	0.999	12.1	0.00	15
M4	fox	log(lmg), prec, temp, winAO, sprAO, sumAO	10.81	8	0.213	16.8	0.00	12
	goose	fox, prec, temp						

Subscript : K = number of parameters. All variable names for the columns “Response” and “Predictors” are as shown in **appendix 1**. Log = logarithm.

**Appendix 7**

Summary of causal links estimates in the two best-fitting piecewise SEMs shown in **appendix 6**. Path Coefficient estimates (PC) for each causal link with their standard error (SE) are shown. In order to compare the strength of causal links, path coefficients and standard errors were standardized (Stand. PC and Stand. SE, respectively).

Model	Response	Predictor	PC	SE	Stand. PC	Stand. SE	P-value
M1	fox	log(lmg)	0.464	0.004	0.797	0.007	***
		prec	-0.009	0.0004	-0.140	0.006	***
		temp	0.047	0.005	0.054	0.005	***
	goose	fox	9.323	4.111	0.885	0.392	*
		prec	0.1334	0.008	2.105	0.120	***
		temp	1.214	0.083	1.408	0.100	***
M2	fox	log(lmg)	0.461	0.004	0.791	0.007	***
		prec	-0.008	0.0004	-0.132	0.006	***
		temp	0.051	0.005	0.059	0.006	***
	goose	winAO	0.155	0.009	0.099	0.006	***
		fox	9.323	4.111	0.885	0.392	*
		prec	0.133	0.008	2.105	0.120	***
		temp	1.214	0.083	1.408	0.096	***

Subscript : \*\*\* , P-value < 0.005 ; \* , P-value < 0.05





## Appendix 8

Models averaging of path coefficients between our two best supported models (**appendices 6 & 7**). The last row gives the model-averaged estimate of each path coefficient (in bold in the table).

Model	fox <- log(lmg)	fox <- prec	fox <- temp	fox <- winAO	goose <- fox	goose <- prec	goose <- temp
M1	0.80	-0.14	0.05	-	0.89	2.11	1.41
M2	0.79	-0.13	0.06	0.10	0.89	2.11	1.41
Model-averaged estimator	<b>0.80</b>	<b>-0.14</b>	<b>0.05</b>	<b>0.03</b>	<b>0.89</b>	<b>2.11</b>	<b>1.41</b>



---

## Chapitre 2

### NESTING SUCCESS WITH CHANGING RESOURCE AVAILABILITY



---

**Nesting success with changing resource availability : a food and water supplementation experiment mimicking changing springs in the Arctic**

Claire-Cécile Juhasz<sup>1,2</sup>, Gilles Gauthier<sup>2,3</sup>, Nicolas Lecomte<sup>1,2</sup>

Soumis prochainement dans *Proceeding of the Royal Society B : Biological Sciences*

<sup>1</sup>Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada

<sup>2</sup>Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada

<sup>3</sup>Département de biologie, Université Laval, Québec, Québec, Canada



## 2.1 Résumé

La variabilité climatique peut affecter l'exploitation des ressources par les proies, ainsi que l'issue de leur reproduction. Alors que nos connaissances se concentrent principalement sur les effets directs et ascendants de l'accès aux ressources, notre compréhension est encore limitée sur comment les ressources peuvent altérer les effets descendants sur le succès reproducteur des proies, p. ex. en affectant leur capacité à repousser les prédateurs. Notre étude a testé les impacts de la limitation en ressources sur le succès de reproduction d'une espèce proie, via la mitigation de la pression de prédation. Afin de remplir cet objectif, nous avons expérimentalement augmenté la quantité de deux ressources (eau et nourriture), dont l'accès peut influencer la prédation des nids chez une espèce herbivore. Nous avons utilisé la méthode d'exposition logistique pour quantifier les impacts à court terme (3 ans) des suppléments sur le succès de nidification de la grande oie des neiges (Île Bylot, Nunavut, Canada), espèce clé nichant en Arctique où de rapides changements de précipitations (c.-à-d., accès à l'eau) et de productivité primaire a été observé. Nos résultats montrent que les nids supplémentés en eau ont toujours présenté un succès de nidification supérieur à celui des nids témoins ( $> 15\%$  en moyenne), indiquant un fort effet limitant de l'accès à l'eau sur l'effet de la prédation, pour toutes les années. La supplémentation en nourriture a limité l'exposition à la prédation des nids uniquement au cours d'une année ( $> 20\%$  d'augmentation en moyenne, comparé aux nids témoins). Cette année était caractérisée par des conditions d'alimentation pauvres causées par un printemps tardif. Notre étude illustre que l'accès aux ressources clés (eau et nourriture), étroitement relié aux facteurs abiotiques, affecte l'exposition des nids à la prédation. Des changements dans la productivité primaire et les précipitations pourraient mitiger les effets descendants au sein de l'écosystème toundrique. L'impact de l'accès aux ressources, relié à la variabilité climatique, sur les espèces proie pendant leur reproduction est un élément clé pour appréhender l'entière de la complexité des relations prédateur-proie.



**Mots-clés**

Succès de nidification de l'oie ; Disponibilité en ressources ; Supplémentation en nourriture ; Supplémentation en eau ; Effets descendants



## 2.2 Abstract

Climate variability can impact resource exploitation by a prey species and its breeding outcome. While most of our knowledge focused on direct and bottom-up effects of resource availability, we are still lagging in understanding how change in resources can mitigate top-down effects on breeding success, *e.g.* by modulating success to fend off predators. Our study tested the impacts of resource limitations on the prey breeding success through the mitigation of predation pressure. We did so by experimentally increasing both main resources (water and food) whose accessibility can modulate nest predation in a herbivore species where nest failure is directly driven by predators. We used the logistic exposure method to quantify the short-term impacts (3 years) of resource supplementation on the nesting success of the greater snow goose (Bylot Island, Nunavut, Canada), a key herbivore nesting in the tundra where fast changes of water and plant productivity are observed. Water supplemented nests always achieved a higher nesting success compared to control nests ( $> ca 15\%$  on average), indicating the strong limiting factor of water access to predator exposure every year. Food supplementation limited nest exposure to predation only in a single year ( $> ca 20\%$  increase on average, compared to controls). This specific year was characterized by the poor feeding conditions of a late spring (*e.g.* delayed snowmelt). Our study illustrates that the accessibility of key resources (food and water), closely tied to abiotic factors, affects nest exposure to predation. Changes in primary production and precipitations could mitigate top-down effects in the tundra ecosystem. How resource availability linked to climate variability impacts prey species during breeding is therefore key to understanding predator-prey relationships.

**Keywords :** Goose nesting success ; Resource availability ; Food supplementation ; Water supplementation ; Top-down effect



### 2.3 Introduction

Resources access is one of the main factors to consider when studying population dynamics. Long-term studies have already highlighted the impacts of resource limitations, tightly linked to climate variations, on breeding behaviours and on the productivity of wildlife species (Boutin, 1990; Ruffino et al., 2014). For instance, rainfall events may lead to contrasted impacts on breeding depending on study systems and species (positive impacts on small rodents species in semiarid systems, Holmgren et al., 2006; negative effects on subtropical birds, Monadjem & Bamford, 2009). Yet most of our knowledge focused on direct and bottom-up effects of resource access; we are still lagging in understanding how change in resources can mitigate top-down effects on breeding success, *e.g.* by modulating success to fend off predators.

Indeed, foraging activity by prey is a compromise between acquisition and predator avoidance (Bednekoff, 2007; Lima & Dill, 1990). By accessing high levels of resources during breeding, prey can improve their body condition and be more effective in the defence of their brood against predators (*e.g.* Wallin, 1987). An increase of nest attendance may also be linked to a reduction in nest discovery by predators (Smith et al., 2012) and an increasing capacity for breeders to detect predators before the attack (Lecomte et al., 2009). Alternatively, low resource availability may negatively impact bird breeding outcomes by increasing nest vulnerability through an increase of time allocated by breeders for seeking basal resources at the expense of antipredation behaviours or vigilance (Lima & Bednekoff, 1999; Anderson et al., 2015; Caraco et al., 1980; Fitzgibbon, 1989; Bachman, 1993). Resource limitation may also force breeders to forage in resource-rich areas prospecting farther than usual and implying an increasing predation risk for nests (Lecomte et al., 2009; Anderson et al., 2015). Experimental studies, by simulating the variability of resource availability due to climate fluctuations, are well suited to identify the mechanisms underlying the relationship between resource availability and breeding success in wildlife species (Ruffino et al., 2014). Yet the majority of these experiments focused on bottom-up effects of resource increase (*e.g.* coined as food supplementation experiments). Here we tested the



impacts of resource limitations on the prey breeding success through the mitigation of predation pressure.

Contrary to food supplementations, the impacts of water supplementation were barely studied in resource supplementation experiments (but see [Tieleman et al., 2004](#); [Lecomte et al., 2009](#)) and mainly concerned the influence of artificial water supplies on wildlife populations in arid habitats ([Rosenstock et al., 1999](#); [Robinson et al., 2016](#)). Manipulations of water to remediate species conservation issues are usually performed on a long-term basis to mitigate for the loss of natural water resources in arid environment and favoring wildlife population survival. Despite these manipulations, impacts of water supplementation on wildlife remain unclear and controversial ([Rosenstock et al., 1999](#); [Krausman et al., 2006](#); [Larsen et al., 2012](#)), partly because of the lack of predator monitoring in situ. [Lecomte et al. \(2009\)](#) illustrated the impact of water availability on the breeding success of prey bird species, through a mitigation of top-down effects, suggesting a limiting impact of water on bird breeding success, perhaps even larger than other types of resources such as vegetation. Here we used an experimental approach to investigate the limitations impacts in two types of resources (food and water) on the breeding exposure to predation. We also tried to understand whether one of the two is the most limited when considering top-down effects under various background levels of resource availability.

The Arctic biome shows rapid modifications due to climate change ([ACIA, 2004](#); [IPCC, 2013](#); [AMAP, 2019](#)) reflected by longer, warmer, and wetter snow-free seasons ([Hoye et al., 2007](#); [Bintanja & Andry, 2017](#)). Inter-annual climate variability could therefore increase water availability at the beginning of the summer through the formation of temporary water holes through higher precipitations ([Lecomte et al., 2009](#)) and faster snowmelt, inducing an increase of vegetation growth ([Ju & Masek, 2016](#); [Fauchald et al., 2017](#)), as well as potentially increasing food availability for herbivore species ([Gauthier et al., 2013](#)). However, higher precipitations may be over-compensated by increased evaporation or permafrost thaw (*i.e.*, increased drainage; [Smol & Douglas, 2007](#); [Laudon et al., 2017](#); [Prowse et al., 2015](#)), accelerating the drying-out of wetlands and ephemeral water holes





in the tundra. In such context, understanding how climate change will affect population dynamics in the Arctic remains a major challenge. Greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) is an arctic breeding bird whose nesting success is directly driven by predators (Béty et al., 2002) and known for its response to environmental dichotomy and changes on its breeding site (e.g. Dickey et al., 2008; Lecomte et al., 2009; Juhasz et al., 2020). For instance, geese nest in two contrasted breeding habitats, wetlands and mesic tundra characterized by variable water and food accessibility. The higher nesting success in wetlands compared to mesic tundra is linked to an increased water and food availability close to the nests and a reduced efficiency of its main predator, the arctic fox (*Vulpes lagopus*; Lecomte et al., 2009, 2008a). In addition, high temperatures enhance goose breeding propensity, clutch size, and hatchling probability (Juhasz et al., 2020; Van Oudenhove et al., 2014) but can lead to a decreasing of gosling mass and size near fledging (Dickey et al., 2008; Lecomte et al., 2009).

In this study, we investigated the mechanisms linking changes in predator exposure and the productivity of greater snow geese via their accessibility to key resources (food and water) during nesting. We also wanted to know whether these mechanisms display an inter-annual variability. We hypothesized that earlier spring and wetter summer, due to the Arctic climate variability, would increase goose breeding success through the proximity of food availability and water allowing geese to access resources and while protecting their nest. We experimentally modified food and water availability near incubating females in both breeding habitats (mesic tundra and wetland) to limit predation, and estimated the resulting effects on the nesting success of snow geese in a large breeding colony on Bylot Island, Nunavut, Canada. We predicted that 1) the relative enhancement of nesting success is the most important for nests located in mesic habitats with their limited food and water resources, 2) water and food supplementation impacts on goose nesting success would be mitigated by environmental conditions from year to year (dry, cold, late years), which also influence the background level of natural resource abundance. Our study is the first describing a simultaneous food and water supplementation experiment on a wild species.



## 2.4 Methods

### 2.4.1 Study site

The study was conducted in the largest known breeding colony of greater snow goose, which is in the High Arctic on Bylot Island, Sirmilik National Park, Canada (73° N, 80° W). The landscape is dominated by mesic tundra in the upland and a mixture of mesic tundra and wetlands (primarily polygonal tundra) in the lowlands, with wetlands accounting for ca. 15 % of the study area. Wetlands are dominated by graminoids and sedges and are the preferred habitat for breeding geese (Hughes et al., 1994; Gauthier et al., 2004).

The greater snow goose is the largest herbivore on Bylot Island. Goose breeding displays a high synchronization within a year, with more than 90 % of the nests being initiated within about 8 days (Lepage et al., 2000). Nest initiation occurs in mid-June with June, 12 (sd = 2) being the median laying date (day of the first-laid egg in the nest) between 1989 and 2018 (Gauthier, 2018) and is followed by approximately 23 days of incubation. The timing of early goose breeding can be divided in two periods : laying, ranging from -5 and +5 days from the median laying date and early incubation, from day 6 to 15 after the median laying date (see method in Careau et al., 2008b). Nest attentiveness by female geese increases as egg-laying (Poussart et al., 2000) and incubation progress.

Egg predation is the main factor leading to nesting failure, although nest abandonment occasionally occurs (Bêty et al., 2001). Therefore, nesting success is a good indicator of nest exposure to predation and will be used accordingly in this study. The main predator of snow goose eggs is the arctic fox (Bêty et al., 2002) leading up to 80 % of goose nesting failure depending on the abundance of fox key prey, the lemmings. Generalist avian predators may also affect the goose nesting success, such as parasitic jaeger (*Stercorarius parasiticus*), glaucous gull (*Larus hyperboreus*), and common raven (*Corvus corax*). The structural complexity of wetlands decreases the foraging success of foxes, while avian predators display



an equivalent efficiency for predating goose nests in both habitat types (Lecomte et al., 2008a).

For each year of the study period, we recorded abiotic and biotic conditions during goose breeding. Abiotic environment was characterized by cumulative precipitation (mm) and mean air temperature (°C). Daily precipitation was recorded manually during the summer using a rain gauge. Temperature data was extracted from an automated weather station in the south plain of Bylot Island with an hourly basis record at 20 m above sea-level (CEN, 2018). We included the thickness of the snow pack and the timing of snowmelt in June as they are related to food availability for geese when arriving on their breeding ground (Gauthier et al., 2005b, 2015, 2016, 2017). We also considered summer lemming abundance (see method in Gruyer et al., 2008 ; Gauthier et al., 2013) and the level of predator activity in the goose colony (Gauthier et al., 2005b, 2015, 2016, 2017), which indicate the level of predation pressure on goose nests.

#### 2.4.2 *Goose nest monitoring*

Nest searches were conducted during 3 consecutive years (2015–2017) using two methods : 1) over an intensively studied area (ca. 50 ha) in the centre of the colony yearly, and 2) within a variable number of 1 and 2-ha plots randomly throughout the colony. Nests were systematically searched and marked during laying and early incubation. They were revisited at least twice during the nesting season to determine whether they were active, successful (at least one egg hatched), or whether they failed. For nests found after the start of incubation, we proceed as follows. We estimated the initiation date (the day when the first egg was laid) by backdating from the hatching date (the day when at least 50 % of eggs of the nest are hatched) or by estimating the incubation stage based on a relationship between egg density and number of days of incubation (see Lepage et al., 1999). When the date of failure was unknown for a nest, we considered that it occurred in the middle of the period between two consecutive visits (Mayfield, 1961, 1975) since the interval between two visits was short (median = 5 days).



### 2.4.3 Resource supplementation experiment

We supplemented goose nests with resources (water and food) *ad-libitum* during goose laying and early incubation from 2015 to 2017 (see details in Table 2.3). Treatments were maintained until hatching or nest failure. We follow the general protocol of [Lecomte et al. \(2009\)](#). In short, all experimental nests were randomly chosen in mesic and wetland habitats across the goose colony. For each nest, we dug a hole in the ground (approximate size : 12 cm wide x 20 cm deep x 35 cm long) and we lined them with a plastic sheet. Supplementation holes were either filled with water or commercial game feed. Holes were dug at distances ranging from three to six metres. This distance was selected for two reasons : 1) geese are territorial near their nest, which ensure that the supplementation only benefited the adults of the concerned nest ([Cooke et al., 2005](#) ; [Lecomte et al., 2009](#)) ; 2) the success of predator attacks on goose nests increases when the distance between parents and their nest is beyond 10 m threshold ([Bêty et al., 2002](#)). Supplementation sites were refilled every 3 days with feed or water (coming from the nearest pond). Non-supplemented nests monitored across the colony were used as controls.

### 2.4.4 Data analysis

We tested the effects of resource supplementation (food or water), date of supplementation (number of days elapsed between nest initiation and supplementation dates), year, nest age, habitat, and their relevant 2-way interactions on goose nesting success. Nesting success was set as a binomial variable characterizing each visit to monitored nests with 1 for active or successful nests and 0 for failed nests. We used the logistic-exposure method to analyze this data ([Shaffer, 2004](#)). This method is based on a generalized linear model with a custom logit link function. This link function expresses the logit of the daily survival rate of nests (DSR) since the probability of surviving an interval (exposition period between each visit to monitored nests) depends on interval length. Year was considered as a fixed



effect to consider the variation in predation risk (Bêty et al., 2002) and climatic factors (Dickey et al., 2008) across years.

We performed a separate analysis for each type of supplementation. We used the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc) to select the best fitting model (Burnham & Anderson, 2010). Based on the selected model, we estimated the nesting success (*i.e.*, the proportion of successful nests during the entire nesting period) as the DSR raised to the power equalling to the mean number of days between nest initiation and its completion (*i.e.*, 27 days, Gauthier, unpublished data).

All models were built with the `glm` function and their assumptions verified (DHARMA package v. 0.2.6) with R version 3.5.3 (R Core Team, 2019).

## 2.5 Results

In 2015 and 2016, geese displayed a delayed arrival on the breeding ground while they were early in 2017. The snowmelt in June was early in 2015, and late in 2016–2017. Mean air temperature during goose breeding ranged from  $4.35 \pm 1.75$  °C (mean  $\pm$  sd) in 2017 to  $5.94 \pm 2.92$  °C in 2015. Summers of the study period (2015–2017) were the driest recorded since 1995 with 8.00 mm, 1.60 mm, and 5.75 mm, respectively. Predator activities in the goose colony were low in 2015, moderate in 2016, and high in 2017. Lemming abundance was low in 2017 with 0.32 and 0.19 lemming/ha, respectively. The years 2015 and 2016 displayed a moderate lemming abundance (3.65 & 2.53 lemmings/ha, respectively ; Table 2.1).

### 2.5.1 Control and supplemented monitored goose nests

During the three study years (2015–2017), we monitored 765 control goose nests, 168 nests in mesic habitat, and 597 in wetlands. Laying periods occurred from 7 to 17 June in 2015–2016 and from 6 to 16 June in 2017. Early incubation ended on 2 and 1 July in 2015–2016 and 2017, respectively (Table 2.1).



We monitored 104 water supplemented nests (57 in mesic tundra; 47 in wetlands) and 103 food supplemented nests (56 in mesic tundra; 47 in wetlands) during the study period (see details in Table 2.2). In 2015, 18.60 % of treated nests were supplemented during the last day of laying, while the others were supplemented during early incubation (57.14 % during the first day of incubation and all during the first five days of incubation). In 2016, supplementation was set during the second half of the laying (from 14 June to 18 June) for 59.70 % of treated nests. The other ones were supplemented during the third day of early incubation (24 June). In 2017, all nests were supplemented during early incubation (which 63.92 % during the first four days of the incubation and all during the first seven days of incubation; see details in Table 2.2).

All groups (per treatment per habitat) of monitored nests are comparable within a year for laying dates (Kruskal-Wallis test :  $X_{KW}^2$  2015 = 7.71, df = 5, p-val = 0.45;  $X_{KW}^2$  2016 = 9.43, df = 5, p-val = 0.09;  $X_{KW}^2$  2017 = 6.72, df = 5, p-val = 0.24) and clutch sizes (Kruskal-Wallis test;  $X_{KW}^2$  2015 = 2.20, df = 5, p-val = 0.82;  $X_{KW}^2$  2017 = 1.34, df = 5, p-val = 0.93), except for 2016 ( $X_{KW}^2$  2016 = 14.14, df = 5, p-val = 0.01). Pairwise Wilcoxon rank sum tests corrected for the multiple comparisons (Bonferroni correction) suggested a significant difference in clutch size between control nests in both mesic habitat and wetland (p.val = 0.014), with  $3.76 \pm 0.91$  vs  $3.27 \pm 1.05$  eggs, respectively.

### 2.5.2 *Goose nesting success and treatment effects*

Over the entire study period, nesting success of control nests was lowest in 2017 with a decrease of about 21 % compared to 2015 and 2016 (Fig. 2.1). During these three years and for all treatments, goose nesting success in wetlands was on average  $9 \% \pm 2 \%$  higher than in mesic habitat.



### Effect of water supplementation

Our best models showed significant effects of water supplementation ( $X^2_{ANODEV} = 11.6$ , P-value  $<0.001$ ), nest age ( $X^2_{ANODEV} = 20.9$ , P-value  $<0.001$ ), habitat ( $X^2_{ANODEV} = 7.9$ , P-value  $<0.005$ ), and year ( $X^2_{ANODEV} = 25.9$ , P-value  $<0.001$ ) on DSR (Table 2.3). There is no interaction between the treatment and both years and habitats. Water supplementation had a positive effect on the nesting success of supplemented nests compared to control nests with an increase of about  $15.7 \pm 4.0$  % (mean  $\pm$  sd; Fig. 2.1; **appendix 9**).

### Effect of food supplementation

Our best models showed significant effects of nest age ( $X^2_{ANODEV} = 29.6$ , P-value  $\leq 0.001$ ), habitat ( $X^2_{ANODEV} = 5.6$ , P-value = 0.02) and supplementation in interaction with year ( $X^2_{ANODEV} = 10.7$ , P-value = 0.005; Table 2.4). There was no interaction between the treatment and habitats. Food supplementation had a positive effect on the nesting success of supplemented nests compared to control nests only during the last year of the experiment with an increase of about 20.5 %. In 2015 and 2016, food supplementation had no effect on goose nesting success (Fig. 2.1; **appendix 10**).

## 2.6 Discussion

Our study brings together contrasting results of 2 supplementation types (food and water) across a large spectrum of natural variability related to typical of year-to-year contrasts in the Arctic, in terms of level of predation pressure and environmental conditions. Due to climate change, inter-annual variability of herbivore resources during summer quickly rises in the High-Arctic (Ju & Masek, 2016; Fauchald et al., 2017). This trend may influence the herbivores species breeding through their interactions with their predators, independently of their nesting habitats. Our study showed that the breeding outcome of a migrant herbivore may vary with the type of resource available in their nesting area, by



influencing their presence near their nests during breeding and, thus, interactions with its main arctic predators.

### 2.6.1 *Water supplementation effects*

The main driver of goose nesting success is fox predation. Our experiment confirmed results obtained by [Lecomte et al. \(2009\)](#) displaying a positive effect of water supplementation on goose nesting success. Added to this previous study, our current experiment therefore illustrates how water resource supplementation mainly mitigates top-down effects (*i.e.*, fox predation) on goose nesting success. [Lecomte et al. \(2009\)](#) suggested that one of the possible mechanisms behind this trophic modulation is that a close access to a limiting resource, *i.e.*, water accessibility, increases goose success to fend off predators. The experiment in [Lecomte et al. \(2009\)](#) was done in 2005 during a lemming crash and during one of the wettest years since 1995. In 2017, our water supplementation effects displayed the same relative improvement of goose nesting success, in both habitats as in [Lecomte et al. \(2009\)](#). While 2017 had a lemming crash like in 2005, 2017 displayed very low precipitations. Overall, the improvement of goose nesting success in 2007 and 2017 was higher by 7 % compared to 2015 & 2016, both with an intermediate abundance of lemmings (and low precipitations). Besides the mechanism proposed by [Lecomte et al. \(2009\)](#), we suggested that resource supplementation may also favor a “passive” defense by geese since fox prefers to attack geese nests without any adult. By repeating water supplementation experiments during different years (in terms of predation pressure and cumulative precipitation during goose breeding) in our study, we observed that water accessibility is predominant on water availability. For various scenarios of annual climatic and lemming conditions, water resource is a constant limiting factor for nesting success, mitigating top-down effects (*i.e.*, fox predation) on goose nesting success.





### 2.6.2 *Food supplementation effects*

The meta-analysis of [Ruffino et al. \(2014\)](#) showed that the variability of food supplementation impacts on wild bird species may be explained by the predation pressure and the background level of food abundance. While our study displayed a more mitigated effect of food supplementation compared to the systematic positive impact of water supplementation across years, this may be considered consistent with [Ruffino et al.](#)' meta-analysis. The only goose breeding season (2017) with a significant and positive effect of food supplementation on goose nesting success was characterized by a crash of lemming abundance (vs. an intermediate lemming abundance in 2015 & 2016) and a late spring with a deep snow pack leading to a late snowmelt, and a low food availability at the beginning of goose breeding season. Besides the suggested mitigation of resource availability on the top-down effects through geese nest attendance (as shown in a previous paragraph), we could suspect an impact of the background level of food abundance to explain our results. The mismatch between food needs and availability for geese caused by a delayed snowmelt, exacerbated by the timing of geese arrival, may increase inter-individual competition and aggression between individuals. Increasing individuals stress or necessity of longer periods for foraging activities during early incubation may lead to a decrease in the quality of nest attendance (incubation dynamic and nest defense).

### 2.6.3 *Conclusion*

Our study illustrates that the variability of resources (food and water), closely tied to climatic factors, affects the breeding outcome of an arctic nesting bird, independently of its breeding habitat type, by influencing its relationship with its main predator and by mitigating the top-down effect. The contrasted effects of water and food supplementations on goose breeding tended to illustrate that, when considering top-down effects, the accessibility of water is more limiting than the presence of food close the nests. While this species is favoured by climatic conditions and high food availability in wintering and staging areas, a recent



study illustrated that increased precipitations and air temperatures during Arctic summer (as predicted by climate scenarios) profits to the greater snow goose breeding (Juhász et al., 2020). We argue now that our present study illustrates the mechanisms behind the benefits of the changes in climate during the nesting stage. Interestingly, Juhász et al. (2020) reported a stronger positive impact of increased precipitations, a result consistent with our experiment contrasting water and food access.

The greater snow goose presents an overabundant population characterized by a critical increase since 1980's (Lefebvre et al., 2017). While efficient management succeeded in stopping the growth of the goose population, environmental factors that led to an overabundance (*i.e.*, climate warming, Gauthier et al., 2013 and the continuous spread of corn both at staging and wintering areas, Gauthier et al., 2005a) are still present, nourishing the risk of renewed population growth (Lefebvre et al., 2017). According to our study and Juhász et al. (2020), both increased precipitations and air temperatures could further benefit the growth of goose population. In this context, it is essential to increase our knowledge about mechanisms linking environmental conditions and goose reproduction across its entire life cycle. Contrary to water supplementation, mechanisms linking food needs during incubation and goose breeding success remain unclear. Our results encourage future experiments to decipher these mechanisms. For instance, future studies could measure how goose behaviour (*i.e.*, parental cares) changes with resource variability or investigate the potential influence of spring migration conditions (*i.e.*, goose body condition when arriving on the breeding site) and its carry-over effects on food supplementation impacts and goose breeding.



TABLE 2.1 – Detailed information about goose breeding phenology, period of supplementation experiments, lemming abundance, predation level and abiotic factors such as air temperature (mean + sd), cumulative precipitation during goose nesting, thickness of the snow pack and timing of snow-melt in June, during the study period (2015–2017), Bylot Island, Nunavut. Characteristics of the first year where water supplementations were done, *i.e.*, 2005 (Lecomte et al., 2009) was added in the table. <sup>1</sup> : Median laying date of control nests used in analyses. <sup>2</sup> Timing of goose arrival on the breeding site compared to the global trend between 1989 and 2018 (Gauthier et al., 2018).

Year	Median laying date (Julian date) <sup>1</sup>	Laying period (Julian date)	Early incubation period (Julian date)	Goose arrival <sup>2</sup>	Thickness of snow pack	Snow-melt	Predator activity in goose colony	Lemming abundance (lemming/ha)	Cumulative precipitation (mm)	Mean air temperature (° C)	Supplementation dates (Julian date)
2005	12 June (163)	7 June–17 June (158–168)	18 June–2 July (169–183)	normal	normal	normal	moderate	crash (0.32)	44.00	4.71 (1.87)	-
2015	12 June (163)	7 June–17 June (158–168)	18 June–2 July (169–183)	delayed	thin	early	low	moderate (3.65)	8.00	5.94 (2.92)	17 June–22 June (168–173)
2016	12 June (164)	7 June–17 June (159–169)	18 June–2 July (170–184)	delayed	very thick	late	moderate	moderate (2.53)	1.60	5.70 (3.15)	13 June–21 June (165–173)
2017	11 June (162)	6 June–16 June (157–167)	17 June–1 July (168–182)	early	very thick	late	high	crash (0.19)	5.75	4.35 (1.75)	18 June–25 June (169–176)



TABLE 2.2 – Sample size (n), mean laying date and mean clutch size (with standard deviation, sd) of monitored goose nests per treatment, per habitat and per year during the study period (2015–2017), Bylot Island, Nunavut. Date ranges of supplementations are mentioned in addition to the nest proportion supplemented during laying and early incubation.

Year	Control			Food supplemented						Water supplemented															
	Mesic habitat n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Wetland n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Mesic habitat n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Supplementation date range & timing	Wetland n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Mesic habitat n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Supplementation date range & timing	Wetland n	Mean laying date (sd)	Mean clutch size (sd)	Supplementation date range & timing				
2015	43	163 (4)	3.32 (1.08)	210	163 (2)	3.53 (0.99)	12	163 (3)	3.25 (0.97)	67 % laying 33 % early incubation	11	163 (2)	3.36 (0.67)	10	163 (23)	3.30 (0.67)	100 % early incubation	10	163 (2)	3.30 (0.95)	100 % early incubation	169	162 (2)	3.30 (0.95)	100 % early incubation
2016	70	164 (3)	3.76 (0.91)	175	165 (3)	3.27 (1.05)	17	164 (2)	3.35 (1.46)	53 % laying 47 % early incubation	17	165 (2)	3.29 (1.26)	16	165 (2)	3.38 (1.02)	53 % laying 47 % early incubation	17	164 (3)	4.06 (1.43)	70.6 % laying 29.4 % early incubation	169–176	164 (3)	3.45 (1.19)	100 % early incubation
2017	55	162 (4)	3.56 (1.49)	212	163 (3)	3.48 (1.10)	27	164 (3)	3.70 (1.03)	100 % early incubation	19	163 (3)	3.47 (0.84)	31	164 (3)	3.52 (1.06)	100 % early incubation	20	163 (3)	3.45 (1.19)	100 % early incubation	169–176	163 (3)	3.45 (1.19)	100 % early incubation



TABLE 2.3 – Model selection for water supplementations (water), the effect of age of nest (NestAge), habitat (hab), and year on the daily survival rate of greater snow goose nests, 2015–2017 ( $n = 2,416$  nest-visits), Bylot Island, Nunavut. Models are ranked by their  $\Delta\text{AICc}$  value (the difference in AICc values is given in relation to the selected model), the model’s AICc weight (W), the log-likelihood (LL), and the number of parameters (K).

	<b>Model</b>	<b>K</b>	<b><math>\Delta\text{AICc}</math></b>	<b>W</b>	<b>LL</b>
1.	NestAge + hab + year + water	6	0.00	0.42	-688.68
2.	NestAge + hab + year * water	8	1.49	0.20	-687.41
3.	NestAge + hab * water + year	7	1.99	0.16	-688.67
4.	NestAge + hab + year * water + SupplDate	9	3.07	0.09	-687.19
5.	NestAge + hab * water + year * water	9	3.46	0.08	-687.39
6.	NestAge + hab + year * water + SupplDate * water	10	5.01	0.03	-687.15
7.	NestAge + hab + year * water + year * SupplDate	11	6.91	0.01	-687.10
8.	NestAge + hab + year	5	9.54	0.00	-694.45
9.	Null	1	52.23	0.00	-719.81



TABLE 2.4 – Model selection for food supplementation (food), the effect of age of nest (NestAge), habitat (hab), and year on the daily survival rate of greater snow goose nests, 2015–2017 ( $n = 2,352$  nest-visits), Bylot Island, Nunavut. Models are ranked by their  $\Delta\text{AICc}$  value (the difference in  $\text{AICc}$  values is given in relation to the selected model), the model's  $\text{AICc}$  weight ( $W$ ), the log-likelihood ( $LL$ ), and the number of parameters ( $K$ ).

	<b>Model</b>	<b>K</b>	<b><math>\Delta\text{AICc}</math></b>	<b>W</b>	<b>LL</b>
1.	NestAge + hab + year * food	8	0.00	0.37	-708.91
2.	NestAge + hab * food + year * food	9	0.12	0.34	-707.96
3.	NestAge + hab + year * food + SupplDate	9	2.01	0.13	-708.9
4.	NestAge + hab + year * food + SupplDate * food	10	3.05	0.08	-708.41
5.	NestAge + hab + year	5	5.03	0.03	-714.44
6.	NestAge + hab + year * food + year * SupplDate	11	5.56	0.02	-708.66
7.	NestAge + hab + year + food	6	6.64	0.01	-714.24
8.	NestAge + hab * food + year	7	6.66	0.01	-713.24
9.	Null	1	50.59	0.00	-741.23

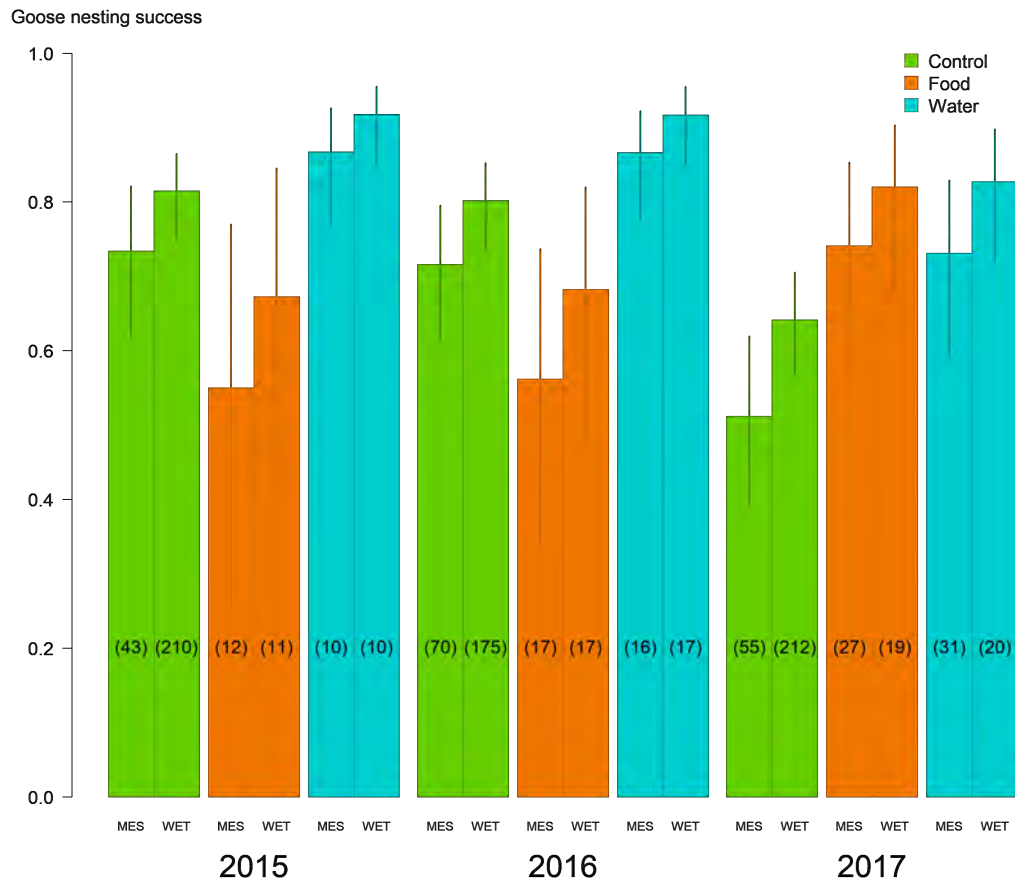


FIGURE 2.1 – Predicted goose nesting success between 2015–2017 for control (green bars), food (orange bars), and water supplementations (blue bars), in both habitats (MES for mesic tundra and WET for wetland), Bylot Island, Nunavut. Nesting success values were obtained from the DSR predicted by the parameters of the top model of tables 2.3 & 2.4. Numbers between parentheses and bars represent sample sizes and 95 % confidence intervals, respectively.

**Appendix 9**

Parameter estimates and their standard errors (SE) for the top-ranking logistic-exposure models predicting nest survival for greater snow goose between 2015 and 2017, Bylot Island, Nunavut. The model included the age of nests during visitations, type of habitat (mesic or wetland), years (2015, 2016, and 2017), and the type of supplementation (control and water supplementation). Reference level for habitat, year, and supplementation are mesic tundra, 2017, and control nests, respectively. Lower IC and upper IC represent upper and lower values of 95 % confidence intervals, respectively. All estimates have a 95 % confidence interval, which does not contain zero.

Parameter	Factor level	Estimate	SE	Z	lower IC	upper IC
intercept	-	2.75	0.25	11.06	2.29	3.24
NestAge	-	0.05	0.01	4.67	0.03	0.06
habitat	<i>WET</i>	0.50	0.18	2.84	0.16	0.84
year	<i>2016</i>	0.78	0.19	4.19	0.43	1.15
	<i>2015</i>	0.79	0.20	3.89	0.41	1.20
supplementation	<i>WATER</i>	0.86	0.28	3.08	0.35	1.44



**Appendix 10**

Parameter estimates and their standard errors (SE) for the top-ranking logistic-exposure models predicting nest survival for greater snow goose between 2015 and 2017, Bylot Island, Nunavut. The model included the age of nests during visitations, type of habitat (mesic or wetland), and interaction between years (2015, 2016, and 2017), and the type of supplementation (control and food supplementation). Reference level for habitat, year, and supplementation are mesic tundra, 2017, and control nests, respectively. Lower IC and upper IC represent upper and lower values of 95 % confidence intervals, respectively. All estimates have a 95 % confidence interval, which does not contain zero.

Parameter	Factor level	Estimate	SE	Z	lower IC	upper IC
intercept	-	2.72	0.25	11.06	2.25	3.20
NestAge	-	0.05	0.01	5.55	0.03	0.07
habitat	<i>WET</i>	0.41	0.17	2.38	0.07	0.74
year	<i>2016</i>	0.70	0.19	3.64	0.34	1.08
	<i>2015</i>	0.78	0.21	3.70	0.38	1.20
supplementation	<i>FOOD</i>	0.81	0.35	2.34	0.18	1.55
year * supplementation	<i>2016 * FOOD</i>	-1.36	0.49	-2.78	-2.34	-0.39
	<i>2015 * FOOD</i>	-1.48	0.57	-2.60	-2.56	-0.32



---

## Chapitre 3

SOME LIKE IT WARM AND RAINY



**Some like it warm and rainy : how temperature and rainfall variability can alter predator behaviour**

Claire-Cécile Juhasz<sup>1,2</sup>, Gilles Gauthier<sup>2,3</sup>, Joël Bêty<sup>2,4</sup>, Vincent Careau<sup>5</sup>, Dominique Berteaux<sup>2,4</sup>, Nicolas Lecomte<sup>1,2</sup>

Soumis prochainement dans *Behavioral Ecology*

<sup>1</sup>Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology, Université de Moncton, Moncton, New Brunswick, Canada

<sup>2</sup>Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec, Canada

<sup>3</sup>Département de biologie, Université Laval, Québec, Québec, Canada

<sup>4</sup>Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada

<sup>5</sup>Department of biology, University of Ottawa, Ottawa, Ontario, Canada



### 3.1 Résumé

1. Les réponses des espèces à la variabilité climatique peuvent être exprimées par les individus au travers d'une altération de leurs comportements. Cette variabilité comportementale peut s'accompagner de coûts pour leur valeur sélective (via la reproduction), associés à une diminution du temps alloué à la vigilance ou à la recherche alimentaire. La conséquence de ces coûts sur la force d'interaction prédateur-proie reste ambiguë, particulièrement pour les espèces endothermes.

2. Notre étude cherchait à identifier les mécanismes engendrés par la variabilité météorologique affectant les activités de recherche alimentaire chez un prédateur en Arctique. Nous avons supposé que de pauvres conditions abiotiques (associées à des facteurs météorologiques chauds ou/et humides) peuvent réduire le taux d'attaque par le prédateur sur sa proie.

3. Notre étude s'est basée sur la relation entre le renard arctique et sa proie alternative principale, la grande oie des neiges, qui est une espèce favorisée par les changements climatiques sur son site de reproduction. Nous avons utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes pour analyser les impacts des paramètres météorologiques (température de l'air et précipitation) sur les taux d'attaque du renard sur les nids d'oie protégés par des adultes pendant 9 années non consécutives à l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Nous avons également considéré l'abondance des lemmings (proie principale du renard arctique) et la densité des nids d'oie dans notre analyse.

4. Nous avons mis en évidence une diminution du nombre d'attaques de renard sur les nids d'oie avec l'augmentation de la température de l'air et des précipitations pendant les années avec une faible abondance de lemmings, alors que pendant les années de forte abondance, l'inverse a été observé. Pendant les creux de lemmings, les renards présentaient un taux d'attaque plus élevé en comparaison avec les années de pic de lemmings. Enfin, le nombre d'attaques de renard sur les nids d'oie diminuait avec l'augmentation de la densité de ces nids.



5. Notre étude mesure la plasticité comportementale chez un prédateur endotherme, en lien avec les changements environnementaux. Elle montre également qu'un top prédateur de la toundra arctique peut présenter une variabilité dans son changement de proie à chasser en fonction de deux facteurs météorologiques, affectés par les changements climatiques. Ceci soulève l'importance d'intégrer les interactions prédateur-proie, ainsi que la plasticité comportementale, dans les études qui visent à mettre en évidence la vulnérabilité des espèces face aux changements climatiques.

**Mots-clés**

Variabilité climatique; Renard arctique; Taux de prédation; Interactions trophiques; Relations prédateur-proie



### 3.2 Abstract

1. Species responses to climate variability may be expressed by individuals through an alteration of their behaviours. These may come with fitness costs, such as a decrease in time allocated to vigilance or foraging. The consequences of these fitness costs on the strength of predator-prey interactions remain unclear, particularly for endothermic species.

2. We attempted to identify mechanisms driven by meteorological variability that affect the foraging activities of an arctic predator. We hypothesized that poor abiotic conditions (*e.g.* too warm or too wet weather scenarios) may reduce attack rates.

3. We based our study on the relationship between the arctic fox and its main alternative prey, the greater snow goose, a species likely favored by the current regime of climate change on its breeding ground. We analyzed the impacts of meteorological parameters (air temperature and precipitation) on fox attack rate targeting attended goose nest across 9 non-consecutive summers on Bylot Island, Nunavut, Canada. We considered the abundance of lemmings (preferred prey of arctic foxes) and goose nest density in generalized linear mixed models.

4. During lemming crashes, foxes displayed a higher attack rate on goose nests compared to years of high lemming abundance. These contrasting lemming years affected how foxes responded to changes in meteorological conditions. During years with low lemming abundance, the number of fox attacks decreased when air temperature and cumulative precipitation increased. The opposite situation was observed during years with high lemming abundance. In any lemming years, the number of fox attacks decreased with goose nest density.

5. Our study measured the plasticity in the behaviour of endotherm predators linked to environmental variability. Prey switching by a top tundra predator displayed an adjustment with two key meteorological parameters affected by climate change. This signals the importance of integrating predator-prey interactions and behavioural plasticity when assessing species vulnerability to climate change.



**Keywords** : Climate variability ; Arctic fox ; Predation rate ; Trophic interactions ; Predator-prey relationships



### 3.3 Introduction

Species responses to climate variability may be expressed by individuals in three ways : temporal change (shifting their phenology), spatial change (shifting their range), and intrinsic change by altering their behaviour (*i.e.*, reassigning time budget of their activities—[Foden et al., 2013](#); [Pacifci et al., 2015](#)). [Rabaiotti & Woodroffe \(2019\)](#) highlighted the need for behavioural plasticity to be considered when assessing species vulnerability to climate change. Our study addressed this concern by linking two key meteorological parameters affected by climate change (*i.e.*, rainfall, air temperature) to the behavioural plasticity of an arctic endotherm.

Incorporating behavioural plasticity into predictable impacts of climate change on predator-prey interactions is challenging ([Sinervo et al., 2010](#); [du Plessis et al., 2012](#); [Cunningham et al., 2015](#); [Turbill & Prior, 2016](#)). This is particularly true for interacting endothermic species as they can use many behavioural tactics ([Berkes & Jolly, 2002](#); [Creel et al., 2016](#); [Woodroffe et al., 2017](#); [Rabaiotti & Woodroffe, 2019](#)). For instance, [Creel et al. \(2016\)](#) showed that higher temperatures increase hunting success of wild dogs by shortening pursuits on warm days. However, high temperatures also had contrasting negative effects on the wild dog reproduction. One of the major reasons is the shift to greater nocturnal activities when temperatures were lowest albeit with lower foraging success, which ultimately decreased the resources allocated to breeding indicating harmful effects of hot weather on wild dog reproduction ([Woodroffe et al., 2017](#); [Rabaiotti & Woodroffe, 2019](#)). Such opposite effects of climate on predator-prey interactions exemplify the need to study in detail climate-related behavioural adjustments of predators.

It is in the arctic biome that climate change is the strongest as observed and projected warming in the Arctic continues to be more than twice the global average across the planet ([AMAP, 2019](#)). These changes have important consequences for the ecosystem dynamics, and especially on trophic interactions. Using a comparison across circumpolar sites, [Legagneux et al. \(2014\)](#) demonstrated that warmer temperatures were associated with an increased intensity of predation and could thus influence the structure of the tundra food web. However, at the species





level, these impacts can be either exacerbated or offset, therefore modulating predator-prey interactions. For instance, we have recently shown that increasing air temperature and precipitation, favoured the nesting success of a bird species (the greater snow goose, *Anser caerulescens atlantica*), but had contrasted effect on the reproduction of its main predator (arctic fox, *Vulpes lagopus*, [Juhasz et al., 2020](#)). One of the suggested mechanisms was a potential alteration in the resource acquisition by foxes. Our present study focuses on the predator point of view and measures the impacts of meteorological variability on predation rates by arctic foxes on greater snow geese, a prey whose nesting success may be favoured by climate change.

While the influence of climate on goose behaviour during breeding has been well studied (*e.g.* [Dickey et al., 2008](#); [Lecomte et al., 2009](#); [Juhasz et al., 2020](#); see chapter II), the mechanisms underlying the relationship between climate and fox behaviour remain unclear. Fox predation pressure on geese mainly depends on the density of its cyclic main prey, lemmings. During the decreasing and low phase of lemming density, foxes switch prey and feed on goose eggs and goslings (fox functional response toward the alternative prey; [Bêty et al., 2001](#); [Royer-Boutin, 2015](#)). When attacking geese, foxes need to be fast and reactive to avoid their flapping attacks. Foxes are mostly successful when they rush toward goose nests ([Samelius & Alisauskas, 2001](#)) suggesting that this predation strategy is linked to a high exothermic activity. During a period characterized by hot temperatures, foxes may present thermoregulatory behaviours, *e.g.* a decrease in foraging time and/or success. In addition, any habitat constraint on running speed, such as a highly wet soil, is likely to decrease foraging propensity and success of foxes ([Lecomte et al., 2008a](#)).

Our aim was to quantify the relative impacts of key climatic factors (air temperature, precipitations) and prey availability (lemming abundance and goose nest density; [Careau et al., 2008b](#)) on fox predation pressure on goose nests. More specifically, we suggest that fox attack rates on goose nests decrease (1) with increased air temperature due to a higher risk of hyperthermia, (2) with increased precipitation which, creating ephemeral water holes, may hamper fox movement



when attacking a nest, and (3) with high goose nest density since the overall prey vigilance increases with the flocking size (Pulliam, 1973) inducing higher risks for foxes to be harassed by a neighboring pair while conducting an attack on a nest. In addition, we supposed that (4) fox attack on goose nests shows a decrease while goose breeding progresses since nest attentiveness of breeding pairs rises with time (Poussart et al., 2000, see Careau et al., 2008a). We also predict that (5) the influence of climatic factors on fox attack rate will be stronger while lemming density is low due to fox switching behavior (see above). To answer these research questions, we used fox behavioural observation data conducted for 9 years combined with meteorological data (air temperature and precipitation) and biotic variables (goose nest density and lemming abundance).

### 3.4 Method

#### 3.4.1 Study site

The study was conducted at Bylot Island, Sirmilik National Park, Canada (73° N, 80° W) during nine non-consecutive summers from 1996 to 2017 (1996-1999, 2004-2005, and 2015-2017). Bylot Island has the largest greater snow goose breeding colony (ca 20,000 pairs; Reed et al., 2002) in the Canadian Arctic. Arctic foxes are the main predators of geese (*e.g.* Bêty et al., 2001). Populations of lemmings (*Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus*), the main prey of foxes, cycle every 3-4 years (Gruyer et al., 2008).

#### 3.4.2 Fox behavioural observations and attack rate

During the study period, fox behavioural observations took place from 8 June to 14 July covering most of the goose nesting period, from laying to hatching. Geese lay on average 4 eggs and incubation, which starts with the last egg laid, lasts about 23 days (Poussart et al., 2000). This breeding window from 8 June to 14 July is synchronized with the late breeding period for foxes, with pups old enough to be out of the den (Angerbjörn et al., 2012). During this period,



foxes have large energetic requirements linked to lactation and cub feeding (see [Gittleman & Thompson, 1988](#) ; [Ofstedal & Gittleman, 1989](#)). Despite the strong functional response of foxes to lemming density, each year the food pulse created by goose eggs fulfills a significant proportion of fox energetic needs ([Careau et al., 2008a](#)).

Each summer, our observations were conducted by one to three observers within the season (Table 3.1 ; see details below). At least 72 % of fox observational data were collected by the 4 same observers (J. Bêty, N. Lecomte, V. Careau, and C.C. Juhasz). The rest was obtained by four other observers who were trained by one of the principal observers at the beginning of each summer. During 1996–1999 and 2015–2016, observation periods lasted between 4 and 5.5 hours throughout the 24 h daylight cycle. During 2004–2005, 61 % of the observation periods were conducted between 20.00 and 04.00 to maximize the likelihood of observing foxes (corresponding to the peak of fox activities, [Anthony, 1997](#)). Although sampling method slightly changed over time, we believe it had limited impact on the results because (1) only a few experienced observers collected most of the observations ; (2) the foraging behaviour displayed by foxes (*e.g.* searching, attacking, consuming, carrying, and caching food items) did not change between day and night ; and (3) each phase of the lemming cycle and the goose nesting season were constantly sampled throughout the entire duration of the study.

We conducted focal observations of foxes foraging in the goose colony. We used a 20–60x scope from one blind in 1996–1999 and 2017, two blinds in 2004, 2015 and 2016, and three blinds in 2005. Blinds were set on an elevated vantage point and an observer could accurately monitor foraging behaviour of foxes over  $\approx 50$  ha of the colony where conditions (habitat and nest dispersion) were typical of those encountered in the whole goose colony. Observation areas covered by each blind overlapped each other and thus were in similar habitats. In this observation area, the minimum visible goose nests ranged from 185 to 676 annually. While the open landscape of the tundra allows long-distance observations, limits of observation areas were set by visibility (*e.g.* presence of fog) and topography (*e.g.* small valleys within the colony).



From 1996 to 1999, foxes were identified by the distinctive pattern of their fur (shedding from winter to summer pelage). Since 2004, identification was facilitated by the presence of many foxes marked by ear tags during a concurrent study (see [Cameron et al., 2011](#) for methods). When two foxes were observable at the same time, the closest one was selected unless it was not actively foraging. We monitored focal foxes as long as they were actively foraging within the observation area.

Although goose nests are unattended during the laying period, nest attendance by parents during incubation increases with time until becoming very high ([Poussart et al., 2001](#)). Parents exhibit strong defensive behaviour against predators when present at the nest ([Bêty et al., 2001](#)). Thus, for each observation period, we used a relative date (*rel.date*) corresponding to the difference between the observation date and the annual median date of goose laying in order to consider the time-dependent increase of nest defense by geese. For each fox observed during an observation session, we summed the total number of attacks using only the attacks on nests with at least one goose at or in close proximity to the nest ( $< 5$  m). We excluded the other types of attacks (*i.e.*, on goose nests without adult attendance, on lemming or on cached prey) to focus our investigation on the most frequent situation encountered (*i.e.*, presence of an adult goose at the nest) and to eliminate the confounding effect related to the presence or absence of geese at the nest on fox behaviour.

### 3.4.3 *Goose nest density and lemming density*

Goose nest density at the center of the colony was obtained annually by recording all nests in the same 10-ha plot for which fox behavioural observations occurred (see [Bêty & Gauthier, 2001](#) for more details). Since 2004, lemming density was estimated annually during the summer with live trapping and capture-mark-recapture methods in two 11-ha permanent grids (one for each habitat type—mesic tundra and wetland). Each grid contained 100 to 144 trapping stations 30 m apart and arranged in a Cartesian plane ([Fauteux et al., 2015](#)). We used the mean density between the two grids to determine an overall lemming density (lemming/ha).



Before 2004, lemming density was estimated by using the relationship between annual lemming density obtained with live-trapping and the abundance index obtained from snap trapping (Gruyer et al., 2008) over 2004 – 2014 ( $R_{adj}^2 = 0.81$ ; Gauthier et al., 2013). The lemming sampling sites were 30 km from the goose colony but annual variation in lemming density tend to be spatially synchronized at that spatial scale (Gruyer et al., 2008). Since Bêty et al. (2002) showed that predator foraging behaviour was mostly driven by the dichotomy between years of low vs. high lemming density, we also created a two-levels categorical variable, low vs. high, corresponding to years when lemming density is below vs. above 1 lemming/ha, respectively (*lmg.abun*; Table 3.1).

#### 3.4.4 Weather parameters

Hourly air temperature data came from an automated weather station located in the south plain of Bylot Island, 30 km from the study site, in the same type of habitat and elevation (20 m above sea level; CEN, 2018; Table 3.2). Daily precipitation was recorded during the summer using a manual rain gauge. We associated each fox observation with minimal, maximal, and mean temperature recorded during the observation period as well as the total precipitation of that day (Table 3.2).

#### 3.4.5 Statistical analyses

Generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson distribution were used to analyze the effects of abiotic (temperature and precipitation), biotic factors (goose nest density and lemming abundance), goose breeding period (relative date of observation) and their relevant interactions on the number of fox attacks per hour on attended goose nests (response variable). Temperature variables (*i.e.*, min, max, and mean) displayed a high correlation between each other ( $r_{Pearson}^{min-mean} = 0.97$ ;  $r_{Pearson}^{min-max} = 0.90$ ;  $r_{Pearson}^{max-mean} = 0.98$ ). We only considered the maximal temperature (*max.temp*) during the observation block since we supposed that increased temperatures may affect fox behaviour through hyperthermia risks. To



control for the inclusion of the same individual foxes within a year and since we supposed that the same individual can behave differently among year depending on several parameters (*e.g.* breeding status, territory size, age), we considered as a random effect a new variable based on the combination of fox ID and the year. We used the Akaike Information Criteria corrected for small sample size to select the best fitting model (Burnham & Anderson, 2010). All analyses were performed in R v.3.5.3 (R Core Team, 2019). Model assumptions, residual dispersion, as well as zero inflation was verified with the DHARMA package (v. 0.2.6).

### 3.5 Results

#### 3.5.1 Goose nest density and lemming abundance

During the study period, the earliest median initiation of a goose nest occurred on 7 June in 1998 and the latest one, on 17 June in 1999. Goose nest density in the study area ranged from 0.8 in 2004 to 3.8 nest/ha in 2005 (Table 3.1), a 5-fold variation among years. Annual lemming density (*lmg.dens*) ranged from 0.15 lemmings/ha in 1999 to 4.14 in 1996 (Table 3.1), a 28-fold variation among years. We observed 3 years with very low density of lemming (index < 1 lemming/ha) in 1999, 2005, and 2017, while the remaining years had intermediate to high density (*lmg.dens*, Table 3.1). The *lmg.abun* variable was therefore composed of three years with a low lemming density and six years with intermediate to high lemming density (hereafter called high lemming years; Table 3.1).

#### 3.5.2 Fox behavioural observations and attack rate

Overall, we made visual contact with a maximum of 90 different foxes during a total of 95.3 h out of 1272 h spent in observation blinds (Table 3.1). The relative dates of observation ranged from -4 to 42, which covered the entire period of goose nesting (see methods in Careau et al., 2008b). The median relative date is on the 21<sup>st</sup> day of goose breeding which corresponds to the second half of incubation. We



observed 50 fox attacks on goose nests, in which 45 were led on attended nests. The number of fox attacks on attended goose nests ranged from 0 (54 % of fox observations) to 66.9 attacks/h for all studied years. The highest annual mean attack rates on attended goose nests were observed in 2005, a lemming crash year, with 11.3 attacks/h. These results were consistent with [Bêty et al. \(2002\)](#) who reported a majority of fox attack on attended goose nests and an increasing fox predation pressure on goose attended nests when lemming abundance was low.

Our analyses suggest that four factors are important predictors for fox attack rate on attended goose nests : the total precipitation, the maximal air temperature, the relative date of the season, all in interaction with lemming density and goose nest density (Tables 3.3 & 3.4).

During high lemming years, fox attack rate on attended goose nests increased with maximal air temperatures, varying from 2.0 attacks per hour at 0.6°C to 3.1 attacks per hour at 15.4°C. Foxes displayed a decrease of attack rates with increasing temperature during years with low lemming abundance, from 5.3 to 1.3 attacks/h at 0.6 and 15.4°C, respectively (Fig. 3.1).

Similarly, during high lemming years, fox attack rates increased with total precipitation but decreased in low lemming years. Attack rates during years with lemming varied from 2.3 to 5.0 attacks/h while total precipitations ranged from 0 to 20 mm. For the same range of precipitation, fox attack rate decreased from 3.2 to 0.5 attacks/h during years without lemming (Fig. 3.2).

Fox attack rates on attended goose nests decreased with increased relative date with laying. This decrease was more pronounced during years with low lemming abundance with fox attack rate ranging from 15.0 on the relative day -4 to 0.9 attacks/h on the relative day 42. During years with lemming, fox attack rate decreased from 4.0 to 1.5 attacks/h with the advancement of goose nesting season (Fig. 3.3).

Finally, fox attack rates per hour on attended goose nests decreased from 3.4 to 1.7 attacks/h with increasing goose nest density (from 0.42 to 9.26 nests/ha) regardless of lemming abundance (Fig. 3.4).



### 3.6 Discussion

Our study illustrates how prey switching by a top tundra predator displayed an adjustment with two key meteorological parameters affected by climate change. While meteorological variability favours the greater snow goose on its breeding ground through its capacity to fend off predators (Lecomte et al., 2009; see chapter II), arctic fox presents a more intricate link between its predation behaviour and climate (Juhasz et al., 2020). Contrary to our expectations, fox attack rates increased with air temperature and total precipitations when lemmings were present, illustrating the complexity of climate-related behavioural adjustment of predators. Finally, goose nest density presented the same impact on fox predation across years, irrespective of lemming abundance and environmental conditions. Goose nest density could be high enough at all time to secure a mix of confusion, vigilance effects (*e.g.* Neill & Cullen, 1974), and aggressive levels to deter the predation risks from a predator that has almost the same body size as its prey (Careau et al., 2008b).

The relationship between energetic gains and behaviour costs (*i.e.*, locomotory thermoregulation) is a key determinant in predatory behaviour and greatly influences predator—prey interactions (*e.g.* Sinclair et al., 2003; Scharf et al., 2006). Meteorological variability during summer may challenge this trade-off for predators inhabiting in the Arctic all year-long (see in Best, 1982; Iles et al., 2013). While the arctic fox has a high basal metabolic rate, high body core temperature, and is a less effective runner during summer than winter (Fuglei & Øritsland, 2003; Fuglestad et al., 2006), exothermic activities, such as the rushing technique during attended goose nest predation, may cause an elevation of body temperature. A regime of low lemming density and relatively warm air temperatures may expose foxes to hyperthermia risks, with increasing movements linked to foraging and avoidance from aggressive geese defending their nests (Bêty et al., 2002). Altogether, such costs may outweigh the energy gains obtained from finding food (Fuglestad et al., 2006). In addition, high levels of precipitation could also constrain foxes to shelter from the rain in order to reduce energetic costs of thermoregulation behaviours or to avoid tundra wet patches (Lecomte et al., 2008a).





Compared to years with high lemming abundance, the rate of fox attacks on attended nests was more than 3-fold higher at the very beginning of goose nesting when lemmings were scarce. Such a contrast in attack rates illustrated the functional response of foxes switching their predation pressure on its main alternative prey with a scarcity of lemmings to maximize energy gains (see [Bêty et al., 2002](#)). In addition, following a period of low food intake, *e.g.* during winter, and in order to quickly gain weight and sustain breeding, foxes favor a high-energy intake strategy ([Fuglestege et al., 2006](#)); on Bylot Island, when lemming are scarce, foxes can do so by preferentially feeding on goose eggs during laying ([Careau et al., 2008b](#)), which represent a predictable pulse of highly energetic food (816 kJ of metabolizable energy per egg; [Careau et al., 2008a](#)). After the onset of incubation, fox attacks drop (see results) and this could correspond to two major constraints : 1- a period of low activities and decreased energy expenditure could secure energy allocation to body mass regain ([Fuglestege et al., 2006](#)); 2- an increase of nest attentiveness and defence by breeding pairs as incubation progresses ([Poussart et al., 2000](#); [Careau et al., 2008b](#)).

Although arctic foxes are considered as lemming specialists, high behavioural flexibility in fox diet allows for an important variation of their feeding niche. [Tarrowx et al. \(2012\)](#) showed that, in the presence of a large goose colony, arctic foxes behave more like a generalist forager than a specialist one. During spring and summer, goose eggs are always part of the fox diet regardless of the variability in lemming abundance between years ([Careau et al., 2008b](#)). Although we do not have data on the reproductive status of individuals foxes, most breed during high lemming years, and could therefore trade with the tolerance for higher precipitations and temperatures to fulfill their high energy demands. Alternatively, or simultaneously, the abundance of lemmings could help them gain a body condition good enough to sustain the higher costs linked to egg foraging. To decipher how foxes allocate their energy would require studies with individual fox tracking.

Prey switching by a top tundra predator displayed an adjustment with two key meteorological parameters affected by climate change. This signals the



importance of integrating predator-prey interactions and behavioural plasticity when assessing species vulnerability to abiotic factors such as changes in air temperatures. In addition to a contrasted impact of climatic factors on arctic fox breeding ([Juhász et al., 2020](#)), this study illustrates how meteorological conditions can influence foraging behaviour of foxes, which may ultimately modulate the population dynamics of the arctic fox through impacts on its productivity. This study contributes to emphasize the complexity of quantifying the impacts of climatic changes on several species that challenge our predictions at the levels of trophic interactions and food webs.



TABLE 3.1 – Estimates of lemming density, nesting parameters of greater snow goose, and details on the behavioural observations of foxes in the goose breeding colony, Bylot Island, Nunavut, 1996–1999, 2004–2005, 2015–2017. *Lmg.dens* is for the numerical variable of lemming abundance. *Lmg.abun* corresponds to the categorization of lemming abundance index in 2 levels, low (crash) vs. high density of lemmings used in models.

Year	<i>lmg.dens</i> (lemming/ha)	<i>lmg.abun</i>	Goose nest density (nests/ha)	Median laying date <sup>1</sup>	Start and end dates of behavioural observations	Observation effort (h)	Number of observers
1996	4.14	high	0.42	14 June	22 June-6 July	96	1
1997	1.66	high	3.61	10 June	23 June-6 July	96	1
1998	2.47	high	6.37	7 June	23 June-1 July	96	1
1999	0.15	low	1.44	17 June	24 June-8 July	96	1
2004	3.26	high	1.12	11 June	15 June-12 July	198	3
2005	0.32	low	5.55	12 June	8 June-14 July	363	3
2015	3.65	high	9.26	12 June	24 June-12 July	71	1
2016	2.53	high	5.50	13 June	17 June-15 July	92	1
2017	0.19	low	8.14	11 June	14 June-12 July	164	2

<sup>1</sup> Based on a sample of monitored nests ranging from 185 to 676 annually



TABLE 3.2 – Abiotic and biotic variables tested to explain the number of fox attacks on attended goose nests during summer, in a greater snow goose breeding colony, Bylot Island, Nunavut, 1996–1999, 2004–2005, 2015–2017.

		Variable name	Definition
Abiotic factors	Air temperature	<i>mean.temp</i>	Average air temperature during the observation period (CEN, 2018)
		<i>max.temp</i>	Maximal air temperature during the observation period (CEN, 2018)
		<i>min.temp</i>	Minimal air temperature during the observation period (CEN, 2018)
	Precipitation	<i>prec</i>	Total precipitation during the day of the observation (CEN, 2018)
Biotic factors	Lemming	<i>lmg.dens</i>	Lemming density (lemming/ha; CEN, 2018)
		<i>lmg.abun</i>	2-level categorical variable based on lemming density qualifying years as low or high lemming abundance
	Goose	<i>nest.dens</i>	Goose nest density (nest/ha)
Time	Date	<i>rel.date</i>	Relative date of fox observation from annual goose median date laying



TABLE 3.3 – Selection of generalized linear mixed models to estimate the number of fox attacks per hour on attended goose nests in relation to the total precipitation during the observation day (*prec*), the maximal air temperature during the observation period (*max.temp*), the relative date of the season (*rel.date*), goose nest density (*nest.dens*) and lemming abundance (*lmg.abun*). The interaction between fox ID and the year (*fox.year*) was considered as a random effect in all models. Models are ranked by their AICc value. For each model, the difference in AICc values is given in relation to the most parsimonious model ( $\Delta AICc$ ), the model’s AICc weight (AICcWt), the number of parameters (K), and the log-likelihood (LL).

Models	K	$\Delta AICc$	AICcWt	LL
1. <b>prec*lmg.crash + max.temp*lmg.crash + nest.dens + rel.date *lmg.crash</b>	<b>10</b>	<b>0.00</b>	<b>0.69</b>	<b>-472.20</b>
2. prec*lmg.crash + max.temp*lmg.crash + nest.dens*lmg.crash + rel.date*lmg.crash	11	2.02	0.25	-472.14
3. prec*lmg.crash + max.temp*lmg.crash + nest.dens*lmg.crash + rel.date	10	6.08	0.03	-475.24
4. prec*lmg.abun + max.temp*lmg.abun + nest.dens*lmg.abun + rel.date *lmg.abun	10	7.39	0.02	-475.89
5. prec*lmg.abun + max.temp*lmg.abun + nest.dens*lmg.abun + rel.date *lmg.abun	11	9.11	0.01	-475.69
6. prec*lmg.abun + max.temp*lmg.abun + nest.dens + rel.date	9	12.63	0.00	-479.57
7. prec*lmg.abun + max.temp*lmg.abun + nest.dens*lmg.abun + rel.date	10	13.34	0.00	-478.87
8. null	2	132.75	0.00	-546.88



TABLE 3.4 – Best fitted generalized linear mixed model of the number of fox attacks per hour on attended goose nests. Predictors are the total precipitation during the observation day (*prec*), the maximal air temperature during the observation period (*max.temp*), the relative date of the season (*rel.date*), all of them in interaction with lemming abundance (*lmg.abun*), as well as goose nest density (*nest.dens*). Estimates with their standard errors (SE) and lower and upper level of 95 % confidence interval (LL and UL, respectively) are shown. N,  $R^2_{\text{marg}}$  and  $R^2_{\text{cond}}$  are for fox observation number, marginal R squared (variance explained by fixed factors) and conditional R squared (variance explained by both fixed and random factors; Nakagawa & Schielzeth, 2013), respectively.

	Estimate	SE	Z value	LL	UL	N	$R^2_{\text{marg}}$	$R^2_{\text{cond}}$
intercept	- 4.74	0.29	- 16.04	- 5.32	- 4.16			
prec	- 0.10	0.02	- 4.60	- 0.14	- 0.06			
high lemming density	- 1.91	0.37	- 5.17	- 2.64	- 1.19			
max.temp	- 0.10	0.03	- 2.89	- 0.16	- 0.03			
nest.dens	- 0.08	0.04	- 1.93	- 0.16	0.00	351	20.2%	55.3%
rel.date	- 0.06	0.01	- 5.14	- 0.09	- 0.04			
prec * high lemming density	0.14	0.04	3.81	0.06	0.20			
max.temp * high lemming density	0.13	0.05	2.69	0.03	0.22			
rel.date * high lemming density	0.04	0.02	2.55	0.01	0.07			

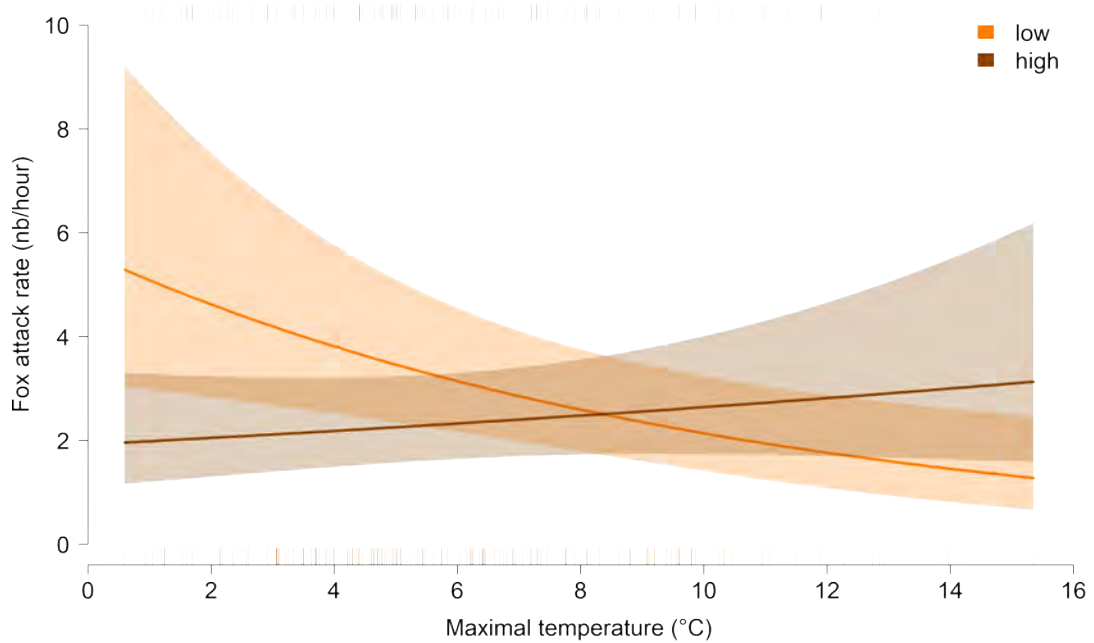


FIGURE 3.1 – Variation of fox attack rates (nb/hour) on attended goose nests depending on the maximal air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) during the observation periods according to lemming abundance (high vs. low). The plot displays the predicted values from the best model (trends; solid lines) during years of high (dark orange line) and low lemming abundance (orange line). Shaded regions are for 95 % confidence intervals. Separate rug plot is drawn; one on the plot top for observations with positive residuals and one on the plot bottom for observations with negative residuals.

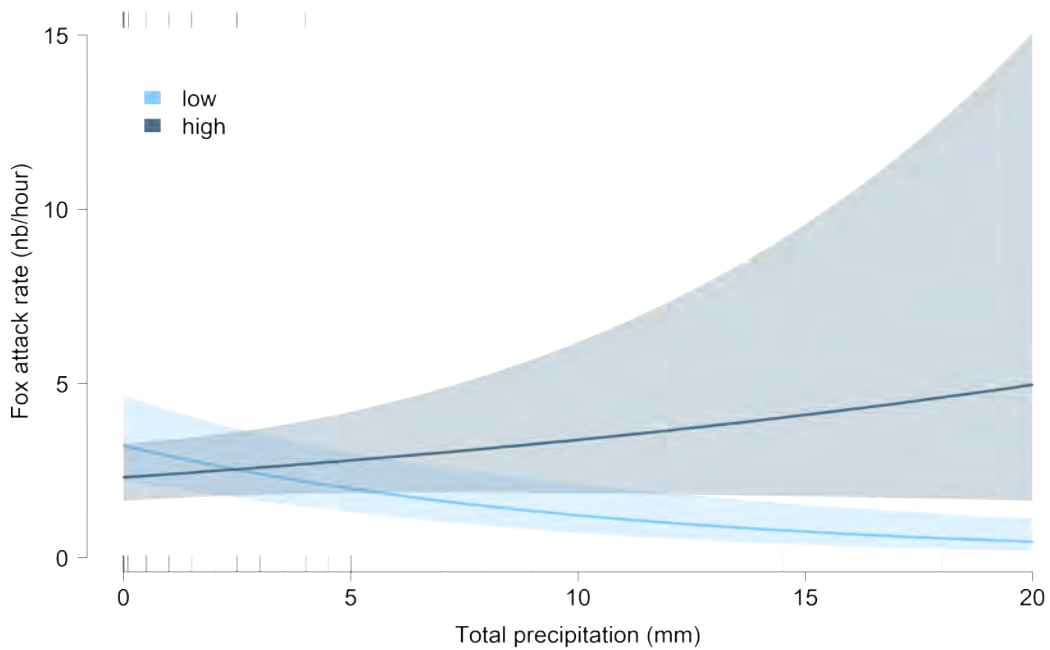


FIGURE 3.2 – Variation of fox attack rates (nb/hour) on attended goose nests depending on the total precipitation (mm) during the day of the observation periods according to lemming abundance (high vs. low). The plot displays the predicted values from the best model (trends ; solid lines) during years of high (dark blue line) and low lemming abundance (blue line). Shaded regions are for 95 % confidence intervals. Separate rug plot is drawn ; one on the plot top for observations with positive residuals and one on the plot bottom for observations with negative residuals.



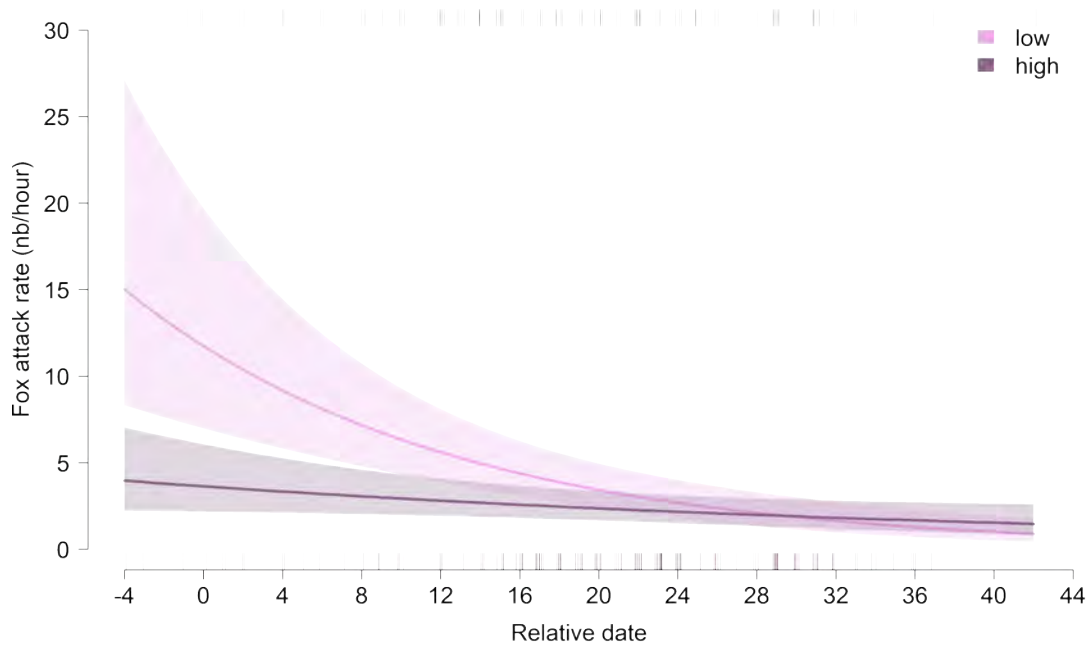


FIGURE 3.3 – Variation of fox attack rates (nb/hour) on attended goose nests depending on the relative date of the season according to lemming abundance (high vs. low). The plot displays the predicted values from the best model (trends ; solid lines) during years of high (dark purple line) and low lemming abundance (purple line). Shaded regions are for 95 % confidence intervals. Separate rug plot is drawn ; one on the plot top for observations with positive residuals and one on the plot bottom for observations with negative residuals.

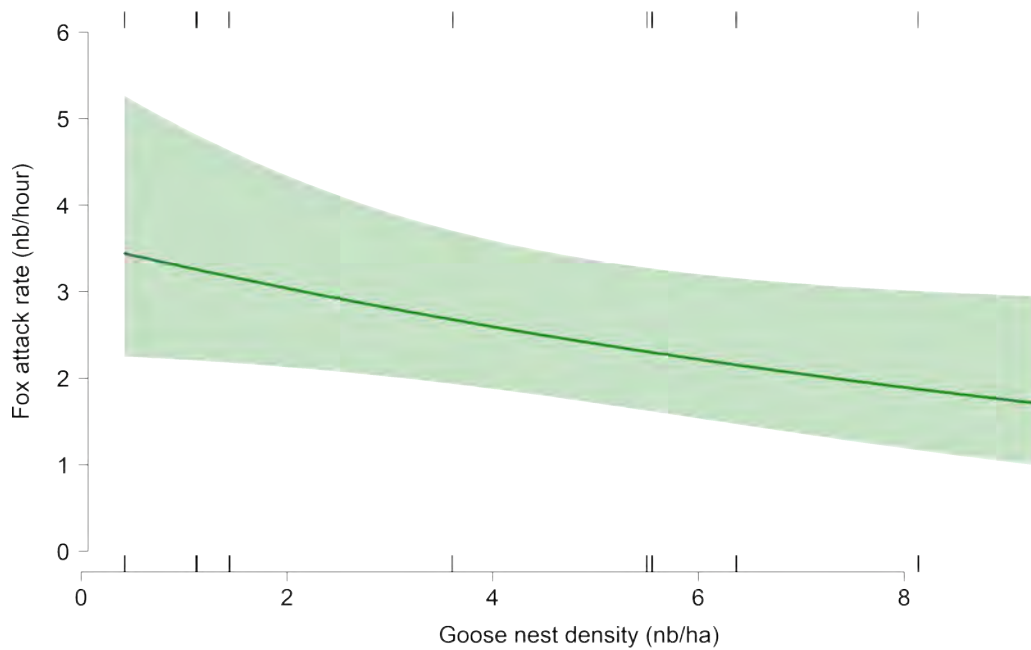


FIGURE 3.4 – Variation of fox attack rates (nb/hour) on attended goose nests depending on goose nest density (nb/ha). The plot displays the predicted value from the best model (trends; solid lines). Shaded regions are for 95 % confidence intervals. Separate rug plot is drawn; one on the plot top for observations with positive residuals and one on the plot bottom for observations with negative residuals.



---

## Chapitre 4

### PICKING THE RIGHT CACHE



---

**Picking the right cache : caching site selection for egg predators in the Arctic**

Claire-Cécile Juhasz<sup>1</sup>, Ambroise Lycke<sup>2</sup>, Vincent Careau<sup>3</sup>, Gilles Gauthier<sup>4</sup>, Jean-François Giroux<sup>5</sup>, and Nicolas Lecomte<sup>1</sup>

Publié dans *Polar Biology* le 13 juin 2018

<sup>1</sup> Canada Research Chair in Polar and Boreal Ecology and Centre d'Études Nordiques, University of Moncton, New Brunswick, Canada

<sup>2</sup> Parc National d'Opémican, Québec, Canada

<sup>3</sup> Canada Research Chair in Functional Ecology, Department of biology, University of Ottawa, Ontario, Canada

<sup>4</sup> Département de biologie et Centre d'Études Nordiques, Université Laval Québec, Canada

<sup>5</sup> Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Québec, Canada



## 4.1 Résumé

Le comportement de cache alimentaire est souvent considéré comme un comportement adaptatif, permettant d'allonger la période d'abondance de ressources en nourriture. Bien que le choix des sites de cache soit essentiel, les mécanismes de sélection de ces sites restent peu connus. Dans cette étude, nous avons examiné la sélection des sites de cache d'oeufs effectuée par un prédateur de la toundra, le renard arctique (*Vulpes alopec*), qui peut surmonter une grande variabilité intra-saisonnière en abondance de proie via l'utilisation de nombreuses caches. Au cours des brefs étés en Arctique, les oiseaux nichant en colonie comme les oies produisent une grande quantité d'oeufs pendant une courte période. Ceci représente une grande quantité de ressources prévisibles à consommer et à cacher pour le renard arctique. Nous prédisons que le renard arctique sélectionne des sites de caches présentant des caractéristiques spécifiques, telles qu'une faible profondeur du pergélisol et des hummocks de grande taille (petit monticule de mousses caractéristique de la toundra, qui pourraient faciliter la cache et fournirait un indice visuel pour une récupération ultérieure). Nous avons détaillé les principales caractéristiques physiques de 48 sites de caches, appariées à des sites aléatoires au sein de la colonie de reproduction de la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Notre étude a montré que le renard arctique favorise des sites de caches à proximité des hummocks mesurant presque le double de ceux avoisinant (indice visuel). La profondeur de la couche active du pergélisol ne présente pas d'effet sur la sélection des sites par le renard. Nous suggérons que le renard sélectionne des caractéristiques de la toundra qui peuvent augmenter l'efficacité de la cache et la probabilité de la retrouver. Cette étude élucide un aspect du comportement de cache alimentaire dans un habitat extrême, caractérisé par de fortes variations de ressources alimentaires.

### Mots-clés

Sélection d'habitat ; Réserve alimentaire ; Comportement de cache ; Prédateur ; Renard arctique



## 4.2 Abstract

Food hoarding is often considered an adaptive behaviour to extend the period of availability of food resources. Finding the right caching site for storage and retrieval is of paramount importance, yet how caching sites are selected is poorly known. Here, we examine site selection for egg caching by a tundra predator, the arctic fox, *Vulpes lagopus*, which can overcome large seasonal prey variations by extensive caching. During the short arctic summer, colonial breeding birds like geese produce in a short time period many eggs, which provide a large quantity of predictable resources for consumption and caching. We predicted that foxes would select caching sites with specific characteristics, such as shallow permafrost, and tall hummocks (small mounds in tundra landscapes, which should facilitate caching and provide visual cues for subsequent retrieval). We sampled the main physical characteristics of 48 caches and paired random sites inside a Greater Snow Goose (*Chen caerulescens*) colony. Our study shows that foxes favour cache sites characterized by hummocks nearly twice as higher than at nearby random sites. The depth of the active layer of permafrost did not influence cache site selection. Foxes may select tundra features that possibly enhance caching efficiency and retrieval probability. Our study elucidates one aspect of food hoarding behaviour in extreme habitats characterized by strong variations of resource availability.

### Key words

Habitat selection ; Food storage ; Hoarding ; Predator ; Arctic fox.



### 4.3 Introduction

Food hoarding is a strategy where individuals handle food to optimize its conservation for future consumption (Vander Wall, 1990). Such deferred consumption can be an effective strategy to capitalize on brief periods where resources are very abundant. In contrast to larder hoarding, where many food items are stored in a single site (*e.g.* burrows), scatter hoarding involves the storage of individual food items in dispersed caches (Andersson & Krebs, 1978; Smith & Reichman, 1984). In both cases, the perishability hypothesis states that the potential loss of energy and nutrients during storage to decomposers (resource perishability) drives hoarding decisions (Reichman, 1988; Steele et al., 1996, 2006). Habitat characteristics are likely to be important when selecting a caching site as they could affect storage and probability of subsequent retrieval.

Arctic tundra is characterized by large inter-annual and seasonal variations in resource abundance (Ims & Fuglei, 2005). Periodic irruptions of cyclic lemming populations and the return of a large number of migratory birds to the Arctic every summer are major food sources, which can be exploited by several arctic predators, such as arctic foxes (*Vulpes lagopus*; Stickney, 1991; Samelius et al., 2007; Careau et al., 2007, 2008b). For instance, the presence of nesting geese at breeding colonies is a major source of food for foxes that can cache a large number of eggs during the short period when they are available (Careau et al., 2007). Caching eggs in the tundra soil is likely an effective strategy for long-term conservation because the permafrost allows the preservation of the nutritional value of the eggs cache in the summer for up to a year (Smith & Reichman, 1984; Careau et al., 2008a). However, retrieving these scattered resources after such a long time may be difficult especially when relying on olfactory cues. Spatial memory based on visual cues and various landmarks might be an alternative way of finding cached items (Murie, 1936; Scott, 1943; Mueller, 1974).

It is unclear whether scatter-hoarders use systematic cues to maximize recovery of cached items. Permanent landmarks or habitat features could provide such cues and help animals to relocate caches after a long period (Gould et al.,



2010). Types of vegetation and soil or microtopography could be important features determining cache locations (Jianzhang et al., 2006). Hummocks, which are small mounds typical of tundra landscapes (Sharp, 1942), could be important features for caching eggs. Here, we hypothesized that arctic foxes use specific landmarks (*e.g.* hummocks) and physical characteristics (*e.g.* types of vegetation) at various spatial scales to select egg-caching sites. We predicted that foxes would prefer to cache eggs near tall hummocks that would provide a visual cue for subsequent retrieval. We also expected that foxes would select sites with a shallow active layer (*i.e.*, permafrost close to the ground level) because it could promote egg conservation. To test these predictions, we characterized the habitat at sites where arctic foxes had cached goose eggs and at random sites in the Canadian Arctic.

## 4.4 Methods

### 4.4.1 Study site

The study was conducted on Bylot Island, Sirmilik National Park Nunavut, Canada (72°3'N, 79°4'E; Fig. 4.1a, b), during the summer 2004. The arctic tundra at this site is characterized by a strong dichotomy of habitats : wetland and mesic tundra, which represent respectively, 10 and 90 % of the landscape (Lecomte et al., 2008a). Wetlands consist of an assemblage of tundra polygons, thaw lakes and ponds (Tarnocai & Zoltai, 1988), while the mesic tundra occurs on higher, drier ground where hummocks are very common (Gauthier et al., 2004). Each type of habitat is characterized by its own diversity of mosses, herbaceous plants (graminoids and forbs), and shrubs (Gauthier et al., 1996). A large nesting colony of Greater Snow Geese (*Chen caerulescens*; over 20,000 nesting pairs; Gauthier et al., 2004) is present at the site and the study took place in the central part of the colony (Fig. 4.1a, b).





#### 4.4.2 Cache detection and characterization

We used two detection methods to find egg-caching sites of arctic foxes (Fig. 4.2) in the tundra landscape during summer 2004. The first method was systematic and targeted caches already retrieved (hereafter consumed caches) by foxes. We defined eight 2 km long transects across the goose colony. We monitored each transect six times during the breeding season of geese (June – early July). We discovered caches by looking for remains of eggshells besides signs of digging by foxes. A second method was used to detect non-consumed caches based on telemetry and dummy eggs set in artificial nests. Dummy eggs were made of a plastic shell similar in size, color and weight to Greater Snow Goose eggs. Each plastic egg contains a radio transmitter (see details in [Careau et al., 2007](#)). We radio-tracked dummy eggs once removed from a nest by a predator. Each cache found was geolocated with a handheld GPS.

We used small (50 x 50 cm) and large (5 x 5 m) quadrats centered on each fox cache to characterize cache sites at two spatial scales. The smaller one was used to characterize the micro-habitat of the selected site for each cache whereas the larger scale was used to describe the general habitat. Small and large quadrats centered on the same point constitute a plot. Each cache site was paired to a second plot randomly positioned 50 m beyond the real cache (Fig. 4.1c), allowing characterization of an equal number of sites with no cache (hereafter random site). These two plots, each composed of small and large quadrats are associated and they have the same identification number (*ID*). Variables and methods used to characterize cache sites are detailed in Table 4.1.

#### 4.4.3 Statistical analyses

The first series of models tested whether the characteristics of cache sites differed between detection methods (systematic vs. telemetric) by using generalized linear models (GLM) for each spatial scale. Considering that the dependent variable was binomial, we used a binomial distribution with a logit link function. The small spatial scale model contained 7 environmental variables as fixed effects (*moss*, *soil*,



*rock*, *vegetation height*, *hummock height*, and *depth*). The variable *herbaceous* was not considered in our model since it was correlated with *moss* (Pearson correlation,  $r_p = -0.85$ ,  $n = 48$ ,  $p < 0.0001$ ). The large spatial scale model was built with the same variables as the small spatial scale model, excepted *herbaceous*, which was added.

The second series of models was used to determine which environmental variables were associated with cache sites at the two spatial scales separately (small 50 x 50 cm vs. and large 5 x 5 m) with generalized linear mixed models (GLMM). We also used a binomial distribution with a logit link function to model the site-use probability. Given the paired quadrats, we used the *ID* of caches as a random effect. The small spatial scale model was built with 6 environmental variables as fixed effects (*moss*, *soil*, *rock*, *vegetation height*, *hummock height*, and *depth*). The variables *herbaceous* and *shrub* were not considered in this model since they were correlated with *moss* (Pearson correlation,  $r_p = -0.71$ ,  $n = 96$ ,  $p < 0.0001$ ) and *vegetation height* (Pearson correlation,  $r_p = 0.76$ ,  $n = 96$ ,  $p < 0.0001$ ), respectively. The large spatial scale model included the same variables as the small spatial scale model as well as *herbaceous* and *shrub*.

We did a spatial-autocorrelation test with GPS coordinates of cache sites, using the variogram method. The variogram plot did not suggest any trend between the semivariance and distance (linear model,  $F_{(1,13)} = 2.61$ ,  $p = 0.13$ ). So, we concluded that there was no spatial autocorrelation in our data. All analyses were performed in R (3.3.2) Statistical Environment ([R Core Team, 2019](#)).

## 4.5 Results

We found and characterized 48 egg-caching sites created by foxes (Table 4.2) with 42 consumed caches (systematic method) and 6 non-consumed caches (telemetric method). Environmental characteristics of these 2 types of caches were similar as we found no difference for any of the measured variables (**appendix 11**). At a small spatial scale, the analysis identified an effect of hummock height on the probability of a site to be a cache (**appendix 12**). Hummocks located



near a cache site were nearly twice as high as hummocks located near random sites ( $13.6 \pm 5.6$  cm,  $n = 48$  vs.  $6.3 \pm 4.6$  cm,  $n = 48$ ). Other environmental variables did not explain the caching site selection of foxes at small spatial scale. Analysis at the large spatial scale showed no effect of environmental variables on the probability of a site to be a cache.

## 4.6 Discussion

Our results support the hypothesis that foxes used some physical characteristics of their environment when caching goose eggs. As predicted, they cached eggs near hummocks taller than the surrounding landscape but, contrary to our prediction, permafrost depth had no influence on cache sites. In general, arctic foxes do not consume cached items located in primary caches (*i.e.*, first caching site after acquisition of an egg from a goose nest by foxes). Eggs in primary caches are usually transferred to secondary caches later (Careau et al., 2007). This behaviour may be explained by the rapid-sequestering hypothesis (Clarkson et al., 1986; Jenkins & Peters, 1992), which states that hoarding behaviour relies on the rapidity of hoarders to secure food (*i.e.*, a trade-off between the probability of retrieving the cached resources and the risk of caches being pilfered). Non-consumed caches detected with the telemetric method probably are mainly primary caches because of the rapidity of the detection (the half-life of primary caches was 9 days and dummy eggs were detected within 24h following predation; Careau et al., 2007). In contrast, consumed caches are more likely to be secondary or tertiary caches. Careau et al. (2007) showed that arctic foxes at Bylot Island spent more time and travelled longer distance when they re-cached goose eggs than when they cached them the first time. They also demonstrated that secondary caches had a longer lifespan than primary caches (the half-life of secondary caches was 38.5 days). For a whole suite of environmental variables, we found no difference between non-consumed (found by telemetry) vs. consumed caches (considered as primary and secondary caches, respectively) located in the tundra despite a relatively small sample size for non-consumed caches. The similarity between consumed caches (secondary) and non-consumed ones (primary) may suggest that foxes



could use similar environmental cues when caching or re-caching eggs (Careau et al., 2007). The depressions associated with large hummocks may provide a suitable microenvironment for foxes to dig a hole to cache in the egg. First, having a deep depression ensures that a snow goose egg will be well hidden (average egg dimension : 8.0 cm length, 5.3 cm breadth; Mowbray et al., 2000) and allows additional space to add litter or soil on top of the egg. Using a deep depression would also reduce the time spent digging to cache an egg (*i.e.*, handling time) and thus maximize the time available to search and capture additional eggs (Clarkson et al., 1986).

Hoarding mammals may retrieve cached food using three kinds of methods : olfactory cues (Vander Wall, 2000), investigating all potential hiding places according to a systematic movement pattern (Stefansson 1923 in MacDonald, 1976; Smulders et al., 2010), or using spatial memory (*e.g.* Vander Wall, 1990; Jacobs & Liman, 1991). In a scenario where arctic foxes use spatial memory to recover their caches, then tall hummocks may provide useful landmark features to facilitate this task. Similarly, MacDonald (1976) showed that red fox (*Vulpes vulpes*) did not use chemical cues to relocate cached items while accurately recovering its own caches, favouring the hypothesis of a spatial memorization of the hoarding sites. Stefansson (in Braestrup, 1941) suggested that arctic foxes use a strategy of randomly digging in potential hoarding sites for cache retrieval. However, random digging appears to be a prohibitively costly strategy for cache retrieval (Smulders et al., 2010), especially in species with a relatively large home range like the arctic fox. In our study, a tall hummock could be used as a simple visual cue at a small spatial scale (*e.g.* 5 meters in our study design) that foxes memorize to recover caches for later consumption. Therefore, arctic foxes may use tall hummocks as a visual marker to find the exact location of cache at a small spatial scale.

Our study provides insights in the caching strategies used by a tundra predator to capitalize on a highly seasonal and predictable resource during the short arctic summer. Our results suggest that cache characteristics may favour both caching efficiency and retrieval probability although we could not disentangle which of these two or both were optimized. Retrieving cached food items is crucial



for arctic foxes as their survival may depend on hoarded food during winter shortage of resources. Our results, however, do not explain how arctic foxes recover caches underneath a layer of snow ([Frafjord, 1993](#)), which removes all olfactory cues and probably all visual cues as well ([Lewis, 1980](#)). However, the frequency of the egg retrieval under the snow is unknown and could be low. While our study illustrates an interesting facet of a predator adaptation to extreme seasonal variations in resource availability, exploring the mechanisms underlying cache retrieval could further help disentangle the complexity of foraging strategies at play by these predators.



TABLE 4.1 – Parameters and measurements used to characterize egg-caching sites selected by arctic foxes (*Vulpes lagopus*) and random sites at both small and large spatial scales, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004.

Evaluated parameters	Small plot (50 x 50 cm)	Large plot (5 x 5 m)
Moss cover		
Soil cover		
Rock cover	% cover of different type of substrate in the plot (visual estimation)	
Herbaceous cover		
Shrub cover		
Vegetation height	Height of vegetation measured with a 30 cm ruler at each corner of the plot	
Hummock height	Height of the hummock used for the cache site or height of the nearest hummock to the quadrat center for the random site	Height of all the hummocks located on a transect joining the two corners of the plot, centered on the cache/random site
Permafrost depth	Average depth of permafrost as indexed by a 2-mm thick stick driven into the ground four time within a 5-cm radius around the cache	Average depth of permafrost as indexed by 2 mm thick stick driven in to the ground at each corner of the plot
Type of cache	Consumed or non-consumed	-



TABLE 4.2 – Environmental variables used to characterize plots centered (Cache site) or not (Random site) on an egg-caching site of arctic foxes (*Vulpes lagopus*), Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004

code	Cache site						Random site									
	Small plot			Large plot			Small plot			Large plot						
	n	range	mean	sd	n	range	mean	sd	n	range	mean	sd	n	range	mean	sd
moss (%)	48	[0;100]	69.2	26.2	48	[4;94]	60.0	21.4	48	[0;100]	63.3	31.5	48	[7;100]	60.4	23.5
soil (%)	48	[0;50]	5.0	9.4	48	[0;56]	11.8	14.7	48	[0;95]	11.8	21.3	48	[0;53]	10.6	14.4
rock (%)	48	[0;50]	1.5	7.4	48	[0;0]	0.0	0.0	48	[0;40]	0.9	5.8	48	[0;30]	0.6	4.3
herbaceous (%)	48	[0;80]	22.1	23.1	48	[0;61]	24.4	19.0	48	[0;80]	21.3	23.1	48	[0;65]	23.9	19.2
shrub (%)	48	[0;60]	2.3	9.2	48	[0;70]	3.0	12.0	48	[0;40]	1.7	6.7	48	[0;29]	1.4	5.1
vegetation height (cm)	48	[0.5;32.5]	3.0	4.7	48	[0.5;31.8]	3.6	4.5	48	[0.3;10.5]	2.3	1.9	48	[0.8;9]	2.8	1.7
hummock height (cm)	48	[6;28]	13.6	5.6	34	[5.8;17.3]	10.1	2.9	37	[0;15]	6.3	4.6	36	[0;16.4]	8.0	4.6
depth (cm)	48	[6.8;39.5]	21.7	8.3	48	[10;46.5]	24.9	8.1	48	[0;40.3]	23.7	10.3	48	[0;39]	23.7	9.5

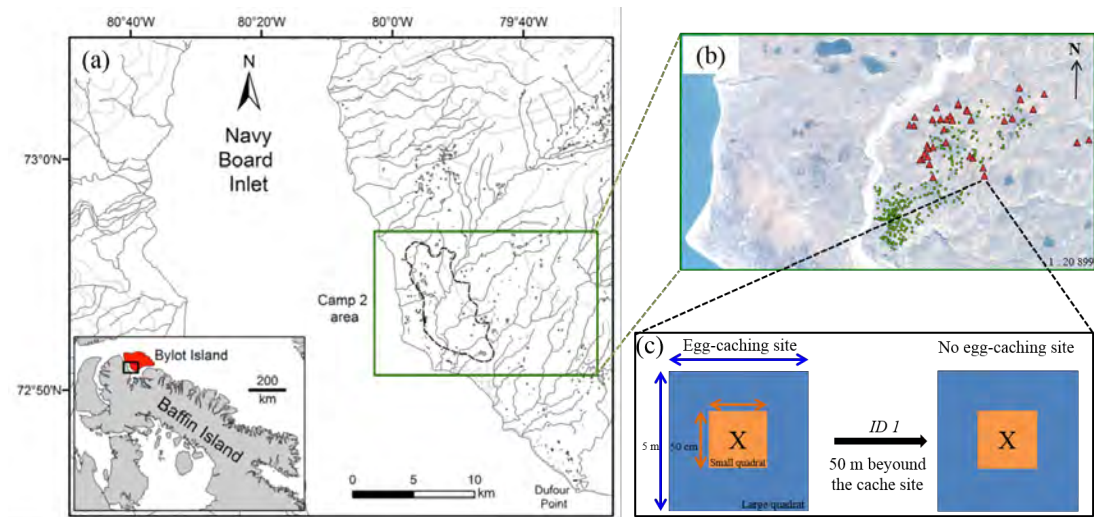


FIGURE 4.1 – Study area with egg-caching site locations within the breeding colony of Greater Snow Geese (*Chen caerulescens atlantica*; black dashed line circumvents the colony), Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada (a). The green circles show the monitored nests of geese and the red triangles illustrate the characterized egg-caching sites selected by arctic foxes (*Vulpes lagopus*) in 2004. The satellite picture is derived from Google Earth imagery (b). Study setting for the description of egg-caching sites at small (small quadrat) and medium (large quadrat) scale. Random sites established within a 50-m radius from any site hosting the cache are set around a fictitious point (c). (Color figure online)



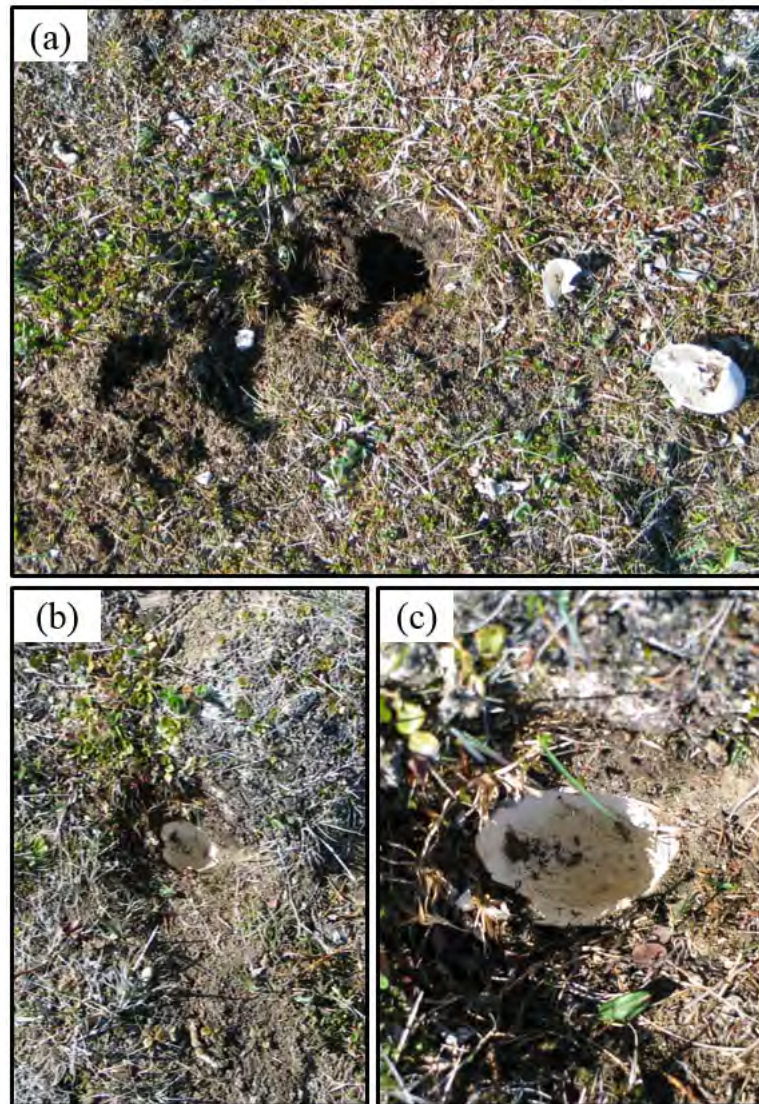


FIGURE 4.2 – Examples of consumed caches found during transects in this study. In the first case (a), the arctic fox (*Vulpes lagopus*) found the cache and consumed the egg within close vicinity of the cache. In general, the remaining egg shells were found within 2 m of the recently excavated site. In the second case (b), the arctic fox found and consumed the content directly at the site of the cache. Here the remains of the egg shell were stuck in the ground, due to permafrost (c). Credit : Vincent Careau

**Appendix 11**

Parameter estimates from the models testing the detection method of egg-caching sites by arctic foxes (*Vulpes lagopus*) at both small and large spatial scales, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004.

Parameter	Small spatial scale model				Large spatial scale model			
	Estimate	SE	<i>z</i>	P	Estimate	SE	<i>z</i>	P
intercept	5.01	3.27	1.53	0.13	1.68	6.04	0.28	0.78
<i>moss</i>	0.00	0.02	-0.09	0.93	-0.01	0.05	-0.26	0.80
<i>soil</i>	-0.04	0.05	-0.69	0.50	-0.05	0.05	-0.85	0.40
<i>rock</i>	0.00	0.09	0.11	0.91	-	-	-	-
<i>herbaceous</i>	-	-	-	-	-0.02	0.06	-0.39	0.70
<i>vegetation height</i>	0.03	0.05	0.14	0.89	0.24	0.42	0.56	0.57
<i>hummock height</i>	-0.12	0.08	-1.42	0.16	0.14	0.21	0.67	0.51
<i>depth</i>	-0.05	0.06	-0.80	0.42	0.02	0.07	0.22	0.82

**Appendix 12**

Parameter estimates of the model describing the probability in egg-caching site selection by arctic foxes (*Vulpes lagopus*) at a small (a) and large (b) spatial scale, Sirmilik National Park, Bylot Island, Nunavut, Canada, 2004.

Parameter	Estimate	SE	z	P
<b>intercept</b>	<b>-4.01</b>	<b>1.89</b>	<b>-2.12</b>	<b>0.03</b>
<i>moss</i>	0.02	0.02	1.20	0.23
<i>soil</i>	-0.01	0.02	-0.21	0.83
<i>rock</i>	0.04	0.06	0.64	0.52
<i>vegetation height</i>	0.05	0.13	0.35	0.73
<b><i>hummock height</i></b>	<b>0.31</b>	<b>0.07</b>	<b>4.51</b>	<b>&lt;0.0001</b>
<i>depth</i>	-0.01	0.03	-0.47	0.64

Subscripts : SE : standard error ; z, P : statistic values ; LL : lower level of 95% confidence interval ; UL : upper level of 95% confidence interval



---

## DISCUSSION GÉNÉRALE

### 4.7 Originalité de la thèse, situation dans le débat actuel et contribution de chaque chapitre

Ce projet s'inscrit directement dans le débat actuel concernant les conséquences des grands changements environnementaux sur la dynamique des écosystèmes via les relations prédateur-proie. Cette étude se place au sein du biome le plus menacé par ces changements, l'Arctique. Ce biome présente un enjeu majeur quant à sa préservation à cause de l'intensité des impacts liés aux changements climatiques. Ce doctorat se base sur une collaboration étroite entre plusieurs laboratoires, provenant de plusieurs universités du Québec et du Nouveau-Brunswick, ce qui nous a permis d'associer plusieurs bases de données à long terme. Cette source précieuse d'informations a contribué à affiner nos connaissances tant en écologie fondamentale, qu'appliquée, et ce, à plusieurs échelles (multi-populationnelle et intra-populationnelle). Au travers des quatre études qui articulent ce projet, nous avons quantifié les impacts directs et indirects de la variabilité climatique sur la dynamique d'un réseau trophique simple, tant en considérant les liens directs entre le prédateur et ses proie que les relations apparentes entre les proies seules (**chapitre I**; flèches bleues dans fig. 4.3), nous avons montré les effets des facteurs climatiques sur la reproduction d'une espèce proie, via la modifications des ses interactions avec son prédateur (**chapitre II**; flèches oranges dans fig. 4.3) et nous avons également illustré les effets de ces facteurs sur la plasticité comportementale d'un prédateur lors de l'acquisition de ressources alimentaires (**chapitre III**; flèches vertes, fig. 4.3). Finalement, nous avons mis en évidence une sélection d'habitats par un prédateur afin de mettre en réserve de la nourriture en prévision des périodes présentant des pénuries de ressources alimentaires (**chapitre IV**).

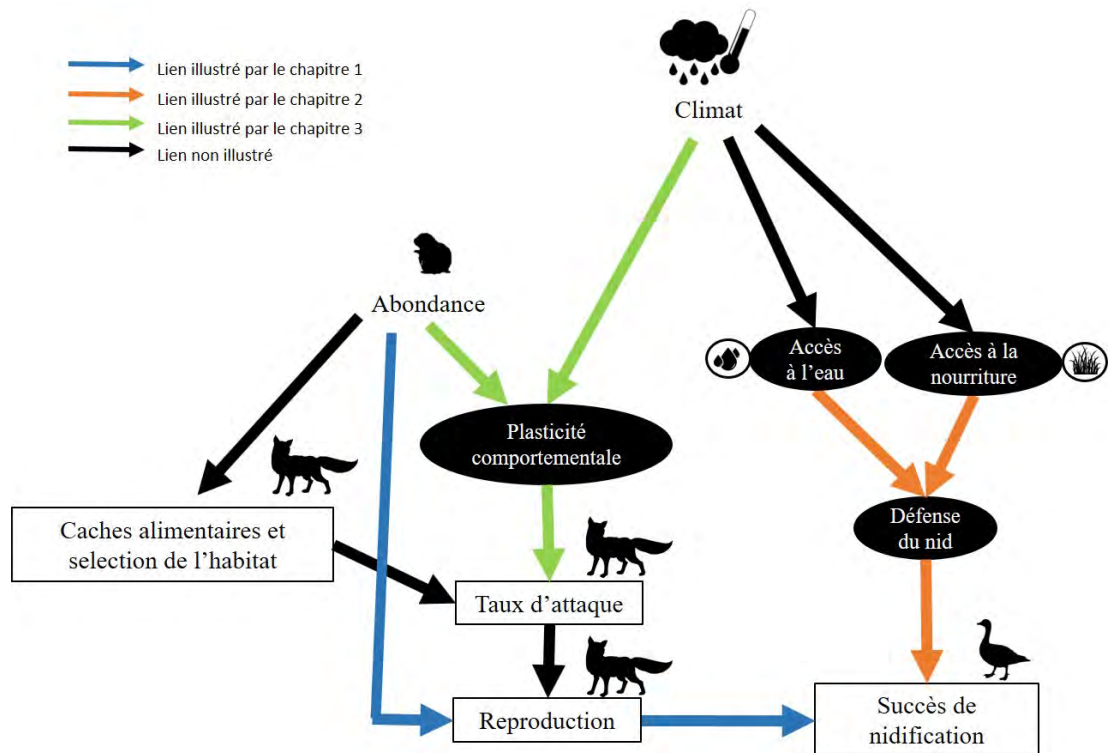


FIGURE 4.3 – Impacts de la variabilité climatique sur les interactions prédateur-proie au sein d'un réseau trophique simplifié en Arctique. Ce schéma présente le récapitulatif des liens entre facteurs abiotiques et biotiques mis en évidence par les travaux rassemblés au sein de cette thèse de doctorat.

L'originalité du **chapitre I** repose sur l'intégration des effets combinés du climat régional et local, ainsi que les interactions trophiques directes et indirectes au sein d'une même analyse. Cette étude est une des premières qui détaille les multiples liens causaux sous-tendant la complexité des relations entre le climat et plusieurs espèces endothermes (voir [Byrnes et al. 2011](#) ; [Mortensen et al. 2016](#)). Ce chapitre présente un intérêt général en écologie puisqu'il contribue à comprendre le rôle du climat dans la dynamique d'exploitation des ressources par les prédateurs et leurs proies. Cette étude permet une avancée tant dans le domaine de l'écologie théorique qu'appliquée puisqu'elle améliore notre compréhension des effets complexes du climat sur les relations entre les ressources et les consommateurs. Ainsi, nous pouvons améliorer notre capacité à anticiper la variation des forces d'interactions entre espèce au sein des réseaux trophiques face aux changements climatiques.



Alors que le chapitre I nous donne une vision globale des effets de la variabilité climatique sur la dynamique d'un réseau trophique en Arctique, les chapitres II et III détaillent les impacts des changements environnementaux du point de vue d'une proie et d'un prédateur au sein de ce même réseau. Ainsi, le **chapitre II** détaille l'influence de la variabilité de la disponibilité des ressources, étroitement reliée aux conditions environnementales, sur la reproduction de la grande oie des neiges, à travers sa relation avec son prédateur principal, le renard arctique. Cette étude est innovante sous deux aspects essentiels : expérimental et fondamental. Du point de vue expérimental, et à notre connaissance, cette étude est la première étant fondée sur la supplémentation de deux types de ressources (eau et nourriture) d'une population animale dans son milieu naturel. Du point de vue fondamental, cette étude met en évidence le rôle de l'accès à la ressource dans la mitigation des effets descendants (pression exercée par les espèces au sommet du réseau trophique, les prédateurs, sur les espèces des niveaux inférieurs) sur la reproduction d'une espèce proie, alors que généralement ce genre d'étude met l'accent sur les effets ascendants des ressources (impacts de la ressource sur les maillons supérieurs de la chaîne trophique ; voir [Boutin, 1990](#) ; [Ruffino et al., 2014](#)).

Lorsque l'on considère les liens entre la productivité d'un prédateur tel que le renard Arctique et son environnement, le chapitre I soulignait un effet contrasté de la variabilité climatique au cours des étés arctiques sur la reproduction du renard, suggérant une relation entre les facteurs climatiques, l'accès aux ressources alimentaires et la propension à se reproduire de ce prédateur. Ainsi, le **chapitre III** s'intéresse aux mécanismes pouvant relier les variations climatiques, aux travers de plusieurs paramètres météorologiques, au comportement de recherche alimentaire de ce prédateur. Ce chapitre (en complémentarité avec le chapitre II) illustre comment la variabilité climatique peut altérer les relations trophiques, en affectant différemment les espèces proies et prédateurs. Cette étude présente un intérêt en écologie fondamentale par l'ajout d'éléments dans la compréhension de la dynamique des relations trophiques dans le cadre de variabilité environnementale, mais également en améliorant notre compréhension de la plasticité comportementale que peuvent présenter des espèces endothermes face à la variabilité climatique.



Toujours dans l'optique de mieux comprendre le comportement d'acquisition des ressources par le renard arctique, le **chapitre IV** fait suite au chapitre III. Cette dernière étude a permis d'élucider certains mécanismes sous-jacents au comportement de cache alimentaire de ce prédateur, dont certains aspects sont encore mal compris à ce jour. Ce chapitre améliore nos connaissances sur ce comportement qui est essentiel à la survie du renard arctique pendant les périodes de pénurie de ressources (voir [Careau et al., 2008a, 2007](#)). Il s'agit d'une des rares études mettant en évidence une sélection de l'habitat pour des sites de réserves alimentaires chez le renard, et chez les canidés en général.

Enfin, d'un point de vue de la conservation des espèces, cette thèse a permis de détailler la relation du renard arctique avec une de ses proies alternatives préférées, la grande oie des neiges. Améliorer nos connaissances sur les interactions entre ces deux espèces peut présenter un enjeu majeur dans le cadre actuel des changements climatiques et de ses impacts sur les cycles d'abondance des micromammifères en Arctique. En effet, des études ont mis en évidence le lien entre le réchauffement en Arctique et la disparition des phases d'abondance élevée de lemmings ([Ims et al., 2011](#) ; [Gilg et al., 2009](#) ; [Kausrud et al., 2008](#)), qui est la proie principale du renard arctique. Cependant, l'étude d'écosystème sur des îles, caractérisées par une absence complète de lemmings a montré que des populations de renards pouvaient se maintenir grâce à des colonies de reproduction d'oiseaux marins ou d'oies ([Pokrovsky et al., 2015](#)). Ainsi, dans l'éventualité où les lemmings se feraient de plus en plus rares avec l'évolution des changements climatiques, nous pouvons nous attendre à ce que les proies alternatives du renard arctique jouent un rôle important quant au maintien de cette espèce de prédateur.

## 4.8 Limites de l'étude et suggestions

### 4.8.1 Chapitre I

Le chapitre I nous a permis d'obtenir une bonne compréhension des effets des variables climatiques locales et régionales sur la dynamique des interactions



entre prédateur et proies au cours des étés arctiques. Or, la principale limitation de ce chapitre réside, selon moi, dans la difficulté à établir les conditions climatiques précises au cours des hivers arctiques. Dans les dernières dizaines d'années, des études ont mis en évidence les conséquences directes des changements climatiques sur les caractéristiques physiques (Berteaux et al., 2017) et la dynamique de la couverture de neige, incluant la réduction de sa superficie globale (Brown et al., 2010; Derksen & Brown, 2012), mais également de son épaisseur (Brown & Braaten, 1998), et une augmentation de l'occurrence des événements extrêmes en hiver, tels que les phénomènes de pluie sur neige (Brown & Mote, 2009; Langlois et al., 2017). Les effets de ces changements dans la couverture de neige peuvent être considérables pour les espèces vivant toute l'année durant en Arctique. Ainsi, la variabilité dans l'étendue neigeuse et ses caractéristiques physiques peuvent influencer le déplacement, la création d'abris (contre les intempéries et/ou les prédateurs), la capacité à se nourrir, mais également la reproduction de ces espèces.

*Le cas du lemming* - Les populations de lemmings présentent des cycles d'abondance, dont la fluctuation est principalement expliquée par des effets ascendants et descendants au sein du réseau trophique. Cependant, le rôle du climat dans la dynamique de ces cycles suscite un intérêt grandissant, particulièrement dans le contexte des changements climatiques (Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Cornulier et al., 2013). Les lemmings sont étroitement liés aux caractéristiques physiques de la neige puisqu'ils se nourrissent et se reproduisent sous couvert nival pendant une grande partie de l'année (Ims et al., 2011; Fauteux et al., 2015; Berteaux et al., 2017). Dominé et al. en 2018 ont montré l'influence de la dureté de la couche de neige basale (régie par les tempêtes de vent à l'automne et les événements de pluie sur neige en hiver) sur la reproduction des lemmings en hiver et par conséquent, sur leur abondance en été. Ainsi l'intégration de paramètres climatiques en automne (force des vents) et en hiver (températures de l'air, quantité de précipitation et événements de pluie sur neige) précédents, ainsi que des caractéristiques physiques de la neige (par ex. épaisseur de la couche nivale, dureté de la couche basale) en hiver seraient un ajout intéressant à cette étude afin de développer la partie hivernale de ce modèle.





*Le cas du renard arctique* - Une autre limitation (qui se ressent également dans le chapitre III & IV) réside dans notre connaissance sur la physiologie et le comportement du renard arctique. Dans le cas du chapitre I, un manque dans la littérature nous a obligé à porter des suppositions quant aux effets des conditions environnementales en hiver sur la propension à la reproduction chez le renard arctique, via la condition corporelle des femelles. Encore une fois, les propriétés physiques de la neige pourraient avoir un impact majeur sur la capacité des renards à maintenir une condition corporelle pendant l'hiver suffisante à leur reproduction le printemps suivant. Par exemple, une croûte de glace, suite à un évènement de pluie sur neige pourrait limiter le renard arctique dans l'acquisition de nourriture (chasse de lemmings à travers la couche de neige ou utilisation de cache de nourriture) ou dans l'accès à des refuges pour se protéger du climat extrême. Les conditions hivernales sont, selon moi, indispensables à prendre en compte dans notre système et restent un point-clé qui doit être élucidé dans le cas d'études sur les effets des changements climatiques sur les interactions prédateur-proie en Arctique.

Notre étude repose sur l'intégration de variables latentes afin de supporter les mécanismes mis en évidence dans notre étude. Nous avons donc proposé une relation entre l'abondance de lemmings qui influence son taux de consommation par le renard arctique, qui à son tour influence le taux de consommation d'œuf d'oie ; ainsi ces variables latentes expliquent le succès de nidification de la grande oie des neiges. L'établissement des taux de consommation des proies préférentielles du renard (œufs d'oie et lemming) permettrait de remplacer les variables latentes de notre étude par des variables mesurées, vérifiant ainsi les mécanismes suggérés. Ce type de données a été acquis au cours de six années d'observation (sur les 21 années de mon étude), mais malheureusement ne présentaient pas un nombre d'années suffisant pour être testées ici.

Enfin l'intégration de toutes variables permettant de caractériser avec plus de précision notre système représenterait une amélioration de cette étude et contribuerait à augmenter notre compréhension des interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques. Par exemple, l'ajout d'un indice de productivité du niveau



trophique primaire pourrait permettre de définir des nouveaux liens causaux directs et indirects entre les facteurs climatiques et la reproduction des espèces proies.

#### 4.8.2 *Chapitre II*

### **Ressources et dynamique d'incubation chez la grande oie des neiges**

Un des mécanismes proposés dans cette étude pour expliquer les effets de la disponibilité des ressources sur la reproduction de la grande oie des neiges se base sur l'impact de la ressource sur la dynamique d'incubation et les soins parentaux des oies supplémentées. Un de nos objectifs pour détailler ce mécanisme était l'utilisation de sondes tiny tags (enregistreur de température disposé au sein des nids supplémentés et témoins), permettant ainsi d'obtenir la dynamique d'incubation des femelles (chute de la température lors des pauses d'incubation). Nous prédisions observer une réduction des temps de pauses incubatoires dues à une plus grande proximité de l'eau et de la nourriture, aboutissant à une période d'incubation totale légèrement plus courte pour les couples supplémentés. Nous avons cependant échoué à exploiter les informations fournies par les profils de température obtenus. Ces derniers présentaient une diversité inter-individuelle et une irrégularité inattendues comparées aux exemples dans la littérature (dynamique d'incubation chez les limicoles, voir [Reneerkens et al., 2011](#)). Nous pouvons considérer plusieurs explications possibles à ce phénomène : (1) la sonde gênait certaines femelles qui présentaient alors des irrégularités dans leur dynamique d'incubation, (2) [Poussart et al. \(2001\)](#) a montré que la dynamique d'incubation chez l'oie peut varier grandement d'un individu à l'autre en fonction du micro-environnement qui entoure le nid. Afin de vérifier ces deux suggestions, il serait intéressant (1) d'étudier la réponse comportementale des femelles à la présence des sondes dans leur nid, par exemple en utilisant des caméras à proximité des nids et en caractérisant plusieurs comportements tels que : temps de retour au nid après le placement de la sonde, nombre sortie de nid avant et après le placement de la sonde, nombre de fois où la femelle tourne/replace ses oeufs, nombre de fois où la femelle se replace sur le nid. De plus, il serait possible (2) de prendre en compte



l'environnement direct des nids, en caractérisant le micro-habitat dans lequel ces derniers sont placés pour tenter de comprendre la variabilité inter-individuelle des les profils obtenus.

### **Taille de couvée et prédation partielle**

Les méthodes courantes visant à analyser le succès de nidification (succès de nidification apparent ; [Johnson, 2007](#), la méthode Mayfield ; [Mayfield, 1975, 1961](#) et les modèles à exposition logistique [Shaffer, 2004](#)) se basent sur le statut du nid (succès, au moins un jeune produit ou échec, aucun n'oeuf n'est arrivé à terme), indépendamment du nombre d'oeufs présents (taille de couvée) et de leur devenir individuel (voir discussion dans [Brown et al., 2013](#)). Dans notre cas, l'espèce étudiée présente une variation de la taille de couvée et subit une prédation partielle, particulièrement pendant la période de ponte. Bien que ces deux facteurs soient en général sous-estimés (car nous ne connaissons pas l'historique du nid avant notre premier passage), leur considération pourraient parfaire notre compréhension des relations entre l'environnement (facteurs climatiques, accessibilité aux ressources primaires) et la productivité de la grande oie des neiges. Une manière de pallier à ce manquement pourrait être de considérer une proportion composée du nombre d'oeufs éclos divisé par la taille de couvée initiale pour chaque nid. La modélisation de la variabilité de cette proportion permettrait de préciser les mécanismes reliant la productivité de la grande oie des neiges avec son environnement, au travers de son investissement dans la production de la couvée (nombre d'oeufs minimum pondus) au début de la saison de reproduction et dans les soins apportés au nid (camouflage, incubation et défense active) jusqu'à l'éclosion des oisons.

#### *4.8.3 Chapitre III*

### **Équilibre entre production et dissipation d'énergie thermique**

Ce chapitre présente une étude intéressante sur les effets de la variation climatique sur le comportement de prédation d'une espèce vivant à longueur d'année en Arctique. Une partie des mécanismes suggérés repose sur le maintien du compromis entre activités exothermiques (la locomotion lors de la recherche



alimentaire) et la thermorégulation. Dans le cas où un organisme génère plus de chaleur qu'il est capable d'évacuer, ceci va engendrer une augmentation de sa température corporelle pouvant aller jusqu'à l'hyperthermie. L'hyperthermie peut avoir des conséquences graves sur la survie et la reproduction à court et à moyen terme. [Speakman & Król \(2010\)](#) ont montré que les endothermes peuvent être contraints dans leur capacité à dépenser de l'énergie par une capacité limite de dissipation de chaleur. Ainsi, chez les endothermes, les activités exothermiques pourraient être limitées, non pas seulement par les ressources énergétiques, mais également par la capacité à thermoréguler quand la température ambiante augmente. Alors que certains auteurs prétendent que les limites de la thermorégulation correspondraient à la gamme de températures dans l'environnement (voir dans [Sealander, 1951](#) ; [Hart & Heroux, 1953](#) ; [McNab & Morrison, 1963](#)), il est légitime de se demander si les espèces animales adaptées au froid extrême présentent une aussi bonne capacité à la thermorégulation pour les températures élevées que pour les températures extrêmement basses ? À ma connaissance, très peu d'études se sont penchées sur cette question. Certaines d'entre elles ont suggéré une plasticité comportementale chez l'ours polaire en été pour éviter l'hyperthermie lorsque la température ambiante augmente : limitation des mouvements quotidiens avec de longues périodes de repos ([Knudsen, 1978](#) ; [Latour, 1981](#)) ou immersion dans des étendues d'eau (fonds ou rivière) après avoir poursuivi une proie ([Iles et al., 2013](#) ; voir dans [Gormezano et al., 2016](#)). Mais aucune ne concerne le renard arctique et il est difficile de faire des parallèles avec les études menées sur l'ours polaire aux vues des différences qu'il présente avec le renard. Par exemple, l'ours polaire est connu pour son inefficacité dans le déplacement du point de vue énergétique ([Best, 1982](#) ; [Hurst et al., 1982](#)), reliée avec sa morphologie (grande taille corporelle et membres massifs) qui augmente ses besoins énergétiques au cours de ses déplacements. Le manque de connaissances sur les compromis énergétiques comportementaux chez le renard arctique pour le maintien de l'équilibre entre thermorégulation et activité exothermique nous a contraint à n'émettre que des suggestions de mécanismes pour expliquer les résultats obtenus dans ce chapitre.



## Budget temps et allocation d'énergie

Cette étude est basée sur l'observation du comportement de recherche alimentaire du renard arctique au sein d'une colonie de reproduction de sa proie alternative préférée. Le comportement de recherche alimentaire ne représente qu'une proportion du budget d'activité du renard. Établir un budget temps complet en été de cette espèce nous permettrait d'approfondir davantage la question des effets de la variation du climat sur le taux d'activité chez le renard arctique. Obtenir une telle base de données avec les méthodes d'observations comportementales classiques sont limitées puisque le renard arctique est une espèce très mobile et parfois difficile à repérer dans son habitat. Des outils de pointe tels que les colliers GPS avec accéléromètre tri-axial enregistrent la position (en 3-dimensions) des individus à haute fréquence. L'exploitation de ces données permettraient d'établir un budget temps complet du renard sur une longue période de temps (plusieurs semaines à plusieurs mois). Il serait alors possible de relier les taux des différentes activités du renard (repos, déplacement, attaque, ...) avec les variables climatiques mesurées dans notre étude. Ainsi nous pourrions étudier en profondeur les compromis entre acquisition de ressources et la reproduction. Ce type de données pourrait également permettre de répondre à de nombreuses questions, comme par exemple : existe-t-il une variation du taux de présence du renard dans la colonie avec les paramètres climatiques, est-ce que la répartition des différentes activités du renard varie en fonction des facteurs environnementaux biotiques et abiotiques, dans le cas où le renard présenterait une diminution des activités pendant des conditions climatiques locales rudes (vague de chaleur, de fortes pluies ou de vent extrême), présente-t-il une compensation par la suite avec une hausse d'activité, notamment avec un pic de prédation sur les oies ? Les données associées aux colliers GPS permettraient également de connaître avec précision les individus suivis et ainsi de pouvoir considérer dans nos analyses des éléments essentiels tels que l'âge, le sexe, le territoire occupé, le statut de reproduction (Partridge & Green, 1985). Alors que notre analyse a montré une variabilité individuelle importante de la réponse des renards aux changements dans les facteurs météorologiques (voir la variance expliquée avec les effets aléatoires ; tableau 3.4), l'association de budget temps détaillé et d'informations sur la biologie



de chaque individu permettraient de comprendre avec plus de précision le lien entre la variabilité climatique en été et la gestion du budget énergétique chez un prédateur clé en Arctique.

Enfin, les colliers GPS associés à d'autres capteurs permettrait également d'obtenir des paramètres sur lesquels nous pourrions établir un proxy des conditions environnementales plus efficace que simplement la température de l'air et les précipitations. Une telle approche permettrait de tester les échanges thermiques entre le renard et son milieu et évaluer le risque réel d'hyperthermie. Notamment la radiation, l'orientation par rapport au soleil et au sens du vent et la vitesse du vent (Chappell, 1983; Fortin et al., 2000) peuvent être déterminant quant aux échanges d'énergie thermique entre un organisme et son environnement, et ainsi influencer les comportements de thermorégulation.

#### 4.8.4 *Chapitre IV*

Le chapitre IV, qui nous a permis de mieux comprendre les mécanismes d'acquisition des ressources chez le renard arctique, présente une étude sur le comportement de cache chez ce prédateur. Ce comportement a été très étudié chez les oiseaux et les petits mammifères, mais est encore mal compris chez les renards, et les canidés en général (MacDonald, 1976; Braestrup, 1941; Careau et al., 2007). Ce chapitre a permis de mettre en évidence que le renard arctique utilisait des indices visuels afin de sélectionner le site de cache dans son habitat. Cependant, selon moi, nous n'avons pu montrer qu'une petite partie des mécanismes associés au comportement de cache alimentaire chez le renard arctique.

#### **Statut des caches**

Les caches de renard peuvent être de différents types dépendamment de s'il s'agit d'une première cache suite à l'acquisition de la nourriture (cache primaire), ou de s'il s'agit d'une cache suite à la récupération d'un item déjà caché (caches secondaires et tertiaires). Ces types de caches diffèrent entre elles par le temps de sélection du site par le renard, ainsi que par leur durée de vie (c.-à-d., le temps que met un renard à déterrer le contenu de la cache; Careau et al., 2007). En



effet, alors que les caches primaires sont effectuées et utilisées par les renards dans un court délai ("*rapid sequestration hypothesis*", Clarkson et al., 1986; Jenkins & Peters, 1992; voir discussion du chapitre 4), les caches secondaires et tertiaires sont effectuées et laissées intactes par les renards dans des périodes de temps plus longues (plusieurs semaines, Careau et al., 2007). Cette stratégie vise à assurer une conservation optimale de l'aliment caché et diminuer le risque de pillage par d'autres individus. Ceci laisse à supposer que la sélection de l'habitat par le renard pour un site de cache puisse différer en fonction du statut de la cache. Les sites de caches utilisées dans cette étude ont été trouvées à l'aide de transects (caches consommées) et à l'aide d'œufs télémétriques (caches non consommées). Nous avons alors considéré les caches consommées comme étant secondaires ou tertiaires, et les caches non consommées, comme étant primaires. Nos analyses n'ont détecté aucune différence entre les sites de caches de ces deux groupes. En outre le fait qu'il puisse effectivement ne pas y avoir de différence de sélection d'habitat entre ces types de cache, il se peut aussi qu'aucune différence n'ait été détectée possiblement due à un faible effectif de caches non consommées et à une incapacité à différencier les caches secondaires et tertiaires. L'utilisation de balise GPS au sein d'œufs artificiels permettrait l'acquisition d'une précision accrue quant au statut des caches (c.-à-d., primaire, secondaire ou tertiaire) dont le site a été caractérisé et permettrait de mettre en évidence le rôle possibles de nouveaux paramètres dans la sélection de sites de cache alimentaire, comme par exemple, le pergélisol.

### **Pergélisol et durée de vie des caches**

Une des hypothèses de cette étude était basée sur le fait que le renard arctique favoriserait des sites de cache avec une profondeur de pergélisol faible, favorisant ainsi la conservation des items cachés. Notre étude a été dans l'incapacité de détecter un effet de la profondeur du pergélisol quant à la sélection d'un site de cache alimentaire par le renard arctique. Le site d'étude se situe dans une zone où le pergélisol est continu, mais dont la température au sol peut subir de très grandes variations au cours de la saison. Ainsi la seule mesure de la profondeur du pergélisol n'était peut-être pas optimale comme facteur pour caractériser les



cache de renard. Prélever la température au niveau de la couche active (couche du sol qui dégèle saisonnièrement) avec précision nous permettrait de générer de nouvelles prédictions, par exemple, les profondeurs des caches augmenteraient au cours de la saison, coïncidant à une augmentation de la température de l'air. On pourrait d'ailleurs s'attendre à un effet plus marqué pour les étés caractérisés par des températures très chaudes et/ou de grandes quantités de pluie.

#### 4.9 Perspectives du projet de recherche, ouverture et applications

Cette thèse a permis d'accroître nos connaissances fondamentales quant à l'influence de l'environnement sur les relations prédateur-proie, en tenant compte des relations apparentes existantes entre deux proies partageant un prédateur. Elle a également démontré les possibilités de réponses contrastées face aux mêmes perturbations de la part d'espèces partageant un même réseau trophique, un résultat peu souvent démontré mais essentiel afin de comprendre les effets du climat dans les écosystèmes. Nous avons également approfondi nos connaissances sur la stratégie de recherche alimentaire d'un prédateur en Arctique. Nous avons montré que :

- Les variables climatiques à une échelle locale et globale peuvent influencer les interactions au sein d'un réseau trophique, via la productivité des espèces mises en jeu et leurs relations directes (prédation) et indirectes (compétition et mutualisme apparent) entre elles. De plus, les impacts des variables abiotiques peuvent présenter des effets contraires d'une espèce à l'autre ce qui illustre la complexité de la réponse des écosystèmes face aux perturbations climatiques.
- L'accès à la ressource, modulée par la variabilité climatique locale, peut influencer la reproduction d'une espèce proie, en affectant sa relation avec son prédateur principal, et par conséquent, les effets descendants présents dans ce système.





- La plasticité comportementale d'un prédateur face à la variabilité climatique peut varier en fonction des facteurs biotiques, tels que l'abondance de sa proie principale.
- Le comportement de cache alimentaire d'une espèce de canidés repose, entre autres, sur la sélection de sites de cache basée sur des indices visuels.

Cette thèse ouvre de nombreuses perspectives de recherche. Les principales connaissances à développer pour compléter les travaux effectués au cours de cette thèse reposent en grande partie sur l'éthologie et la physiologie des espèces à l'étude, et tout particulièrement le renard arctique. Le développement technologique actuel permettra de répondre à cette attente. De plus, afin de compléter la vision globale des impacts de la variabilité climatique sur les réseaux trophiques, l'étude du chapitre I devrait être poursuivie (comme discuté dans la section limitation de l'étude) en intégrant des données hivernales. Enfin, une question intéressante à traiter dans la continuité des travaux présentés dans cette thèse serait d'étudier l'impact des conditions environnementales au cours de la saison de reproduction sur le reste du cycle de vie de la grande oie des neiges (c.-à-d., survie et reproduction). Ceci permettrait d'obtenir un portrait complet et précis de la dynamique de population de cette espèce permettant ainsi de continuer à optimiser l'efficacité des projets de conservation à son égard.



---

## BIBLIOGRAPHIE

- Aanes, R., Saether, B.-E., Smith, F. M., Cooper, E. J., Wookey, P. A., & Oritsland, N. A. (2002). The Arctic Oscillation predicts effects of climate change in two trophic levels in a high-arctic ecosystem. *Ecology Letters*, *5*, 445–453.
- Abrams, P. A., Holt, R. D., & Roth, J. D. (1998). Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. *Ecology*, *79*, 201–212.
- ACIA (2004). *Impacts of a warming Arctic : Arctic Climate Impact Assessment*. Oslo, Norway : Arctic Council Ministers.
- AMAP (2012). *Arctic climate issues 2011 : Changes in Arctic snow, water, ice and permafrost*. Oslo, Norway : Arctic Council Ministers.
- AMAP (2017). *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA). Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP)*. Oslo, Norway : Arctic Council Ministers.
- AMAP (2019). *Arctic climate change update 2019*. Oslo, Norway : Arctic Council Ministers.
- Anderson, H. B., Madsen, J., Fuglei, E., Jensen, G. H., Woodin, S. J., & van der Wal, R. (2015). The dilemma of where to nest : Influence of spring snow cover, food proximity and predator abundance on reproductive success of an arctic-breeding migratory herbivore is dependent on nesting habitat choice. *Polar Biology*, *38*, 153–162.



- Andersson, M., & Krebs, J. (1978). On the evolution of hoarding behaviour. *Animal Behaviour*, *26*, 707–711.
- Angelstam, P., Lindström, E. R., & Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia*, *62*, 199–208.
- Angerbjörn, A., Arvidson, B., Norén, E., & Strömngren, L. (1991). The effect of winter food on reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus* : A field experiment. *Journal of Animal Ecology*, *60*, 705–714.
- Angerbjörn, A., Berteaux, D., & Ims, R. A. (2012). Arctic fox (*Vulpes lagopus*), Arctic report card : Update for 2012. NOAA Arctic Research Program. Archived from the original on 11 October 2014. Retrieved 6 October 2014.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., Lidén, K., & Nelson, E. (1994). Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*) - An analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia*, *99*, 226–232.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjärvall, A., Ericson, M., From, J., & Norén, E. (1995). Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, *32*, 55–68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., & Erlinge, S. (1999). Predator-prey relationships : Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, *68*, 34–49.
- Anonyme (2013). L'Oie des neiges au Québec : Plan d'action 2013-2018. Document issu d'un atelier de travail regroupant les membres de la table de concertation sur la gestion de la Grande Oie des neiges, Québec, Québec.
- Anthony, R. M. (1997). Home range and movements of arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic*, *50*, 147–157.



- Antiqueira, P. A. P., Petchey, O. L., & Romero, G. Q. (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, *21*, 72–82.
- Arft, A. M., Walker, M. D., Gurevitch, J., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G. H. R., Jones, M. H., Hollister, R. D., Jonsdottir, I. S., Laine, K., Lévesque, E., Marion, G. M., Molau, U., Mølgaard, P., Nordenhäll, U., Raszhivin, V., Robinson, C. H., Starr, G., Stenström, A., Stenström, M., Totland, Ø., Turner, P. L., Walker, L. J., Webber, P. J., Welker, J. M., & Wookey, P. A. (1999). Response patterns of tundra plant species to experimental warming : A meta-analysis of the International Tundra Experiment. *Ecological Monographs*, *69*, 491–511.
- Audet, A. M., Robbins, C. B., & Larivière, S. (2002). *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, *713*, 1–10.
- Bachman, G. C. (1993). The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, *46*, 233–244.
- Barry, M. J. (1994). The costs of crest induction for *Daphnia carinata*. *Oecologia*, *97*, 278–288.
- Bednekoff, P. A. (2007). Foraging in the face of danger. In D. Stephens, J. Brown, & R. Ydenberg (Eds.) *Foraging*, (p. 305–329). Chicago, Illinois : The University of Chicago Press.
- Bellrose, F. C. (1980). *Ducks geese & swans of North America*. Harrisburg, Pennsylvania : Stackpole Books.
- Berger, J., Swenson, J. E., & Persson, I.-L. (2001). Recolonizing carnivores and naive prey : Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, *291*, 1036–1039.



- Berkes, F., & Jolly, D. (2002). Adaptation to climate change : Social-ecological resilience in a Canadian Western Arctic community. *Conservation Ecology*, 5, 1–15.
- Berteaux, D., Gauthier, G., Dominé, F., Ims, R. A., Lamoureux, S. F., Lévesque, E., & Yoccoz, N. (2017). Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife : Critical places and times. *Arctic Science*, 3, 65–90.
- Best, R. C. (1982). Thermoregulation in resting and active polar bears. *Journal of Comparative Physiology*, 146, 63–73.
- Bêty, J., & Gauthier, G. (2001). Effects of nest visits on predator activity and predation rate in a greater snow goose colony. *Journal of Field Ornithology*, 72, 573–586.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., & Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93, 388–400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Giroux, J.-F. (2002). Shared predators and indirect trophic interactions : Lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71, 88–98.
- Bilodeau, F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2013). Effect of snow cover on the vulnerability of lemmings to mammalian predators in the Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy*, 94, 813–819.
- Bintanja, R., & Andry, O. (2017). Towards a rain-dominated Arctic. *Nature Climate Change*, 7, 263–267.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441, 81–83.



- Boutin, S. (1990). Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates : Patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, *68*, 203–220.
- Braestrup, F. W. (1941). *A study on the arctic fox in Greenland : Immigrations, fluctuations in numbers basd mainly on trading statistics*. Denmark : Kobenhavn.
- Breed, G. A., Stichter, S., & Crone, E. E. (2013). Climate-driven changes in northeastern US butterfly communities. *Nature Climate Change*, *3*, 142–145.
- Breuner, C. W., & Hahn, T. P. (2003). Integrating stress physiology, environmental change, and behavior in free-living sparrows. *Hormones and Behavior*, *43*, 115–123.
- Brown, J. L., Steenhof, K., Kochert, M. N., & Bond, L. (2013). Estimating raptor nesting success : Old and new approaches. *Journal of wildlife management*, *77*, 1067–1074.
- Brown, R. D., & Braaten, R. O. (1998). Spatial and temporal variability of canadian monthly snow depths, 1946–1995. *Atmosphere - Ocean*, *36*, 37–54.
- Brown, R. D., Derksen, C., & Wang, L. (2010). A multi-data set analysis of variability and change in Arctic spring snow cover extent, 1967–2008. *Journal of Geophysical Research*, *115*, 1–16.
- Brown, R. D., & Mote, P. W. (2009). The response of northern hemisphere snow cover to a changing climate. *Journal of Climate*, *22*, 2124–2145.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2010). *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*. New York, New York : Springer.



- Byrnes, J. E., Reed, D. C., Cardinale, B. J., Cavanaugh, K. C., Holbrook, S. J., & Schmitt, R. J. (2011). Climate-driven increases in storm frequency simplify kelp forest food webs. *Global Change Biology*, *17*, 2513–2524.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., Sbeglia, G. C., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O., & Wiens, J. J. (2012). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *280*, 1–9.
- Cameron, C., Berteaux, D., & Dufresne, F. (2011). Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology*, *22*, 1364–1373.
- Caraco, T., Martindale, S., & Pulliam, H. R. (1980). Avian time budget and distance to cover. *The Auk*, *97*, 872–875.
- Careau, V., Giroux, J.-F., & Berteaux, D. (2007). Cache and carry : Hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *62*, 87–96.
- Careau, V., Giroux, J.-F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008a). Surviving on cached foods - The energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology*, *86*, 1217–1223.
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J.-F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008b). Hoarding of pulsed resources : Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience*, *15*, 268–276.
- CEN (2018). Climate station data from Bylot Island in Nunavut, Canada, v. 1.9 (1992-2018). Nordicana D2, doi : 10.5885/45039SL-EE76C1BDAADC4890.
- Chappell, M. A. (1983). Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. *Journal of Mammalogy*, *61*, 278–291.



- Clarkson, K., Eden, S. F., Sutherland, W. J., & Houston, A. I. (1986). Density dependence and magpie food hoarding. *Journal of Animal Ecology*, *55*, 111–121.
- Comiso, J. C., & Hall, D. K. (2014). Climate trends in the Arctic as observed from space. *Wiley Interdisciplinary Reviews : Climate Change*, *5*, 389–409.
- Cooke, F., Rockwell, R. F., & Lank, D. B. (2005). *The Snow Geese of La Pérouse Bay, natural selection in the wild*. New York, New York : Oxford University Press.
- Cornulier, T., Yoccoz, N. G., Bretagnolle, V., Brommer, J. E., Butet, A., Ecke, F., Elston, D. A., Framstad, E., Henttonen, H., Hörnfeldt, B., Huitu, O., Imholt, C., Ims, R. A., Jacob, J., Jędrzejewska, B., Millon, A., Petty, S. J., Pietiäinen, H., Tkadlec, E., Zub, K., & Lambin, X. (2013). Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores. *Science*, *340*, 63–66.
- Cox, W. A., Thompson, F. R., & Reidy, J. L. (2013). The effects of temperature on nest predation by mammals, birds, and snakes. *The Auk*, *130*, 784–790.
- Creel, S., Creel, N. M., Creel, A. M., & Creel, B. M. (2016). Hunting on a hot day : Effects of temperature on interactions between African wild dogs and their prey. *Ecology*, *97*, 2910–2916.
- Cunningham, S. J., Martin, R. O., & Hockey, P. A. (2015). Can behaviour buffer the impacts of climate change on an arid-zone bird? *Ostrich*, *86*, 119–126.
- Derksen, C., & Brown, R. D. (2012). Spring snow cover extent reductions in the 2008–2012 period exceeding climate model projections. *Geophysical Research Letters*, *39*.
- Dickey, M.-H., Gauthier, G., & Cadieux, M.-C. (2008). Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose





- species. *Global Change Biology*, *14*, 1973–1985.
- Doiron, M., Gauthier, G., & Lévesque, E. (2014). Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore. *Journal of Ecology*, *102*, 508–517.
- Doiron, M., Gauthier, G., & Lévesque, E. (2015). Trophic mismatch and its effects on the growth of young in an Arctic herbivore. *Global Change Biology*, *21*, 4364–4376.
- Dominé, F., Gauthier, G., Vionnet, V., Fauteux, D., Dumont, M., & Barrere, M. (2018). Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science*, *4*, 1–14.
- Downes, S. (2001). Trading heat and food for safety : Costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*, *82*, 2870–2881.
- du Plessis, K. L., Martin, R. O., Hockey, P. A. R., Cunningham, S. J., & Ridley, A. R. (2012). The costs of keeping cool in a warming world : Implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology*, *18*, 3063–3070.
- Edwards, M., Richardson, A. J., & Martin Edwards & Anthony J. Richardson (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, *430*, 881–884.
- Eklöv, P., & VanKooten, T. (2001). Facilitation among piscivorous predators : Effects of prey habitat use. *Ecology*, *82*, 2486–2494.
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Björk, R. G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., Day, T. A., Dorrepaal, E., Elumeeva, T. G., Gill, M., Gould, W. A., Harte, J., Hik, D. S., Hofgaard, A., Johnson, D. R., Johnstone, J. F., Jónsdóttir, I. S., Jorgenson, J. C.,



- Klanderud, K., Klein, J. A., Koh, S., Kudo, G., Lara, M., Lévesque, E., Magnússon, B., May, J. L., Mercado-Díaz, J. A., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I. H., Oberbauer, S. F., Onipchenko, V. G., Rixen, C., Schmidt, N. M., Shaver, G. R., Spasojevic, M. J., Porhallsdottir, P. E., Tolvanen, A., Troxler, T., Tweedie, C. E., Villareal, S., Wahren, C.-H., Walker, X., Webber, P. J., Welker, J. M., & Wipf, S. (2012). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, *2*, 453–457.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P., & Angerbjörn, A. (2000). The arctic fox (*Alopex lagopus*) : An opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, *251*, 139–149.
- Estes, J., Crooks, K., & Holt, R. D. (2001). Predators, ecological role of. In *Encyclopedia of biodiversity*, (p. 857–878). Princeton, New Jersey : Princeton University Press.
- Fauchald, P., Park, T., Tømmervik, H., Myneni, R., & Hausner, V. H. (2017). Arctic greening from warming promotes declines in caribou populations. *Science Advances*, *3*, e1601365.
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, *84*, 1412–1422.
- Fitzgibbon, C. D. (1989). A cost to individuals with reduced vigilance in groups of Thomson's gazelles hunted by cheetahs. *Animal Behaviour*, *37*, 508–510.
- Foden, W. B., Butchart, S. H., Stuart, S. N., Vié, J. C., Akçakaya, H. R., Angulo, A., DeVantier, L. M., Gutsche, A., Turak, E., Cao, L., Donner, S. D., Katariya, V., Bernard, R., Holland, R. A., Hughes, A. F., O'Hanlon, S. E., Garnett, S. T., Şekercioğlu, Ç. H., & Mace, G. M. (2013). Identifying the world's most climate change vulnerable species : A systematic trait-based assessment of



- all birds, amphibians and corals. *PLoS ONE*, 8, 1–13.
- Fortin, D., Larochelle, J., & Gauthier, G. (2000). The effect of wind, radiation and body orientation on the thermal environment of greater snow goose goslings. *Journal of Thermal Biology*, 25, 227–238.
- Frafjord, K. (1993). Food habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the Western coast of Svalbard. *Arctic*, 46, 49–54.
- Fuglei, E., & Øritsland, N. A. (2003). Energy cost of running in an arctic fox, *Alopex lagopus*. *The Canadian Field-Naturalist*, 117, 430–435.
- Fuglesteg, B. N., Haga, Ø. E., Folkow, L. P., Fuglei, E., & Blix, A. S. (2006). Seasonal variations in basal metabolic rate, lower critical temperature and responses to temporary starvation in the arctic fox (*Alopex lagopus*) from Svalbard. *Polar Biology*, 29, 308–319.
- Gauthier, G. (2018). Lemming monitoring on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.1 (1994-2017). Nordicana D22, doi : 10.5885/45400AW-9891BD76704C4CE2.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., McKinnon, L., Legagneux, P., & Cadieux, M.-C. (2011). The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Ecoscience*, 18, 223–235.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A., & Berteaux, D. (2013). Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368, 1–12.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F., & Rochefort, L. (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44,



119–129.

- Gauthier, G., Cadieux, M.-C., Dionne, M., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017). Population study of greater snow geese and its nesting habitat on Bylot Island, Nunavut in 2016 : A progress report, Québec, Québec : Université Laval.
- Gauthier, G., Giroux, J.-F., Reed, A., Béchet, A., & Bélanger, L. (2005a). Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese : What are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, *11*, 856–868.
- Gauthier, G., Péron, G., Lebreton, J. D., Grenier, P., & Van Oudenhove, L. (2016). Partitioning prediction uncertainty in climate-dependent population models. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *283*, 1–7.
- Gauthier, G., Pradel, R., Menu, S., & Lebreton, J.-D. (2001). Seasonal survival of greater snow geese and effect of hunting under dependence in sighting probability. *Ecology*, *82*, 3105–3119.
- Gauthier, G., Reed, A., Berteaux, D., & Cadieux, M.-C. (2005b). *Population study of greater snow geese on Bylot Island (Nunavut) in 2005 : A progress report*. Québec, Québec : Université Laval.
- Gauthier, G., Reed, A., Berteaux, D., & Cadieux, M.-C. (2015). *Population study of greater snow geese on Bylot Island (Nunavut) in 2015 : A progress report*. Québec, Québec : Université Laval.
- Gauthier, G., Reed, A., Berteaux, D., & Cadieux, M.-C. (2018). *Population study of greater snow geese on Bylot Island (Nunavut) in 2018 : A progress report*. Québec, Québec : Université Laval.



- Gauthier, G., Rochefort, L., & Reed, A. (1996). The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, *23*, 253–259.
- Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003). Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science*, *302*, 866–868.
- Gilg, O., Kovacs, K. M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R. A., Møller, H., Moreau, J., Post, E., Schmidt, N. M., Yannic, G., & Bollache, L. (2012). Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1249*, 166–190.
- Gilg, O., Sittler, B., & Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, *15*, 2634–2652.
- Gittleman, J. L., & Thompson, S. D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, *28*, 863–875.
- Goodison, B. E., Louie, P. Y. T., & Yang, D. (1998). *WMO solid precipitation measurement intercomparison. Final report*. Geneva, Switzerland : World Meteorological Organization.
- Gormezano, L. J., McWilliams, S. R., Iles, D. T., & Rockwell, R. F. (2016). Costs of locomotion in polar bears : When do the costs outweigh the benefits of chasing down terrestrial prey? *Conservation Physiology*, *4*, 1–9.
- Gould, K. L., Kelly, D. M., & Kamil, A. C. (2010). What scatter-hoarding animals have taught us about small-scale navigation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *365*, 901–914.
- Grace, J. B., Schoolmaster, D. R., Guntenspergen, G. R., Little, A. M., Mitchell, B. R., Miller, K. M., & Schweiger, E. W. (2012). Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. *Ecosphere*, *3*,



1–44.

- Grigaltchik, V. S., Ward, A. J. W., & Seebacher, F. (2012). Thermal acclimation of interactions : Differential responses to temperature change alter predator-prey relationship. *Proceedings of the Royal Society B : Biological sciences*, *279*, 4058–4064.
- Groisman, P. Y., & Rankova, E. Y. (2001). Precipitation trends over the Russian permafrost-free zone : Removing the artifacts of pre-processing. *International Journal of Climatology*, *21*, 657–678.
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, *86*, 910–917.
- Hairston, N., Smith, F., & Slobodkin, L. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, *94*, 421–425.
- Hall, M. N. (1989). *Parameters associated with cyclic populations of arctic fox (Alopex lagopus) near Eskimo Point, Northwest Territories : Morphometry, age, condition, seasonal and multiannual influences*. Thèse de maîtrise inédite, Laurentian University, Sudbury, Ontario.
- Hansen, B. B., Grøtan, V., Aanes, R., Sæther, B. E., Stien, A., Fuglei, E., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., & Pedersen, Å. (2013). Climate events synchronize the dynamics of a resident vertebrate community in the high Arctic. *Science*, *339*, 313–315.
- Hart, J. S., & Heroux, O. (1953). A comparison of some seasonal and temperature-induced changes in *Peromyscus* : Cold resistance, metabolism, and pelage insulation. *Canadian Journal of Zoology*, *31*, 528–534.



- Harvey, J. M. (1971). Factors affecting blue goose nesting success. *Canadian Journal of Zoology*, 49, 223–234.
- Henden, J. A., Bårdsen, B. J., Yoccoz, N. G., & Ims, R. A. (2008). Impacts of differential prey dynamics on the potential recovery of endangered arctic fox populations. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1086–1093.
- Hersteinsson, P. (1984). *The behavioural ecology of the arctic fox (Alopex lagopus) in Iceland*. Thèse de doctorat inédite, Oxford University, Oxford, England.
- Hiruki, L., & Stirling, I. (1989). Population dynamics of the arctic fox, *Alopex lagopus*, on Banks Island, Norwest Territories. *Canadian Field-Naturalist*, 103, 380–387.
- Holmgren, M., Stapp, P., Dickman, C., Gracia, C., Graham, S., Gutiérrez, J., Hice, C., Jaksic, F., Kelt, D., Letnic, M., Lima, M., López, B., Meserve, P. L., Milstead, B., Polis, G., Previtalli, A., Richte, M., Sabaté, S., & Squeo, F. A. (2006). Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 87–95.
- Holomuzki, J. R. (1986). Predator avoidance and diel patterns of microhabitat use by larval tiger salamanders. *Ecology*, 67, 737–748.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197–229.
- Holt, R. D. (1997). Rarity and evolution : Some theoretical considerations. In W. E. Kunin, & K. J. Gaston (Eds.) *The biology of rarity*, (p. 280). Netherlands : Springer.
- Hoye, T. T., Ellebjerg, S. M., & Philipp, M. (2007). The impact of climate on flowering in the High Arctic - The case of *Dryas* in a hybrid zone. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39, 412–421.



- Hudgens, B. R., & Garcelon, D. K. (2011). Induced changes in island fox (*Urocyon littoralis*) activity do not mitigate the extinction threat posed by a novel predator. *Oecologia*, *165*, 699–705.
- Hughes, R. J., Gauthier, G., & Reed, A. (1994). Summer habitat use and behaviour of greater snow geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl*, *45*, 49–64.
- Hunter, M. D., & Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders : Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, *73*, 724–732.
- Hurst, R. J., Leonard, M. L., Watts, P., Beckerton, P., Ziritsland, N., Watts, P., & Beckerton, N. (1982). Polar bear locomotion : Body temperature and energetic cost. *Canadian Journal of zoology*, *60*, 40–44.
- Iles, D. T., Peterson, S. L., Gormezano, L. J., Koons, D. N., & Rockwell, R. F. (2013). Terrestrial predation by polar bears : Not just a wild goose chase. *Polar Biology*, *36*, 1373–1379.
- Ims, R. A., & Fuglei, E. (2005). Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *BioScience*, *55*, 311–322.
- Ims, R. A., Henden, J. A., & Killengreen, S. T. (2008). Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution*, *23*, 79–86.
- Ims, R. A., Yoccoz, N. G., & Killengreen, S. T. (2011). Determinants of lemming outbreaks. *PNAS*, *108*, 1970–1974.
- IPCC (2013). *Working group I contribution to the IPCC fifth assessment report, climate change 2013 : The physical science basis*. Geneva, Switzerland : World Meteorological Organization.





- Irwin, J. T., & Lee, R. E. (2003). Cold winter microenvironments conserve energy and improve overwintering survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis*. *Oikos*, *100*, 71–78.
- Jacobs, L. F., & Liman, E. R. (1991). Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behaviour*, *41*, 103–110.
- Jenkins, S. H., & Peters, R. A. (1992). Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats. *Behavioral Ecology*, *3*, 60–65.
- Jensen, R. A., Madsen, J., O'Connell, M., Wisz, M. S., Tømmervik, H., & Mehlum, F. (2008). Prediction of the distribution of arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. *Global Change Biology*, *14*, 1–10.
- Jianzhang, M., Cheng, Z., Qingming, W., Hongfei, Z., Yan, S., & Xin, Z. (2006). Hoarding habitat selection of squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Liangshui Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica*, *26*, 3542–3548.
- Johnson, D. (2007). Estimating nest success : A guide to the methods. *Studies in avian biology*, *34*, 65–72.
- Ju, J., & Masek, J. G. (2016). The vegetation greenness trend in Canada and US Alaska from 1984–2012 Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, *176*, 1–16.
- Juhasz, C.-C., Lycke, A., Careau, V., Gauthier, G., Giroux, J.-F., & Lecomte, N. (2018). Picking the right cache : Caching site selection for egg predators in the Arctic. *Polar Biology*, *41*, 2233–2238.
- Juhasz, C.-C., Shipley, B., Gauthier, G., Berteaux, D., & Lecomte, N. (2020). Direct and indirect effects of regional and local climatic factors on trophic interactions in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, *89*, 704–715.



- Karl, T. R., Knight, R. W., Gallo, K. P., Peterson, T. C., Jones, P. D., Kukla, G., Plummer, N., Razuvayev, V., Lindseay, J., Charlson, R. J., Knight, R. W., Kukla, G., & Plummer, N. (1993). A new perspective on recent global warming : Asymmetric trends of daily maximum and minimum temperature. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *74*, 1007–1023.
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A. M., Mysterud, I., Solhøy, T., & Stenseth, N. C. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, *456*, 93–97.
- Kerby, J. T., & Post, E. (2013). Capital and income breeding traits differentiate trophic match–mismatch dynamics in large herbivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *368*, 1–7.
- Knudsen, B. (1978). Time budgets of polar bears (*Ursus maritimus*) on North Twin Island, James Bay, during summer. *Canadian Journal of Zoology*, *56*, 1627–1628.
- Korslund, L., & Steen, H. (2006). Small rodent winter survival : Snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology*, *75*, 156–166.
- Kostin, I. O., & Mooij, J. H. (1995). Influence of weather conditions and other factors on the reproductive cycle of red-breasted geese *Branta ruficollis* on the Taymyr Peninsula. *Wildfowl*, *46*, 45–54.
- Krausman, P. R., Rosenstock, S. S., & Cain III, J. W. (2006). Developed waters for wildlife : Science, perception, values, and controversy. *Wildlife Society Bulletin*, *34*, 563–569.
- Krebs, C. J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K. A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V., Fredga, K., Hjältén, J., Högestedt, G., Jónsdóttir, I. S., Kenney, A. J., Kjellén, N., Nordin, T., Roininen, H., Svensson, M., Tannerfeldt, M., & Wiklund, C. (2003). Terrestrial trophic



- dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 827–843.
- Lack, D. (1954). Cyclic mortality. *Journal of Wildlife Management*, 18, 25–37.
- Lamarre, V., Legagneux, P., Franke, A., Casajus, N., Douglas, C. C., Berteaux, D., & Bêty, J. (2018). Precipitation and ectoparasitism reduce reproductive success in an arctic-nesting top-predator. *Scientific Reports*, 8, 1–7.
- Langlois, A., Johnson, C.-A., Montpetit, B., Royer, A., Blukacz-Richards, E., Neave, E., Dolant, C., Roy, A., Arhonditsis, G., Kim, D.-K., Kaluskar, S., & Brucker, L. (2017). Detection of rain-on-snow (ROS) events and ice layer formation using passive microwave radiometry : A context for Peary caribou habitat in the Canadian Arctic. *Remote Sensing of Environment*, 189, 84–95.
- Larsen, R. T., Bissonette, J. A., Flinders, J. T., & Whiting, J. C. (2012). Framework for understanding the influences of wildlife water developments in the Western United States. *California Fish and*, 98, 148–163.
- Latour, P. B. (1981). Spatial relationships and behavior of polar bears (*Ursus maritimus Phipps*) concentrated on land during the ice-free season of Hudson Bay. *Canadian Journal of Zoology*, 59, 1763–1774.
- Laudon, H., Spence, C., Buttle, J., Carey, S. K., McDonnell, J. J., McNamara, J. P., Soulsby, C., & Tetzlaff, D. (2017). Save northern high-latitude catchments. *Nature Geoscience*, 10, 324–325.
- Lawton, J. H., & Strong, D. R. (1981). Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*, 118, 317–338.
- Le Maho, Y., Vu Van Kha, H., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferré, P., & Cagnard, M. (1981). Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. *American Journal of Physiology*,



241, 342–354.

- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2008a). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*, 77, 439–447.
- Lecomte, N., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2008b). Breeding dispersal in a heterogeneous landscape : The influence of habitat and nesting success in greater snow geese. *Oecologia*, 155, 33–41.
- Lecomte, N., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2009). A link between water availability and nesting success mediated by predator-prey interactions in the Arctic. *Ecology*, 90, 465–475.
- Lee, S. E., Press, M. C., Lee, J. A., Ingold, T., & Kurttila, T. (2000). Regional effects of climate change on reindeer : A case study of the Moutkatunturi region in Finnish Lapland. *Polar Research*, 19, 99–105.
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579.
- Lefebvre, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., Reed, A., Reed, E. T., & Bélanger, L. (2017). The greater snow goose *Anser caerulescens atlanticus* : Managing an overabundant population. *Ambio*, 46, 262–274.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, A., Therrien, J.-F., Morissette, L., & Krebs, C. J. (2012). Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93, 1707–1716.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Lecomte, N., Schmidt, N. M., Reid, D. G., Cadieux, M.-C., Berteaux, D., Bêty, J., Krebs, C. J., Ims, R. A., Yoccoz, N. G.,



- Morrison R.I.G., Leroux, S. J., Loreau, M., & Gravel, D. (2014). Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change*, *4*, 1–5.
- Lemieux, L. (1959). *The breeding biology of the greater snow goose on Bylot Island, Northwest Territories*. Ottawa, Ontario : Canadian Field Naturalist's Club.
- Lepage, D., Desrochers, A., & Gauthier, G. (1999). Seasonal decline of growth and fledging success in snow geese *Anser caerulescens* : An effect of date or parental quality? *Journal of Avian Biology*, *30*, 72–78.
- Lepage, D., Gauthier, G., & Menu, S. (2000). Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*, *69*, 414–427.
- Lewis, A. R. (1980). Patch by gray squirrels and optimal foraging. *Ecology*, *61*, 1371–1379.
- Lima, S. L., & Bednekoff, P. A. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior : The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist*, *153*, 649–659.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation : A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, *68*, 619–640.
- Lindström, E. R., & Hörnfeldt, B. (1994). Vole cycles, snow depth and fox predation. *Oikos*, *70*, 156–160.
- MacDonald, D. W. (1976). Food cached by red foxes and some other carnivores. *Journal of Comparative Ethology*, *42*, 170–185.
- Massé, H., Rochefort, L., & Gauthier, G. (2001). Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *Journal of Wildlife Management*,



65, 271–281.

Mayfield, H. F. (1961). Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, 73, 255–261.

Mayfield, H. F. (1975). Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87, 456–466.

Mckinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., & Bêty, J. (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, 122, 1042–1048.

McNab, B. K., & Morrison, P. (1963). Body temperature and metabolism in subspecies of *Peromyscus* from arid and mesic environments. *Ecological Monographs*, 33, 63–82.

Mekis, E., & Hogg, W. D. (1999). Rehabilitation and analysis of Canadian daily precipitation time series. *Atmosphere-Ocean*, 37, 53–85.

Menu, S., Gauthier, G., & Reed, A. (2005). Survival of young greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) during fall migration. *The Auk*, 122, 479–496.

Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., & Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365, 3177–86.

Mitchell, D., Snelling, E. P., Hetem, R. S., Maloney, S. K., Strauss, W. M., & Fuller, A. (2018). Revisiting concepts of thermal physiology : Predicting responses of mammals to climate change. *Journal of Animal Ecology*.

Monadjem, A., & Bamford, A. J. (2009). Influence of rainfall on timing and success of reproduction in marabou storks *Leptoptilos crumeniferus*. *Ibis*, 151, 344–351.



- Morrison, L. W. (1999). Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia*, *121*, 113–122.
- Mortensen, L. O., Schmidt, N. M., Høye, T. T., Damgaard, C., & Forchhammer, M. C. (2016). Analysis of trophic interactions reveals highly plastic response to climate change in a tri-trophic High-Arctic ecosystem. *Polar Biology*, *39*, 1467–1478.
- Mowbray, T. B., Cooke, F., & Ganter, B. (2000). *Snow goose (Chen caerulescens)*. Ithaca, New York : Cornell Lab of Ornithology.
- Mueller, H. C. (1974). Food caching behaviour in the american kestrel (*Falco sparverius*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *34*, 105–114.
- Murie, A. (1936). Following fox trails. *Journal of Mammology*, *18*, 1–45.
- Mysterud, I. (2016). Range extensions of some boreal owl species : Comments on snow cover, ice crusts, and climate change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, *48*, 213–219.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*, 133–142.
- Natali, S. M., Schuur, E. A. G., & Rubin, R. L. (2012). Increased plant productivity in Alaskan tundra as a result of experimental warming of soil and permafrost. *Journal of Ecology*, *100*, 488–498.
- Neill, S. R. J., & Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, *172*, 549–569.



- Norrdahl, K., & Korpimäki, E. (2000). Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators. *Oikos*, *91*, 528–540.
- Oberbauer, S. F., Elmendorf, S. C., Troxler, T. G., Hollister, R. D., Rocha, A. V., Bret-Harte, M. S., Dawes, M. A., Fosaa, A. M., Henry, G. H. R., Hoyer, T. T., Jarrad, F. C., Jonsdottir, I. S., Klanderud, K., Klein, J. A., Molau, U., Rixen, C., Schmidt, N. M., Shaver, G. R., Slider, R. T., Totland, O., Wahren, C.-H., & Welker, J. M. (2013). Phenological response of tundra plants to background climate variation tested using the International Tundra Experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *368*, 1–13.
- Öberg, M., Arlt, D., Pärt, T., Laugen, A. T., Eggers, S., & Low, M. (2015). Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecology and Evolution*, *5*, 345–356.
- Ockendon, N., Baker, D. J., Carr, J. A., White, E. C., Almond, R. E. A., Amano, T., Bertram, E., Bradbury, R. B., Bradley, C., Butchart, S. H. M., Doswald, N., Foden, W., Gill, D. J. C., Green, R. E., Sutherland, W. J., Tanner, E. V. J., & Pearce-Higgins, J. W. (2014). Mechanisms underpinning climatic impacts on natural populations : Altered species interactions are more important than direct effects. *Global Change Biology*, *20*, 2221–2229.
- Oftedal, O. T., & Gittleman, J. L. (1989). Patterns of energy output during reproduction in carnivores. In J. L. Gittleman (Ed.) *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, (p. 355–378). Boston, Massachusetts : Springer.
- Ogilvie, J. E., Griffin, S. R., Gezon, Z. J., Inouye, B. D., Underwood, N., Inouye, D. W., & Irwin, R. E. (2017). Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecology Letters*, *20*, 1507–1515.





- Ogutu, J. O., Piepho, H.-P., Dublin, H. T., Bhola, N., & Reid, R. S. (2008). Rainfall influences on ungulate population abundance in the Mara-Serengeti ecosystem. *Journal of Animal Ecology*, *77*, 814–829.
- Ohgushi, T., & Sawada, H. (1985). Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *Journal of Animal Ecology*, *54*, 781–796.
- Oksanen, L., Fretwell, S. D., Arruda, J., & Niemela, P. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, *118*, 240–261.
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E., Butchart, S. H., Kovacs, K. M., Scheffers, B. R., Hole, D. G., Martin, T. G., Akçakaya, H. R., Corlett, R. T., Huntley, B., Bickford, D., Carr, J. A., Hoffmann, A. A., Midgley, G. F., Pearce-Kelly, P., Pearson, R. G., Williams, S. E., Willis, S. G., Young, B., & Rondinini, C. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, *5*, 215–225.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, *37*, 637–669.
- Partridge, L., & Green, P. (1985). Intraspecific feeding specialization and population dynamics. In R. M. Sibly, & R. H. Smith (Eds.) *Behavioural Ecology*, (p. 207–226). Oxford, England : Blackwell.
- Peterson, T. C., & Vose, R. S. (1997). An overview of the global historical climatology network temperature database. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *78*, 2837–2849.
- Pokrovsky, I. G., Ehrich, D., Ims, R. A., Kondratyev, A. V., Kruckenberg, H., Kulikova, O., Mihnevich, J., Pokrovskaya, L., & Shienok, A. (2015). Rough-legged buzzards, arctic foxes and red foxes in a tundra ecosystem without



- rodents. *PLoS ONE*, 10.
- Pomara, L. Y., & Zuckerberg, B. (2017). Climate variability drives population cycling and synchrony. *Diversity and Distributions*, 23, 421–434.
- Post, E., & Forchhammer, M. C. (2008). Climate change reduces reproductive success of an arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 363, 2369–2375.
- Poussart, C., Gauthier, G., & Larochelle, J. (2001). Incubation behaviour of greater snow geese in relation to weather conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 671–678.
- Poussart, C., Larochelle, J., & Gauthier, G. (2000). The thermal regime of eggs during laying and incubation in greater snow geese. *The Condor*, 102, 292–300.
- Prestrud, P. (1991). Adaptations by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic*, 44, 132–138.
- Prowse, T., Bring, A., Mård, J., Carmack, E., Holland, M., Instanes, A., Vihma, T., & Wrona, F. J. (2015). Arctic freshwater synthesis : Summary of key emerging issues. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 120, 1887–1893.
- Pulliam, H. R. (1973). On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38, 419–422.
- R Core Team (2019). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.



- Rabaiotti, D., & Woodroffe, R. (2019). Coping with climate change : Limited behavioral responses to hot weather in a tropical carnivore. *Oecologia*, *189*, 587–599.
- Reed, A., Hughes, R. J., & Boyd, H. (2002). Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl*, *53*, 53.
- Reed, E. T., Gauthier, G., & Pradel, R. (2005). Effects of neck bands on reproduction and survival of female greater snow geese. *Journal of Wildlife Management*, *69*, 91–100.
- Reichman, O. J. (1988). Caching behaviour by Eastern woodrats, *Neotoma floridana*, in relation to food perishability. *Animal Behaviour*, *36*, 1525–1532.
- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I., & Piersma, T. (2011). Do uniparental sanderlings *Caladris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLoS ONE*, *6*, e16834.
- Renner, S. S., & Zohner, C. M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *49*, 165–182.
- Robinson, S. G., Haukos, D. A., Sullins, D. S., & Plumb, R. T. (2016). Use of free water by nesting lesser prairie-chickens. *Southwestern Naturalist*, *61*, 187–193.
- Rodenhouse, N. L. (1992). Potential effects of climatic change on a neotropical migrant landbird. *Conservation Biology*, *6*, 263–272.
- Roemer, G. W., Donlan, C. J., & Courchamp, F. (2002). Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores : How exotic species turn native predators into prey.



*Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 791–796.

Rosenstock, S. S., Ballard, W. B., & Devos, J. C. (1999). Viewpoint : Benefits and impacts of wildlife water developments. *Journal of Range Management*, 52, 302–311.

Ross, M. V., Alisauskas, R. T., Douglas, D. C., & Kellett, D. K. (2017). Decadal declines in avian herbivore reproduction : Density-dependent nutrition and phenological mismatch in the Arctic. *Ecology*, 98, 1869–1883.

Royer-Boutin, P. (2015). *Effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement*. Thèse de maîtrise inédite, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec.

Ruffino, L., Salo, P., Koivisto, E., Banks, P. B., & Korpimäki, E. (2014). Reproductive responses of birds to experimental food supplementation : A meta-analysis. *Frontiers in Zoology*, 11, 11–80.

Samelius, G., & Alisauskas, R. T. (2001). Deterring arctic fox predation : The role of parental nest attendance by lesser snow geese. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 861–866.

Samelius, G., Alisauskas, R. T., Hobson, K. A., & Larivière, S. (2007). Prolonging the arctic pulse : Long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology*, 76, 873–880.

Scharf, I., Nulman, E., Ovadia, O., & Bouskila, A. (2006). Efficiency evaluation of two competing foraging modes under different conditions. *American Naturalist*, 168, 350–357.

Schmidt, K. A. (1999). Foraging theory as a conceptual framework for studying nest predation. *Oikos*, 85, 151–160.



- Schmidt, N. M., Hardwick, B., Gilg, O., Høye, T. T., Krogh, P. H., Meltofte, H., Michelsen, A., Mosbacher, J. B., Raundrup, K., Reneerkens, J., Stewart, L., Wirta, H., & Roslin, T. (2017). Interaction webs in arctic ecosystems : Determinants of arctic change? *Ambio*, *46*, 12–25.
- Schmidt, N. M., Ims, R. A., Høye, T. T., Gilg, O., Hansen, L. H., Hansen, J., Lund, M., Fuglei, E., Forchhammer, M. C., & Sittler, B. (2012). Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *279*, 4417–4422.
- Schmitz, O. J., Hawlena, D., & Trussell, G. C. (2010). Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters*, *13*, 1199–1209.
- Schultz, J. C. (1988). Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, *69*, 896–987.
- Schwartzberg, E. G., Jamieson, M. A., Raffa, K. F., Reich, P. B., Montgomery, R. A., & Lindroth, R. L. (2014). Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. *Oecologia*, *175*, 1041–1049.
- Scott, T. G. (1943). Some food coactions of the northern plains red fox. *Ecological Monographs*, *13*, 427–479.
- Sealander, J. A. (1951). Survival of *Peromyscus* in relation to environmental temperature and acclimation at high and low temperatures. *American Midland Naturalist*, *46*, 257–311.
- Sedinger, J. S., Flint, P. L., & Lindberg, M. S. (1995). Environmental influence on life-history traits : Growth, survival, and fecundity in black brant (*Branta bernica*). *Ecology*, *76*, 2404–2414.



- Sentis, A., Hemptinne, J.-L., & Brodeur, J. (2012). Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. *Oecologia*, *169*, 1117–1125.
- Shaffer, T. L. (2004). A unified approach analyzing nest success. *The Auk*, *121*, 526–540.
- Sharp, R. P. (1942). Soil structures in the St. Elias Range, Yukon Territory. *Journal of Geomorphology*, *4*, 1–23.
- Sheriff, M. J., Krebs, C. J., & Boonstra, R. (2009). The sensitive hare : Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, *78*, 1249–1258.
- Shindell, D. T., Miller, R. L., Schmidt, G. A., & Pandolfo, L. (1999). Simulation of recent northern winter climate trends by greenhouse-gas forcing. *Nature*, *399*, 452–455.
- Shipley, B. (2000). A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling*, *7*, 206–218.
- Shipley, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology*, *90*, 363–368.
- Shipley, B. (2013). The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology*, *94*, 560–564.
- Shipley, B. (2016). *Cause and Correlation in Biology : A user's guide to path analysis, structural equations, and causal inference with R*. Cambridge, England : Cambridge University Press.
- Sinclair, A. R., Mduma, S., & Brashares, J. S. (2003). Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, *425*, 288–290.



- Sinervo, B., Méndez-de-la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M. V.-S., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., la Riva, I. J. D., Sepulveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibargüengoytía, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J., & Sites, J. W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, *328*, 894–899.
- Smith, C. C., & Reichman, O. J. (1984). The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*, 329–351.
- Smith, P. A., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H. G., & Forbes, M. R. (2012). Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour*, *84*, 835–842.
- Smol, J. P., & Douglas, M. S. (2007). Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*, 12395–12397.
- Smulders, T. V., Gould, K. L., & Leaver, L. A. (2010). Using ecology to guide the study of cognitive and neural mechanisms of different aspects of spatial memory in food-hoarding animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *365*, 883–900.
- Speakman, J. R., & Król, E. (2010). Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk : Neglected key factors in the ecology of endotherms. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 726–746.
- Steele, M. A., Hadj-Chikh, L. Z., & Hazeltine, J. (1996). Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis* : Responses to weevil-infested acorns. *Journal of Mammalogy*, *77*, 305–314.



- Steele, M. A., Manierre, S., Genna, T., Contreras, T. A., Smallwood, P. D., & Pereira, M. E. (2006). The innate basis of food-hoarding decisions in grey squirrels : Evidence for behavioural adaptations to the oaks. *Animal Behaviour*, *71*, 155–160.
- Stefansson, V. (1923). *Länder der Zukunft*. Thèse de doctorat inédite, Université de Leipzig, Allemagne.
- Stickney, A. A. (1991). Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Canadian Journal of Zoology*, *69*, 2853–2859.
- Szor, G., Berteaux, D., & Gauthier, G. (2008). Finding the right home : Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, *31*, 351–362.
- Tarnocai, C., & Zoltai, S. C. (1988). Wetlands of Arctic Canada. *Wetlands of Canada*, *24*, 29–53.
- Tarroux, A., Bêty, J., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2012). The marine side of a terrestrial carnivore : Intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes. *PLoS ONE*, *7*, e42427.
- Thakur, M. P., Künne, T., Griffin, J. N., & Eisenhauer, N. (2017). Warming magnifies predation and reduces prey coexistence in a model litter arthropod system. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *284*, 1–8.
- Thompson, D. W. J., & Wallace, J. M. (1998). The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters*, *25*, 1297–1300.





- Thompson, D. W. J., & Wallace, J. M. (2000). Annular modes in the extratropical circulation. Part II : Trends. *Journal of Climate*, *13*, 1018–1036.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B., & Visser, G. H. (2004). Energy and water budgets of larks in a life history perspective : Parental effort varies with aridity. *Ecology*, *85*, 1399–1410.
- Turbill, C., & Prior, S. (2016). Thermal climate-linked variation in annual survival rate of hibernating rodents : Shorter winter dormancy and lower survival in warmer climates. *Functional Ecology*, *30*, 1366–1372.
- Van Der Putten, W. H., De Ruiter, P. C., Bezemer, T. M., Harvey, J. A., Wassen, M., & Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, *5*, 487–494.
- Van Der Putten, W. H., Macel, M., & Visser, M. E. (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change : Why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *365*, 2025–2034.
- Van Oudenhove, L., Gauthier, G., & Lebreton, J.-D. (2014). Year-round effects of climate on demographic parameters of an arctic-nesting goose species. *Journal of Animal Ecology*, *83*, 1322–1333.
- Vander Wall, S. B. (1990). *Food Hoarding in Animals*. Chicago, Illinois : University of Chicago Press.
- Vander Wall, S. B. (2000). The influence of environmental conditions on cache recovery and cache pilferage by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology*, *11*, 544–549.
- Verhulst, S., Van Balen, J. H., & Tinbergen, J. M. (1995). Seasonal decline in reproductive success of the great tit : Variation in time or quality? *Ecology*,



76, 2392–2403.

Wallin, K. (1987). Defence as parental care in tawny owls (*Strix aluco*). *Behaviour*, 102, 213–230.

Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-m., HoeghGuldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.

Welker, J. M., Fahnestock, J. T., Sullivan, P. F., & Chimner, R. A. (2005). Leaf mineral nutrition of arctic plants in response to warming and deeper snow in Northern Alaska. *Oikos*, 109, 167–177.

Williams, C. M., Henry, H. A. L., & Sinclair, B. J. (2015). Cold truths : How winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*, 90, 214–235.

Wingfield, J. C., Kelley, J. P., & Angelier, F. (2011). What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Current Zoology*, 57, 363–374.

Wingfield, J. C., O'Reilly, K. M., & Astheimer, L. B. (1995). Modulation of the adenocortical responses to acute stress in arctic birds : A possible ecological basis. *American Zoologist*, 35, 285–294.

Woodroffe, R., Groom, R., & McNutt, J. W. (2017). Hot dogs : High ambient temperatures impact reproductive success in a tropical carnivore. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1329–1338.

Wookey, P. A., Robinson, C. H., Parsons, A. N., Welker, J. M., Press, M. C., Callaghan, T. V., & Lee, J. A. (1995). Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high arctic polar semi-desert, Svalbard. *Oecologia*, 102, 478–489.

