

**APPROCHE SIMPLIFIÉE PAR ÉTATS ET TRANSITIONS SAISONNIERS POUR
MODÉLISER UN SYSTÈME PRÉDATEURS-PROIES COMPLEXE DE
L'ARCTIQUE**

par

Gabriel Bergeron

Mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, avril 2022

Le 29 avril 2022

Le jury a accepté le mémoire de Monsieur Gabriel Bergeron dans sa version finale.

Membres du jury

Professeur Dominique Gravel
Directeur de recherche
Département biologie
Université de Sherbrooke

Professeur Gilles Gauthier
Codirecteur de recherche
Département biologie
Université Laval

Professeur Frédéric Barraquant
Évaluateur interne
Institut de Mathématiques de Bordeaux
Université de Bordeaux

Professeur Marco Festa-Bianchet
Président-rapporteur
Département de biologie
Université de Sherbrooke

REMERCIEMENTS

La science est un sport d'équipe. Jamais je n'aurais été capable de construire, réaliser et porter ce mémoire de maîtrise jusqu'à la ligne d'arrivée à moi seul. Mes premiers remerciements vont à mon directeur, Dominique Gravel, qui a cru en moi et qui m'a poussé à poursuivre des questions me sortant de ma zone de confort. Depuis le bac, ce soutien et cette confiance qu'il m'accorde ont été des éléments essentiels à ma réussite. Je dois aussi remercier Gille Gauthier, mon co-directeur, ainsi que Frithjof Lutscher (rencontré lors d'un célèbre vendredi 13 mars 2020) d'avoir partagé votre enthousiasme et vos expertises pour ce projet. Vos esprits aiguisés m'ont permis de constamment améliorer et raffiner le projet. J'aimerais remercier tous mes collègues de laboratoire à Sherbrooke, Québec et Rimouski. Vous êtes si nombreux que vos noms rempliraient certainement cette page! Chacun, à votre façon, avez contribué au succès de cette maîtrise et je vous en suis tous extrêmement reconnaissant. À la team lemming (Mathilde Poirier, Marianne Valcourt, David Bolduc et Dominique Fauteux): les *peak* et les *crash* sur le terrain auront beau avoir été des montagnes russes d'émotion *toundrique* (comme la lemmingnado!), je ne les échangerais pour rien au monde. J'ai aussi une pensée pour James Akpaleepik et Dwayne Nutarariaq qui m'ont fait découvrir leur immense bout de Nord, Qujannamiik ! Chantal Hutchisson, Pierre Legangeux, Dominique Berteaux et Joël Bety doivent aussi recevoir des éloges pour avoir partagé avec moi leurs idées et leurs connaissances du fonctionnement de l'écosystème arctique. Je remercie également Marco Festa-Bianchet et Frédéric Barraquant qui ont su très bien compléter mon équipe d'encadrement. J'aimerais aussi remercier ma famille et mes amis qui, même s'ils n'ont toujours pas compris l'excitation de se faire parachuter au 72^e parallèle en été pour y capturer une sorte de hamster du Nord, m'ont soutenu de tout cœur, du début à la fin. À Nicolas, l'indéfectible soutien que tu m'apportes dans les moments difficiles m'a permis de faire face à bien des tempêtes. Même dans le haut de l'Arctique, j'ai toujours senti, comme la lumière d'un phare, ta certitude que j'allais y arriver.

Ce mémoire est un succès d'équipe.

SOMMAIRE

La grande majorité des écosystèmes terrestres subissent des variations annuelles dans les conditions environnements qu'on appelle les saisons. Ces saisons et leur alternance forcent les espèces à développer des adaptations pour tolérer ou tirer parti des changements rythmiques de l'écosystème. Ces adaptations, comme le changement de diète, la migration ou la dormance ont des impacts sur la manière dont les espèces interagissent entre-elles. Afin de brosser un portrait réaliste de la dynamique des écosystèmes, la modélisation des réseaux trophiques saisonniers se doit ainsi de prendre en compte ces adaptations dans la structure des modèles. Cependant, cette prise en compte de la saisonnalité est souvent faite au coût d'une augmentation de la complexité des modèles, particulièrement lorsque les changements dans les conditions de l'écosystème sont abrupts.

La modélisation par système hybride (ou semi-discret) a été proposée comme une voie pour simplifier la représentation des systèmes fortement saisonniers. Pour tester l'utilité de cette approche dans l'étude des dynamiques complexes et saisonnières, nous avons construit et paramétré un modèle hybride pour le système prédateurs-proies cyclique des lemmings. Ce modèle a pour objectif de représenter la dynamique saisonnière de quatre prédateurs arctiques (le renard arctique, le harfang des neiges, le labbe à longue queue et l'hermine) et de leur proie principale, le lemming, que l'on retrouve sur l'île Bylot (Nunavut, Canada). La structure du modèle proposé permet une paramétrisation par deux approches indépendantes, ce qui rend plus robustes les conclusions tirées du modèle. Nos résultats indiquent que la dynamique cyclique des populations de lemmings ne peut être réalisée par la présence d'une seule espèce de prédateur; c'est l'ensemble de la communauté de prédateur qui est nécessaire pour amener le lemming dans une dynamique cyclique. Ces résultats soulignent l'importance de réponses différentes, mais complémentaires à la saisonnalité pour la dynamique cyclique du lemming. Ainsi, nos résultats font écho aux études antérieures suggérant l'importance de l'alternance des

saisons dans les cycles de micromammifères, mais aussi plus généralement dans la dynamique des écosystèmes soumis à un important forçage saisonnier.

La cohérence entre les deux méthodes de paramétrisation permet aussi de conclure que la structure du modèle hybride capture des éléments clés de la dynamique réelle du système. Ainsi, notre étude démontre que la flexibilité de l'approche de modélisation hybride permet à la fois de simplifier la représentation des dynamiques écologiques complexes comme les systèmes hautement saisonniers ou sans équilibre stable, mais aussi d'extraire de l'information appréciable sur ces dynamiques. L'accessibilité de cette approche de modélisation pourrait faire avancer considérablement notre compréhension de la dynamique des écosystèmes.

Mots clés : saisonnalité, prédateurs-proies, systèmes hybrides, mouvements, lemming, arctique

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|----|
| CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| 1.1 Mise en contexte et problématique | 1 |
| 1.1.1. Modèles prédateurs-proie | 6 |
| 1.1.1.1 Turchin et Hanski (1997) | 8 |
| 1.1.1.2 Gilg et al. (2003) | 9 |
| 1.1.1.3 Hutchison et al. (2020) | 10 |
| 1.1.2. Saisonnalité | 11 |
| 1.1.3. Mouvement | 13 |
| 1.1.4. Modèle dynamique hybride | 15 |
| 1.1.5. Système d'étude de l'île Bylot | 17 |
| 1.2 Objectifs | 20 |
| 1.3 Méthodologie sommaire | 24 |
| 1.3.1. Dérivation du modèle | 24 |
| 1.3.2. Paramétrisation du modèle | 26 |
| 1.3.2.1 Paramétrisation mécanistique | 27 |
| 1.3.2.2 Paramétrisation phénoménologique | 27 |
| CHAPITRE 2 SIMPLE SEASONAL SWITCHES IN FOOD WEB COMPOSITION UNVEIL THE COMPLEXITY OF AN ARCTIC PREDATOR-PREY SYSTEM..... | 29 |
| 2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs | 29 |
| 2.2 Abstract | 30 |
| 2.3 Main | 31 |
| 2.3.1. Modelling approach | 33 |
| 2.3.2. Parameterizing the model | 36 |
| 2.3.3. Insight from a hybrid seasonal model | 48 |
| 2.4 Acknowledgements | 49 |
| 2.5 Supporting information | 50 |

| | |
|--|-----|
| 2.5.1. Supporting information A Mathematical formulation of the single predator model | 50 |
| 2.5.1.1 Deriving the model | 50 |
| 2.5.1.2 Conditions for cyclic dynamics | 52 |
| 2.5.2. Supporting information B Mechanistic approach – estimation of parameters and single predator analysis | 57 |
| 2.5.2.1 Lemming intrinsic growth rates | 57 |
| 2.5.2.2 Predator attack rates | 58 |
| 2.5.2.3 Predator density | 61 |
| 2.5.2.4 Single predator analysis | 63 |
| 2.5.3. Supporting information C Phenomenological approach – estimation of parameters and single predator analysis..... | 65 |
| 2.5.3.1 Lemming growth time-series | 65 |
| 2.5.3.3 Threshold estimation..... | 66 |
| 2.5.3.4 Single predator analysis | 72 |
| 2.5.4. Supporting information D Assemblage analysis | 76 |
| REFERENCES | 78 |
| CHAPITRE 3 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION | 87 |
| 3.1 Retour sur les résultats..... | 88 |
| 3.2 Critiques des méthodes et des résultats..... | 91 |
| 3.3 Perspectives futures | 98 |
| 3.4 Conclusion générale..... | 99 |
| BIBLIOGRAPHIE | 101 |

LISTE DES TABLEAUX

| | | |
|-----------|---|----|
| Table S1. | Parameter used to derive predator attack rates and density for each state of the hybrid system. The ermine density is the same across season but changes if it is under or above the lemming density threshold..... | 62 |
| Table S2. | Coefficient of binomial models of the discretized state of each predator and lemming density in June. | 71 |
| Table S3. | Coefficients (with 95% confidence intervals), log-likelihood and Δ AIC of all the model tested for the phenomenological approach.. | 74 |

LISTE DES FIGURES

| | | |
|------------|---|----|
| Figure 1. | Schématisation du système d'équation hybride présente à l'Équation 1.3. | 26 |
| Figure 2. | Schematic representation of the lemming predator-prey system formulated in a hybrid model. | 34 |
| Figure 3. | Cycle length as a function of growth parameters R_1 and R_2 | 38 |
| Figure 4. | Lemming density (a) and annual exponential growth rate (b) of the observed time series and (c) growth prediction for both parameterisation approaches..... | 43 |
| Figure 5. | Time series (left) and phase plots (right) of annual exponential growth rates between year t and $t + 1$ of lemming populations observed and predicted by our mechanistic and phenomenological parameterizations based on the predator observed each year at the study site (Fig. 3a). | 47 |
| Figure S1. | Simple representation of the conditions needed for the system to be cyclic..... | 54 |
| Figure S2. | Mean period of cycles in relation to the value of R_1 extracted along the thick diagonal line on Fig. 3. | 56 |
| Figure S3. | Lemming consumption rate in relation to lemming density for each predator and state in the model (see Fig. 1 and supp. Eq. A2). | 60 |
| Figure S4. | R_i values of each individual predator derived from the mechanistic parameterization plotted on a parameters plane plot (R_2 vs R_1 ; see Fig. 3)..... | 64 |
| Figure S5. | Time series of predator abundance (A, C, E, and G) and relationship between annual predator abundance and lemming density in June (B, D, F and H). Time series show nest density (A, E) for avian | 67 |

| | | |
|------------|---|----|
| | predator, proportion of reproducing den (C) for the fox and abundance index (G) for the ermine. | |
| Figure S6. | Estimation of the lemming density threshold value (parameter L^* in the model) based on the inflection point of a binomial regression relating the annual discretized presence or absence of each predator (or reproducing or non-reproducing in the case of the fox) at the study site and lemming density in June. | 69 |
| Figure S7. | Annual exponential growth rate of the lemming population observed and predicted by the mechanistic and phenomenological parametrisation for different predator assemblage. | 77 |

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1 Mise en contexte et problématique

Plus de cent ans après les célèbres observations de Charles Elton (1924), l'étude de la dynamique des populations continue d'approfondir notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Kelt et al., 2019) en plus de fournir des outils à des domaines comme la conservation des espèces menacées, la gestion des populations exploitées et l'épidémiologie. Même les systèmes iconiques ayant intéressé Elton, comme les fluctuations des populations de lemmings, campagnols et lièvres, semblent toujours remettre en question notre compréhension des mécanismes qui dirigent la trajectoire des populations animales (Krebs, 2011; Oli, 2019). Ainsi, une des grandes questions de l'écologie reste encore partiellement ouverte : quelles sont les causes de la cyclicité observée dans certaines populations animales ? Dans le cas du lemming, plusieurs hypothèses ont été formulées, débattues et testées afin d'expliquer l'existence de leur dynamique cyclique. Malgré tout, il n'existe pratiquement aucun consensus autour des mécanismes qui seraient responsables des grandes fluctuations cycliques observés à travers les populations de lemming de l'Arctique (Gauthier et al., 2009; Oksanen et al., 2009; Radchuk et al., 2016).

L'hypothèse la plus acceptée pour l'écosystème du Haut-Arctique est celle de la prédation, c'est-à-dire d'un contrôle des populations de lemming descendant (« top-down ») (Fauteux et al., 2016; Gilg et al., 2003; Legagneux et al., 2012; Reid et al., 1995; Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). Cette hypothèse soutient que la mortalité engendrée par une ou plusieurs espèces prédatrices est responsable de l'effondrement du pic de densité de lemming (Fauteux et al., 2016; Klemola et al., 2000, 2002; Reid et al., 1995) et fait contraste à l'hypothèse qui suggère un contrôle ascendant via la surexploitation des ressources alimentaires du lemming (Oksanen et al., 2008; Ruffino et al., 2016; Turchin & Batzli, 2001). La cyclicité dans la

population de proie émerge alors d'un décalage (« lag ») entre la densité de prédateur par rapport à la densité de proie. L'apparition d'un décalage entre prédateurs et proies peut se produire lorsque la densité du prédateur réagit avec un retard aux changements dans l'abondance de la proie. Cette différence est par exemple expliquée par un différentiel dans le taux de reproduction entre le prédateur et la proie. Le retard dans la réponse du prédateur permet ainsi à la population de proie d'entrer dans un état où elle « échappe » à la pression de prédation et ainsi explose en nombre. Par la suite, la croissance de la population du prédateur renverse la balance et l'on se retrouve en état de « surexploitation » de la proie qui fait s'effondrer le nombre de proies rapidement. L'alternance entre les périodes de sous et surexploitation de la proie dû à la présence d'un décalage entre l'abondance de la proie et du prédateur est ce qui caractérise la base du mécanisme classique du contrôle descendant.

Dans les systèmes naturels, ce décalage dans la pression de prédation est généralement attribué aux prédateurs spécialistes (Murdoch et al., 2013; Turchin, 2013) puisque leur diète limitée les contraint de suivre étroitement les fluctuations démographiques de leur proie. Pour les systèmes lemming et campagnol, les mustélidés comme l'hermine (*Mustela erminea*) et la belette (*Mustela nivalis*) sont connus pour être des prédateurs spécialistes dont les réponses numériques aux variations de la densité de leur proie sont décalées à cause d'une reproduction plus lente que celle de leur proie (Klemola et al., 2002; Sittler, 1995; Sundell et al., 2013). Dans plusieurs expériences de modélisation, cette réponse numérique décalée d'un prédateur mustélide spécialiste est ce qui permet de simuler les cycles observés chez les populations de micromammifère (Gilg et al., 2003; Hanski & Korpimäki, 1995; Korpimäki et al., 2002)

La présence d'un prédateur spécialiste dont la reproduction (ou la réponse numérique) est décalée n'est toutefois pas la seule manière d'obtenir un système avec oscillation de la proie. D'autres caractéristiques propres au système et aux acteurs de celui-ci pourraient avoir un effet suffisamment déstabilisateur pour mener vers une dynamique cyclique. La saisonnalité et la manière dont les espèces y sont adaptées sont deux caractéristiques intrinsèques aux écosystèmes dont on reconnaît depuis longtemps le rôle dans les interactions entre espèces

(Stenseth et al., 2003). La difficulté d'intégration de la saisonnalité dans les modèles à dynamique continue peut toutefois expliquer pourquoi la saisonnalité et ses conséquences sur le fonctionnement des systèmes écologiques ne sont pas toujours mises de l'avant

L'alternance des saisons et les changements dans les conditions abiotiques qui l'accompagnent forcent les espèces à développer des adaptations pour persister et tirer parti des écosystèmes saisonniers. Cette diversité impressionnante d'adaptation comprend les changements de diète, de taux métabolique, ainsi que la migration, l'hibernation et d'autres adaptations phénologiques. Puisque l'écosystème arctique est hautement saisonnier, il n'est pas surprenant que l'on y retrouve un nombre important d'espèces avec des adaptations prononcées aux changements de saison. Le lemming et ses prédateurs font partie des espèces arctiques ayant développé des adaptations impressionnantes. Par exemple, le lemming est l'un des rares rongeurs capables de se reproduire l'hiver sous le couvert neigeux (Fauteux et al., 2015; Millar, 2001). À cause de l'installation de ce couvert de neige, les prédateurs aviaires comme le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*) et le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*) quittent l'écosystème de la toundra pendant l'hiver en se déplaçant vers la banquise (Robillard et al., 2018) ou en migrant au Sud (Seyer et al., 2021). Finalement, pour les espèces résidentes comme le renard arctique (*Vulpes lagopus*) ou l'hermine, l'hiver a le potentiel d'augmenter les coûts de thermorégulation, affectant séquentiellement les besoins énergétiques puis la consommation de biomasse (Sgueo et al., 2012).

Les conséquences de l'important contraste entre les conditions estivales et hivernales dans l'Arctique ont forcément un impact sur la dynamique prédateur-proie des populations de lemmings. Mais l'inclusion d'adaptations à la saisonnalité comme la reproduction hivernale, la migration ou un changement dans les taux d'attaque à l'intérieur d'un système d'équation prédateur-proie traditionnel est complexe. Les modèles d'équations différentielles prédateur-proie développées pour les cycles de micromammifères nordiques proposent des structures et des mécanismes pour contourner deux prémisses importantes à la théorie initiale prédateur-proie : que le système est fermé et que les dynamiques sont autonomes.

La première prémisse est depuis longtemps remise en question : le rôle et l'importance de la grande capacité de dispersion des prédateurs aviaires sont connus et mis de l'avant depuis les travaux de Turchin et Hanski (T. F. Hansen et al., 1999; 1997). Dans le modèle prédateur-proie le plus simple, l'immigration est égale à l'émigration, de sorte que les taux déterminants pour décrire la dynamique de la proie se limitent aux taux de croissance de la population et d'attaque du prédateur (et dans une moindre mesure le taux de conversion de proies consommée en nouveaux prédateurs). Dans l'écosystème arctique où plusieurs espèces migrent pour s'y reproduire l'été, cette prémisse est très peu souvent respectée puisque i) la dispersion n'est pas constante, mais plutôt sporadique et que ii) le bilan des entrées et des sorties à l'intérieur d'une année peut être très différent de zéro. Pour une espèce comme le harfang des neiges qui chasse abondamment le lemming, l'impact de la saisonnalité sur son mouvement est frappant puisqu'il devient virtuellement absent après l'installation du couvert de neige. Qui plus est, les harfangs sont connus pour faire de grands déplacements à travers l'Arctique à la recherche des sites à haute densité de lemming (Therrien, Gauthier, Pinaud, et al., 2014) pour y établir leur site de nidification. Ainsi, entre deux saisons de reproduction le mouvement des harfangs fait grandement changer leur densité sur un site donné.

Pour cette raison, les modèles prédateur-proie développés ont proposé plusieurs mécanismes pour permettre le mouvement de la proie, du prédateur ou des deux. Les termes des équations ont été écrits de manière à représenter implicitement le mouvement de prédateur en réponse à un changement dans la densité de proie. Le changement d'abondance de prédateur créé par le terme de réponse numérique est interprété par certains auteurs comme un changement dans la taille des territoires qui module ainsi le nombre de prédateurs (Turchin, 2013; Turchin & Batzli, 2001).

La seconde prémisse, celle de la dynamique autonome, suppose que les taux d'une équation prédateur-proie sont invariables dans le temps. Or, dès le premier modèle pour le cycle des campagnols proposé par Turchin et Hanski (1997) la variation saisonnière des taux de croissance des campagnols et des hermines est prise en compte. Plusieurs facteurs, saisonniers ou non, vont

affecter les taux importants dans les dynamiques prédateurs-proies. En hiver, l'augmentation des coûts de thermorégulation pourrait amener un prédateur à augmenter son activité et donc son taux d'attaque. Cette considération est importante pour une espèce comme le renard arctique, qui consomme le lemming à l'année. En plus de l'augmentation des besoins de thermorégulation, le renard doit composer avec une réduction de l'accès au lemming, protégé par le couvert neigeux, ainsi qu'un apport alternatif en ressources maritimes acquises sur la banquise (Roth, 2002; Tarrow et al., 2012). Ces considérations rendent peu probable la présence d'un taux d'attaque constant entre le renard et le lemming à travers les saisons et les phases du cycle (Legagneux et al., 2012). Cette forte saisonnalité dans l'alimentation du renard est l'une des raisons qui permettent de remettre en question la prémisse de dynamique stationnaire pour le système lemming. Il a d'ailleurs été démontré que les changements saisonniers dans le comportement alimentaire d'un prédateur ont des impacts importants sur les dynamiques prédateur-proie cyclique (Tyson & Lutscher, 2016). Une partie importante de la littérature s'est aussi intéressé à la variation du taux de croissance des populations de micromammifères à dynamique cyclique. La densité-dépendance directe et décalée retrouvée dans plusieurs populations cycliques cause une non-linéarité dans le taux de croissance attribuable entre autres aux phases du cycle et aux saisons (Stenseth, 1999; Stenseth et al., 2003).

Ainsi, il apparaît nécessaire d'aborder de front ces deux des prémisses des modèles prédateur-proie pour inclure les importantes adaptations saisonnières qui caractérisent le réseau trophique basé sur le lemming. Mais l'intégration de ces adaptations saisonnières dans les modèles s'avère une tâche complexe. En effet, bien que les changements dans l'environnement, comme la température et les précipitations, soient des phénomènes graduels, la majorité des adaptations à ces changements surviennent plutôt à la manière de changements abrupts (McMeans et al., 2015; Pau et al., 2011; Sauve et al., 2020). Ces changements abrupts sont difficiles à intégrer dans les systèmes d'équations différentielles couplées généralement utilisés dans la construction des modèles prédateurs-proies classiques. Pour répondre à ces questions, plusieurs approches mathématiques et statistiques (ou phénoménologique) ont été développées pour comprendre le rôle de la saisonnalité dans les populations cycliques des micromammifères. Mais une structure

alliant la paramétrisation statistique, une structure mathématique simple et robuste, et le tout basé sur des observations écologiques empiriques est nécessaire pour aborder un problème complexe comme les cycles de populations animales. Pour les modèles prédateur-proie, cette intégration représente un défi intéressant au vu de la quantité impressionnante de recherche déjà existant tant en mathématique théorique, qu'en modélisation ainsi qu'à travers des expériences empiriques. Mon projet cherche donc à bâtir une structure de modèle prédateur-proie simple et capable de synthétiser les inférences provenant des différentes approches à la saisonnalité. Ce travail permettra de mieux comprendre l'impact de la saisonnalité sur la réalisation de phénomènes cycliques et ainsi d'améliorer notre compréhension du rôle des adaptations saisonnières dans la dynamique des réseaux trophiques.

1.1.1. Modèles prédateurs-proie

L'étude des populations de lemmings et le développement des premiers modèles prédateurs-proies sont intimement liés. C'est au moment des fameuses observations d'Elton (1924) qu'est formulée l'équation prédateur-proie classique, généralement attribuée à Lotka et Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1927). Les modèles de type Lotka-Volterra décrivent mathématiquement la dynamique de la proie et du prédateur respectivement de cette façon :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N - aNP,$$

Éq. 1.1

$$\frac{dP}{dt} = \chi aNP - \delta P.$$

Ces équations couplées jettent la base du raisonnement autour des systèmes prédateurs-proies en décrivant la dynamique d'une proie N et d'un prédateur P en fonction du temps t . La densité (la biomasse ou une autre mesure) de la proie augmente selon un terme de croissance exponentielle déterminé par r_N et diminue selon un terme de prédation qui dépend à la fois de la densité de la proie et du prédateur et du taux d'attaque du prédateur a . La croissance de la

population de prédateurs est fonction du taux de proies capturées pondéré par un taux de conversion χ (les individus, la biomasse ou l'énergie de proie capturée ne se traduisant pas en prédateur selon un ratio 1:1). En l'absence de proie, les prédateurs déclinent aussi selon un taux de mortalité défini par δ . Ce modèle a rapidement été modifié pour répondre aux critiques quant aux suppositions qui servent à construire les équations, notamment la supposition de croissance exponentielle de la proie et d'un taux d'attaque constant de proie par le prédateur. Pour répondre à ces problématiques, Rosenzweig et McArthur (1963) proposent une seconde version des équations prédateurs-proies :

$$\frac{dN}{dt} = r_N N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{cNP}{d + N},$$

Éq. 1.2

$$\frac{dP}{dt} = \chi \frac{cNP}{d + N} - \delta P.$$

Dans le système d'équations de type Rosenzweig-McArthur, on voit apparaître un terme de croissance logistique chez la proie qui introduit le concept de capacité de support du milieu K . Ces équations apportent aussi le concept de la réponse fonctionnelle, qui décrit le changement dans le taux d'attaque de proie par un prédateur en fonction de la densité de la proie. Cette forme répond à la critique quant à l'existence d'une limite dans la capacité du prédateur à capturer, manipuler et/ou ingérer les proies. Les deux nouveaux paramètres qui forment la réponse fonctionnelle sont le taux de saturation du prédateur c et la densité de proie à la moitié du taux de saturation d . Dans ce système d'équations, tout comme avec le modèle Lotka-Volterra, il est possible d'obtenir une dynamique cyclique stable. La réponse fonctionnelle Holling de type II (Holling, 1959) permet ici à la structure de type Rosenzweig-McArthur d'avoir un plus grand nombre de formes d'oscillation possibles (oscillations stables, amorties ou amplifiées). Cette méthode est très répandue dans la littérature pour simuler dans un modèle la réponse décalée d'un prédateur spécialiste. Sous certaines combinaisons de paramètres, il est possible d'obtenir un système qui alterne entre les états de « surexploitation » et « d'échappement » de la proie et le système se comporte en un cycle stable avec un attracteur orbital. Dans ce cas, le système

entre dans ce qu'on appelle un cycle limite où un équilibre dynamique est atteint et se stabilise vers une orbite stable. Toute perturbation qui éloignerait le système de sa trajectoire à l'équilibre tendrait alors à s'atténuer avec le temps pour éventuellement retourner sur l'orbite amortie.

La structure de ces équations et les suppositions de base dont il en découle offrent peu de flexibilité pour y intégrer les adaptations à la saisonnalité que l'on retrouve dans l'écosystème arctique. Cependant, il est possible d'identifier trois étapes importantes vers la prise en compte de plus en plus explicite de la saisonnalité dans les cycles de micromammifères. Ces trois importants modèles seront sommairement présentés afin de bien comprendre la progression de la prise en compte de la saisonnalité dans les modèles.

1.1.1.1 Turchin et Hanski (1997)

Le premier modèle marquant qui utilise l'hypothèse du contrôle descendant par la prédation est celui que Turchin et Hanski (1997) ont proposé pour le cycle des campagnols en Scandinavie. Celui-ci repose sur les travaux de Hanski et al. (1993) et Hanski et Korpimäki (1995). L'objectif du processus de modélisation était d'explorer le gradient latitudinal dans la période et l'amplitude des cycles de campagnol. L'une de leurs conclusions porte sur l'importance des prédateurs généralistes mobiles, comme les prédateurs aviaires, dans la dynamique du campagnol. Le mouvement dans leur modèle est représenté par la réponse numérique des prédateurs. Une réponse numérique de type Leslie-May y est interprétée comme un changement dans la taille des territoires impliquant un déplacement des prédateurs vers et en dehors du système (Turchin, 2013; Turchin & Batzli, 2001). Le modèle présente aussi l'une des premières stratégies pour la prise en compte de la saisonnalité intrinsèque au système. Dans le système biologique, la reproduction du campagnol est saisonnière : elle a lieu durant l'été et ralentit fortement à l'hiver (Hansen et al. 1999). Pour refléter cette réalité biologique, Turchin et Hanski (1997) ajoutent une fonction sinus au terme de croissance $r_N(1 - e \sin\{2\pi t\})N - \frac{rN^2}{K}$ où e contrôle pour l'amplitude de la variation de la croissance. Ainsi, la croissance du campagnol varie à travers l'année et peut atteindre zéro ou même être négative selon la valeur de e . La

même fonction sinus est utilisée dans la réponse numérique de l'hermine, un prédateur résident du système, puisque sa reproduction a elle aussi lieu pendant l'été. La modification sinusoïdale est la première des stratégies d'importance à émerger dans les systèmes à équations différentielles qui permet la prise en compte de la saisonnalité présente dans les cycles de micromammifère. Ces travaux ont ouvert la voie vers d'autres modèles où les aspects de saisonnalité seront intégrés de manière plus explicite.

1.1.1.2 Gilg et al. (2003)

Le deuxième modèle d'intérêt pour expliquer l'évolution de la prise en compte des adaptations à la saisonnalité dans le système lemming est celui proposé par Gilg et al. (2003). Ce modèle reproduit les fluctuations observées chez une population de lemmings au Groenland. Tout comme dans le modèle de Turchin et Hanski (1997), la saisonnalité dans la croissance de la proie est prise en compte. Dans le cas présent, c'est une alternance entre deux taux de croissance du lemming qui fait la différence entre l'été et l'hiver.

La saisonnalité dans la reproduction des prédateurs est représentée de manière « discrète » et modélisée comme une impulsion (« *pulse* ») de reproduction qui a lieu chaque printemps. Cette reproduction ponctuelle peut avoir un fort impact déstabilisant sur la dynamique du système et mener celui-ci vers des cycles. En effet, coupler une reproduction plus forte pour les lemmings en hiver avec une reproduction ponctuelle printanière chez les prédateurs force un décalage entre la densité de lemmings et celles des prédateurs. En plus d'avoir une réponse numérique des prédateurs qui est fonction de la saison, le modèle présente aussi une saisonnalité dans la pression de prédation sur le lemming. Les prédateurs aviaires comme le harfang et le labbe à longue queue consomment les lemmings dans l'Arctique seulement l'été, lors de leur période de reproduction. Pour refléter cette réalité, le modèle fait entrer et puis sortir les prédateurs aviaires du système chaque été. En modélisant ainsi le mouvement de ces prédateurs en fonction de la saison, le modèle aborde un aspect essentiel de la saisonnalité des écosystèmes arctiques. Le modèle de Gilg et al. (2003) utilise le concept de densité seuil et de réponse agrégative pour

modéliser le mouvement des harfangs. Sur le site d'étude, les harfangs ne sont pas présents lorsque la densité de lemming au printemps est inférieure à 2 lemmings/ha. Ainsi, le nombre de harfangs qui entre dans le système chaque printemps est modélisé par une réponse agrégative proie-dépendante avec un seuil limite à 2 lemmings/ha. Cette méthode permet de simuler implicitement les grands déplacements du harfang à travers l'Arctique (Therrien, Gauthier, Pinaud, et al., 2014).

Cette approche de modélisation rend explicite la manifestation de la saisonnalité en modifiant les taux vitaux en fonction de la saison. De plus, les arrêts saisonniers de l'intégration permettent de faire entrer et sortir les prédateurs mobiles du système. L'arrêt de l'intégration est une étape importante pour représenter plus fidèlement les changements dans la dynamique d'un système à travers les changements de saison.

1.1.1.3 Hutchison et al. (2020)

La grande majorité des études s'appuie sur le concept de cycle limite (tel qu'obtenu entre autres avec le modèle Rosenzweig-McArthur) pour expliquer la dynamique cyclique de la population de lemmings (Angerbjörn et al., 1999; Hanski et al., 1991; Turchin & Hanski, 1997). Le modèle de Hutchison et al. (2020) propose un tout autre paradigme dans la manière de modéliser la saisonnalité : l'utilisation d'un modèle multisaisonnier avec des attracteurs propres à chaque saison. Leur approche est construite sur la structure d'un modèle dynamique hybride (voir définition section 1.1.4), ce qui permet d'intégrer des dynamiques continues et discrètes à l'intérieur d'un même modèle. Ils démontrent ainsi qu'il est possible d'obtenir des cycles similaires à ceux observés en Arctique lorsque s'alternent deux dynamiques saisonnières. En plus de pouvoir représenter explicitement le changement drastique entre les saisons en Arctique, la méthode par système hybride permet de faire entrer et sortir des acteurs du système en fonction de son état. Cette caractéristique est utilisée pour représenter la présence saisonnière du harfang dans le système en plus de son caractère irruptif pendant l'été. Cela permet aussi à Hutchison et al. (2020) d'aborder la question de saisonnalité du système en attribuant à chaque

espèce des taux vitaux qui varient entre l'hiver et l'été et en attribuant une dynamique « hors système » pour les espèces qui quittent le système pour une saison ou pour plusieurs années (ex. : harfang des neiges).

Cependant, la complexité du modèle proposé par Hutchison et al. (2020) rend la paramétrisation du modèle ardue. Ainsi, il est difficile d'analyser le rôle des différents prédateurs du lemming et de leur adaptation à la saisonnalité dans un modèle avec une structure aussi complexe. Cette complexité rend aussi difficile le transfert vers d'autres systèmes prédateurs-proies saisonniers. Néanmoins, l'approche de modélisation par systèmes hybrides et la définition de plusieurs états qui sont proposées s'avèrent être des outils puissants et prometteurs pour aborder les questions liées aux impacts de la saisonnalité et du mouvement. C'est une approche qui partage aussi plusieurs similitudes avec les modèles TAR (*Threshold Autoregressive models*) proposés pour les cycles de micromammifères (Ims & Steen, 1990; Korpela et al., 2014; Stenseth, Chan, et al., 1998).

1.1.2. Saisonnalité

La toundra du Haut-Arctique est probablement l'un des écosystèmes terrestres où la saisonnalité est la plus frappante et la plus marquée. L'été arctique est d'une durée d'à peine trois mois et est caractérisé par des températures au-dessus de zéro et un ensoleillement de 24h. À l'inverse, les neuf mois d'hiver sont caractérisés par la présence d'un couvert de neige, de températures atteignant les - 35°C et l'absence totale d'ensoleillement une bonne partie de la saison. Le contraste entre les conditions estivales et hivernales force les espèces du biome de la toundra à s'adapter pour tolérer ou tirer avantage du changement de saison.

Les espèces d'un réseau trophique soumis aux saisons peuvent réagir de différentes manières à ces changements: modification de diète, migration, dormance, modification du niveau d'activité, etc. (McMeans et al., 2015). Considérer ces adaptations dans la construction d'un

modèle prédateur-proie force la prise en compte de non-linéarités très importantes et parfois incompatibles avec les formes classiques d'équations différentielles en temps continu.

Ce sont les évidences d'une diminution de l'activité reproductrice chez plusieurs espèces de micromammifère pendant la période hivernale qui justifieront d'abord l'ajout de saisonnalité dans les modèles. L'ajout d'une fonction sinus au terme de croissance des campagnols est la première méthode à être exploitée dans le contexte d'un modèle prédateurs-proies (Turchin & Hanski, 1997). En modifiant la forme de la fonction sinus pour simuler différentes longueurs de saison de croissance, on obtient différentes dynamiques de population allant des multiples états stables aux cycles multiannuels (Taylor, White, et al., 2013). Pour les populations de micromammifères cycliques, l'effet de la saisonnalité dans la croissance de la proie a largement été étudié (Kot & Schaffer, 1984; Taylor, Sherratt, et al., 2013; Taylor, White, et al., 2013). Notons les nombreux modèles autorégressifs ayant souligné très tôt l'importance de la dynamique hivernale et de la longueur des saisons dans la régulation et la période des cycles de micromammifères tout en utilisant des méthodes de paramétrisation statistiques rigoureuses (T. F. Hansen et al., 1999; Korpela et al., 2014; Stenseth, 1999; Stenseth, Bjørnstad, et al., 1998; Stenseth, Chan, et al., 1998). Cependant, les adaptations saisonnières des prédateurs tel que présenté par Gilg et al. (2003) ont reçu moins d'attention malgré plusieurs appels à considérer la saisonnalité pour l'ensemble du système lors des efforts de modélisation (McMeans et al., 2015; Taylor, Sherratt, et al., 2013; Tyson & Lutscher, 2016). Les études ayant intégré des éléments de saisonnalité dans les équations des prédateurs montrent que la saisonnalité des prédateurs peut drastiquement changer la dynamique d'un système (Donohue & Piironen, 2016; Tyson & Lutscher, 2016).

Lorsque l'on accepte le postulat que les taux vitaux des prédateurs du système lemming sont influencés par les changements de saison, on réalise que la saisonnalité peut agir à deux niveaux sur ceux-ci. D'abord, un changement de saison peut affecter le taux de capture du prédateur lorsque par exemple, le couvert neigeux rend la détection et la capture de lemming plus difficile. Cela devrait se refléter dans le modèle par un changement des paramètres de la réponse de

prédation avec les saisons. Ensuite, le changement de saison cause un changement du nombre d'acteurs dans le réseau trophique puisque de nombreux oiseaux prédateurs ne sont présents dans le système que durant l'été (Gauthier et al., 2011). Cette saisonnalité s'exprime de manière binaire dans le système : soit l'espèce est présente ou d'absence en fonction de la saison. En Arctique, la différence entre l'été et l'hiver est très contrastée, ce que rend la prise en compte de la saisonnalité dans la réponse des prédateurs cruciale lors d'efforts de modélisation. Comme démontré par Gilg et al. (2003) et Hutchison et al. (2020), il est possible d'obtenir des cycles de lemmings très proches de ceux observés sur le terrain avec un modèle saisonnier. Pour mieux comprendre le rôle de la saisonnalité dans le système lemming et dans les autres écosystèmes saisonniers, il est important de développer des cadres d'analyse permettant de représenter de manière simple les dynamiques saisonnières en tirant avantage de plusieurs approches méthodologiques existantes.

1.1.3. Mouvement

Rares sont les exemples de populations animales ou végétales naturelles véritablement fermées, c'est-à-dire sans quelconques mouvements d'immigration et d'émigration. Plusieurs domaines de l'écologie, comme la génétique des populations (Bohonak, 1999), ont rapidement reconnu l'importance de ces processus. Or, l'étude des systèmes prédateurs-proies est d'abord fondée sur la prémisse que l'immigration et l'émigration s'équivalent et s'annulent, permettant ainsi de les ignorer (Turchin, 2013). Il est ainsi assumé que la dynamique de croissance des prédateurs est seulement dépendante de la densité de proies (Ginzburg, 1998) et fait abstraction des phénomènes spatiaux ou prédateur-dépendant (Arditi & Ginzburg, 1989), du moins directement. Même s'il est possible d'interpréter une réponse numérique classique comme le recrutement depuis l'extérieur du système plutôt qu'un effet strict de la reproduction locale, il n'en demeure pas moins que le mouvement n'est pas représenté de manière explicite.

De plus, l'utilisation de simple facteur de conversion pour traduire la réponse fonctionnelle en réponse numérique s'avère être un raccourci qui ne représente pas la complexité rencontrée dans

les populations naturelles (Abrams & Ginzburg, 2000; Dunn & Hovel, 2020). Pour les espèces nomades comme le harfang des neiges ou pour une espèce très territoriale comme le renard arctique, les processus de mouvement proie-dépendant et prédateur-dépendant s'avèrent essentiels pour reproduire une réponse numérique appropriée à l'espèce. Or, les réponses numériques des équations prédateur-proie classiques dans les systèmes à dynamiques continues permettent difficilement d'inclure ces comportements dans les équations.

Le rôle que jouent les différents types de mouvement des prédateurs sur la dynamique de population de leurs proies est encore mal compris et percole plutôt lentement depuis les explorations numériques vers l'écologie empirique. L'engouement autour des systèmes de métapopulation a permis l'exploration du mouvement dans les systèmes prédateurs-proies, mais principalement sous l'angle de la coexistence, de l'extinction et de la synchronie (Abbott, 2011; Fox et al., 2013; Holyoak & Lawler, 1996; Laan & Fox, 2020). Ces modèles proposent que le mouvement libre du prédateur entre les populations de proies ait tendance à synchroniser (Abbott, 2011; Fox et al., 2013) ou à stabiliser le système (Brechtel et al., 2019). Cependant, dans ces modèles le mouvement est non-directionnel, égal d'une sous-population à l'autre et modélisée comme de la diffusion.

Dans le contexte de l'écosystème arctique, les mouvements directionnels, comme la migration, s'avèrent cependant beaucoup plus appropriés. Il est reconnu que les mouvements densité-dépendants positifs, comme les mouvements d'agrégation du prédateur vers les milieux à forte densité de proie, sont une puissante force déstabilisante (Murdoch et al., 2013; Tromeur et al., 2016) qui pourrait mener les systèmes vers des cycles. À l'échelle de la métapopulation, la diffusion proie-dépendante positive du prédateur nuit à la synchronisation et à la stabilité du système (Holland & Hastings, 2008) et peut mener vers une dynamique cyclique. Notons qu'une exploration de l'effet du mouvement de la proie et/ou du prédateur dans une population avec « patch » d'habitat montre que les mouvements d'agrégation du prédateur ont un effet déstabilisant similaire à une réponse fonctionnelle de type II et qui promeut l'apparition de dynamique cyclique chez la proie (Sjödin et al., 2015). À l'opposé, les mouvements prédateur-

dépendants négatifs (par exemple la répartition uniforme des prédateurs) peuvent agir comme une force stabilisatrice dans le système. Les comportements territoriaux sont reconnus pour créer des mouvements prédateur-dépendants qui favorisent l'apparition d'équilibres stables (Burkey & Stenseth, 1994). Dans les équations prédateurs-proies, l'ajout d'une contrainte territoriale pour le prédateur bien en dessous de la capacité de support imposé par la proie tend à stabiliser celle-ci à une valeur où elle est en équilibre avec le prédateur.

Dans le cadre du système lemming, il est important d'utiliser une structure de modèle qui permet la modélisation explicite des différents types de mouvement des prédateurs, particulièrement dans un contexte où certains mouvements, comme la migration, sont influencés par la saison. Cependant, il est parfois difficile de représenter mathématiquement certains mouvements à l'intérieur des modèles prédateur-proie classiques avec une dynamique continue. Le comportement de nomadisme du harfang des neiges qui se manifeste comme une réponse agrégative à l'abondance locale de la proie, est un exemple de mouvement qui est difficile à représenter. L'interruption de l'intégration (Gilg et al., 2003) et la définition de différents états au sein du système (Hutchison et al., 2020) représentent des voies intéressantes pour intégrer ces dynamiques complexes et non linéaires de manière beaucoup plus simple.

1.1.4. Modèle dynamique hybride

Les modèles hybrides, aussi appelés modèles semi-discrets, sont généralement vus comme le trait qui unit les modèles en temps continu et les modèles en temps discret. Les modèles en temps continu utilisent le plus souvent des équations différentielles pour décrire des dynamiques avec une évolution lente dans le temps comme la croissance et la prédation. Cette famille de modèle inclut les approches classiques aux équations prédateurs-proies (Hanski et al., 1991). Les modèles en temps discret sont quant à eux plus souvent utilisés pour modéliser des interactions qui surviennent pendant un temps relativement restreint en comparaison avec les pas de temps du modèle. En écologie, ces modèles ont été notamment utilisés pour décrire les dynamiques hôtes-parasitoïde ou les modèles de classe d'âge qui intègrent les processus de

fécondité et de mortalité dans des matrices de transition (Klemola et al., 2003; Korpimäki et al., 2002; Murdoch et al., 2013).

Certaines dynamiques en écologie comprennent cependant à la fois des dynamiques lentes et rapides, comme la croissance et la reproduction d'une population de plante annuelle. Dans cette situation, les deux approches de modélisation sont inadéquates pour correctement représenter l'ensemble des dynamiques à l'œuvre (par exemple, la croissance en temps continu des plants et la survie hivernale en temps discret des graines). Les modèles hybrides sont conçus pour être capables de représenter, à l'intérieur d'un même modèle, les dynamiques lentes et rapides (Donohue & Piironen, 2016; Mailleret & Lemesle, 2009). Les dynamiques lentes comme la croissance ou la prédation sont décrites en continu à l'aide d'équations différentielles alors que les dynamiques rapides comme la migration ou les changements de saison ont lieu à la manière d'un interrupteur (« switch »). Dans l'exemple précédent, un modèle hybride définirait d'abord une fonction pour la croissance de la population d'annuelle dans le temps. Une condition serait par la suite définie (par exemple la fin de la saison de croissance) et la réalisation de celle-ci conduirait à l'évaluation de l'interrupteur, c'est-à-dire de la dynamique discrète (ex. : survie hivernale des graines).

Les systèmes hybrides permettent ainsi de diviser le système en plusieurs états et interrupteurs, chacun ayant leur propre dynamique et condition de transition. Les modèles dits hybrides ou semi-discrets sont très flexibles dans leur composition et il est difficile de trouver une définition stricte. Les modèles proposés par Hutchisson et al., (2020) et Pachepsky, Nisbet et Murdoch (2008) ont la caractéristique de définir un ou plusieurs états et des transitions (dans le cas d'un modèle avec seulement une transition, on utilise parfois le terme « *pulsed differential equation* »). Cette approche de modélisation par état (aussi appelé régime) rejoint aussi les méthodes d'analyse de série temporelle à l'aide de modèles TAR (« *Threshold Autoregressive* ») qui ont inspiré beaucoup de travaux sur la saisonnalité dans les cycles de population de micromammifère. Dans le cadre du présent mémoire, nous décrivons un modèle hybride comme

un système dynamique avec interruption de l'intégration lors des changements de saison couplée d'un changement d'état avec structures et paramètres spécifique aux états.

Dans un contexte saisonnier, les modèles hybrides offrent l'opportunité de décrire la dynamique du système pour chacune des saisons. Ainsi la présence saisonnière d'un prédateur peut facilement être modélisée avec une approche par modèle hybride comme proposé par le modèle de Hutchison et al. (2020). L'approche de modélisation hybride, sous la nomenclature de modèle semi-discret, est présente depuis longtemps, mais ne semble pas avoir autant percé en écologie que les autres approches plus classiques de modélisation (Beverton & Holt, 1993; Mailleret & Lemesle, 2009). Pourtant, l'approche hybride présente beaucoup de potentiel pour l'étude des dynamiques complexes en écologie telles que les systèmes saisonniers ou ceux sans équilibre stable (Akhmetzhanov et al., 2011; Singh & Emerick, 2021).

1.1.5. Systeme d'étude de l'île Bylot

Dans ce projet, j'utiliserai comme modèle d'étude la dynamique des populations de lemmings observée à l'île Bylot, Nunavut, Canada (73°N, 80°W). Le paysage de l'île Bylot est composé, en ordre décroissant d'abondance, de toundra mésique sur les pentes douces et plateaux, d'un mélange de polygones de toundra et de milieux humides dans le bas des vallées glaciaires et de toundra xérique sur les pentes abruptes et les sommets des montagnes (Gauthier et al., 1996). La végétation des milieux humides est dominée par quelques espèces de graminoides tels *DuPontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri* et *Carex aquatilis* ainsi que des mousses alors qu'on retrouve un assemblage de saules rampants (*Salix arctica*), d'herbacées (*Cassiope tetragona*, *Arctagostis latifolia*), de mousses et de lichens dans les milieux mésiques et xérique (Gauthier et al., 1996).

On retrouve sur l'île deux espèces de lemmings sympatriques soit le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*). Le lemming brun est l'espèce dominante dans les milieux humides et la dynamique de la population est caractérisée

par de forts pics de densité (jusqu'à 10 lemmings à l'hectare) aux 3 à 4 ans suivis d'effondrement rapide. Le lemming variable est généralement présent en plus faible densité et tend à se synchroniser avec les fluctuations de population du lemming brun (Fauteux et al., 2015; Gruyer et al., 2008, 2010). Les lemmings sont des herbivores résidents qui creusent l'hiver des réseaux de tunnels sous la neige pour se déplacer (Poirier et al., 2019) et construisent des nids d'herbacés pour se protéger du froid et se reproduire (Domine et al., 2018; Fauteux et al., 2015). La seconde espèce d'herbivore en importance sur l'île est la grande oie des neiges (*Anser caerulescens*), que l'on retrouve en colonie nicheuse sur la plaine sud de l'île en été seulement.

Les principaux prédateurs des lemmings présents sur l'île sont le renard arctique, le harfang des neiges, le labbe à longue queue et l'hermine. Le renard arctique est un prédateur résident à l'année sur l'île qui chasse le lemming été comme hiver. Même lorsque les lemmings sont sous un couvert de neige, les renards arrivent à les atteindre en creusant à travers le manteau neigeux, mais plus difficilement (Bilodeau et al., 2013). Malgré la difficulté d'accès aux lemmings en hiver, la présence de glace de mer offre au renard la possibilité de compléter leur diète hivernale avec des ressources marines (Roth, 2002; Tarroux et al., 2012). Les couples de renard sont très territoriaux ce qui limite leur nombre présent sur l'île (Lai et al., 2017; Rioux et al., 2017; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996). La densité de renard n'est donc pas affectée par la cyclicité des lemmings, c'est plutôt la taille de la portée et le succès de reproduction qui sont fortement liés à la phase du cycle (Chevallier et al., 2020; Samelius et al., 2011).

Contrairement au renard, la densité de harfang présent dans le système est intimement liée à la saison et à la phase du cycle. On retrouve les harfangs sur l'île seulement lors des étés où la densité de lemming en pic est supérieure à ~2 lemmings/ha (Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). Lorsque la densité de lemming au printemps n'est pas suffisante sur l'île, ces prédateurs nomades s'installent ailleurs dans l'Arctique pour nicher (Therrien, Gauthier, Pinaud, et al., 2014). En effet, la grande capacité du harfang à se déplacer lui permet de sélectionner chaque été un site à haute densité de lemming pour nicher (Therrien, Gauthier, Pinaud, et al., 2014). Les harfangs sont des prédateurs spécialistes du lemming et capturent un nombre

impressionnant de lemmings lors de la période de nidification (Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). À cause de leur taux de consommation élevé de lemming pendant l'été, le harfang (mais aussi les Strigidés en général) est vu comme un acteur important du cycle des lemmings (Gilg et al., 2006; Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014; Tyson et al., 2010). Tout comme le renard, le succès et la taille de la nichée chez le harfang sont aussi dépendants de la densité de lemming (Gilg et al., 2006).

Le deuxième prédateur aviaire en importance dans la dynamique du cycle du lemming est le labbe à longue queue. Ces oiseaux associés aux mers de l'hémisphère sud migrent annuellement dans l'Arctique pour y nicher pendant l'été (Seyer et al., 2021). Tous comme le harfang, les couples de labbes nichent seulement lorsque la densité de lemming est suffisamment élevée; leur seuil dans la densité de lemming serait cependant moins élevé que les harfangs. Quand la densité de lemming est insuffisante, la population de labbe quitte l'écosystème terrestre tôt au printemps pour retourner s'alimenter l'été dans l'écosystème marin. Dans d'autres systèmes, les labbes adultes non reproducteurs restent dans le système tous l'été en tant que « floaters » (Barraquand, Høye, et al., 2014). Les couples de labbes sont territoriaux et préfèrent nicher dans les habitats de prairies humides/mésiques (Seyer et al., 2020), ce qui pourrait limiter le nombre de labbes nichant lors des années de pic de lemming. La plus petite taille du labbe, leur régime alimentaire complétement d'arthropode et leur préférence pour les lemmings de plus petite taille (Seyer et al., 2020) font que le labbe est vu comme un prédateur d'une importance modérée dans le cycle des lemmings.

Le dernier des quatre principaux prédateurs du lemming observé sur l'île Bylot est l'hermine. Détecté lors des pics de densité de lemming et lors du déclin de la population, il n'est pas clair encore si l'hermine quitte le système, s'éteint ou persiste à une densité indétectable quand la population de lemming s'effondre. Puisque l'hermine est un prédateur furtif et évasif, il est difficile de suivre leur densité de manière rigoureuse. On note dans l'Arctique à la fois des systèmes où l'hermine serait détectée tout au long du cycle (Gilg et al., 2006) et d'autre où on observe une extinction locale (Sittler, 1995). Cette fluctuation dans les observations d'hermine

fait qu'on lui attribue généralement une dynamique à réponse numérique décalée par rapport à la densité de lemming (Gilg et al., 2006). Cependant, il n'est pas clair si cette réponse décalée est généralisable à tous les systèmes (Sundell et al., 2013). La capacité de l'hermine à chasser le lemming sous la neige et dans les tunnels ainsi que son comportement de « surkilling » font de l'hermine un prédateur très intéressant à caractériser dans un modèle. Dans les modèles prédateurs-proies de lemmings ou campagnol, la présence de l'hermine est souvent vue comme une condition essentielle pour obtenir une dynamique cyclique (Gilg et al., 2003; Hanski et al., 1991).

En plus de ces quatre principaux prédateurs, on retrouve entre autres dans le système la buse pattue (*Buteo lagopus*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), le grand corbeau (*Corvus corax*), la grue du Canada (*Grus canadensis*) et le labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*; Gauthier et al., 2011), tous des prédateurs d'importance secondaire.

1.2 Objectifs

L'alternance des saisons et les adaptations que les espèces ont développées face à la saisonnalité des écosystèmes peuvent entraîner des conséquences importantes sur la dynamique des réseaux trophiques (Levy et al., 2016; Taylor, White, et al., 2013; White & Hastings, 2020). L'effet de la saisonnalité sur les interactions prédateur-proie a été étudié à travers différents cadres d'analyses mathématiques, statistiques et empiriques. Or, il est nécessaire de développer des outils simples et reliant ces trois approches de l'étude de la saisonnalité puisque la saisonnalité et les adaptations des espèces à celle-ci sont difficiles à intégrer dans la structure des modèles. Le système prédateurs-proies du lemming est un exemple particulièrement fort puisque les adaptations saisonnières des espèces sont évidentes, mais causent des changements abrupts dans la dynamique du système. Les efforts de modélisation ont donc dû prendre en compte ces adaptations saisonnières pour raffiner la compréhension de ce système cyclique. Ce système biologique est donc un excellent candidat pour réfléchir à une approche de modélisation qui

intégrerait les connaissances mathématiques, statistiques et empiriques dans un cadre de modélisation simple.

Pour relever ce défi, la modélisation par système hybride se présente comme un outil prometteur pour représenter de manière simple les dynamiques complexes des écosystèmes saisonniers et intégrer les avantages des études de modélisation précédentes en un cadre d'analyse simplifié. De plus, cela pourrait fournir un modèle de base pour étudier la dynamique complexe des écosystèmes saisonniers. Les modèles hybrides ont l'avantage de pouvoir combiner facilement les mécanismes développés par les approches de modélisation précédentes (Gilg et al., 2003; Hutchison et al., 2020) soit l'interruption de l'intégration et les états avec équations et paramètres spécifiques. Ces modèles répondent élégamment à deux enjeux de la modélisation prédateur-proie des écosystèmes fortement saisonniers comme l'Arctique : la représentation explicite de la saisonnalité et du mouvement. Pour plusieurs espèces arctiques, la dynamique populationnelle ne peut être décrite sans processus de mouvements et de dispersion (Goltsman et al., 2019; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996) ce qui nécessite une représentation explicite du mouvement dans la modélisation. Ensuite, le grand contraste entre les saisons en Arctique a façonné le comportement et les stratégies des espèces arctiques par, entre autres, des changements dans les taux vitaux. Par leur structure en état et transition, les systèmes hybrides offrent une solution astucieuse pour intégrer le mouvement et les changements dans les taux vitaux.

Pourtant, les modèles hybrides ou semi-discrets restent encore peu utilisés en écologie et leur utilité largement méconnue (Mailleret & Lemesle, 2009). L'objectif de ce projet est de proposer et de paramétrer un modèle prédateur-proie pour le système lemming qui intègre les adaptations saisonnières des acteurs du système à l'aide d'une structure hybride pour rallier les différentes approches dans l'étude de la saisonnalité des systèmes prédateur-proie.

Il s'agira de démontrer à l'aide de ce modèle qu'il est aisé de modéliser des systèmes complexes, comme la relation cyclique et fortement saisonnière du système lemming, à l'aide d'une

structure de modélisation hybride. Pour ce faire, le modèle proposé s'inspirera des connaissances empiriques du système pour proposer une structure mathématique simple, mais rigoureuse, et qui est compatible avec la paramétrisation statistique développée dans la tradition des modèles autorégressifs. En effet, la structure du modèle devra être suffisamment complexe pour reproduire adéquatement les adaptations du lemming et de ses prédateurs à la saisonnalité, mais assez simples pour que les équations soient facilement paramétrables.

Pour démontrer la pertinence d'une structure de modèle complémentaire aux équations prédateur-proie classiques, il faudra évaluer les résultats et les comportements obtenus avec le modèle proposé avec ceux obtenus à l'aide d'autres approches de modélisation du cycle des lemmings. Ainsi, le premier sous-objectif de l'étude est de confirmer, à l'aide du modèle proposé, les résultats obtenus par d'autres études de modélisation du système prédateur-proie des lemmings. Le principal résultat est que la modélisation du système permet l'apparition d'une dynamique cyclique. Ainsi, le modèle proposé devra répondre aux questions suivantes :

- La structure du modèle proposé, une fois paramétré, permet-elle l'apparition de cycles similaire à ceux observés sur l'île Bylot ?
- Si oui, quelles sont les conditions sous lesquelles la dynamique cyclique apparaît ?

Il est reconnu que la dynamique observée des populations de lemmings dans l'Arctique canadien est plus complexe que celle des cycles limites obtenus par les équations prédateurs-proies classiques. Comme soutenu par les modèles de Gilg et al. (2003) et de Hutchison et al. (2020), l'inclusion du mouvement et de la saisonnalité permettent d'obtenir une dynamique de population très proche de celle observée dans le système naturel. Il est attendu qu'avec le modèle proposé, un assemblage de différents prédateurs soit nécessaire pour reproduire la dynamique cyclique du système lemming. Par extension, il est attendu qu'un assemblage de différents prédateurs ayant des réponses différentes, mais complémentaires à la saisonnalité soit nécessaire pour reproduire les cycles observés dans la population de lemmings de l'île Bylot.

Enfin, pour évaluer la pertinence des modèles hybrides dans l'étude de la dynamique des réseaux trophiques, il faudra aussi que le modèle proposé soit capable d'apporter de nouvelles perspectives vis-à-vis la cyclicité du système prédateur-proie des lemmings. Ainsi, le second sous-objectif de l'étude est de déterminer ce que l'on apprend de nouveau avec ce modèle sur le rôle des adaptations saisonnières des acteurs du système prédateur-proie des lemmings.

1.3 Méthodologie sommaire

1.3.1. Dérivation du modèle

Ce qui différencie les modèles hybrides des autres approches de modélisation est la présence des états et des transitions (interrupteurs ou « *switch* ») dans un cadre d'équations différentielles. Ainsi, il est possible de définir différents états et de leur attribuer chacun une dynamique propre. La transition entre un état et le suivant se fait de manière instantanée lorsque des conditions externes ou propres aux variables internes du modèle sont atteintes. Le modèle proposé pour la dynamique des lemmings est composé de trois états différents : hiver, été à basse abondance de lemming et été à haute abondance de lemming. Pour chaque état, la dynamique de la population de lemming est décrite par une équation linéaire qui représente la croissance exponentielle de la population de lemmings et la consommation par leurs prédateurs via des taux d'attaque linéaires. À l'intérieur de chaque état, la valeur des paramètres change pour refléter les adaptations aux densités variables de la proie (lemming) et aux changements de saison. Pour compléter la structure du modèle hybride, il reste alors à définir les conditions menant à une transition. Pour l'interrupteur saisonnier, la fin d'une saison déclenchera un basculement du système vers l'état de la saison suivante.. Un seuil dans la densité estivale de lemming est utilisé pour distinguer les deux états d'été. Ces seuils sont prédateurs spécifiques de sorte qu'il existe plusieurs assemblages de prédateurs possibles. Cette séparation estivale en plusieurs états permet de représenter les adaptations des prédateurs aux variations de densité de lemming, comme le comportement nomade dans la reproduction du harfang.

Le modèle proposé décrit la dynamique de la population de lemming à l'intérieur d'une année, mais est intégré et simplifié pour décrire la dynamique d'une année (n) à l'autre (n+1). De cette manière, la forme finale du modèle est :

$$L_{(n+1)} = \begin{cases} R_1 L_n, & L_{(n)} < L_i^*, \\ R_2 L_n, & L_{(n)} \geq L_i^*, \end{cases} \quad \text{Éq. 1.3}$$

dans laquelle les paramètres R représente la croissance (ou le déclin) réalisée à l'intérieur d'une année. Le choix du taux de croissance à utiliser pour une année n dépend alors de la densité de lemming au début de l'été (L_n) puisque l'on définit l'été comme la première saison de l'année. La différence entre les deux taux de croissance provient des deux états différents que peut prendre le système pendant l'été. Puisqu'il n'existe qu'un seul état d'hiver (mais voir section 1.3.2.1 pour des détails sur l'hermine), le système à trois états se simplifie en seulement deux états (Fig. 1).

Il est intéressant de noter la ressemblance de la structure proposée avec des modèles TAR qui ont été utilisés pour décrire la densité-dépendance des populations de micromammifères cycliques (surtout avec les campagnols) à l'intérieur des saisons et des phases du cycle.

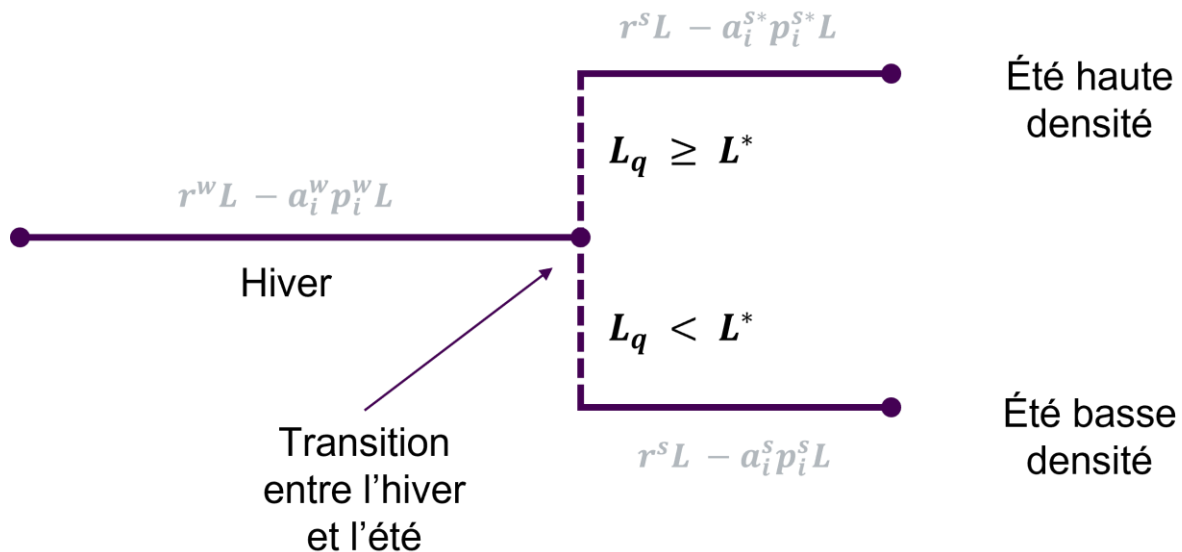


Figure 1. Schématisation du système d'équations hybride présente à l'Équation 1.3. À la fin de l'hiver (q), la densité de lemming est évaluée par rapport au seuil L^* . Si la densité est plus grande ou égale au seuil, le système utilise la dynamique à haute densité. Sinon, le système tombe dans l'état d'été à basse densité. À la fin de l'été, le système retourne vers la dynamique hivernale dont la densité initiale sera celle de la fin de l'été.

La dérivation du modèle est expliquée de manière plus complète et technique dans le chapitre 2.

1.3.2. Paramétrisation du modèle

La structure du système d'équations permet de paramétrer le modèle en utilisant deux méthodes indépendantes. La première méthode est dite « mécanistique » (et déterministe) puisqu'elle reconstruit les taux de croissance de l'Éq. 1.3 en retrouvant chacun des paramètres initiaux (taux de croissance, taux d'attaque, densité des prédateurs). La seconde approche est dite « phénoménologique » (et stochastique) puisque les taux de croissance ont été dérivés à partir de la série temporelle de densité de lemmings observée à l'île Bylot. Pour chacune des deux méthodes, le modèle a été paramétré pour chaque couple prédateur-lemming afin d'analyser

l'effet de chaque espèce de prédateur sur la dynamique des lemmings. Par la suite, des modèles d'assemblage de prédateur ont été faits en utilisant les assemblages qui ont été observés à l'île Bylot.

1.3.2.1 Paramétrisation mécanistique

Trois types de paramètres composent l'approche mécanistique : le taux de croissance de la population de lemming, les taux d'attaque des prédateurs et la densité de prédateur. Ces taux ont été déterminés pour chaque espèce et état dans lequel on les retrouve.

Le taux d'attaque des prédateurs est présenté dans la structure du modèle comme une réponse fonctionnelle linéaire. L'absence de saturation des prédateurs est supposée à l'intérieur de chaque état. Une non-linéarité existe cependant quand les trois états sont considérés ensemble. C'est-à-dire que le changement d'état ou de saison crée une discontinuité qui apporte cette non-linéarité dans les taux d'attaque. Les taux d'attaque ont été estimés à partir des besoins énergétiques (Legagneux et al., 2012) et d'un taux d'attaque mécanistique construit pour le renard à notre site d'étude (Beardsell et al., 2021).

La densité moyenne des prédateurs pour chacun des états a été mesurée avec les données de suivis à long terme des prédateurs sur l'île. (Berteaux, 2020; Gauthier et al., 2020; . Puisque les hermines peuvent suivre les lemmings dans les terriers, la densité d'hermine pendant l'hiver est considérée être la même que celle pendant l'été précédent, créant ainsi un état d'hiver spécial « à haute densité » pour ce prédateur. Cette façon de procéder est une manière de reconnaître la possibilité d'une dynamique avec délais chez l'hermine.

1.3.2.2 Paramétrisation phénoménologique

Le principe de l'approche phénoménologique est d'estimer l'effet de la présence de chaque prédateur directement sur la croissance réalisée de la population de lemming chaque année. Il

s'agit en fait d'estimer la valeur des R pour chaque couple prédateur-lemming. La valeur des R a été estimée statistiquement en mettant en relation la croissance annuelle observée de la population de lemming et une série temporelle de présence/absence de chaque prédateur. La croissance de la population de lemming a été mesurée à partir de densité obtenue par trappage mortel (entre 1993 et 2003) et trappage vivant (entre 2004 et 2019). La série temporelle de présence des prédateurs a été obtenue en discrétisant les séries temporelles d'abondances de chacune des espèces.

Le détail des méthodes de la paramétrisation mécanistique et phénoménologique sont présentés dans le chapitre 2.

L'analyse de la dérivation mathématique du modèle et les résultats des paramétrisations mécanistiques et phénoménologiques sont décrits dans le deuxième chapitre de ce mémoire. Le troisième chapitre présente une discussion générale et un retour critique sur la recherche.

CHAPITRE 2

SIMPLE SEASONAL SWITCHES IN FOOD WEB COMPOSITION UNVEIL THE COMPLEXITY OF AN ARCTIC PREDATOR-PREY SYSTEM

par

Gabriel Bergeron, Gilles Gauthier, Frithjof Lutscher, Pierre Legagneux, Dominique Fauteux, Joël Bêty, Dominique Berteaux et Dominique Gravel

2.1 Mise en contexte et contribution des auteurs

Les interactions trophiques, comme la compétition, la prédation ou le mutualisme, sont souvent dépendantes des conditions environnementales de l'écosystème. L'alternance des saisons, la saisonnalité, peut avoir un impact significatif sur la force et la réalisation des interactions entre les espèces, ce qui a un impact sur la dynamique de l'écosystème. Cependant, l'étude des systèmes saisonniers, et particulièrement les études de modélisation, se bute à un obstacle important : la saisonnalité complexifie la dynamique de l'écosystème et les modèles utilisés pour la représenter. Il a été proposé qu'une approche de modélisation hybride (ou semi-discrète) serait une méthode pour simplifier la représentation des systèmes complexes, comme ceux qui subissent une forte saisonnalité. Dans ce projet, nous cherchons à évaluer la pertinence d'une approche de modélisation hybride dans les systèmes saisonniers. Pour ce faire, nous construisons et paramétrons un modèle hybride pour le système prédateur-proie cyclique et hautement saisonnier du lemming retrouvé en Arctique. Pour déterminer l'utilité de l'approche hybride à comprendre les systèmes complexes, nous étudions la capacité de notre modèle à reproduire la dynamique cyclique des lemmings observée à l'île Bylot (Nunavut, Canada) et évaluons si le modèle permet de mieux comprendre les forces qui régissent la dynamique du système.

L'article qui suit est écrit sous format court puisqu'il sera soumis au journal *Nature Ecology & Evolution*. La motivation du projet provient de mon directeur, Dominique Gravel, et de mon co-directeur, Gilles Gauthier. La structure du modèle et la dérivation des équations ont été réfléchies de manière conjointe par Frithjof Lutscher, Dominique Gravel et moi-même. Mes principales

contributions sont la revue de littérature, la paramétrisation et l'analyse des résultats, la représentation de ceux-ci en figures et tableaux et l'écriture du manuscrit. Dominique Gravel, Gilles Gauthier et Frithjof Lutscher ont contribué à réviser la paramétrisation, l'analyse des résultats ainsi que les versions préliminaires du manuscrit. Pierre Legagneux, Dominique Fauteux, Joël Bêty et Dominique Berteaux ont offert leurs commentaires et leurs expertises du système lors du design du modèle et de sa paramétrisation. Ils ont aussi contribué à l'acquisition des données en plus de réviser le manuscrit.

2.2 Abstract

Life has evolved different strategies to deal with, if not to take advantage of, seasonal constraints that are emblematic of boreal and arctic biomes. However, ecological theories often ignore these seasonal changes for tractability or simplicity. Hybrid dynamical models have been proposed as an efficient way to represent seasonal adaptations of species where switches in food web compositions account for species migrations and predator movements. Here, we use the highly seasonal and cyclic dynamics of lemmings commonly found in the Arctic to showcase the utility of hybrid models. This simplified representation of community dynamics not only eases the analytical study of conditions leading to cycles, but also facilitates parameterization with empirical data. We find that seasonal switches, accounting for the onset of reproduction of resident predators and the movement of mobile predators in and out of the system drive cyclic fluctuations in lemming abundance. Our empirical investigation also reveals that each predator alone does not reduce lemming growth rate enough to drive population cycles, which suggest that the predator community as a whole is responsible for the cyclic dynamics. This situation arises because each predator has unique adaptations to seasonality and impacts the dynamics in different but complementary ways. Our results have important implications for food web theories because they indicate that a change in the relative duration of winter and summer conditions, along with a change in the mobility of predators, can profoundly impact food web dynamics, especially in the Arctic.

2.3 Main

Animals are adapted to tolerate or even benefit from seasonal changes in environmental conditions such as temperature, light, or rainfall. Diversity of these adaptations is impressive, ranging from dormancy to migration and diet change, all of which do not follow the gradual change of the ecosystem state, but rather tend to happen as an abrupt transition in the condition of the organism (McMeans et al., 2015; Pau et al., 2011; Sauve et al., 2020). The particular features of seasonal environments must be considered in ecological theories as they are essential to the persistence of many components of the ecosystem (Chesson, 2000; Chesson et al., 2004; Humphries et al., 2017; Namba, 1984; Sauve & Barraquand, 2020; Sporta Caputi et al., 2020). For instance, a food web model excluding seasonality could not account for hibernation nor migratory behaviors, potentially leading to forced extinctions (Saavedra et al., 2016) and an omission of significant energy flows (Naiman et al., 2002). Yet, the complexity that seasonality brings to model structures has been a significant limitation of their analysis. A key approach recently proposed to escape the trap of complexity in modelling the dynamics of seasonal systems is the use of hybrid dynamical models (Klausmeier, 2010; Tyson & Lutscher, 2016; White & Hastings, 2020).

We sought to demonstrate that hybrid models can be useful and integrating tools to better understand the dynamics of seasonal trophic systems. To do so, we build a hybrid model inspired from the previous approaches used to model microtine cycles where the importance of seasonal forcing in cyclic systems has long been recognized (Gilg et al., 2003; Stenseth, Bjørnstad, et al., 1998). Specifically, we propose and parameterize a new model for the iconic, complex, and highly seasonal lemming cycle. An appealing aspect of this system is its position within a simple trophic network that is extremely variable among seasons. At our study site (Bylot Island, Nunavut, Canada), the trophic structure is composed of two sympatric lemming species (brown lemming, *Lemmus trimucronatus*, and collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*), two resident mammalian predators (arctic fox, *Vulpes lagopus*, and ermine, *Mustela erminea*) and two main migrating avian predators (snow owl, *Bubo scandiacus*, and long-tailed jaeger, *Stercorarius longicaudus*; Gauthier et al., 2011; Legagneux et al., 2012), which is typical of the arctic tundra. Abrupt seasonal changes and high amplitude fluctuations in the density of the brown lemmings, which are more abundant and largely outnumber collared lemmings at the study site (Gauthier et

al., 2013), have shaped predator adaptations. For instance, Arctic foxes switch to a marine-supplemented diet when heavy snowpack hinders their ability to access lemmings (Roth, 2002; Tarroux et al., 2012), and their reproduction is strongly dependent on lemming abundance (Chevallier et al., 2020; Samelius et al., 2011; Tannerfeldt & Angerbjörn, 1996). Snowy owls and long-tailed jaegers also respond strongly as they are virtually absent from the system during winter and during summers of low lemming abundance (Therrien, Gauthier, Pinaud, et al., 2014). Ermines closely track lemming density but are not as affected by seasons as they can hunt lemmings in their snow galleries (Bilodeau et al., 2013; Sittler, 1995). Each predator species shows a unique response that is either driven by season, prey density or both. Across seasons and cycle phases, these adaptations create abrupt transitions in trophic network composition. In turn, this allows defining contrasting network states: winter and summer, and high and low lemming density. Each of these states can be defined by their own dynamics and transition points, which naturally leads to the basics of what constitutes a hybrid modelling approach.

Several decades after the seminal work of Charles Elton (1924), the cyclic dynamics of the lemming system has become an extensively studied phenomenon (Angerbjörn et al., 2001; Domine et al., 2018; Gruyer et al., 2008; Menyushina et al., 2012; Oli, 2019; Watson & Krebs, 1966). Microtine cycle in general actually generated considerable interest and three main approaches were used to study this phenomenon. First, statistical studies described in a phenomenological way the time-series observed, leading to the acknowledgment of the importance of phase and seasonal effects. Second, mathematically inclined ecologists sought to explain the cycles with delayed density-dependence, and they developed mathematical models based on various mechanisms (notably predator-prey and plant-herbivore models). Finally, empiricists designed field experiments to parameterise or falsify these models. To bring together the many valuable insights of these three research traditions we need a simple and flexible modelling framework that allows for a clear feedback loop. The lemming system represent an ideal situation to show the usefulness of hybrid dynamical models in integrating the knowledge derived from the different modelling approach of the microtine cyclic dynamics (e.g. Klemola et al., 2003; Turchin & Hanski, 2001) in a seasonal framework. Moreover, the insights derived from previous seasonal models of the lemming cycle (Gilg et al., 2003; Hutchison et al., 2020) open a path to explicitly

model the seasonal characteristic of the predator-prey relationships within a mathematically simple and general framework.

2.3.1. Modelling approach

We first start with a model for any given lemming-predator pair. We identify three different states to represent adaptations to seasonality: winter, summer of low prey density and summer of high prey density. Within each state, we model the rate of change of the lemming density with differential equations, inspired from classic predator-prey coupled equations. A first term consists of simple exponential growth as no sign of limitation or density-dependence on the prey was observed at our study site (Fauteux et al., 2015). A second term describes predation, with a linear attack rate, which is realistic in our system (Beardsell et al., 2021). Predator density is constant within each state, which allows us to ignore short-term dynamics of predators. Long-term predator dynamics is accounted by changes in presence-absence from one season to another. What differentiates the states is therefore not the structure of equations but rather the values of parameters, all of which are species, season, and prey-phase specific. This grants our model the ability to consider differences between predators within the same simple framework: season-dependent attack rates for foxes, season- and prey-dependent densities for the two avian predators and both season-dependent attack rates and prey-dependent densities for ermines. This state dependency implicitly represents the population wide movement of avian predators to and from the system based on lemming density. This movement differs significantly from the more commonly used diffusive, instantaneous, or individual-based movements (Amarasekare, 2008; Burkey & Stenseth, 1994; Murdoch et al., 2013; Fig. 2A-C).

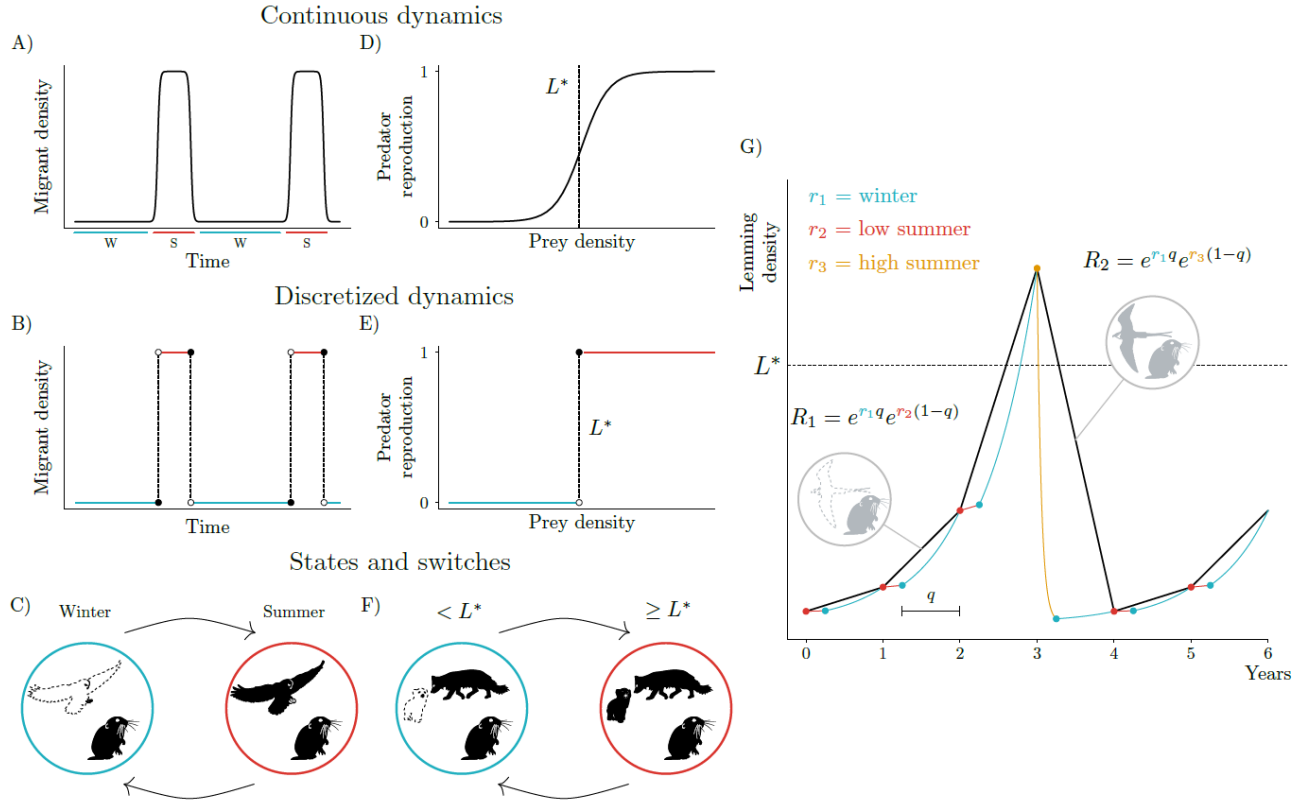


Figure 2. Schematic representation of the lemming predator-prey system formulated in a hybrid model.

For both predator density and attack rate which relate to intensity of its reproduction, the continuous dynamics in relation to season and prey density (A, D; L^* is the threshold in lemming density) can be approximated by a discrete dynamic (B, E). From those discrete dynamics emerge the states and the rule that dictate the switch from one state to another (C, F; white image: predator absent or not reproductive). In our single-predator model (G), the two discrete growth rates (R_1 and R_2) are the integration of the three continuous states (winter, low summer, and high winter) that result from the combination of the seasonal and prey density switch. In the integration, each state is weighted by its length, where q is the winter length. The black line is the prediction from our annual discrete model, colored lines are the prediction from the continuous seasonal growth rates. Right panel (G) illustrate a fictional dynamics of a one lemming-predator pair (here an irruptive breeder, such as the jaeger).

Transitions between ecosystem states happen instantaneously as a simple switch when threshold conditions are met. The end of winter (end of May) triggers a change of state towards summer, and a predator-specific threshold in prey density (denoted L^*) determines whether the system enters the low or high lemming density state. The end of the Arctic summer (end of August) inevitably brings the system to its winter state until the following June (Fig. 2C). Reaching threshold L^* leads to a change in predator density, attack rate or both depending on the species (Fig. 2D-F). Threshold values were estimated from long-term time series of both lemming and predator densities at our study site (Supp. C).

We solve the differential equations in each season and thereby write the model as a discrete-time system that tracks the lemming density (L) from one year to the next (Supp A). Our three-state system is then reduced to two new states: low or high summer year (winter being the same in either case). This create a relatively simple system where the prey dynamics are assessed annually (at the beginning of summer) and are a function of one of two discrete growth rates (R_i); which one to use simply depends on the lemming density (L) relative to the density threshold L^* at the beginning of summer of each year (n subscript; Eq. 2.1; Fig. 2G).

$$L_{(n+1)} = \begin{cases} R_1 L_n, & L_{(n)} < L_i^* \\ R_2 L_n, & L_{(n)} \geq L_i^* \end{cases} \quad \text{Eq. 2.1}$$

In this form, we analytically solve the system to find the conditions needed to achieve cyclic dynamics. When above the threshold (during a high prey density year, hereafter denoted R_2), the growth rate needs to be less than one for the population to crash. In biological terms, this means that mortality inflicted by predators must exceed the prey intrinsic growth rate. Conversely, when below the threshold (R_1), the growth rate needs to be greater than one. If these two conditions are satisfied (i.e., $R_2 < 1 < R_1$), then there is an integer k (see Supp A for description) such that:

$$\frac{1}{R_1^{k+1}} < R_2 \leq \frac{1}{R_1^k} \quad \text{Eq. 2.2}$$

In this case, the system has cycles of mean length of $k + 1$ (Fig. 3). This formalism allows to determine theoretically whether any predator should drive its prey into cyclic dynamics given it has similar adaptations to seasonality and varying prey density.

In its simplified form, our model is closely related to Threshold Autoregressive (TAR) model developed to investigate the density-dependence of cyclic rodent time-series (Barraquand, Pinot, et al., 2014; Pinot et al., 2016; Stenseth et al., 2003). Thus, this framework, derived from the tradition of continuous predator-prey differential equations has the potential to be used to compare and transfer the insight gain with both approaches.

2.3.2. Parameterizing the model

We considered two different and independent ways to parameterize the model. The first consists of a mechanistic approach where i) lemming growth rate, and ii) predator attack rate and iii) predator density for each state are quantified and used to determine the R_i values from the equations of the hybrid model (see supp. Eq. A2). We estimate maximum lemming population growth rate from a two-age class matrix model to account for the significant contribution of young of the year to the reproduction (see details in Supp B). Relying on the literature, we estimate the interval between breeding events at two months (i.e., six litters per year; min 4, max 8) and a litter size of five. (Fauteux et al., 2016; Fuller et al., 1975; R. M. Hansen, 1957; Manning, 1954; Watson & Krebs, 1966). We assume linear attack rates for predator within each state. The slope of the functional responses of the fox is estimated from a linearization of a mechanistic model designed for our study site (Beardsell et al., 2021). For the other predators, attack rates are derived using estimates of individual energetic needs converted to biomass ingested and weighted by the predator diet following the method in Sauv e et al. (2020; see Supp. B). Energetic cost of reproduction, thermoregulation and prey availability are all determinants of attack rate of resident predators (foxes and ermines), and these parameters are hypothesized to change with seasons and lemming density.

We derive mean predator density based on >25 years of annual censuses conducted on Bylot Island using marking, biologging and systematic surveys (Berteaux, 2020; Chevallier et al., 2020;

Gauthier et al., 2013, 2020; Legagneux et al., 2012). We use a proxy of ermine density based on field observations (Bolduc et al., n.d.) due to the difficulty to census this elusive predator. A prior study on Bylot Island estimated peak and crash in ermine densities using the home range of some radio-tagged individuals (Bilodeau, 2013). As ermine can capture lemmings under the snow, we hypothesise that their density is not be dependent on season but only on lemming density. Thus, the ermine density recorded during a summer with high lemming density stays high during the subsequent winter. This mechanism functionally produces a delayed dynamics responses as often observed with small mustelids (Gilg et al., 2006; Sundell et al., 2013). In the model, we use a summer season length of three months, which generally matches the time lemmings are not protected by snow cover and the time avian predators spend on the island breeding.

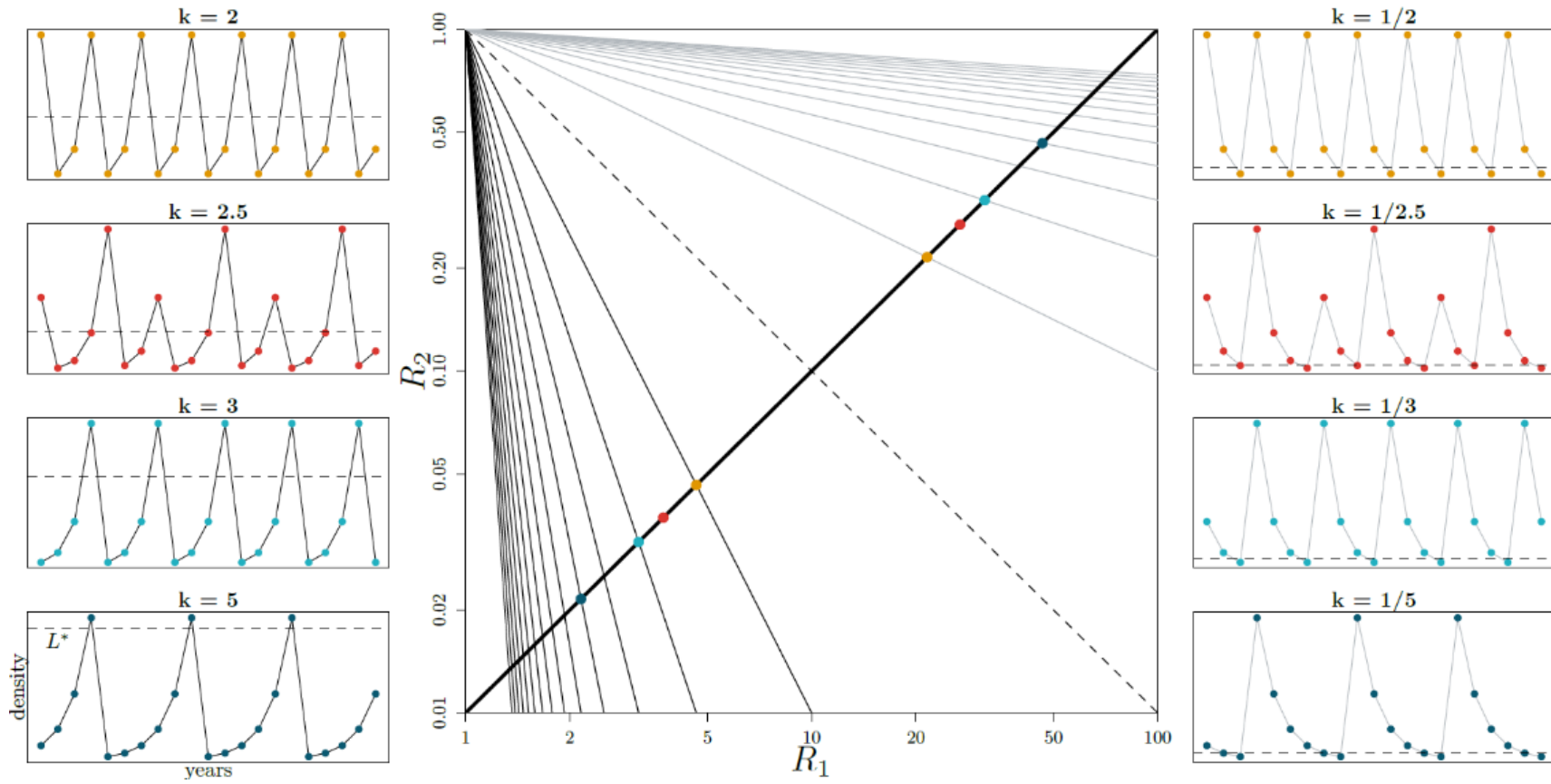


Figure 3. Cycle length as a function of growth parameters R_1 and R_2 .

Center panel – Parameter plane plot of the growth rate under the threshold in lemming density $L^*(R_1, \text{in } X)$ and above this threshold ($R_2, \text{in } Y$). Lines starting from top left show the isocline for different integer values of k ($R_2 = 1/R_1^k$) where the dashed line is $k = 1$ ($k > 1$ below the dashed line). Left and right panels – Time series

simulations of the model with growth rates extracted along the thick diagonal line intercepting the k isoclines. The number of years above or below the threshold L^* (dashed horizontal line on those graphs) is bounded between integer values of k and $k + 1$ when $k > 1$ and the inverse of k and $k + 1$ when $k < 1$.

We parameterized the model for all four predator-lemming pairs. All resulting values of R_2 were above 1 (Fig. 4c and S4), which suggest that predation by any single species alone is not enough to stop lemming growth at high density. This shows in a simple mathematical and visual way that lemming cycles cannot be caused by a single predator.

To validate this result, we parametrized our model using a second independent method. We used a phenomenological approach to directly calculate annual R_i values from the lemming density time series (Gauthier, 2020; Gauthier et al., 2013). We measured annual growth using lemming density in June (the first summer estimate) since the parameters of the simplified model are discrete growth rates on an annual scale (Fig. 4a-b). We then related realized growth rate to the observed predator assemblage over the same time period to isolate the effect of each predator on the growth rate. Predator presence or absence (or, in the case of foxes, their reproductive state) at each time period (Fig. 4a) was assessed using discretized binomial time series based on field data and for years when data on predator status was unavailable, predator assemblage was inferred using predator-specific thresholds in lemming density (L^* , Fig. S5 and S6).

We related the exponential growth rate of lemming to the binomial predator time series (see supporting information C for details). Based on the AIC, the ermine+jaeger and fox+ermine assemblages were those that best explained annual realized growth rate of lemmings although the saturated model with the full assemblage of four predators was a close competitor ($\Delta\text{AIC} < 4$; Table S2). We chose to continue the analysis with the saturated model with all four predators in order to assess the impact of all predators on lemming growth rate.

A convenient feature of the log-link used in the previous analysis (Supp C) is that its inverse function has the same structure as the equations that simplify to the discrete R_i form (Supp. Eq. A5). This means we can use the coefficient of the saturated model and the inverse link function to extract R_i values on the exact same scale as the mechanistic approach, allowing a direct comparison of both methods. Once transformed on the same response scale, the R_i showed that no predator species alone had coefficient values that could bring the lemming growth below one, which is consistent with the mechanistic approach. Estimates of R_i values within each parametrization showed similar relationship (foxes having the higher effect, followed by jaegers,

ermine, and owl) with the phenomenological approach having lower values (Fig. 4c). This underestimation of the mechanistic parametrization could originate from our attack rate estimations, which are based on individual energetic need and likely underestimate the energetic cost of reproduction and food caching or surplus-killing behaviors (Careau et al., 2008; King & Powell, 2006; Samelius et al., 2007; Sittler, 1995). Our choice to simplify the predator dynamic in the mechanistic model can also underestimate the effect of predation on lemming net growth. Uncertainty in intrinsic growth rate of lemmings may similarly contribute to the observed differences between the two parameterizations. Yet, this comparison further supports our contention that predator effect can be replicated in a single presence-absence fashion or through changes in attack rates rather than with complex dynamical equations even if the ecological reality of these interactions is undeniably more complex. More realistic functional responses of predators would probably reduce the difference between the two methods and allow for numerical exploration of interesting model behavior (like chaos and limit cycles), but at the cost of added complexity (Beardsell et al., 2021). Nevertheless, our single-species framework shows that sufficient abrupt seasonality, which leads to synchronous movement and/or diet change, could trigger cycles given right parameter values as previously hinted by TAR modelling studies of the vole cycle (Kausrud et al., 2008; Stenseth, Bjørnstad, et al., 1998). Our two parameterizations show that the intrinsic growth of lemming is much higher than the consumption rate of any predator population alone, which strengthens the previous suggestion that lemming cycles cannot be driven by a single predator species (Gilg et al., 2003).

We pushed further the predator-control hypothesis by asking whether predator assemblages could bring the system into cyclic dynamics as it is generally accepted in the top-down hypothesis (Gilg et al., 2003; Hutchison et al., 2020). We built models for all the different predator combinations observed during the summer at our study site using both the mechanistic and phenomenological approaches. We focussed on estimating the growth (or decline) rate when the presence thresholds for all predators of each assemblage are reached since a necessary condition for the system to be cyclic is that R_2 is below one. The phenomenological approach showed that a cycle is possible when the fox is reproductive and at least one other predator is active in the system (Fig. 4c). The mechanistic approach shows similar results but adds the constraint that two other species need to be present as well. The lowest value of R_2 was obtained with the combination of all four predators

under the phenomenological approach. It showed a decline in lemming density $>90\%$ over one year, which is higher than some observed values, but still apparently insufficient to reproduce the drastic “disappearance” of lemming during crash years in some systems (Andreassen et al., 2021; Turchin & Hanski, 1997). Allowing predator density to vary between years in the mechanistic parameterisation or the addition of density-dependence in the phenomenological approach might result in decline rates closer to what is observed from the sudden disappearance of lemming during crash years.

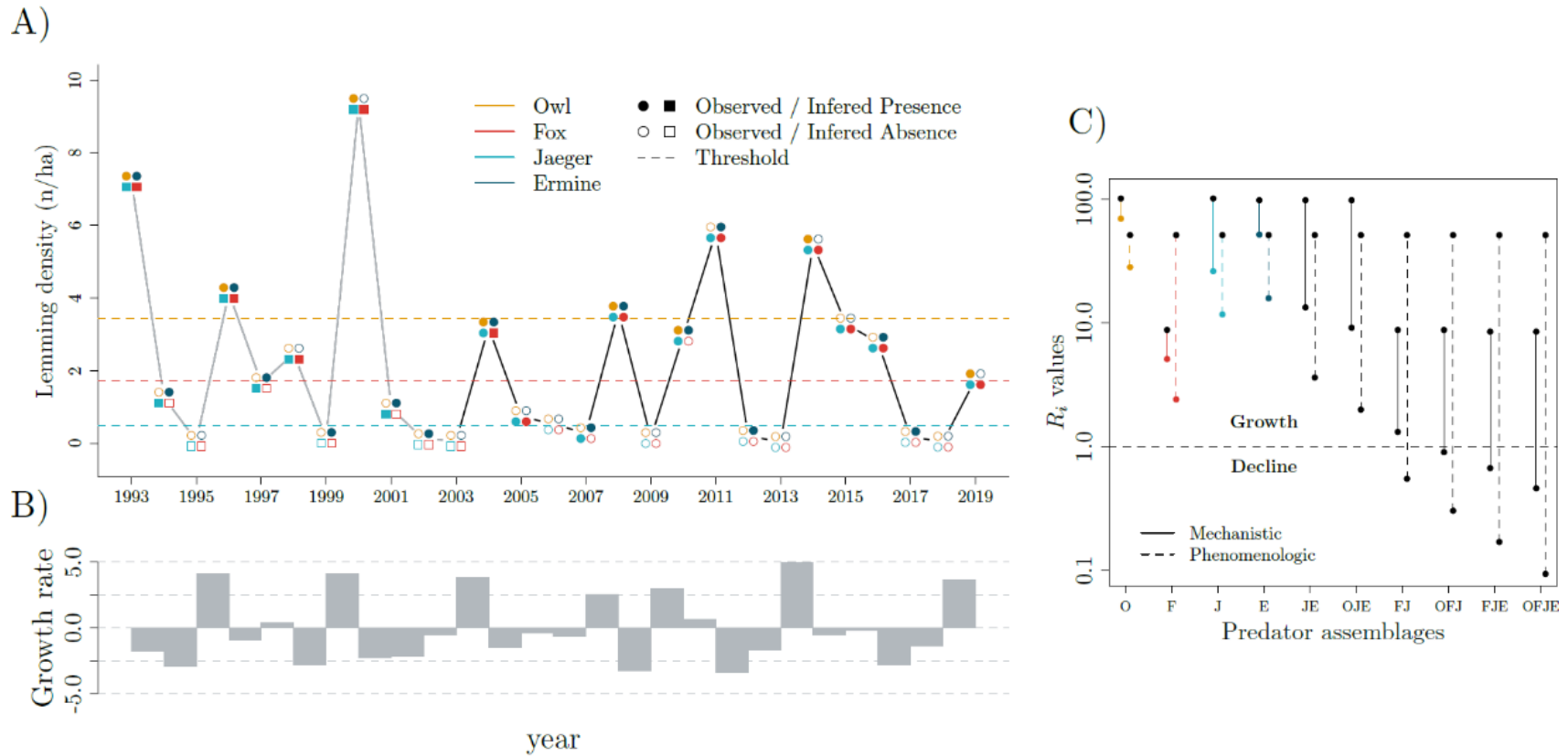


Figure 4. Lemming density (a) and annual exponential growth rate (b) of the observed time series and (c) growth rate prediction for both parameterisation approaches.

Before 2004, lemming abundance was assessed by snap-traps (grey line). Predator status is shown for each year by filled or empty circles (Presence/absence or reproductive/non reproductive for foxes). For years when no field data on status was available, we used the threshold value in lemming density identified for each predator to infer

their status (squares). Dashed horizontal lines shows the threshold L^* for each predator (see Fig. S5 and S6). (c) Comparison of the R_2 values for single predator and predator assemblage of both parametrisation methods. The upper points represent lemming growth in the low predation state R_1 , the lower points represent growth when the threshold of all predators of the assemblage is reached (all predators are present and reproductive). Where the growth rate R_2 is below 1, cyclic dynamics appears. Code for the predator assemblages: O – owl, F – fox, J – jaeger, E – ermine.

We further evaluated the performance of our model by comparing the growth inferred by the two parameterization approaches to the observed time series of annual growth (Fig. 5). Predictions from the phenomenological approach track surprisingly well the observed growth rate despite no density-dependence whereas the mechanistic approach shows a slightly poorer fit as it is unable to reproduce most negative observed growth rates. In some years, both methods predicted positive growth when a decline was observed. This is particularly true for years following the crash of the population (ex.: 2001, 2006 and 2012). When separating the results based on the predator assemblage observed in each year, we see that both approaches overestimate growth when ermines are the sole predator or when it is accompanied by jaegers or reproducing foxes and jaegers (Fig. S7). This difference could be explained by our overly simplified representation of the ermine in the model as it is generally accepted that the delayed numerical response of small mustelids is an important factor contributing to a prolonged low phase (Korpela et al., 2014; Sundell et al., 2013). However, the paucity of empirical data on this species dynamics limits our ability to explore alternative equation structure. Precise population time-series and demographic data on this elusive predator are crucial to generate adequate model structure supported by data. The poor predictive power during years corresponding to the extended low phase and presence of ermines highlights our lack of knowledge about these two aspects of the lemming cycle in general (Andreassen et al., 2021; Krebs, 2011), including at our study site. At very low lemming abundance, accurate density estimates are challenging to obtain and small changes in density have disproportionate impacts on measured growth rates. Estimating predator effects at low density is thus highly impacted by the inaccuracy of our population density estimates. The same is true for parameters related to the predators in the mechanistic approach.

Our results show that an assemblage of predators with different but complementary responses to seasonality and prey density are key to the occurrence of sustained oscillations in lemming density. Growth of the lemming population during winter leading to a summer peak induces a direct breeding response by resident predators and an invasion of the system by mobile predators. Such synchronous population responses across species are easy to incorporate into hybrid models, which offer great potential for studying the effects of migration, predator aggregation and movement in other food web (Brechtel et al., 2019; Hopson & Fox, 2019; McMeans et al., 2015). On the other hand, it also highlights the role of winter and thus of low predation periods in the recovery of

lemming populations. This regular reduction of predation pressure would allow lemming persistence in the system despite a high number of predators during the summer. The intricate relationships between seasonal and prey-density adaptations, and movement of predators appear to shape the lemming cycle, but are, in a broader context, also bound to affect the dynamics of many seasonal systems.

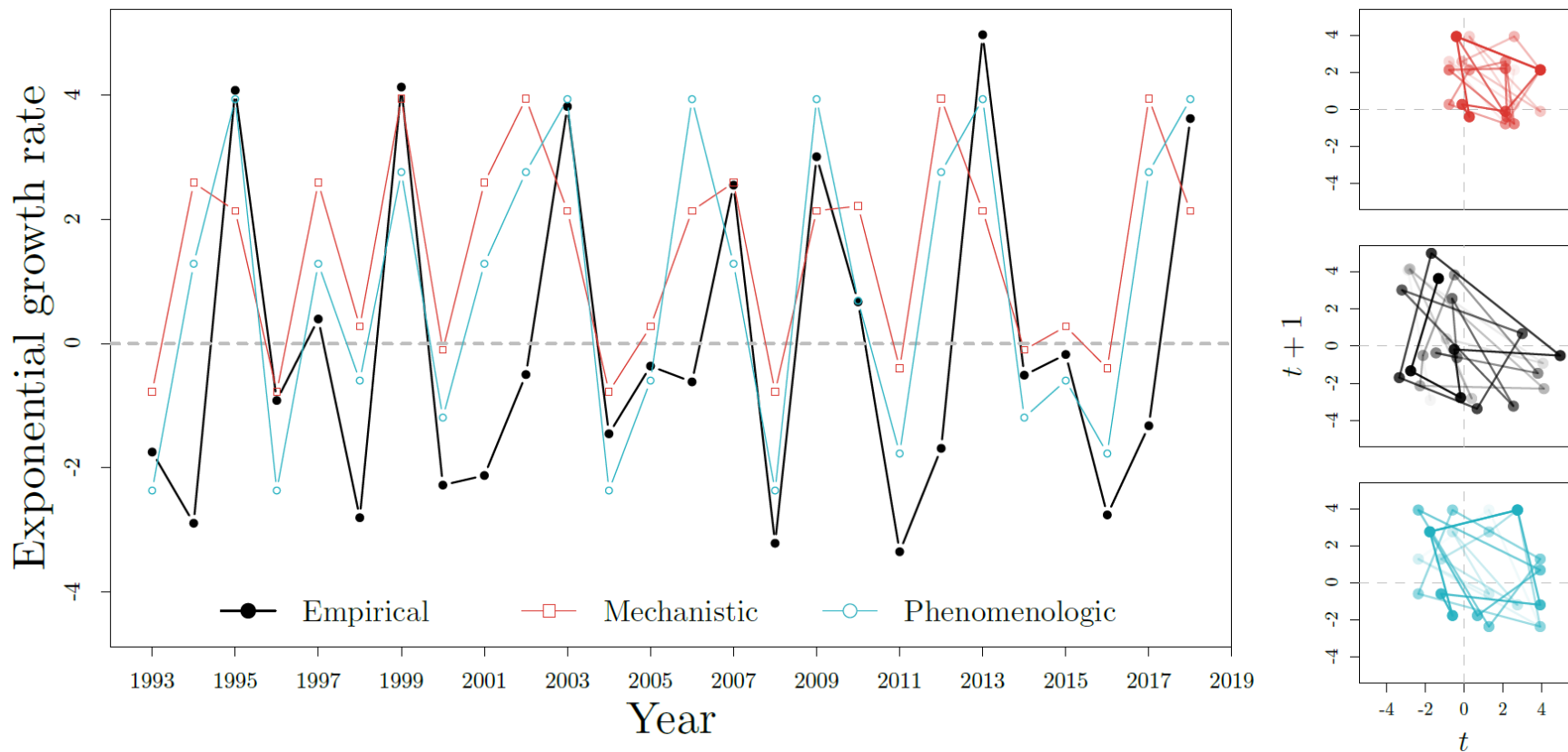


Figure 5. Time series (left) and phase plots (right) of annual exponential growth rates between year t and $t + 1$ of lemming populations observed and predicted by our mechanistic and phenomenological parameterizations based on the predator observed each year at the study site (Fig. 3a).

For the mechanistic parameterization, mean parameter values are used. Predicted time series are built by a “one step ahead” method to avoid error accumulation. A negative value means the lemming population is declining.

2.3.3. Insight from a hybrid seasonal model

Despite bold simplification in the model structure, our results highlight the role of the arctic fox in the lemming cycle as presence of reproducing foxes appears to be a necessary condition to cause a decline of lemming population at high density, In contrast, foxes have long been seen as moderately important generalist predators in previous studies (Angerbjörn et al., 1999; Gilg et al., 2003; Hanski et al., 1991; Turchin & Hanski, 1997). Our results also reduce the importance that was given both to birds of prey and small mustelids as the main drivers of microtine cycles (Graham & Lambin, 2002; Korpimäki et al., 2002; Lambin et al., 2000; Oli, 2019; Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). We suggest that their perceived central role in this dynamic arises because when they enter the system, they add a small but necessary level of predation which pushes the system beyond a tipping point leading to a rapid population decline. As foxes, or other predators such as jaegers, are more common in the system and trigger less noticeable changes in the network composition than these species, their importance might have been overlooked (but see Gilg et al., 2003). More refined and robust conclusions regarding the role of specific predator species in this system could be made using our seasonal approach once improved estimates of some model parameters such as season-specific lemming growth rates or predator functional responses become available. We built and parameterized the lemming model with the goal of investigating whether complexity caused by seasonal adaptations can be simplified using a flexible hybrid framework while still allowing us to extract meaningful knowledge about the study system. When looking at the conditions required for our system to be cyclic, we confirmed that seasonality, a guild of different but complementary predators and simple switches in trophic network composition are key elements to understand the lemming system. The coherence between the two different and independent parameterizations used here strengthens our belief that our hybrid modelling framework capture some key aspects of how the real system works. This confirms the role of both seasonal and prey density related mechanisms (such as aggregative predator response) in the lemming cycle. However, we recognize that our model structure rests on strong simplifications (notably the predator dynamics), which may not be suitable for all seasonal systems. Nonetheless, hybrid dynamical models clearly offer a framework that can bridge insight from the different approaches in population dynamics, while being surprisingly easy to use even when confronted with complex ecological dynamics such as highly seasonal or non-equilibrium

systems (Hastings, 2004; Klausmeier, 2010). As we demonstrated with the lemming system, they also allow the extraction of considerable information about the governing mechanisms of the system. Complex systems do not always have to be modelled with complex sets of equations and ecologists should seek to break down ecological systems into different states to better understand each component and embrace flexible modelling frameworks that bring together established methodological approaches.

2.4 Acknowledgements

Field work for this study was facilitated by the support of the Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada) and of Sirmilik National Park of Canada. This work was also financially supported by (in alphabetic order) the ArcticNet network fo Centre of Excellence, the Computational Biodiversity Science and Services (BIOS²) training program, the Natural Science and Engineering Council of Canada, the Northern Scientific Training Program of Polar Knowledge Canada, the Université Laval and the Université de Sherbrooke. We would also like to thank C. Hutchisson, F. Barraquand and M. Festa-Bianchet for their precious comments on the modelling approach. For their comments and suggestions on the early version of this paper, we would also like to thank Louis Moissan, Mathilde Poirier, Frédéric Letourneux and David Bolduc. We would like to extend our gratitude to the many people who contributed over the years to the fieldwork as well as the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization.

2.5 Supporting information

The model we presented in our paper was built on the idea that the lemming system can be divided into distinct states that are a function of both seasons and prey density. In this supporting information, we explain how the model was derived and analyzed. We also describe in more detail how we derived parameter values in the mechanistic model. Finally, we analyse the output of the different statistical models used for the phenomenological parametrisation.

2.5.1. Supporting information A Mathematical formulation of the single predator model

2.5.1.1 *Deriving the model*

What differentiates hybrid models from other types of models is the concept of *states* (or regimes) and *switches* between these *states*. Hybrid models allow the description of the dynamics of a system using distinct states each having their own set of continuous equations. In this sense, many modelling approaches could fall in the broad category of hybrid model such as piecewise deterministic Markov processes (e.g., Costa, 2016; Genadot, 2014). Here, we restrict our definition to what is commonly referred to as a hybrid model in the literature: a system of one or more clearly defined states with their own slow (continuous) dynamics, paired with time and/or state-dependent deterministic fast (discrete) dynamics acting as switches between states. The transition between states is instantaneous and happens when certain conditions, either internal or external to the system, are met. For our lemming model, we define three different states: winter, summer of low lemming abundance (crash) and summer of high abundance (peak). Within each state, we define a linear equation that describes both lemming growth and predator intake. For the growth term, we use a simple exponential growth without density-dependence as a previous study at our site showed no density effect on population growth (Fauteux et al., 2015 but see Barraquand, Pinot, et al., 2014; Pinot et al., 2016; Stenseth, Bjørnstad, et al., 1998; Stenseth, Chan, et al., 1998 for density-dependence in lemming and vole). The predation term is composed of an attack rate parameter and the predator density. We use simple linear attack rates and constant predator density within each of the states. This method allows us to represent changes in behavior between different states while

keeping the model structure linear and rather simple. For a given predator i within a season j , the lemming density L for a certain state is then described by the following differential equation:

$$\frac{dL}{dt} = r_j L - a_{ij} p_{ij} L, \quad \text{Supp. Eq. A1}$$

where r is the lemming intrinsic growth rate, a the attack rate, and p the predator density. The equation structure remains the same in all states and it is the change in parameter values that differentiates the states. This state approach easily incorporates species adaptations to both seasons and prey density. To build the complete hybrid model, we next need to explicitly describe the conditions that make the system switches between states. For the seasonal switch, the end of one season triggers a change toward the next season state. Within a year, winter is of length q and summer of length $1 - q$. To distinguish the two summer states, we used a predator-specific threshold in lemming density (see Supp. C - Threshold estimation). At the beginning of the summer, the current lemming density is evaluated against the threshold. If the density is equal or higher than the threshold, then the system goes in the high summer state, if not it goes in the low summer state. As the distinction between high and low summer is predator-specific, it allows to accurately model a predator change in behavior due to lemming density. For avian predators, it is a simple way to model both their seasonal migration and their irruptive breeding behavior. However, we note that this instantaneous reaction of predators might not be appropriate for predators with a delayed numerical dynamic as it is often assumed to be the case for small mustelids (but see Mougeot et al., 2019; Sundell et al., 2013). Once taken together, the system with its switches can be written for one predator as:

$$\frac{dL}{dt} = \begin{cases} r^w L - a_i^w p_i^w L, & 0 \leq t < q, \\ r^s L - a_i^s p_i^s L, & q \leq t \leq 1, L_q < L_i^*, \\ r^s L - a_i^{s*} p_i^{s*} L, & q \leq t \leq 1, L_q \geq L_i^*, \end{cases} \quad \text{Supp. Eq. A2}$$

where the superscripts w , s , and s^* stand for winter, low summer and high summer. This equation then describes the continuous dynamics and the switches that happen inside a single year. Before solving the equation to get the dynamics from year to year, we can simplify and rewrite it as:

$$\frac{dL}{dt} = \begin{cases} r_1 L, & 0 \leq t < q, \\ r_2 L, & q \leq t \leq 1, L_q < L_i^*, \\ r_3 L, & q \leq t \leq 1, L_q \geq L_i^*, \end{cases} \quad \text{Supp. Eq. A3}$$

where $r_j = r^j - a_i^j p_i^j$ represents the growth rate of the lemming for a given state in the system. Lemmings are known for their capacity to reproduce under the snow and it is even believed that their reproduction rate could be higher in winter than in summer (Fauteux et al., 2015). This fact, coupled with the general expectation that mortality caused by a given predator should be higher when above its threshold give us this relation between the r_j :

$$r_1 > r_2 > r_3 \quad \text{Supp. Eq. A4}$$

Supp. Eq. A3 describes the lemming dynamics only within a single year. We solve this equation to write a discrete map for how the lemming density changes from the beginning of one summer (n) to the next ($n + 1$). Our equations then go from describing the change within a year to describing the year-to-year dynamics. The equation becomes:

$$L_{(n+1)} = \begin{cases} e^{(r_1 * q)} e^{(r_2 * (1-q))} L_n, & L_{(n)} < L_i^*, \\ e^{(r_1 * q)} e^{(r_3 * (1-q))} L_n, & L_{(n)} \geq L_i^*, \end{cases} \quad \text{Supp. Eq. A5}$$

and, shortened to its simplest form as used in the analysis:

$$L_{(n+1)} = \begin{cases} R_1 L_n, & L_{(n)} < L_i^*, \\ R_2 L_n, & L_{(n)} \geq L_i^*. \end{cases} \quad \text{Supp. Eq. A6}$$

2.5.1.2 Conditions for cyclic dynamics

Supp. Eq. A6 is the one that we used to investigate the lemming cycle. It is composed of two discrete growth rates which are used by the system conditional on the lemming density at time n . From this equation, we can analytically derive the conditions needed for the system with one

predator to be cyclic. Because of the relationship between the r_j in Supp. Eq. A4, we know that $R_1 > R_2$. As R_2 happens when the density is above the threshold, the very first condition is to have $R_1 > 1$ and $R_2 < 1$ (Fig. S1a).

When these conditions are met, the system will be cyclic with a certain period. To derive analytically the period, we first look at the simplest cycle, which is a two-year cycle (Fig. S1b). For this, we need to have one year of increase immediately followed by one year of decrease. This two-year cycle requires that:

$$R_1 R_2 L_i^* \leq L_i^* \quad \text{or} \quad R_2 \leq \frac{1}{R_1} \quad \text{Supp. Eq. A7}$$

A three-year cycle with two years in the low summer state and one year in the high summer state require in turn that (Fig. S1b):

$$R_1 R_1 R_2 L_i^* \leq L_i^* \quad \text{or} \quad R_2 \leq \frac{1}{R_1^2} \quad \text{Supp. Eq. A8}$$

For values that fall in between, i.e., $\frac{1}{R_2} < R_1 \leq \frac{1}{R_2}$, then we get cycles that have at least one and at most two years in the low summer state. It happens that this relation can be generalised for any cycle length > 1 . The equation system of Supp. Eq. A6 will have at minimum k and maximum $k+1$ years below L_i^* if:

$$\frac{1}{R_1^{k+1}} < R_2 \leq \frac{1}{R_1^k} \quad \text{Supp. Eq. A9}$$

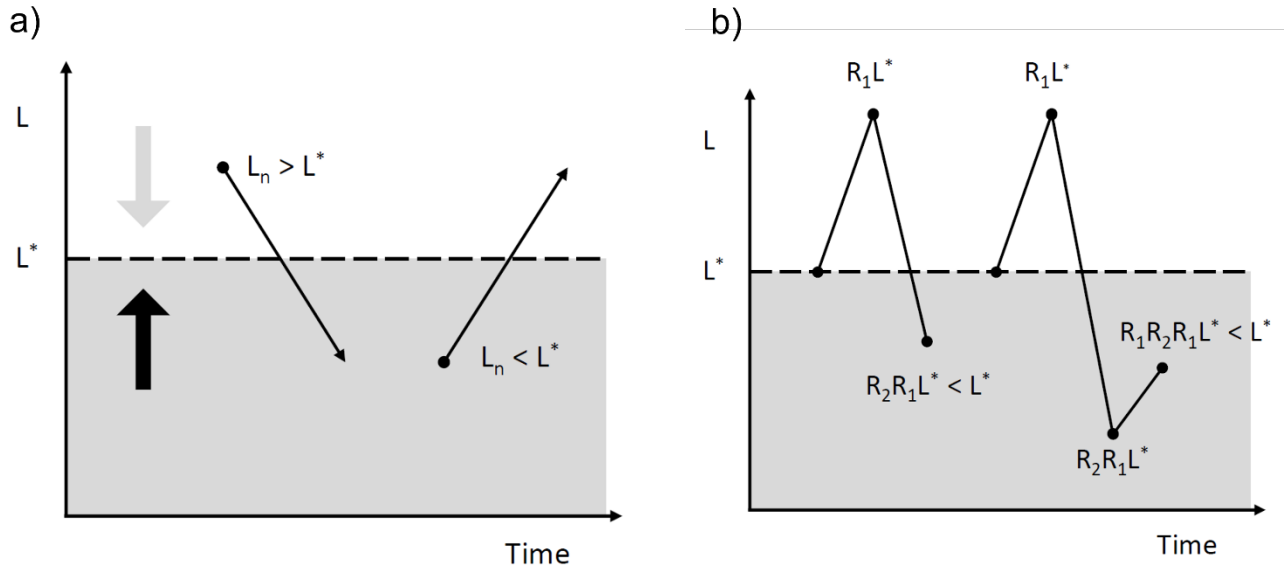


Figure S1. Simple representation of the conditions needed for the system to be cyclic.

(a) When above the threshold (white zone) growth has to be negative (grey bold arrow) and when below the threshold (grey zone), it has to be positive (black bold arrow). (b) Cycle period can be found analytically by the relation between R_1 and R_2 . Example of a two-years cycle (see supp. Eq. A7) and a three-years cycle (see supp. Eq. A8) are illustrated.

In the case where k is a positive integer above 1, the system will have years of increasing density followed by a hard crash. The number of years under the threshold will then equal k and so the cycle length will be of $k + 1$. If on the contrary k is the inverse of any positive integer above 1, then the same rules apply but the cycle are inversed (several declining years followed by a rapid increase). When k is between two integers (or inverse of integers), then the cycle length fluctuates irregularly between the shorter and the longer period (see $k = 2.5$ and $k = \frac{1}{2}.5$ in Fig. 3) with a mean period which equal to $k + 1$. From this relation, it is possible to analytically map the expected cycle length based on only two parameters: annual realized growth rate of the increase and of the decrease phase. It is this relationship that is illustrated in the Fig. 3 of the main text. In Fig. S2, we show the cycle length across the thick diagonal line of Fig. 3. It is interesting to note that both forms of cycle (gradual growth vs gradual decline) are possible in our mathematical structure. This means that a stochastic system could exhibit both type of cycle while still being governed by the same underlying forces.

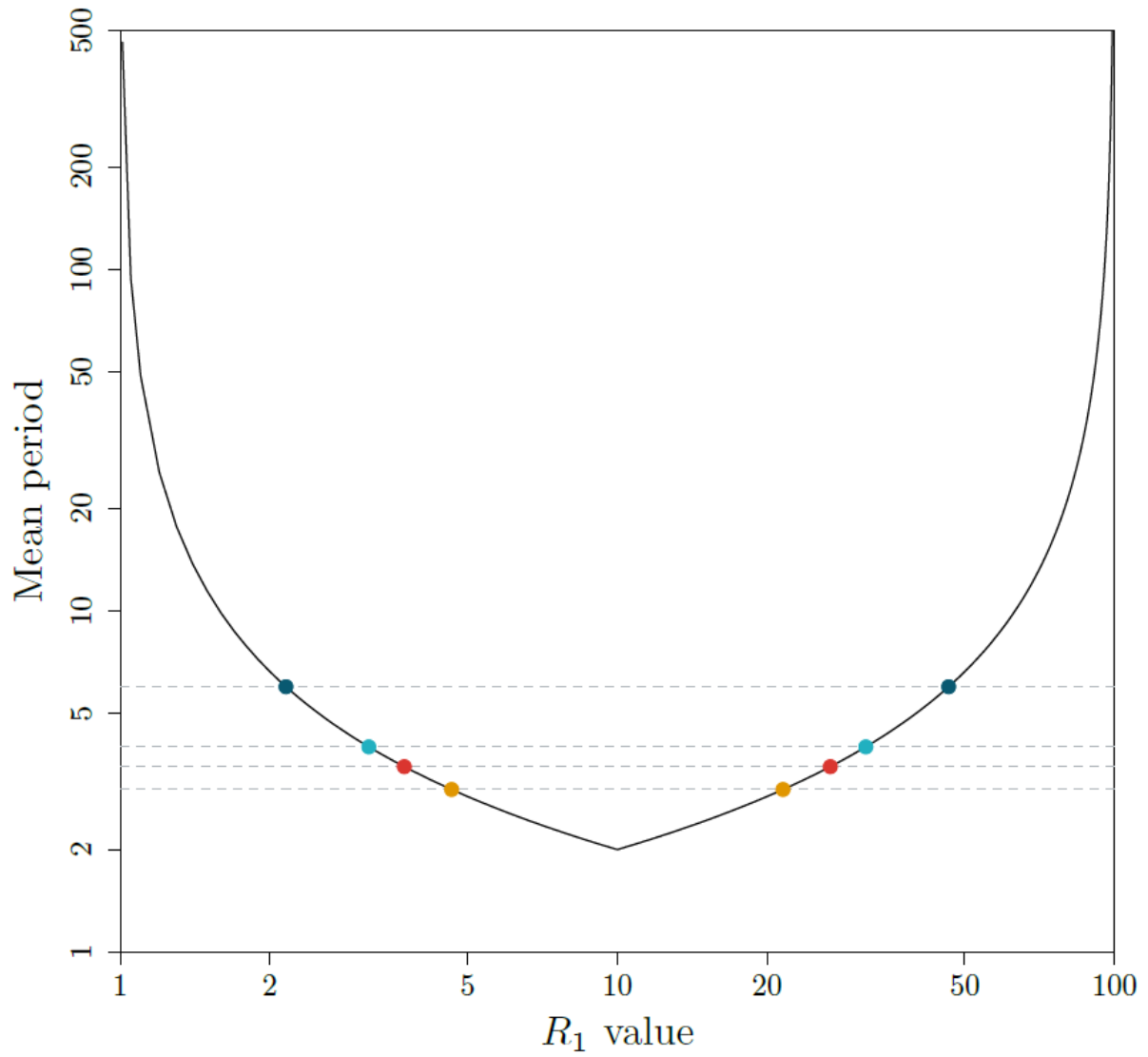


Figure S2. Mean period of cycles in relation to the value of R_1 extracted along the thick diagonal line on Fig. 3.

Color points match the time-series developed along the diagonal line of that figure for various values of parameter k .

2.5.2. Supporting information B Mechanistic approach – estimation of parameters and single predator analysis

2.5.2.1 *Lemming intrinsic growth rates*

Determining the lemming intrinsic growth rate is a difficult task because few empirical values are available and there is no consensus value used in the many lemming populations models produced in the literature (Brown et al., 1980). Our choice to pool the two lemming species also introduced some uncertainty as they may not have the same intrinsic growth rate.

We decided to estimate the intrinsic growth rate of lemmings using a simple matrix model with two age classes (adults and juveniles) because lemmings mature fast, and reproduction of juvenile born earlier in the year can significantly increase the intrinsic population growth rate. In the matrix model, juvenile reproduce one time step after weaning to account for maturing time and possible delay in insemination. We use a pre-breeding census formulation (Cawell, 2001) and assume no mortality at any stage (i.e., survival = 1). From the literature on litter size, gestation time and weaning time (Batzli et al., 1974; Erlinge et al., 2000; Fauteux, Gauthier, Berteaux, et al., 2018; Fuller et al., 1975; R. M. Hansen, 1957; Hasler & Banks, 1975; Krebs et al., 1995; Manning, 1954; Pitelka & Batzli, 2018; Reid & Krebs, 1996; Watson & Krebs, 1966), we estimated a mean number of 5 young per litter (2.5 females assuming equal sex ratio) and a mean number of litters per year of six (minimum 4, maximum 8). The time step of the model was thus two months to account for six litters per year, assuming continuous breeding throughout the year. This interval is close to the sum of gestation and lactation time of pups. The first eigenvalue of the matrix (λ) gives the asymptotic growth rate for a 2-month period (the time-step of the model). For a yearly growth rate, we simply multiply by six. For such model, the matrix would be:

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 \\ S_1 & S_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 2.5 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$$

Where F and S stand for the fecundity and survival of both age class (1 = juvenile, 2 = adults)

To account for possible variations in the mean number of litters per years across Arctic sites, species and years, we adjusted the time-step of the model to correspond to the minimum and maximum number of litters recorded per year (min = 4, time step = 3month; max = 8, time step = 1.5 months). This allowed us to calculate a minimum and maximum intrinsic growth rate around the mean value. The mean annual growth rate value I obtained was 4.62 with minimum and maximum of 3.08 and 6.15. To generate a distribution around the mean growth rate value, we used the minimum and maximum value as 95% confidence interval limits and calculated a standard deviation value based on a normal distribution. We used this distribution to generate parameter values for the mechanistic approach of the single predator model.

2.5.2.2 *Predator attack rates*

In the mechanistic model, predator functional responses (i.e., attack rates) are assumed to be a simple linear relationship. These attack rates are species, season, and prey density specific. For foxes, we linearized the functional responses derived mechanistically by Beardsell et al. (2021). To translate the attack year on the yearly scale, we considered that foxes were actively hunting for 12h each day (Clermont, Woodward-Gagné, et al., 2021) of the year. The attack rate obtained was used for the high summer lemming state. The method to obtain the values for the low summer and winter state is described below.

For the other predator we used individual energetic needs to estimate prey intake rate. We used the Q/B ratio (consumption of prey (biomass) by biomass of predator) and mean body mass of predators presented in Legagneux et al. (2012) to evaluate the slope of the attack rate. For the avian predators, the slope was only evaluated for the high summer state as they are absent of the system in the low summer state. Their Q/B value were adjusted to represent yearly values as Legagneux et al. (2012) adjusted these values for the time spend in the system (70 days for jaegers and 100 days for owls). In our equations, time spent on the system is rather considered by the q parameter.

Because little is known about ermine energetic needs and reproduction, we used the energetic needs for a summer with reproduction estimated in Legagneux et al. (2012) to derive our summer

attack rate. For the winter attack rate, we used the summer basic energetic need without reproduction. The ermine winter attack rate could be higher than the one we chose because thermoregulation cost, which increases energetic needs, is not accounted for. However, the hoarding and surplus killing behaviors observed during summer could decrease the number of lemmings killed during winter. Therefore, attack rate in winter is likely a minimum.

For foxes we had to estimate the energetic needs in winter as the mechanistic equation was developed for the summer season. In winter there is a trade-off in fox consumption between an increase in energetic need because of thermoregulation cost and an influx in the diet by marine resources acquired on the sea ice. Therefore, we used the low summer Q/B ratio and the mean diet proportion of high and low summer for the winter state from Legangeux et al., (2012).

As Q/B ratios are mass of prey consumed by mass of predator, we had to transform the value to get to a number of lemmings consumed by predator. We first multiplied the ratio by the proportion of lemming found in the predator diet for each state and by the body mass of that predator to get the lemming biomass consumed by a single predator (Table S1, Fig. S3). We then divided it by the mean mass of lemming at our study site to get the number of lemmings consumed by each predator each year. To get the slope of the attack rate during the high summer state, we divided the annual number of lemmings consumed by the mean lemming density in June for years where the predator was considered in their high summer state (see Fig. S5). This assumes that when predator choose to breed, there is a proportional relationship between their energetic need, the density of lemming and their attack rate (Sauve & Barraquand, 2020). For the other states (low summer and winter), we evaluated the slope by a crossed product between the slope and energetic need at high lemming density and the energetic needs of the other states. We also used this method to derive the attack rate of foxes in the low summer and winter states.

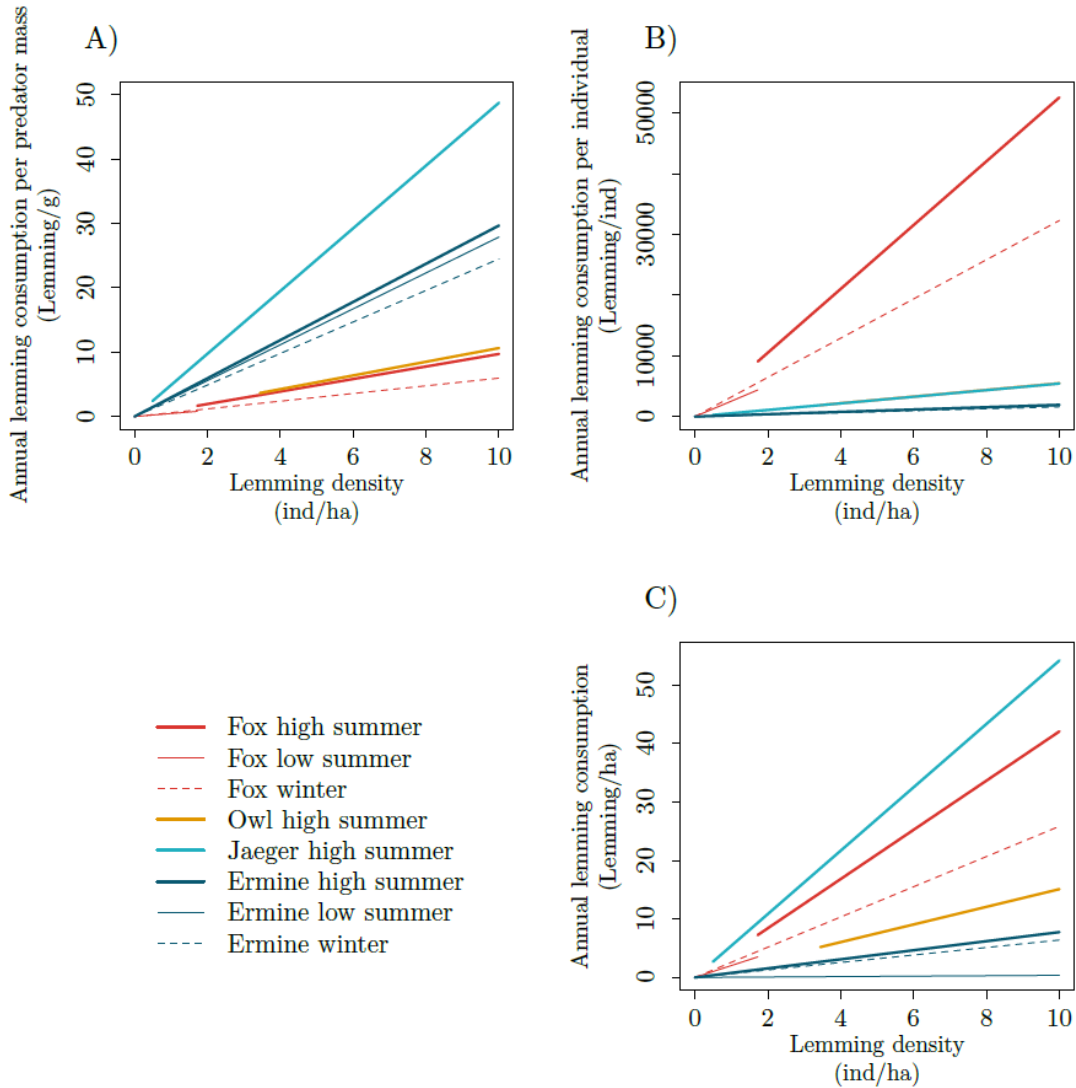


Figure S3. Lemming consumption rate in relation to lemming density for each predator and state in the model (see Fig. 2 and supp. Eq. A2).

Intake rate of each predator species A) per body mass, B) individual and C) relative to the total predator population per ha. In the upper right panel, lines of owl and jaeger almost completely overlap. High and low summer attack rate are only shown for the lemming density above and below the threshold (L^* , see Fig. S6). Ermine attack rates are not interrupted as the threshold analysis was not conclusive.

2.5.2.3 *Predator density*

Predator density was estimated with empirical data from our study site for foxes, owls, and jaegers. An ongoing study on Bylot Island has been capturing and tagging foxes since 2003 with ear tag and GPS collars. Foxes are highly territorial (Clermont, Grenier-Potvin, et al., 2021) and their density on the study area remains fairly stable across years and more importantly, across seasons. The estimated mean fox density across the study area is of $8 \cdot 10^{-4}$ adults per ha (52 000 ha area). For avian predators, a systematic survey of nest has been conducted since 1993 (Snowy owl) and 2004 (Long-tailed jaeger). Because finding nest is easy in the open tundra, we considered detection to be near perfect. We only used the nest found in the Qarlikturvik valley (11 000 ha area) because this site is systematically searched each year for nest of avian predators (Gauthier et al., 2020). Before assessing the mean nest density, we removed years when only one nest was found across the survey area. Mean nest density was of $1.375 \cdot 10^{-3}$ per ha (sd: $6.12 \cdot 10^{-4}$) for owls and $4.98 \cdot 10^{-3}$ per ha (sd: $2.82 \cdot 10^{-3}$) for jaegers. To obtain the adult density during years of presence, we multiplied the nest density by two. Estimate of ermine density are hard to obtain. At our study site, radio-tracking of two adult female ermines allowed to estimate home range of 6.51 km^2 and 1.64 km^2 during years of moderate and high lemming densities. From these home range, we used densities of $2.0 \cdot 10^{-4}$ and $4.0 \cdot 10^{-3}$ ermine per hectare for low and high years. Because ermine can easily attack and capture lemming under the snow and have been reported to show delayed response to fluctuation in lemming density, we chose to have ermine density dependent of lemming phase but not season. This means that when the system is above the threshold in lemming density, ermine density is high during summer but also the following winter, effectively creating a special state for ermine called “high winter”. When the system is under the threshold, both summer and winter densities of ermine are at the low value.

Table S1. Parameter used to derive predator attack rates and density for each state of the hybrid system. The ermine density is the same across season but changes if it is under or above the lemming density threshold.

| Predator | State | Biomass of prey (g) consumed by gram of predator per year | Proportion of lemming in diet | Body mass (g) | Attack rate (lemmings/year) | Density (ind/ha) |
|-------------------|--------------|--|--------------------------------------|----------------------|------------------------------------|-------------------------|
| Arctic fox | High summer | 75.7 | 0.57 | 3300 | 3596 | $8 \cdot 10^{-4}$ |
| | Low summer | 56.4 | 0.37 | | 1739 | |
| | Winter | 56.4 | 0.47 | | 1786 | |
| Owl | High summer | 59.9 | 0.83 | 2169 | 549 | $2.8 \cdot 10^{-3}$ |
| Jaeger | High summer | 332.8 | 0.65 | 298 | 544 | $10.0 \cdot 10^{-3}$ |
| Ermine | High summer | 131.7 | 1.00 | 134 | 446 | $4.0 \cdot 10^{-3}$ |
| | Low summer | | 0.94 | | 419 | $2.0 \cdot 10^{-4}$ |
| | High winter | 108.7 | 1.00 | | 368 | $4.0 \cdot 10^{-3}$ |
| | Low winter | | | | | $2.0 \cdot 10^{-4}$ |
| | winter | | | | | |

2.5.2.4 *Single predator analysis*

We ran a separate analysis for each lemming-predator pair (i.e., single predator analysis). For each analysis, we computed 1000 iteration of the R_1 and R_2 value. To do so, we built the different R_i values from the r , a and p parameters as shown in Supp. Eq. A2 and in Supp. Eq. A5. In each iteration, we randomly picked parameter values from their distribution. Where parameters were not associated with an error, we added a 20% variation around the parameter value. To acknowledge that lemming intrinsic growth rate might change between summer and winter, we drew two different growth rates in the distribution, one for each season. Growth rate in winter could thus be lower, equal, or higher than in summer. For avian predators, the R_1 value correspond to the lemming intrinsic growth rate as there is no predation during winter and low summer (as both avian predators are absent from the system when lemming density is under the threshold). The ermine represents a special case as its density does not change according to the season, but only due to the lemming density. Because of this, Supp. Eq. A2 was modified to include with two winter states: one for high ermine density when above the threshold, and one with low ermine density when under the threshold. This modification however did not change the relation between the R_i values and the conditions needed for a cycle to happen (Fig. S4).

We plotted each predator pair of R_i in the same parameter plane plot as shown in Fig. 3. We then computed the 95% contour kernel of the two-dimensional distribution with the function *kde* from the *ks* package (Duong, 2021) in R 4.1.0 (R Core Team, 2021). Because the kernel of all predators had values of R_2 above 1, no cycle was possible in a parameterization with a single species (Fig. S4).

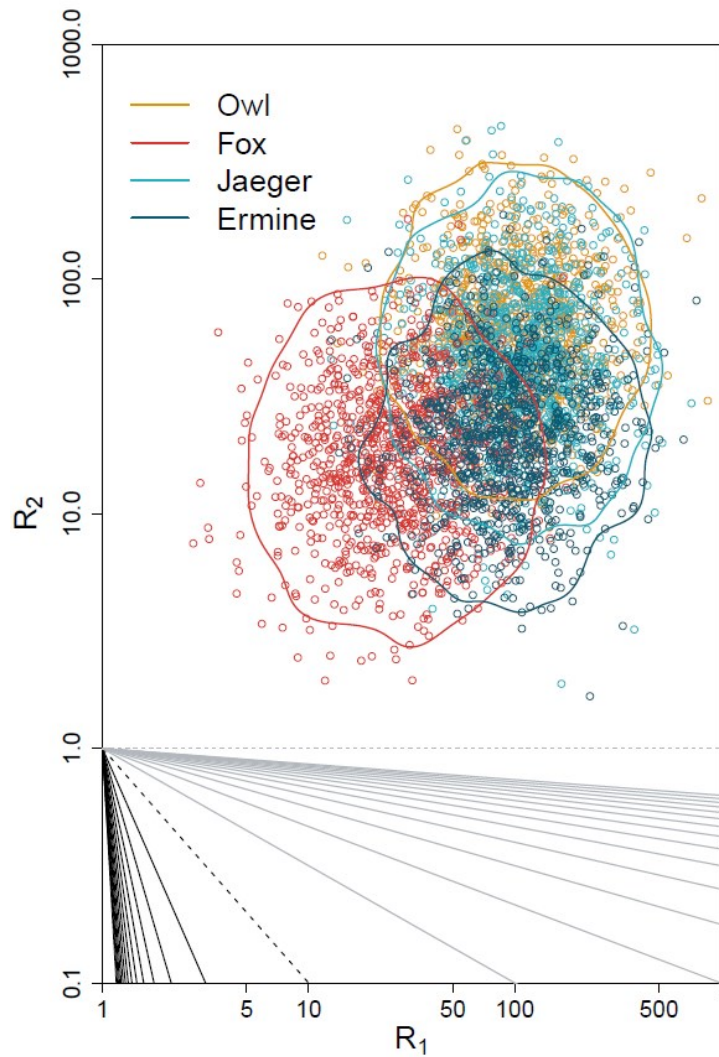


Figure S4. R_i values of each individual predator derived from the mechanistic parameterization plotted on a parameters plane plot (R_2 vs R_1 ; see Fig. 3).

For each predator, 1000 R_i values were computed from each parameter distribution in the model. The oval-like shapes represent the limit of the 95% density kernel computed with the function *kde*.

2.5.3. Supporting information C Phenomenological approach – estimation of parameters and single predator analysis

2.5.3.1 *Lemming growth time-series*

Lemming abundance at our study site was sampled with snap-trapping between 1993 and 2003 and live-trapping from 2004 to 2019 in the two dominant habitats, wet and mesic tundra. Field methods of this sampling are described in Gruyer et al. (2008) and Fauteux et al. (2015). Lemmings were sampled on two trapping grids, one in each habitat, three times during the summer for live-trapping and sampled along pairs of transects in each habitat once in mid-summer for snap-trapping. Lemming density was estimated from live-trapping using spatially explicit capture-recapture (SECR) modelling at each time period (Fauteux et al, 2015) and on each grid, and we used the June density estimate, which is the first estimate of the summer. For the period 1993 to 2003, we assumed that mid-summer abundance provided a reasonable estimate of early summer density (Fauteux et al., 2015). Abundance data from the snap-trapping (N caught per 100 trapping days) protocol were transformed in density (N/ha) using the relationship of Fauteux et al. (2018). We summed the density of the two lemming species (brown lemming and collared lemming) to have the total lemming density and averaged estimates between the two grids. Most lemming captured were brown (>90% in high years). Lastly, we computed the realized growth (r_i) for each year of the time series as the difference in lemming density between June of year i and June of the following year (Supp. Eq. C1). With this approach, it is easier to attribute the effect of predators present during one summer on the growth that occurs until the following year.

$$r_i = \frac{\log\left(\frac{N_{i+1}}{N_i}\right)}{\Delta t} \quad \text{Supp. Eq. C1}$$

2.5.3.3 *Threshold estimation*

We transformed the predator time series into index of presence and absence to find the threshold in lemming density where a change in the predator state happens. For the fox which is always present in the system, we differentiated summer with and without reproduction as energetic need should increase when raising a litter. We considered that foxes were reproductive when more than 10% of potential denning sites had pups. For avian predators, we treated them as present in the system when more than one nest was found in the study area. This method eliminates accidental reproductive attempt that could occur in low lemming years. The ermine abundance index time series was taken from Bolduc (n.d.) who reconstructed the time series from testimonials of opportunistic observations made by scientists who visited the station between 1991 and 2019 (Fig. S5). From these discretized time series, we ran binomial regressions with the lemming density in June as the explanatory variable (Table S2). We extracted the inflection point of the binomial regressions, which we interpret as thresholds in lemming density (L^*) where a change in the predator behavior happens. For the fox, a threshold was found at a lemming density of 1.7 lemming/ha, whereas thresholds for the owl and the jaeger were respectively at 3.4 and 0.5 lemming/ha. The regression for the ermine was inconclusive and did not yield a credible threshold value (Fig. S6, table S2).

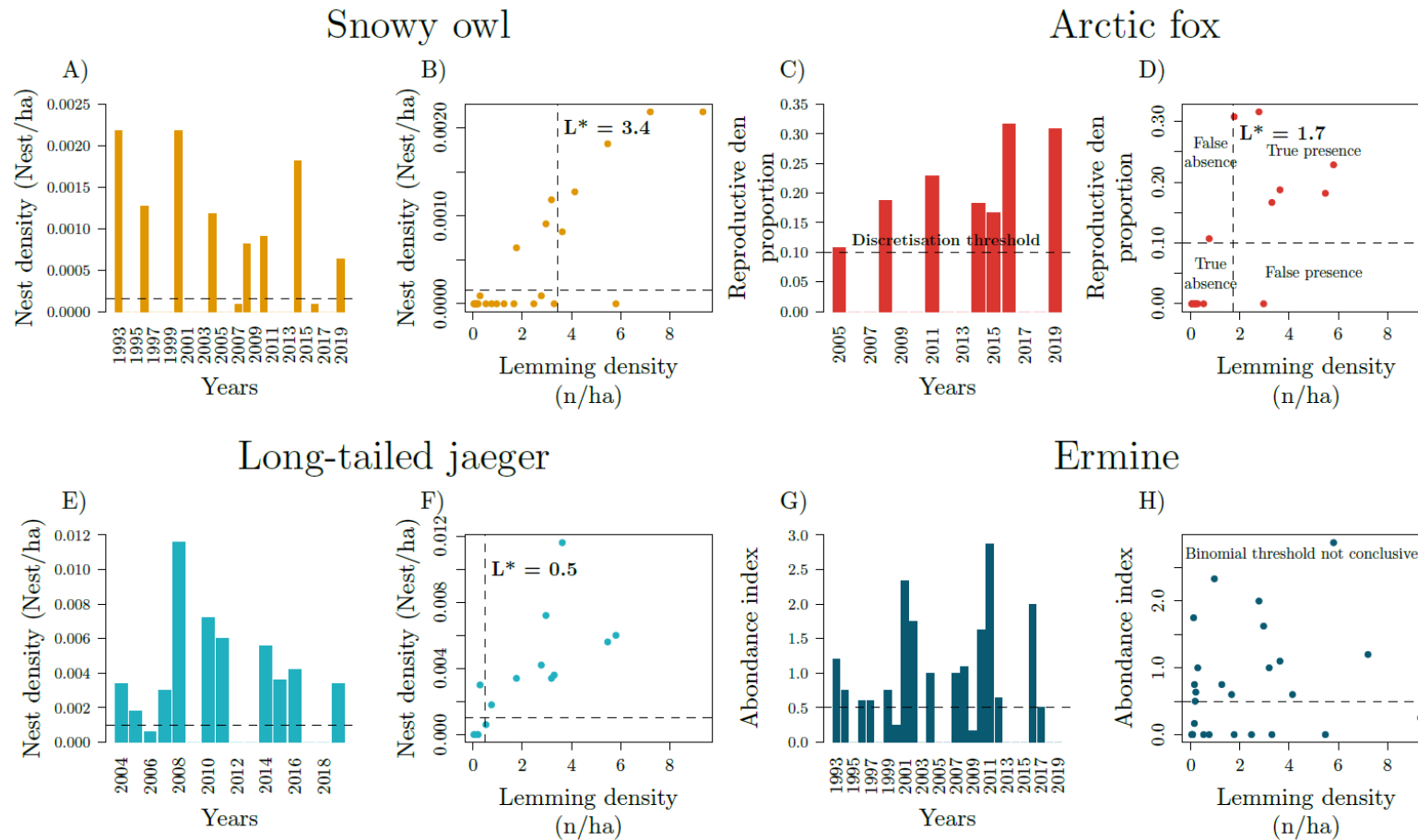


Figure S5. Time series of predator abundance (A, C, E, and G) and relationship between annual predator abundance and lemming density in June (B, D, F and H). Time series show nest density (A, E) for avian predator, proportion of reproducing den (C) for the fox and abundance index (G) for the ermine.

Dashed horizontal line show the threshold used to discretize the predator time series in presence and absence (reproducing or non-reproducing in the case of the fox) on all graphs (see Supp C – Threshold estimation). Vertical dashed lines on panels b, d, f and h are the threshold in lemming density (L^*) identified with the binomial regression (Fig. S6).

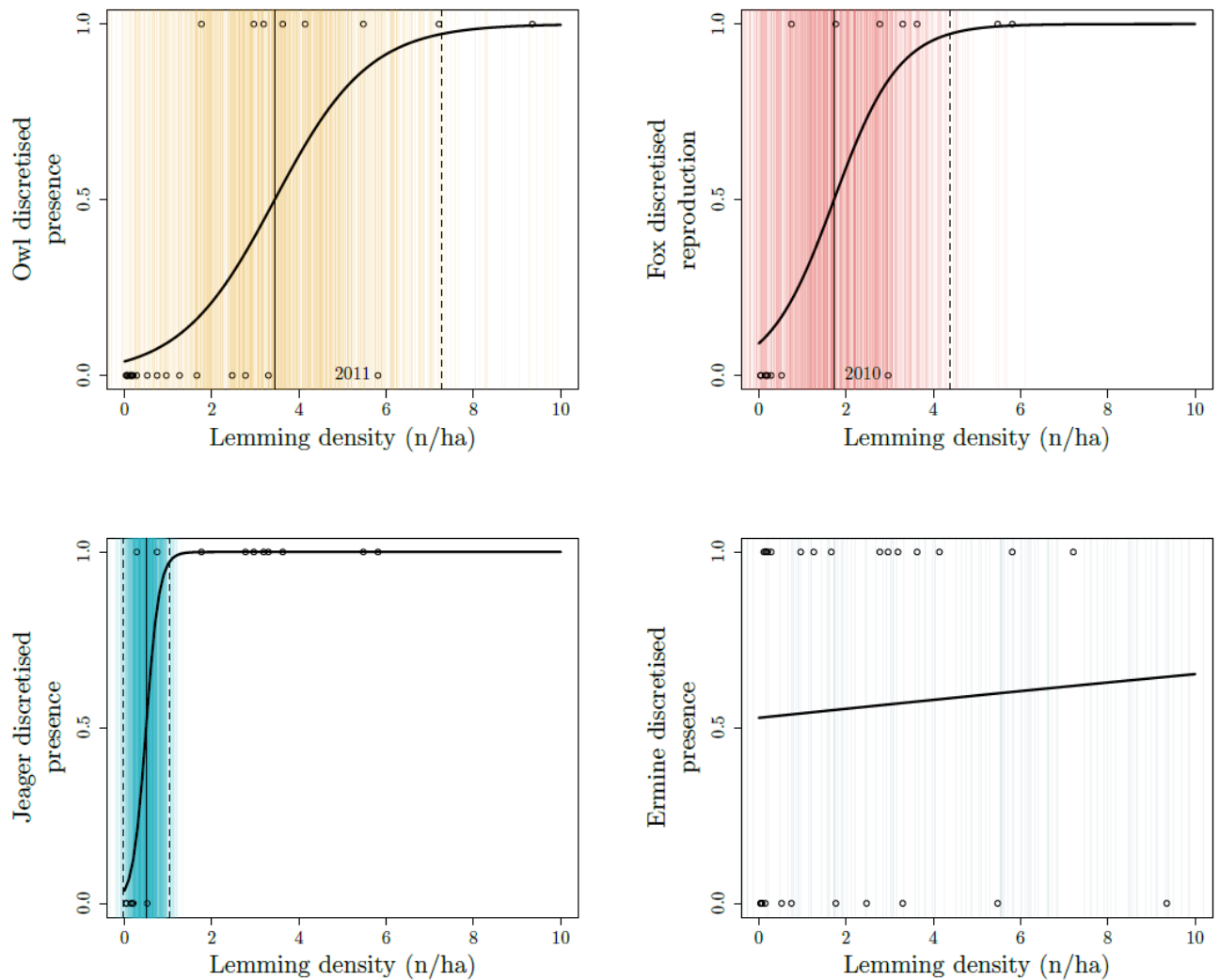


Figure S6. Estimation of the lemming density threshold value (parameter L^* in the model) based on the inflection point of a binomial regression relating the annual discretized presence or absence of each predator (or reproducing or non-reproducing in the case of the fox) at the study site and lemming density in June.

Coefficients of the binomial regression (tick black curve) were used to compute the probability density functions (PDF) of logistic distribution (as binomial regressions have the same form as the cumulative distribution function (CDF) of

the logistic distribution) are presented in Table S2. Mean of the PDF (which corresponds to the inflexion point of the CDF) was used as threshold value (L^* , black vertical line) and the standard deviation was used to compute the 95% confidence interval (dashed black lines) around the mean (for owl and owl, the lower bound is below 0). Colored vertical lines are 1000 threshold values sampled from the logistic distributions.

Table S2. Coefficients of the binomial models of the discretized state of each predator and lemming density in June.

$$\text{(Formula: } \ln \left(\frac{\text{Pr}(\text{Predator presence}_{i=1})}{\text{Pr}(\text{Predator presence}_{i=0})} \right) = \beta_0 + \beta_1 * \text{Lemming density} \text{).}$$

| Species | Coefficient value | | Threshold in lemming density | 95% confidence interval |
|---------------|-------------------|------------------------|------------------------------|-------------------------|
| | Intercept | Lemming density (n/ha) | | |
| Owl | -3.19 | 0.93 | 3.44 | [-0.40, 7.28] |
| Fox | -2.30 | 1.34 | 1.72 | [-0.94, 4.39] |
| Jaeger | -3.28 | 6.63 | 0.50 | [-0.04, 1.03] |
| Ermine | 0.11 | 0.05 | -2.17 | [-70.90, 66.57] |

2.5.3.4 *Single predator analysis*

We used generalized linear models (GLM, Gaussian with log-link function) of annual realized exponential growth rate of lemming in relation to the presence or absence of predator (or in the case of the fox, the presence or absence of reproduction). For years when data on predator status was not available, we used the threshold identified above to infer their status from lemming abundance (see section 2.5.3.3). This phenomenological approach allows investigating the effect of the presence of each predator on the realized growth rate. We tested the full model (owl, fox, jaeger, and ermine) and other models with different predator assemblages (Table S3). Based on the AIC, the models that explained best the variation in lemming realized growth were the ermine+jaeger and fox+ermine assemblage. The saturated model was still a close competitor with an ΔAIC of 3.9. Because we were interested in the effect of all individual predator species, we chose to continue the analysis with the saturated model. As predator species co-occur in summer, it is better to consider the full model to isolate the effect of each species on the realized growth of the lemming population. In this full model, the intercept represents the yearly growth rate of the lemming population while considering the predation by non-reproductive fox. It is not possible to isolate the baseline fox effect on the lemming population as foxes are always present in the system. The other coefficients of the statistical model are then the effect of each predator presence on the lemming growth rate. To compare the result from this second approach, we transformed the coefficient using the inverse function of the log-link. Indeed, the form of the inverse function has the same structure than Supp. Eq. A5, which then allows to generate comparable R_i values.

$$R_i = Y = e^{(\beta_2 X_2)} e^{(\beta_1 X_1)} \dots e^{(\beta_0)} \quad \text{Supp. Eq. C2}$$

In this equation, the X_i values are the presence (1) or absence (0) observed in the field for each predator retained in the model and Y the annual realized exponential growth of lemming. Then, to predict the R_i values for the single predator analysis, we simply put all the X_i at 0 except for the focal species. The results of the single species analysis for the phenomenological

parameterization are presented in Fig. 4C and shows that no cycle can happen with a single predator species.

Table S3. Coefficients (with 95% confidence intervals), log-likelihood and Δ AIC of all the model tested for the phenomenological approach.

| Model | Coefficient values | | | | | Log-Likelihood | Δ AIC |
|------------------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|----------------|--------------|
| | Intercept | Owl | Fox | Jaeger | Ermine | | |
| Ermine + Jaeger | 3.93 (3.53 – 4.34) | | | -3.70 (-19.98 -12.58) | -1.17 (-2.82 – 0.48) | -120.05 | 0 |
| Fox + Ermine | 3.94 (3.52 – 4.35) | | -4.68 (-52.19 – 42.83-) | | -1.75 (-3.73 -0.22) | -120.30 | 0.5 |
| Fox + Ermine + Jaeger | 3.94 (3.52 – 4.35) | | -3.13 (-51.03 – 44.77) | -1.57 (-8.83 -5.68) | -1.17 (-2.87 – 0.52) | -120.01 | 1.9 |
| Owl + Ermine + Jaeger | 3.94 (3.52 – 4.35) | -0.99 (55.47 – 53.48) | | -3.40 (-19.46 -12.67) | -1.32 (-2.85 – 0.52) | -120.05 | 2.0 |
| Owl + Fox + Ermine | 3.94 (3.52 – 4.36) | -1.58 (-27.91 -24.74) | -4.50 (-56.62 – 47.61) | | -1.66 (-3.62 – 0.29) | -120.25 | 2.5 |
| Jaeger | 3.61 (3.15 – 4.08) | | | -3.40 (-14.47 – 7.66) | | -122.34 | 2.6 |
| Full | 3.94 (3.51 – 4.36) | -0.60 (-27.64 – 26.45) | -3.07 (-52.49 – 46.38) | -1.47 (-9.01 – 6.06) | -1.17 (-2.91 – 0.56) | -120.01 | 3.9 |
| Fox + Jaeger | 3.61 (3.14 – 4.09) | | -2.41 (-59.68 – 54.86) | -2.42 (-9.99 – 5.14) | | -122.31 | 4.5 |
| Owl + Jaeger | 3.61 (3.14 – 4.09) | -1.28 (-44.46 – 41.90) | | -3.02 (-13.34 – 7.29) | | -122.33 | 4.6 |

Table S3 (continue). Coefficients (with 95% confidence intervals), log-likelihood and Δ AIC of all the model tested for the phenomenological approach.

| Model | Coefficient values | | | | Coefficient values | Log-Likelihood | Δ AIC |
|---------------------------|------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|----------------|--------------|
| | Intercept | Owl | Fox | Jaeger | | | |
| Owl + Fox + Jaeger | 3.61 (3.13 – 4.10) | -0.60 (-29.50 – 28.30) | -2.27 (-61.28 -56.74) | -2.33 (-10.18 – 5.53) | | -122.31 | 6.5 |
| Fox | 3.25 (2.65 – 3.85) | | -4.47 (-65.49 – 56.56) | | | -124.74 | 7.4 |
| Owl + Ermine | 3.54 (02.96 – 4.11) | -4.06 (-70.38 – 62.26) | | | -1.48 (-3.96 – 0.99) | -124.01 | 7.9 |
| Ermine | 3.34 (2.69 – 3.99) | | | | -1.65 (-4.65 -1.34) | -125.22 | 8.3 |
| Owl + Fox | 3.31 (2.73 – 3.90) | -2.63 (-33.09 – 27.82) | -4.34 (-79.05 – 70.37) | | | -124.38 | 8.7 |
| Owl | 3.02 (2.31 – 3.72) | -3.70 (-50.83 – 43.42) | | | | -125.92 | 9.7 |

2.5.4. Supporting information D Assemblage analysis

We parameterized and evaluated the model with both approaches for the assemblages that were observed at the study site (i.e., there was never a situation where owls were observed in the absence of jaegers, so we did not parameterize a model for that situation). For the mechanistic approach, we summed the predation term such that the r_j of Supp. Eq. A2 become $r_j = r^j - \sum a_i^j p_i^j$ and i are all the predators included in the assemblage present for the given state (seasonality still being accounted for). Once all the r_j value were found for a given assemblage, we computed the R_2 for the situation where all predators had reached their threshold. Indeed, in a single-predator model, we only have two growth rates (R_1 and R_2), but with a predator assemblage we find other intermediate growth rates representing years where some, but not all the predators of the assemblage are present (as thresholds were not reached for all predators in any given year). When comparing different assemblage between them, we used the growth rate when all predators are present because there only needs to be one of the growth rates of the assemblage below one for a cycle to happen. Rationally, the growth rate with all the predators of an assemblage present has to have the lowest value. When the lemming growth rate at full predation for an assemblage is still above one, then this assemblage cannot bring the lemming population in a cyclic dynamic. For the phenomenological approach, we found the R_2 value of each assemblage using the inverse function of the log-link and the coefficient of our full model. R_2 values of this analysis are presented in Fig. 4C.

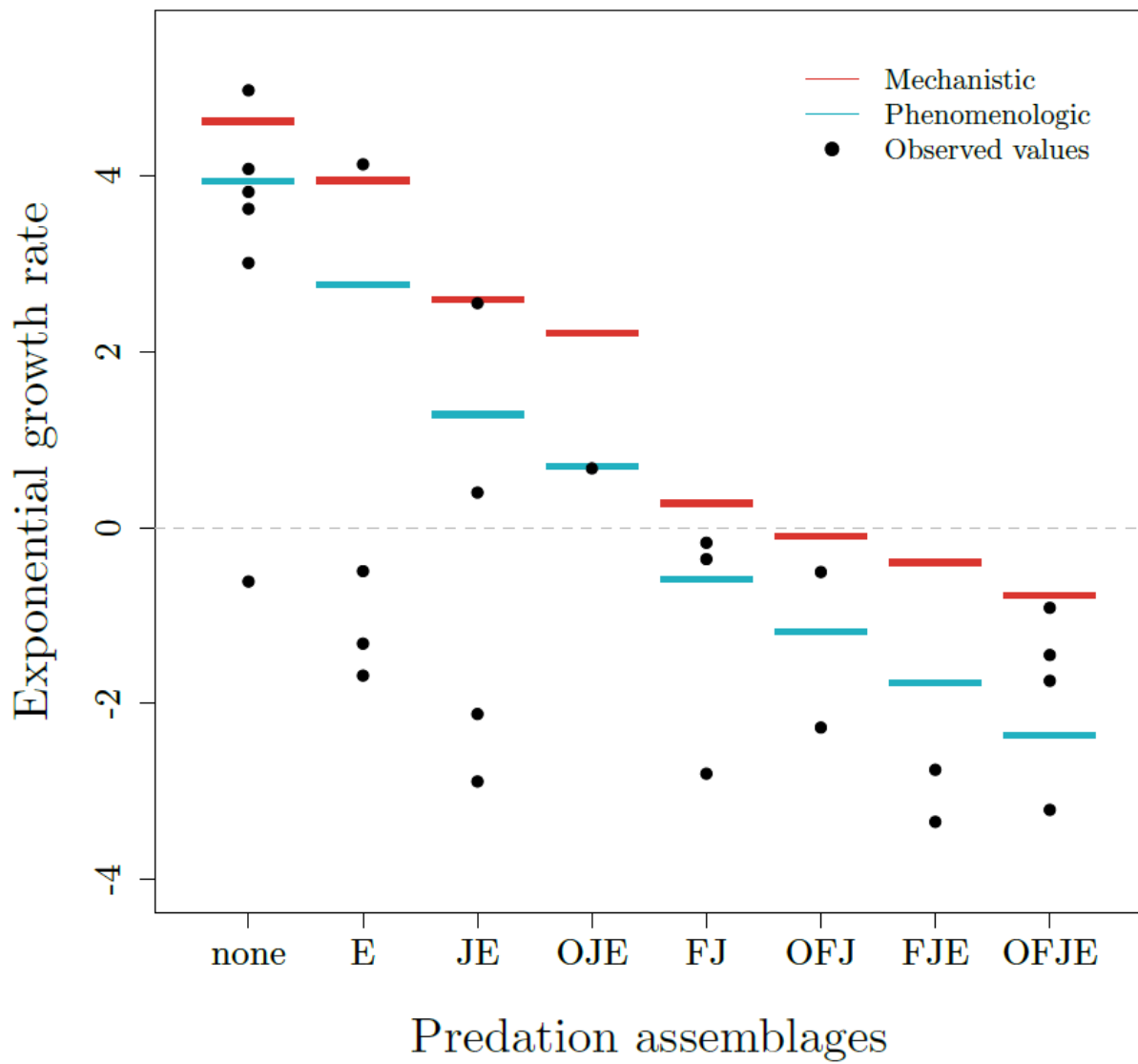


Figure S7. Annual exponential growth rate of the lemming population observed and predicted by the mechanistic and phenomenological parametrisation for different predator assemblage.

Code for the predator assemblages: O – owl, F – fox, J – jaeger, E – ermine.

REFERENCES

- Amarasekare, P. (2008). Spatial Dynamics of Foodwebs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 479–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173434>
- Andreassen, H. P., Sundell, J., Ecke, F., Halle, S., Haapakoski, M., Henttonen, H., Huitu, O., Jacob, J., Johnsen, K., Koskela, E., Luque-Larena, J. J., Lecomte, N., Leirs, H., Mariën, J., Neby, M., Rätti, O., Sievert, T., Singleton, G. R., van Cann, J., ... Ylönen, H. (2021). Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*, 195(3), 601–622. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04810-w>
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., & Erlinge, S. (1999). Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 34–49. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00258.x>
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., & Lundberg, H. (2001). Geographical and Temporal Patterns of Lemming Population Dynamics in Fennoscandia. *Ecography*, 24(3), 298–308.
- Barraquand, F., Pinot, A., Yoccoz, N. G., & Bretagnolle, V. (2014). Overcompensation and phase effects in a cyclic common vole population: between first and second-order cycles. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1367–1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12257>
- Batzli, G. O., Stenseth, N. C., & Fitzgerald, B. M. (1974). Growth and Survival of Suckling Brown Lemmings, *Lemmus trimucronatus*. *Journal of Mammalogy*, 55(4), 828–831. <https://doi.org/10.2307/1379411>
- Beardsell, A., Gravel, D., Berteaux, D., Gauthier, G., Clermont, J., Careau, V., Lecomte, N., Juhasz, C. C., Royer-Boutin, P., & Bêty, J. (2021). Derivation of Predator Functional Responses Using a Mechanistic Approach in a Natural System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9(March), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630944>
- Berteaux, D. (2020). Monitoring of arctic and red fox reproduction on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.1 (1993-2019). *Nordicana D22*. <https://doi.org/10.5885/45594CE-A69880E653314887>
- Bilodeau, F. (2013). Effet du couvert nival, de la nourriture et de la prédation hivernale sur la dynamique de population des lemmings. Doctoral dissertation. Université Laval. Québec.
- 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(4), 813–819. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-260.1>

- Bolduc, D., Fauteux, D., Gagnon, C. A., Gauthier, G., & Legagneux, P. (n.d.). Testimonials to reconstruct past abundances of wildlife populations. *Basic and Applied Ecology*.
- Brechtel, A., Gross, T., & Drossel, B. (2019). Far-ranging generalist top predators enhance the stability of meta-foodwebs. *Scientific Reports*, 9(1), 12268. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48731-y>
- Brown, J., Miller, P. C., Tieszen, L. L., & Bunnell, F. (1980). An Arctic ecosystem : the coastal tundra at Barrow, Alaska. In *An Arctic Ecosystem: the Coastal Tundra at Barrow, Alaska* (Vol. 7). Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. <https://doi.org/10.1575/1912/222>
- Burkey, T. v., & Stenseth, N. C. (1994). Population Dynamics of Territorial Species in Seasonal and Patchy Environments. *Oikos*, 69(1), 47. <https://doi.org/10.2307/3545282>
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J. F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience*, 15(2), 268–276. <https://doi.org/10.2980/15-2-3097>
- Cawell, H. 2001. *Matrix population models*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141(2), 236–253. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1>
- Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S., & Berteaux, D. (2020). Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia*, 193(3), 557–569. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04696-8>
- Clermont, J., Grenier-Potvin, A., Duchesne, É., Couchoux, C., Dulude-de Broin, F., Beardsell, A., Bêty, J., & Berteaux, D. (2021). The predator activity landscape predicts the anti-predator behavior and distribution of prey in a tundra community. *Ecosphere*, 12(12). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3858>
- Clermont, J., Woodward-Gagné, S., & Berteaux, D. (2021). Digging into the behaviour of an active hunting predator: arctic fox prey caching events revealed by accelerometry. *Movement Ecology*, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00295-1>
- Costa, M. (2016). A piecewise deterministic model for a prey-predator community. *Annals of Applied Probability*, 26(6), 3491–3530. <https://doi.org/10.1214/16-AAP1182>

- Domine, 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(4), 813–826. <https://doi.org/10.1139/as-2018-0008>
- Duong, T. (2021). ks: Kernel Smoothing. <https://cran.r-project.org/package=ks>
- Elton, C. S. (1924). Periodic Fluctuations in the Numbers of Animals: Their Causes and Effects. *Journal of Experimental Biology*, 2(1), 119–163. <https://doi.org/10.1242/jeb.2.1.119>
- Erlinge, S., Hasselquist, D., Svensson, M., Frodin, P., & Nilsson, P. (2000). Reproductive behaviour of female Siberian lemmings during the increase and peak phase of the lemming cycle. *Oecologia*, 123(2), 200–207. <https://doi.org/10.1007/s004420051006>
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1412–1422. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12385>
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2016). Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology*, 97(11), 3231–3241. <https://doi.org/10.1002/ecy.1570>
- Fauteux, D., Gauthier, G., Berteaux, D., Palme, R., & Boonstra, R. (2018). High Arctic lemmings remain reproductively active under predator-induced elevated stress. *Oecologia*, 187(3), 657–666. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4140-4>
- Fauteux, D., Gauthier, G., Mazerolle, M. J., Coallier, N., Bêty, J., & Berteaux, D. (2018). Evaluation of invasive and non-invasive methods to monitor rodent abundance in the Arctic. *Ecosphere*, 9(2), e02124. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2124>
- Fuller, W. A., Martell, A. M., Smith, R. F. C., & Speller, S. W. (1975). High-arctic lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. II. Demography. *Canadian Journal of Zoology*, 53(6), 867–878. <https://doi.org/10.1139/z75-100>
- Gauthier, G. (2020). Lemming monitoring on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.2 (1994-2019). Nordicana D22. <https://doi.org/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. *Écoscience*, 18(3), 223–235. <https://doi.org/10.2980/18-3-3453>
- 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(1624).
<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0482>
- Gauthier, G., Cadieux, M.-C., Seyer, Y., & Therrien, J.-F. (2020). Monitoring of avian predator reproduction on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.2 (2004-2019). *Nordicana D22*.
<https://doi.org/10.5885/45591AW-F9B906CC647948E0>
- Genadot, A. (2014). A multi-scale study of a class of hybrid predator-prey models.
<http://arxiv.org/abs/1409.0376>
- Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003). Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science*, 302(5646), 866–868. <https://doi.org/10.1126/science.1087509>
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., & Hanski, I. (2006). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113(2), 193–216. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x>
- Graham, I. M., & Lambin, X. (2002). The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: The specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 946–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00657.x>
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 910–917. <https://doi.org/10.1139/Z08-059>
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2010). Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology*, 33, 725–736. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0746-7>
- Hansen, R. M. (1957). Development of Young Varying Lemmings (*Dicrostonyx*). *ARCTIC*, 10(2), 105. <https://doi.org/10.14430/arctic3757>
- Hanski, I., Hansson, L., & Henttonen, H. (1991). Specialist Predators, Generalist Predators, and the Microtine Rodent Cycle. *The Journal of Animal Ecology*, 60(1), 353–367. <https://doi.org/10.2307/5465>
- Hasler, J. F., & Banks, E. M. (1975). Reproductive performance and growth in captive collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 53(6), 777–787. <https://doi.org/10.1139/z75-092>
- Hastings, A. (2004). Transients: The key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1), 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.007>
- Hopson, J., & Fox, J. W. (2019). Occasional long distance dispersal increases spatial synchrony of population cycles. *Journal of Animal Ecology*, 88(1), 154–163. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12905>

- Humphries, M. M., Studd, E. K., Menzies, A. K., & Boutin, S. (2017). To Everything There Is a Season: Summer-to-Winter Food Webs and the Functional Traits of Keystone Species. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5), 961–976. <https://doi.org/10.1093/icb/ix119>
- Hutchison, C., Guichard, F., Legagneux, P., Gauthier, G., Bêty, J., Berteaux, D., Fauteux, D., & Gravel, D. (2020). Seasonal food webs with migrations: multi-season models reveal indirect species interactions in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 378(2181), 20190354. <https://doi.org/10.1098/rsta.2019.0354>
- 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(7218), 93–97. <https://doi.org/10.1038/nature07442>
- King, C. M., & Powell, R. A. (2006). *The natural history of weasels and stoats: ecology, behavior, and management* (Oxford University Press, Ed.). Oxford University Press (OUP).
- Klausmeier, C. A. (2010). Successional state dynamics: A novel approach to modeling nonequilibrium foodweb dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 262(4), 584–595. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.10.018>
- Klemola, T., Pettersen, T., & Stenseth, N. C. (2003). Trophic Interactions in Population Cycles of Voles and Lemmings: A Model-Based Synthesis. *Advances in Ecological Research*, 33.
- Korpela, K., Helle, P., Henttonen, H., Korpimäki, E., Koskela, E., Ovaskainen, O., Pietiäinen, H., Sundell, J., Valkama, J., & Huitu, O. (2014). Predator–vole interactions in northern Europe: The role of small mustelids revised. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1797). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2119>
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., Klemola, T., Pettersen, T., & Stenseth, N. C. (2002). Dynamic effects of predators on cyclic voles: Field experimentation and model extrapolation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1495), 991–997. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.1972>
- Krebs, C. J. (2011). Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705), 481–489. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1992>
- Krebs, C. J., Boonstra, R., & Kenney, A. J. (1995). Population dynamics of the collared lemming and the tundra vole at Pearce Point, Northwest Territories, Canada. *Oecologia*, 103(4), 481–489. <https://doi.org/10.1007/BF00328687>
- Lambin, X., Petty, S. J., & Mackinnon, J. L. (2000). Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. In *Journal of Animal Ecology* (Vol. 69).

- 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(7), 1707–1716. <https://doi.org/10.1890/11-1973.1>
- Manning, T. H. (1954). Remarks on the Reproduction, Sex Ratio, and Life Expectancy of the Varying Lemming, *Dicrostonyx Groenlandicus*, in Nature and Captivity. *ARCTIC*, 7(1), 36–48. <https://doi.org/10.14430/arctic3827>
- McMeans, B. C., McCann, K. S., Humphries, M., Rooney, N., & Fisk, A. T. (2015). Food Web Structure in Temporally-Forced Ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11), 662–672. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.001>
- Menyushina, I. E., Ehrich, D., Henden, J. A., Ims, R. A., & Ovshyanikov, N. G. (2012). The nature of lemming cycles on Wrangel: An island without small mustelids. *Oecologia*, 170(2), 363–371. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2319-7>
- Mougeot, F., Lambin, X., Rodríguez-Pastor, R., Romairone, J., & Luque-Larena, J. (2019). Numerical response of a mammalian specialist predator to multiple prey dynamics in Mediterranean farmlands. *Ecology*, 100(9), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecy.2776>
- Murdoch, W. W., Briggs, C. J., & Nisbet, R. M. (2013). *Consumer-Resource Dynamics* (MPB-36). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400847259>
- Naiman, R. J., Bilby, R. E., Schindler, D. E., & Helfield, J. M. (2002). Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems*, 5(4), 399–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0083-3>
- Namba, T. (1984). Competitive Co-existence in a seasonally fluctuating environment. *Journal of Theoretical Biology*, 111(2), 369–386. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(84\)80216-7](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(84)80216-7)
- Oli, M. K. (2019). Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions. *Mammal Review*, 49(3), 226–239. <https://doi.org/10.1111/mam.12156>
- Pau, S., Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Davies, T. J., Kraft, N. J. B., Bolmgren, K., Betancourt, J. L., & Cleland, E. E. (2011). Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, 17(12), 3633–3643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>
- Pinot, A., Barraquand, F., Tedesco, E., Lecoustre, V., Bretagnolle, V., & Gauffre, B. (2016). Density-dependent reproduction causes winter crashes in a common vole population. *Population Ecology*, 58(3), 395–405. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0552-3>

- Pitelka, F. A., & Batzli, G. O. (2018). Demography and Condition of Brown Lemmings (*Lemmus trimucronatus*) During Cyclic Density Fluctuations Near Barrow, Alaska. *Annales Zoologici Fennici*, 55(4–6), 187–236. <https://doi.org/10.5735/086.055.0605>
- R Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Reid, D. G., & Krebs, C. J. (1996). Limitations to collared lemming population growth in winter. *Canadian Journal of Zoology*, 74(7), 1284–1291. <https://doi.org/10.1139/z96-143>
- Roth, J. D. (2002). Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, 133(1), 70–77. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1004-7>
- Saavedra, S., Rohr, R. P., Fortuna, M. A., Selva, N., & Bascompte, J. (2016). Seasonal species interactions minimize the impact of species turnover on the likelihood of community persistence. *Ecology*, 97(4), 865–873.
- 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(5), 873–880. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01278.x>
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., & Larivière, S. (2011). Seasonal pulses of migratory prey and annual variation in small mammal abundance affect abundance and reproduction by arctic foxes. *Polar Biology*, 34(10), 1475–1484. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1005-2>
- Sauve, A. M. C., & Barraquand, F. (2020). From winter to summer and back: Lessons from the parameterization of a seasonal food web model for the Białowieża forest. *Journal of Animal Ecology*, 89(7), 1628–1644. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13227>
- Sauve, A. M. C., Taylor, R. A., & Barraquand, F. (2020). The effect of seasonal strength and abruptness on predator–prey dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 491, 110175. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2020.110175>
- Sittler, B. (1995). Response of stoats (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in North East Greenland: preliminary results from a long-term study. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 79–92.
- Sporta Caputi, S., Careddu, G., Calizza, E., Fiorentino, F., Maccapan, D., Rossi, L., & Costantini, M. L. (2020). Seasonal Food Web Dynamics in the Antarctic Benthos of Tethys Bay (Ross Sea): Implications for Biodiversity Persistence Under Different Seasonal Sea-Ice Coverage. *Frontiers in Marine Science*, 7(December), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594454>

- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., & Saitoh, T. (1998). Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: Modeling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology*, 40(1), 85–95. <https://doi.org/10.1007/BF02765224>
- Stenseth, N. C., Chan, K., Framstad, E., & Tong, H. (1998). Phase- and density-dependent population dynamics in Norwegian lemmings: interaction between deterministic and stochastic processes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1409), 1957–1968. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0526>
- Stenseth, N. C., Viljugrein, H., Saitoh, T., Hansen, T. F., Kittilsen, M. O., Bølviken, E., & Glöckner, F. (2003). Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(20), 11478–11483. <https://doi.org/10.1073/pnas.1935306100>
- Sundell, J., O'Hara, R. B., Helle, P., Hellstedt, P., Henttonen, H., & Pietiäinen, H. (2013). Numerical response of small mustelids to vole abundance: Delayed or not? *Oikos*, 122(7), 1112–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00233.x>
- Tannerfeldt, M., & Angerbjörn, A. (1996). Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, 19(3), 209–220. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00229.x>
- 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(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042427>
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Bêty, J. (2014). Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology*, 95(1), 56–67. <https://doi.org/10.1890/13-0458.1>
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Pinaud, D., & Bêty, J. (2014). Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: A specialized predator exploiting a pulsed resource. *Journal of Avian Biology*, 45(6), 536–544. <https://doi.org/10.1111/jav.00426>
- Turchin, P., & Hanski, I. (1997). An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist*, 149(5), 842–874. <https://doi.org/10.1086/286027>
- Turchin, P., & Hanski, I. (2001). Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*, 4(3), 267–276. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00204.x>
- Tyson, R., & Lutscher, F. (2016). Seasonally Varying Predation Behavior and Climate Shifts Are Predicted to Affect Predator-Prey Cycles. *The American Naturalist*, 188(5), 539–553. <https://doi.org/10.1086/688665>

- Watson, A., & Krebs, C. J. (1966). The Lemming Cycle at Baker Lake, Northwest Territories, During 1959-62. *The Journal of Applied Ecology*, 3(1), 218.
<https://doi.org/10.2307/2401682>
- White, E. R., & Hastings, A. (2020). Seasonality in ecology: Progress and prospects in theory. *Ecological Complexity*, 44(October 2019), 100867.
<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100867>

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

La saisonnalité, c'est-à-dire les conséquences de l'alternance des saisons, est présente dans un grand nombre d'écosystèmes. À l'échelle du globe, la saisonnalité se présente entre autres, comme l'alternance entre saisons chaudes et froides pour les écosystèmes arctiques, boréaux et tempérés, mais aussi dans l'alternance entre saisons sèches et humides pour les écosystèmes tropicaux et de savane. En réponse à cette variation importante dans les conditions abiotiques de l'écosystème, bien des espèces ont développé des adaptations ingénieuses pour les tolérer ou pour en tirer parti. Même si ces changements rythmiques des conditions environnementales de l'écosystème se produisent de manière graduelle, telle la fluctuation de la température, bien des espèces réagissent à ces changements par des adaptations à dynamiques abruptes (Pau et al., 2011; Sauve et al., 2020; Yang & Rudolf, 2010). La migration, la dormance et le changement dans la diète alimentaire sont tous des exemples d'adaptation à la saisonnalité dont la dynamique est beaucoup plus abrupte que graduelle. Or, ces adaptations abruptes rendent la tâche de modélisation complexe lorsque vient le temps d'explorer la dynamique des populations de systèmes saisonniers.

Pourtant, l'importance de la saisonnalité sur les dynamiques écologiques, et particulièrement sur les interactions prédateurs-proies, est déjà reconnue. Le cycle des lemmings observé en Haut-Arctique est l'une des dynamiques prédateurs-proies les plus connues et qui s'avère être ancré dans un système fortement saisonnier. Dans ce système, la saisonnalité s'exprime notamment via des différences entre les saisons dans la reproduction, les taux d'attaque des prédateurs et la présence de certains prédateurs migrateurs. Cette forte saisonnalité, couplé à des comportements proie-dépendant chez les prédateurs rendent le système prédateurs-proies des lemmings complexe à représenter sous forme de modèle mathématique.

Une approche de modélisation par système hybride se présente alors comme un outil intéressant pour simplifier la représentation des systèmes d'interactions complexes soumis à la saisonnalité. De plus, l'approche par système hybride permet d'intégrer dans un cadre mathématique commun les avancées réalisées avec les approches de modélisation par équations différentielles et par modèles phénoménologiques. Nous avons vérifié l'utilité de l'approche hybride en construisant, paramétrant et analysant un modèle dynamique hybride pour le système prédateurs-proies des lemmings observé à l'île Bylot, un site du Haut-Arctique canadien. Pour évaluer la contribution d'une structure de modèle plus souple dans l'étude des systèmes complexes, nous avons d'abord investigué si notre modèle permettait l'émergence d'une dynamique cyclique, et ensuite sous quelles conditions. Par la suite, nous avons examiné ce que le modèle nous apprend de nouveau sur le rôle de la saisonnalité dans le système prédateurs-proies du lemming.

3.1 Retour sur les résultats

L'analyse de la dynamique montre que le système d'équations à un prédateur proposé dans cette étude est capable de générer un patron cyclique sous certaines conditions. Il est intéressant de souligner que la présence de transitions permet d'obtenir une dynamique cyclique même si toutes les équations du système sont en elle-même linéaires. Cette structure linéaire des équations permet aussi d'intégrer le système d'équations différentielles saisonnières en une version discrète et annuelle beaucoup plus simple. C'est avec la forme simplifiée de l'équation 2.1 que sont déduites les conditions pour que le système soit cyclique. Ainsi, pour n'importe quelle paire prédateur-proie présentant des adaptations similaires à celles retrouvées dans le système lemming (taux de croissance, d'attaque et densité dépendant de la saison et/ou de la densité de proie), il est possible de déterminer rapidement et facilement si la proie devrait avoir une dynamique cyclique, mais aussi quelle est la longueur du cycle. Ce même processus permet aussi d'étudier un même couple prédateur-proie sous un gradient dans la longueur des saisons.

La paramétrisation mécanistique et phénoménologique du modèle pour chaque prédateur du lemming montre qu'individuellement aucune espèce de prédateur ne peut réduire le taux de croissance de la population de lemming suffisamment pour l'apporter dans l'espace paramètre où une dynamique cyclique apparaît. Cependant, quand des modèles sont construits pour des assemblages de prédateur, il apparaît que certains de ces assemblages sont capables de pousser la population de lemming vers un état où elle devient cyclique. Ces assemblages confirment que c'est effectivement la présence simultanée de plusieurs espèces prédatrices qui est nécessaire pour que le taux de croissance des lemmings soit négatif. Ainsi, la présence d'une dynamique cyclique pourrait être expliquée par la présence de réponses différentes, mais complémentaires, des prédateurs à la saisonnalité et à la variabilité dans le nombre de proies. Il est aussi intéressant de souligner le rôle des périodes de réduction de la prédation, comme pendant l'hiver ou quand les prédateurs migrateurs quittent le système, non seulement pour la récupération de la population de lemming, mais aussi pour leur persistance et ultimement pour la longueur des cycles. En effet, dans la dynamique du modèle, la forme des cycles est autant déterminée par les déclinis lors des états de forte prédation que par les périodes de croissance à faible prédation.

Les résultats de l'analyse d'assemblage remettent aussi en question l'importance attribuée à certains prédateurs dans la dynamique cyclique des lemmings. Le renard et le labbe sont tous les deux présents dans tous les assemblages permettant l'apparition de dynamique cyclique. Ainsi, le changement dans le taux d'attaque du renard induit par la reproduction et l'irruption de la population de labbes dans le système pour y nicher semble être des processus essentiels pour obtenir la dynamique cyclique. À l'inverse, la présence du harfang et de l'hermine dans le modèle ne sont pas essentiels pour observer un taux de croissance négatif dans la population de lemmings. Cependant, des taux de croissance beaucoup plus bas sont obtenus quand la présence du harfang ou de l'hermine s'ajoute aux autres prédateurs. Comme le renard et le labbe sont des espèces plus communes dans le système et qui provoquent des changements qui marquent moins l'imaginaire, il est possible que leur importance ait été négligée. Cette interprétation du rôle des prédateurs est cependant conditionnelle à la confiance accordée aux paramétrisations mécanistique et phénoménologique. Néanmoins, il serait possible que la place centrale

historiquement accordée aux rapaces comme le harfang et aux petits mustélidés l'hermine dans le cycle des petits mammifères (Gilg et al., 2003; Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014; Turchin & Hanski, 1997) provienne en fait que lorsqu'ils entrent dans le système, ils ajoutent juste ce qui est nécessaire en pression de prédation pour pousser la population de rongeurs vers un déclin rapide. Pour le harfang, le seuil (L^*) élevé dans la densité de lemming nécessaire pour déclencher un mouvement de nidification pourrait aussi expliquer pourquoi ils ont été perçus comme des prédateurs clefs dans le système. En effet, puisqu'ils ont le seuil le plus élevé, seule une densité estivale élevée de lemming les fait entrer dans le système. Or, à cette densité, les autres prédateurs vont aussi avoir atteint leur seuil, augmentant d'autant plus la pression de prédation. Comme les populations de lemming ont tendance à osciller entre effondrement et pic, avec peu d'années intermédiaires, il est difficile de discerner le dépassement successif des seuils.

Cependant, il faut reconnaître que la structure du modèle ne permet pas de modéliser directement la réponse numérique décalée généralement attribuée à l'hermine (mais voir Mougeot et al., 2019; Sundell et al., 2013). Il est évident qu'une forte densité de prédateur spécialiste qui persiste lors de la phase de basse densité de lemmings doit avoir un impact important sur la dynamique de la population. Notre approche de modélisation nous permet ainsi seulement de conclure sur le rôle limité de l'hermine dans l'initiation du déclin observé lors des pics de densité. Un modèle hybride incorporant une réponse numérique plus détaillée et basée sur des données robustes permettrait de mieux comprendre le rôle de l'hermine dans un contexte saisonnier.

En écologie, tous les modèles, mathématiques ou statistiques, sont des tentatives pour approximer des dynamiques ou des relations observées dans l'environnement, mais qui sont forcément plus complexes. Le modèle proposé dans ce projet ne fait pas exception si ce n'est que de viser volontairement une simplification importante des dynamiques en jeu. Cependant, la similarité des conclusions des paramétrisations mécanistique et phénoménologique suggère que la structure du système d'équations réussit tout de même à capturer des dynamiques importantes dans le système naturel. Notre modèle est constitué de quatre espèces de prédateurs

avec des réponses numériques dictées par une simplification de l’alternance des saisons et des réponses à la densité de proie. Des taux d’attaques et des mouvements saisonniers proie-dépendant sont, dans notre système, suffisant pour créer une dynamique cyclique. Cela souligne l’importance de prendre en compte la saisonnalité dans les interactions et le mouvement à l’intérieur des réseaux trophiques lors de l’étude de la dynamique des écosystèmes. Dans le cadre du système de l’île Bylot, la similitude entre la paramétrisation mécanistique et phénoménologique montre que la simple quantification binaire de l’état des prédateurs (présence/absence; reproductif/non reproductif) est suffisante pour capturer la variation dans la croissance de la population de lemming.

L’objectif final de ce projet était d’évaluer la pertinence d’une approche de modélisation hybride pour le système lemming et les autres systèmes saisonniers ou à dynamiques non linéaires. Les observations faites avec le modèle lemming permettent non seulement d’intégrer les inférences dérivées d’autres approches de modélisation, mais aussi d’en apporter de nouvelles. Pour le système lemming, les avantages d’une approche hybride se trouvent dans la simplicité des équations, dans la simplicité et la flexibilité de la paramétrisation et dans les nouvelles perspectives apportées sur la compréhension de la dynamique cyclique. Cette intégration permet de faire le pont entre différentes traditions dans les approches de modélisation des cycles de micromammifères, notamment les approches par équations différentielles continues et les méthodes d’analyses phénoménologiques. Il est fort probable que les modèles hybrides offrent des avantages similaires pour d’autres systèmes. Ainsi, les systèmes dynamiques hybrides s’avèrent être des outils très pertinents pour l’étude de la saisonnalité, mais aussi des systèmes migratoires, du mouvement dans les réseaux trophiques et d’autres dynamiques complexes en écologie des populations.

3.2 Critiques des méthodes et des résultats

Comme pour beaucoup d’exercices de modélisation, les résultats du modèle proposé pour le lemming sont sensibles à la valeur des paramètres. Les paramètres des approches mécanistique

et phénoménologique ont été évalués en utilisant les meilleures données empiriques disponibles, mais il reste encore beaucoup d'incertitude sur plusieurs valeurs. Ainsi, même si les résultats de deux approches de paramétrisation indépendantes concordent, il ne faut pas oublier qu'une sous ou surestimation d'un ou de plusieurs paramètres pourrait changer l'interprétation des analyses à un prédateur et d'assemblages.

Les taux d'attaque des prédateurs et le taux de croissance intrinsèque des lemmings sont les paramètres de la paramétrisation mécanistique pour lesquels persistent le plus d'inconnus. Pour chaque prédateur, le taux d'attaque a été défini comme une simple réponse linéaire. Or, une étude de la réponse fonctionnelle des quatre mêmes prédateurs dans un autre système arctique suggère, malgré un nombre très limité de points d'observation, une réponse Holling de type II (Gilg et al., 2006). À notre site d'étude, une telle réponse n'a cependant pas été trouvée pour le labbe et le harfang (Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). Pour le renard, une dérivation mécanistique de sa réponse fonctionnelle n'a pas démontré de point de saturation aux densités observées sur notre site d'étude, suggérant plutôt une réponse linéaire (Beardsell et al., 2021). L'absence de consensus reflète la grande difficulté dans l'évaluation de la réponse fonctionnelle des prédateurs en conditions naturelles, et ce, même dans un écosystème simple et ouvert comme la toundra.

La réponse fonctionnelle des prédateurs lors de chaque état a été estimée en utilisant les besoins énergétiques des prédateurs (sauf pour le renard en été à haute densité). Or cette méthode, loin d'être la meilleure, est certainement critiquable puisque les deux approches (mécanistique et besoins énergétiques) émergent de deux paradigmes différents. Le premier veut que la consommation dépende d'un taux d'attaque lui-même lié à la densité de proie, alors que le second suggère que les prédateurs cherchent à atteindre un équilibre entre dépenses et acquisition d'énergie, et ce, invariablement de la densité de proie. L'approche pour transformer les besoins énergétiques en taux d'attaque s'inspire de travaux de modélisation d'un réseau trophique saisonnier par Sauvé et Barraquand (2020).

Nous avons choisi d'utiliser la densité moyenne de lemmings lors de l'état à haute densité de lemmings pour évaluer la pente de la réponse fonctionnelle de cet état. Le raisonnement était que cette densité de lemming se devait d'être suffisante pour, par exemple, l'initiation de la nidification, et donc qu'un taux d'attaque évalué à cette densité permettrait de répondre aux besoins énergétiques. Pour évaluer les taux d'attaque des autres états, nous avons assumé une relation proportionnelle entre le taux d'attaque de l'état à haute densité et les besoins énergétiques. Étant donné la très petite quantité d'information sur la réponse fonctionnelle des prédateurs du système, particulièrement dans un contexte saisonnier, cette approche semblait être la plus adéquate.

Malgré le peu d'information disponible sur les taux d'attaque des prédateurs du modèle, des observations de consommation nous portent à croire que les valeurs de ces paramètres sont des minimums, du moins pour le harfang, le labbe et l'hermine. À notre site d'étude, des observations du taux d'approvisionnement en proie pour les nids de harfangs notent une moyenne de 14 et un maximum de 42 lemmings déposés au nid par jour (Therrien, Gauthier, Korpimäki, et al., 2014). En extrapolant ces valeurs, basées sur un faible échantillonnage, on obtiendrait plus de 5 000 et jusqu'à 15 000 lemmings capturés par année par un couple de harfangs. Or, même aux densités maximums de lemming observé, le taux de consommation des harfangs de notre étude n'atteint pas ces valeurs. Les observations réalisées pour les couples de labbes à longue queue pointent vers une consommation annuelle de lemming similaire au harfang. Le taux de consommation mécanistique dérivé pour les labbes est aussi loin de ces valeurs. Ces valeurs élevées de consommation sont probablement valables pour de courtes périodes clés du cycle de vie (comme au moment de l'envol des jeunes) mais pas comme valeurs moyennes pour toute la saison. Cela remet tout de même en perspective le choix de la forme simplifiée de la réponse fonctionnelle. Il serait intéressant de comparer nos valeurs avec une intégration de la consommation basée sur de plus petit pas de temps et qui pourrait ainsi incorporer les variations induites par le cycle de vie (nidification, alimentation et croissance des jeunes).

Pour l'hermine, la différence entre notre taux d'attaque mesuré via les besoins énergétiques et la réalité est difficile à évaluer. Des observations non publiées rapportent avoir vu des hermines rapporter des lemmings à leurs tanières toutes les 5 à 10 minutes estimant un taux de consommation de plus de 30 lemmings par jour pour une femelle reproductive. D'autres observations ont rapporté une consommation de plus de 56 lemmings/jour pour une famille de 11 hermines, apportant un taux de consommation de plus de 5 lemmings/jour/hermine (Bilodeau, 2013). À notre site d'étude, des caches d'hermine contenant plus de 20 cadavres de lemmings ont aussi déjà été trouvées. Ces observations laissent croire que le taux de prédation réel de l'hermine pourrait être jusqu'à 10 fois plus grand que celui utilisé dans le modèle. Mais, comme pour les prédateurs aviaires, la fluctuation de la consommation lors des différentes phases du cycle de vie est encore peu connue.

Un second point important à propos de l'hermine est le choix de simplifier sa dynamique numérique alors qu'il est généralement assumé que celle-ci prend plutôt la forme d'une réponse décalée (Gilg et al., 2006; Turchin & Hanski, 1997, 2001). Pour bien des modèles prédateur-proie de petits mammifères, c'est cette réponse numérique avec délai qui pousse la proie à de très faibles densités et qui prolonge la phase d'effondrement. Notre simplification de la dynamique ne permet pas à l'hermine d'avoir cette réponse décalée et il devient alors difficile de comparer son rôle dans notre modèle à ceux proposés par d'autres études. Il aurait été pertinent d'explorer des formes de réponse numérique plus généralement utilisées pour l'hermine (Gilg et al., 2003) dans notre modèle saisonnier. Cependant, à notre site d'étude comme ailleurs, il persiste un flou autour de la dynamique réelle de l'hermine. En effet, il existe très peu de séries temporelles de densité pour ce prédateur furtif, ce qui fait en sorte que la forme des réponses fonctionnelles et numériques ainsi que la valeur des paramètres sont souvent extrapolées de proxy d'abondance comme les pistes sur la neige (Korpela et al., 2014; Sundell et al., 2013) ou les nids d'hiver de lemmings prédatés par l'hermine (Bilodeau et al., 2013; Gilg et al., 2003). De l'information provenant de plusieurs espèces de mustélidés sont souvent combinées à travers les systèmes cycliques de micromammifères malgré des différences dans leur écologie. Ces différences pourraient bien exercer une influence sur la dynamique de

population des lemmings. De nombreux chercheurs attribuent une réponse décalée aux petits mustélidés spécialistes des micromammifères, mais certaines études soulèvent aussi des doutes quant à l'ubiquité de cette dynamique décalée (Mougeot et al., 2019; Sundell et al., 2013). Il serait important de développer des séries temporelles de densité d'hermine robuste afin de dériver la forme des réponses numériques et fonctionnelles à partir de données solides. Cela serait une avancée majeure pour guider la modélisation des cycles de micromammifères.

Le taux de croissance intrinsèque des lemmings est le deuxième paramètre pour lequel de l'incertitude persiste encore. Qui plus est, la valeur de ce paramètre est la plus importante puisque c'est ce taux de croissance qui agit comme « référence » pour évaluer l'effet de chaque prédateur. Même si les différentes espèces de lemmings sont étudiées depuis longtemps et à plusieurs sites autour du pôle, il n'existe pas encore de consensus autour d'une valeur qui pourrait être utilisée dans les modèles pour représenter la croissance de la population. Ainsi, même si la reproduction hivernale du lemming est reconnue depuis longtemps, les valeurs saisonnières de croissance ne sont pas connues. Les valeurs de paramètre utilisées dans l'étude sont des estimations informées provenant de notre connaissance limitée de la biologie reproductive du lemming. Une réévaluation à la hausse ou à la baisse pourrait avoir un impact important sur les conclusions du modèle, notamment sur les assemblages qui mènent à un taux de croissance négatif. Toutefois, les différences entre les assemblages de prédateur resteraient, elles, largement les mêmes.

Au niveau de l'approche phénoménologique, les conclusions sont sensibles aux valeurs de croissance de la population de lemming mesuré. Ces estimations de taux de croissance sont sensibles lorsque la population de lemming est proche de zéro. En effet, la formule de taux de croissance utilise une fraction ayant comme numérateur et dénominateur les densités de lemming aux temps $t + 1$ et t . Pour une division par un dénominateur près de zéro, une variation relative autour de la valeur du dénominateur aura un effet beaucoup plus grand sur la valeur de la fraction que pour un dénominateur loin de zéro. De plus, la densité de lemming lors des périodes d'effondrement est difficile à estimer. C'est parfois seulement une poignée d'individus

qui sont observés à travers les deux grilles de trappage pour tout un été. L'estimation de la densité en période d'effondrement est aussi plus affectée par la détection d'un individu supplémentaire que lorsque la population de lemming est en pic d'abondance.

Une autre limite aux méthodes utilisées dans ce projet se trouve au niveau de l'estimation des seuils L^* des prédateurs. La méthode utilisée ne permet pas d'identifier un seuil clair entre l'indice d'abondance d'hermine et la densité de lemming au printemps. Sur le site d'étude, très peu d'information est disponible quant à la dynamique de l'hermine et la série temporelle reconstruite par Bolduc et al. (n.d.) demeure la meilleure estimation de l'abondance relative de l'hermine dans le système. Sa capacité à chasser les lemmings sous la neige pourrait permettre à l'hermine de réagir à l'augmentation de la densité de lemmings à n'importe quel moment durant l'année incluant par immigration, et non seulement au printemps par reproduction. Cela pourrait expliquer pourquoi la densité de lemmings au printemps n'est pas un bon prédicteur de la présence ou non de l'hermine dans le système.

L'absence de seuil L^* pour l'hermine empêche aussi d'analyser le modèle en développant des simulations de séries temporelles. En effet, sans valeur pour le L^* de l'hermine, il n'est pas possible de déterminer quand le système devrait passer d'un état à un autre. La structure simple et linéaire de la dynamique de chaque état limite aussi la simulation de séries temporelles qui pourraient être comparées avec les données empiriques. En effet, le modèle sous sa forme saisonnière ne converge pas vers un cycle stable. Ainsi, les densités de lemmings minimales et maximales obtenues par simulation de série temporelle sont influencées par le choix de la densité initiale. Ces deux dernières métriques auraient été utiles pour évaluer la capacité du modèle à reproduire les cycles observés dans le système d'étude, mais aussi dans d'autres systèmes. C'est pour ces deux raisons que l'analyse du modèle utilise plutôt les taux de croissance, qui eux ne sont pas dépendants ni des valeurs de L^* , ni de conditions initiales.

La longueur des cycles est aussi un paramètre qui n'a pas pu être mesuré pour les différents assemblages de prédateurs. En effet, dès qu'on ajoute un prédateur dans le modèle, on se

retrouve à ajouter un état supplémentaire, ce qui rend le calcul analytique de la longueur du cycle très complexe. Par exemple, pour un modèle avec le labbe et le harfang, on retrouverait trois taux de croissance annuels discrets : été à faible densité sous les seuils du labbe et du harfang; été à densité intermédiaire avec présence du labbe, mais pas du harfang; été à haute densité avec présence des deux prédateurs aviaires. La présence d'un état dit « intermédiaire » complique sensiblement le calcul analytique de la longueur du cycle. Dans le cadre de ce projet, la dérivation de la longueur du cycle pour un système à deux, trois ou quatre prédateurs n'a pas été faite. Cependant, pour les modèles d'assemblage, la condition pour obtenir une dynamique cyclique reste similaire : au moins l'un des taux de croissance doit être plus petit que 1. L'analyse des modèles d'assemblage s'est ainsi limitée à catégoriser les assemblages selon leur capacité à avoir une dynamique cyclique en utilisant le taux de croissance dans une situation où tous les prédateurs ont leur seuil L^* franchis.

Finalement, il est important de discuter des limites de l'approche utilisée dans l'analyse et des choix de simplification qui ont été faits lors de la construction du modèle. Les modèles hybrides, selon la définition donnée au chapitre 2, sont des outils qui offrent beaucoup de flexibilité pour représenter les systèmes dont les dynamiques complexes peuvent être divisées en états et transitions. Notre approche utilise l'arrêt de l'intégration continue causé par les changements de saison pour essentiellement modifier la valeur des paramètres sans toutefois changer la forme des équations. Cette simplification se trouve aussi dans le choix de taux de croissance exponentiel, de taux d'attaque linéaire et de densité de prédateur constants. Cette construction permet de démontrer clairement le lien entre les approches mécanistiques et phénoménologiques, ce qui selon nous, constitue la force des modèles hybrides. Cependant, ce système d'équations simplifiées est limité dans l'éventail de dynamique qu'il peut produire. Par construction, la transition abrupte d'un état à l'autre néglige des phénomènes transitoires (comme un changement progressif du taux de croissance ou l'arrivée asynchrone des prédateurs migrants au printemps) qui peuvent avoir d'importants impacts sur la dynamique de la proie. La simplification en état de la dynamique des prédateurs s'avère aussi problématique si l'on cherche à étudier plus en profondeur la dynamique des prédateurs dans ce contexte saisonnier

(en étudiant par exemple la phénologie de leur cycle de vie et l'impact de celle-ci sur le cycle). Cette mise de côté de la dynamique des prédateurs est aussi difficilement compatible avec des systèmes à plusieurs proies ou plus généralement les réseaux trophiques. Ainsi, de manière générale, notre modèle hybride agit à titre d'exemple de situations où la simplification des dynamiques saisonnières est possible. Nous croyons, malgré les simplifications et limites intrinsèques de la structure des équations, que notre modèle hybride représente une base intéressante pour construire des modèles plus avancés et réalistes pour d'autres systèmes saisonniers avec des dynamiques plus complexes.

3.3 Perspectives futures

Le cycle des lemmings est un système saisonnier plutôt simple à cause du petit nombre d'acteurs et la présence d'états contrastés. La dynamique du système s'insère ainsi presque naturellement dans la structure d'un modèle hybride. La modélisation d'écosystème plus complexe ou avec une saisonnalité moins contrastante est un exercice difficile. Or, la flexibilité de l'approche par modèle hybride devrait tout de même permettre à cet outil d'améliorer notre compréhension des interactions et de la dynamique de population de plusieurs de ces écosystèmes. La force de l'approche par modèle hybride est qu'elle permet de découper les systèmes écologiques en plusieurs états afin de mieux comprendre chacun d'entre eux, plutôt que de continuer de modéliser le système en entier via un ensemble complexe d'équations. Cette approche de modélisation offre ainsi beaucoup de potentiel pour comprendre les écosystèmes dont les dynamiques sont fortement non linéaires ou pour les systèmes sans équilibre stable.

Historiquement, les modèles prédateurs-proies ont eu de la difficulté à représenter les longues périodes à faible densité et l'irrégularité dans le cycle des lemmings. Une approche par modélisation hybride offre une fenêtre pour mieux comprendre, à l'aide de taux d'attaque et de mouvement dépendant de la saison et de la densité de la proie, pourquoi on observe ces phénomènes. Il serait intéressant de continuer l'exercice de paramétrisation pour d'autres sites de l'Arctique ayant une composition en espèces, des densités de prédateurs et une longueur de

saison différente. Il serait aussi pertinent de construire sur ce processus de modélisation pour voir si un modèle hybride permet de comprendre pourquoi à certains sites de l'Arctique, le cycle des lemmings semble « s'éteindre » pour plusieurs années pour ensuite recommencer (Ehrich et al., 2020).

3.4 Conclusion générale

Ce projet est le premier exercice de modélisation qui s'intéresse à comprendre la dynamique cyclique des lemmings sur l'île Bylot. Ce site du Haut-Arctique canadien bénéficie de plus de 20 ans de données sur les différentes espèces du système provenant d'un large suivi écosystémique. L'écosystème arctique a aussi l'avantage d'être relativement simple dans sa composition d'espèces et dans leur dynamique, offrant une opportunité unique pour faciliter la compréhension de la dynamique des écosystèmes. Malgré un réseau trophique relativement simple, cet écosystème comprend une dynamique ayant intrigué bien des écologistes : le fameux cycle des populations de lemmings.

Notre objectif était de mettre de l'avant une approche de modélisation alternative, un modèle hybride, pour représenter la dynamique cyclique prédateur-proie des lemmings de l'île Bylot. Les modèles hybrides se présentent comme des outils plus souples faisant le pont entre les différentes approches traditionnellement utilisées pour modéliser le cycle des lemmings. La division en états et transition permet de simplifier la représentation de dynamiques complexes que sont les systèmes hautement saisonniers retrouvés dans le Haut-Arctique. La saisonnalité et le mouvement des prédateurs sont deux dynamiques qui sont difficiles à intégrer explicitement dans les modèles prédateurs-proies. Or, le modèle proposé dans cette étude a permis d'intégrer de manière très simple ces dynamiques dans la structure de modèle dynamique hybride.

L'étude des équations du modèle proposé suggère que la structure du modèle permet l'apparition d'une dynamique cyclique à l'intérieur d'une certaine plage de paramètres. Les deux approches indépendantes de paramétrisation du modèle ont permis de remettre en question le rôle des

différents prédateurs et de leur adoption dans l'apparition de la dynamique de la population de lemming. L'exercice de modélisation de cette étude a donc permis d'apporter de nouvelles perspectives vis-à-vis la cyclicité du système prédateur-proie des lemmings, répondant aux objectifs du projet. Cette analyse a ainsi mis en évidence la capacité des modèles hybrides à intégrer les méthodes de modélisation par équations différentielles continues et les modèles phénoménologiques..

Les modèles hybrides proposent de découper les systèmes écologiques en états et en transition, permettant ainsi de déconstruire les systèmes complexes en morceaux dont les dynamiques sont plus faciles à décrire. Ce type d'approche, déjà établi dans d'autres domaines des sciences de la vie (Mailleret & Lemesle, 2009), a beaucoup de potentiel en écologie. L'approche hybride, en intégrant de manière élégante des dynamiques non linéaires, risque de changer notre compréhension de plusieurs phénomènes en écologie, redéfinissant du même coup notre vision du fonctionnement des écosystèmes.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, K. C. (2011). A dispersal-induced paradox: Synchrony and stability in stochastic metapopulations. *Ecology Letters*, *14*(11), 1158–1169. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01670.x>
- Abrams, P. A., & Ginzburg, L. R. (2000). The nature of predation: Prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology and Evolution*, *15*(8), 337–341. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01908-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01908-X)
- Akhmetzhanov, A. R., Grogard, F., & Mailleret, L. (2011). Optimal life-history strategies in seasonal consumer-resource dynamics. *Evolution*, *65*(11), 3113–3125. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01381.x>
- Amarasekare, P. (2008). Spatial Dynamics of Foodwebs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*(1), 479–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173434>
- Andreassen, H. P., Sundell, J., Ecke, F., Halle, S., Haapakoski, M., Henttonen, H., Huitu, O., Jacob, J., Johnsen, K., Koskela, E., Luque-Larena, J. J., Lecomte, N., Leirs, H., Mariën, J., Neby, M., Rätti, O., Sievert, T., Singleton, G. R., van Cann, J., ... Ylönen, H. (2021). Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*, *195*(3), 601–622. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04810-w>
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., & Erlinge, S. (1999). Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, *68*(1), 34–49. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00258.x>
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., & Lundberg, H. (2001). Geographical and Temporal Patterns of Lemming Population Dynamics in Fennoscandia. *Ecography*, *24*(3), 298–308.
- Arditi, R., & Ginzburg, L. R. (1989). Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology*, *139*, 311–326. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0022519389802115>
- Barraquand, F., Høye, T. T., Henden, J. A., Yoccoz, N. G., Gilg, O., Schmidt, N. M., Sittler, B., & Ims, R. A. (2014). Demographic responses of a site-faithful and territorial predator to its fluctuating prey: Long-tailed skuas and arctic lemmings. *Journal of Animal Ecology*, *83*(2), 375–387. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12140>
- Barraquand, F., Pinot, A., Yoccoz, N. G., & Bretagnolle, V. (2014). Overcompensation and phase effects in a cyclic common vole population: between first and second-order cycles. *Journal of Animal Ecology*, *83*(6), 1367–1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12257>

- Batzli, G. O., Stenseth, N. C., & Fitzgerald, B. M. (1974). Growth and Survival of Suckling Brown Lemmings, *Lemmus trimucronatus*. *Journal of Mammalogy*, 55(4), 828–831. <https://doi.org/10.2307/1379411>
- Beardsell, A., Gravel, D., Berteaux, D., Gauthier, G., Clermont, J., Careau, V., Lecomte, N., Juhasz, C. C., Royer-Boutin, P., & Bêty, J. (2021). Derivation of Predator Functional Responses Using a Mechanistic Approach in a Natural System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9(March), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630944>
- Berteaux, D. (2020). *Monitoring of arctic and red fox reproduction on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.1 (1993-2019)*. <https://doi.org/10.5885/45594CE-A69880E653314887>
- Beverton, R. J. H., & Holt, S. J. (1993). *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-2106-4>
- Bilodeau, F. (2013). *Effet du couvert nival, de la nourriture et de la prédation hivernale sur la dynamique de population des lemmings*. Doctoral dissertation. Université Laval. Québec.
- 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(4), 813–819. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-260.1>
- Bohonak, A. J. (1999). Dispersal, Gene Flow, and Population Structure. *The Quarterly Review of Biology*, 74(1), 21–45. <https://doi.org/10.1086/392950>
- Bolduc, D., Fauteux, D., Gagnon, C. A., Gauthier, G., & Legagneux, P. (n.d.). Testimonials to reconstruct past abundances of wildlife populations. *Basic and Applied Ecology*.
- Brechtel, A., Gross, T., & Drossel, B. (2019). Far-ranging generalist top predators enhance the stability of meta-foodwebs. *Scientific Reports*, 9(1), 12268. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48731-y>
- Brown, J., Miller, P. C., Tieszen, L. L., & Bunnell, F. (1980). An Arctic ecosystem : the coastal tundra at Barrow, Alaska. In *An Arctic Ecosystem: the Coastal Tundra at Barrow, Alaska* (Vol. 7). Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. <https://doi.org/10.1575/1912/222>
- Burkey, T. v, & Stenseth, N. C. (1994). Population Dynamics of Territorial Species in Seasonal and Patchy Environments. *Oikos*, 69(1), 47. <https://doi.org/10.2307/3545282>
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J. F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience*, 15(2), 268–276. <https://doi.org/10.2980/15-2-3097>
- Cawell, H. 2001. *Matrix population models*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>

- Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, *141*(2), 236–253. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1>
- Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S., & Berteaux, D. (2020). Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia*, *193*(3), 557–569. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04696-8>
- Clermont, J., Grenier-Potvin, A., Duchesne, É., Couchoux, C., Dulude-de Broin, F., Beardsell, A., Bêty, J., & Berteaux, D. (2021). The predator activity landscape predicts the anti-predator behavior and distribution of prey in a tundra community. *Ecosphere*, *12*(12). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3858>
- Clermont, J., Woodward-Gagné, S., & Berteaux, D. (2021). Digging into the behaviour of an active hunting predator: arctic fox prey caching events revealed by accelerometry. *Movement Ecology*, *9*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00295-1>
- Costa, M. (2016). A piecewise deterministic model for a prey-predator community. *Annals of Applied Probability*, *26*(6), 3491–3530. <https://doi.org/10.1214/16-AAP1182>
- Domine, 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*(4), 813–826. <https://doi.org/10.1139/as-2018-0008>
- Donohue, J. G., & Piiroinen, P. T. (2016). The effects of predation on seasonally migrating populations. *Theoretical Ecology*, *9*(4), 487–499. <https://doi.org/10.1007/s12080-016-0304-1>
- Duchesne, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2011). Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia*, *167*(4), 967–980. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2045-6>
- Dunn, R. P., & Hovel, K. A. (2020). Predator type influences the frequency of functional responses to prey in marine habitats. *Biology Letters*, *16*(1). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0758>
- Duong, T. (2021). *ks: Kernel Smoothing*. <https://cran.r-project.org/package=ks>
- Ehrich, D., Schmidt, N. M., Gauthier, G., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Clark, K., Ecke, F., Eide, N. E., Framstad, E., Frandsen, J., Franke, A., Gilg, O., Giroux, M.-A., Henttonen, H., Hörnfeldt, B., Ims, R. A., Kataev, G. D., Kharitonov, S. P., Killengreen, S. T., ... Solovyeva, D. v. (2020). Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *Ambio*, *49*(3), 786–800. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01198-7>
- Elton, C. S. (1924). Periodic Fluctuations in the Numbers of Animals: Their Causes and Effects. *Journal of Experimental Biology*, *2*(1), 119–163. <https://doi.org/10.1242/jeb.2.1.119>

- Erlinge, S., Hasselquist, D., Svensson, M., Frodin, P., & Nilsson, P. (2000). Reproductive behaviour of female Siberian lemmings during the increase and peak phase of the lemming cycle. *Oecologia*, *123*(2), 200–207. <https://doi.org/10.1007/s004420051006>
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, *84*(5), 1412–1422. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12385>
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2016). Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology*, *97*(11), 3231–3241. <https://doi.org/10.1002/ecy.1570>
- Fauteux, D., Gauthier, G., Berteaux, D., Palme, R., & Boonstra, R. (2018). High Arctic lemmings remain reproductively active under predator-induced elevated stress. *Oecologia*, *187*(3), 657–666. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4140-4>
- Fauteux, D., Gauthier, G., Mazerolle, M. J., Coallier, N., Bêty, J., & Berteaux, D. (2018). Evaluation of invasive and non-invasive methods to monitor rodent abundance in the Arctic. *Ecosphere*, *9*(2), e02124. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2124>
- Fox, J. W., Legault, G., Vasseur, D. A., & Einarson, J. A. (2013). Nonlinear Effect of Dispersal Rate on Spatial Synchrony of Predator-Prey Cycles. *PLoS ONE*, *8*(11), e79527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079527>
- Fuller, W. A., Martell, A. M., Smith, R. F. C., & Speller, S. W. (1975). High-arctic lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. II. Demography. *Canadian Journal of Zoology*, *53*(6), 867–878. <https://doi.org/10.1139/z75-100>
- Gauthier, G. (2020). Lemming monitoring on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.2 (1994-2019). *Nordicana D22*. <https://doi.org/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. *Écoscience*, *18*(3), 223–235. <https://doi.org/10.2980/18-3-3453>
- Gauthier, G., Berteaux, D., Krebs, C. J., & Reid, D. G. (2009). Arctic lemmings are not simply food limited—a comment on Oksanen et al. *Evolutionary Ecology Research*, *11*, 483–484.
- 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*(1624). <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0482>
- Gauthier, G., Cadieux, M.-C., Seyer, Y., & Therrien, J.-F. (2020). Monitoring of avian predator reproduction on Bylot Island, Nunavut, Canada, v. 1.2 (2004-2019). *Nordicana D22*. <https://doi.org/10.5885/45591AW-F9B906CC647948E0>

- Gauthier, G., Rochefort, L., & Reed, A. (1996). The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, 23(4), 253–259. <https://journals.lib.unb.ca/index.php/GC/article/view/3923>
- Genadot, A. (2014). *A multi-scale study of a class of hybrid predator-prey models*. <http://arxiv.org/abs/1409.0376>
- Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003). Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science*, 302(5646), 866–868. <https://doi.org/10.1126/science.1087509>
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., & Hanski, I. (2006). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113(2), 193–216. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x>
- Ginzburg, L. R. (1998). Assuming Reproduction to be a Function of Consumption Raises Doubts about Some Popular Predator-Prey. *Journal of Animal Ecology*, 67(2), 325–327.
- Goltsman, M. E., Sushko, E. D., Doronina, L., & Kruchenkova, E. P. (2019). An Individual-Based Model of the Population Dynamics of the Arctic Fox (*Vulpes lagopus semenovi*) on Mednyi Island, Commander Islands, North Pacific. *Biology Bulletin*, 46(8), 929–945. <https://doi.org/10.1134/S106235901908003X>
- Graham, I. M., & Lambin, X. (2002). The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: The specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 946–956. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00657.x>
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 910–917. <https://doi.org/10.1139/Z08-059>
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2010). Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology*, 33, 725–736. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0746-7>
- Hansen, R. M. (1957). Development of Young Varying Lemmings (*Dicrostonyx*). *ARCTIC*, 10(2), 105. <https://doi.org/10.14430/arctic3757>
- Hansen, T. F., Stenseth, N. C., & Henttonen, H. (1999). Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: An analysis of seasonal density dependence. *American Naturalist*, 154(2), 129–139. <https://doi.org/10.1086/303229>
- Hanski, I., Hansson, L., & Henttonen, H. (1991). Specialist Predators, Generalist Predators, and the Microtine Rodent Cycle. *The Journal of Animal Ecology*, 60(1), 353–367. <https://doi.org/10.2307/5465>
- Hanski, I., & Korpimäki, E. (1995). Microtine Rodent Dynamics in Northern Europe : Parameterized Models for the Predator-Prey Interaction. *Ecology*, 76(3), 840–850.

- Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E., & Henttonen, H. (1993). Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, 364(6434), 232–235. <https://doi.org/10.1038/364232a0>
- Hasler, J. F., & Banks, E. M. (1975). Reproductive performance and growth in captive collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 53(6), 777–787. <https://doi.org/10.1139/z75-092>
- Hastings, A. (2004). Transients: The key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1), 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.007>
- Holland, M. D., & Hastings, A. (2008). Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. *Nature*, 456(7223), 792–795. <https://doi.org/10.1038/nature07395>
- Holling, C. S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the pine Sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91(5), 293–320.
- Holyoak, M., & Lawler, S. P. (1996). Persistence of an Extinction-Prone Predator-Prey Interaction Through Metapopulation Dynamics. *Ecology*, 77(6), 1867–1879. <https://doi.org/10.2307/2265790>
- Hopson, J., & Fox, J. W. (2019). Occasional long distance dispersal increases spatial synchrony of population cycles. *Journal of Animal Ecology*, 88(1), 154–163. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12905>
- Humphries, M. M., Studd, E. K., Menzies, A. K., & Boutin, S. (2017). To Everything There Is a Season: Summer-to-Winter Food Webs and the Functional Traits of Keystone Species. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5), 961–976. <https://doi.org/10.1093/icb/ix119>
- Hutchison, C., Guichard, F., Legagneux, P., Gauthier, G., Bêty, J., Berteaux, D., Fauteux, D., & Gravel, D. (2020). Seasonal food webs with migrations: multi-season models reveal indirect species interactions in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 378(2181), 20190354. <https://doi.org/10.1098/rsta.2019.0354>
- Ims, R. A., & Steen, H. (1990). Geographical Synchrony in Microtine Population Cycles: A Theoretical Evaluation of the Role of Nomadic Avian Predators. *Oikos*, 57(3), 381. <https://doi.org/10.2307/3565968>
- 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(7218), 93–97. <https://doi.org/10.1038/nature07442>
- Kelt, D. A., Heske, E. J., Lambin, X., Oli, M. K., Orrock, J. L., Ozgul, A., Pauli, J. N., Prugh, L. R., Sollmann, R., & Sommer, S. (2019). Advances in population ecology and species interactions in mammals. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 965–1007. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz017>

- King, C. M., & Powell, R. A. (2006). *The natural history of weasels and stoats: ecology, behavior, and management* (Oxford University Press, Ed.). Oxford University Press (OUP).
- Klausmeier, C. A. (2010). Successional state dynamics: A novel approach to modeling nonequilibrium foodweb dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 262(4), 584–595. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.10.018>
- Klemola, T., Koivula, M., Korpimäki, E., & Norrdahl, K. (2000). *Experimental Tests of Predation and Food Hypotheses for Population Cycles of Voles* (Vol. 267, Issue 1441).
- Klemola, T., Pettersen, T., & Stenseth, N. C. (2003). Trophic Interactions in Population Cycles of Voles and Lemmings: A Model-Based Synthesis. *Advances in Ecological Research*, 33.
- Klemola, T., Tanhuanpää, M., Korpimäki, E., & Ruohomäki, K. (2002). Specialist and generalist natural enemies as an explanation for geographical gradients in population cycles of northern herbivores. *Oikos*, 99(1), 83–94. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990109.x>
- Korpela, K., Helle, P., Henttonen, H., Korpimäki, E., Koskela, E., Ovaskainen, O., Pietiäinen, H., Sundell, J., Valkama, J., & Huitu, O. (2014). Predator–vole interactions in northern Europe: The role of small mustelids revised. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1797). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2119>
- Korpimäki, E., Norrdahl, K., Klemola, T., Pettersen, T., & Stenseth, N. C. (2002). Dynamic effects of predators on cyclic voles: Field experimentation and model extrapolation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1495), 991–997. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.1972>
- Kot, M., & Schaffer, W. M. (1984). The effects of seasonality on discrete models of population growth. *Theoretical Population Biology*, 26(3), 340–360. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(84\)90038-8](https://doi.org/10.1016/0040-5809(84)90038-8)
- Krebs, C. J. (2011). Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705), 481–489. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1992>
- Krebs, C. J., Boonstra, R., & Kenney, A. J. (1995). Population dynamics of the collared lemming and the tundra vole at Pearce Point, Northwest Territories, Canada. *Oecologia*, 103(4), 481–489. <https://doi.org/10.1007/BF00328687>
- Laan, E., & Fox, J. W. (2020). An experimental test of the effects of dispersal and the paradox of enrichment on metapopulation persistence. *Oikos*, 129, 49–58. <https://doi.org/10.1111/oik.06552>
- Lai, S., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, 126(7), 937–947. <https://doi.org/10.1111/oik.03948>

- Lambin, X., Petty, S. J., & Mackinnon, J. L. (2000). Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. In *Journal of Animal Ecology* (Vol. 69).
- 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*(7), 1707–1716. <https://doi.org/10.1890/11-1973.1>
- Levy, D., Harrington, H. A., & van Gorder, R. A. (2016). Role of seasonality on predator-prey-subsidy population dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, *396*, 163–181. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2016.02.005>
- Lotka, A. (1925). Elements of Physical Biology. *Nature*, *116*(2917), 461–461. <https://doi.org/10.1038/116461b0>
- Mailleret, L., & Lemesle, V. (2009). A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *367*(1908), 4779–4799. <https://doi.org/10.1098/rsta.2009.0153>
- Manning, T. H. (1954). Remarks on the Reproduction, Sex Ratio, and Life Expectancy of the Varying Lemming, *Dicrostonyx Groenlandicus*, in Nature and Captivity. *ARCTIC*, *7*(1), 36–48. <https://doi.org/10.14430/arctic3827>
- McMeans, B. C., McCann, K. S., Humphries, M., Rooney, N., & Fisk, A. T. (2015). Food Web Structure in Temporally-Forced Ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*(11), 662–672. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.001>
- Menyushina, I. E., Ehrich, D., Henden, J. A., Ims, R. A., & Ovsyanikov, N. G. (2012). The nature of lemming cycles on Wrangel: An island without small mustelids. *Oecologia*, *170*(2), 363–371. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2319-7>
- Millar, J. S. (2001). On reproduction in lemmings. *Ecoscience*, *8*(2), 145–150. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682639>
- Mougeot, F., Lambin, X., Rodríguez-Pastor, R., Romairone, J., & Luque-Larena, J. (2019). Numerical response of a mammalian specialist predator to multiple prey dynamics in Mediterranean farmlands. *Ecology*, *100*(9), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecy.2776>
- Murdoch, W. W., Briggs, C. J., & Nisbet, R. M. (2013). *Consumer-Resource Dynamics (MPB-36)*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400847259>
- Naiman, R. J., Bilby, R. E., Schindler, D. E., & Helfield, J. M. (2002). Pacific salmon, nutrients, and the dynamics of freshwater and riparian ecosystems. *Ecosystems*, *5*(4), 399–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0083-3>
- Namba, T. (1984). Competitive Co-existence in a seasonally fluctuating environment. *Journal of Theoretical Biology*, *111*(2), 369–386. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(84\)80216-7](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(84)80216-7)

- Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., & Olofsson, J. (2008). Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research*, *10*, 415–434.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., Olofsson, J., & Kyrö, K. (2009). On the implications of currently available data concerning population fluctuations of arctic lemmings : – reply to Gauthier et al. (2008). *Evolutionary Ecology Research*, *11*, 485–487.
- Oli, M. K. (2019). Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions. *Mammal Review*, *49*(3), 226–239. <https://doi.org/10.1111/mam.12156>
- Pachepsky, E., Nisbet, R. M., & Murdoch, W. W. (2008). Between discrete and continuous: Consumer-resource dynamics with synchronized reproduction. *Ecology*, *89*(1), 280–288. <https://doi.org/10.1890/07-0641.1>
- Pau, S., Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Davies, T. J., Kraft, N. J. B., Bolmgren, K., Betancourt, J. L., & Cleland, E. E. (2011). Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, *17*(12), 3633–3643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02515.x>
- Pinot, A., Barraquand, F., Tedesco, E., Lecoustre, V., Bretagnolle, V., & Gauffre, B. (2016). Density-dependent reproduction causes winter crashes in a common vole population. *Population Ecology*, *58*(3), 395–405. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0552-3>
- Pitelka, F. A., & Batzli, G. O. (2018). Demography and Condition of Brown Lemmings (*Lemmus trimucronatus*) During Cyclic Density Fluctuations Near Barrow, Alaska. *Annales Zoologici Fennici*, *55*(4–6), 187–236. <https://doi.org/10.5735/086.055.0605>
- Poirier, M., Gauthier, G., & Domine, F. (2019). What guides lemmings movements through the snowpack? *Journal of Mammalogy*, *100*(5), 1416–1426. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz129>
- R Core Team. (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <https://www.r-project.org/>
- Radchuk, V., Ims, R. A., & Andreassen, H. P. (2016). From individuals to population cycles: The role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations. *Ecology*, *97*(3), 720–732. <https://doi.org/10.1890/15-0756.1>
- Reid, D. G., & Krebs, C. J. (1996). Limitations to collared lemming population growth in winter. *Canadian Journal of Zoology*, *74*(7), 1284–1291. <https://doi.org/10.1139/z96-143>
- Reid, D. G., Krebs, C. J., & Kenney, A. (1995). Limitation of Collared Lemming Population Growth at Low Densities by Predation Mortality. *Oikos*, *73*(3), 387. <https://doi.org/10.2307/3545963>
- Rioux, M. J., Lai, S., Casajus, N., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017). Winter home range fidelity and extraterritorial movements of Arctic fox pairs in the Canadian High Arctic. *Polar Research*, *36*(11). <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1316930>

- Robillard, A., Gauthier, G., Therrien, J. F., & Bêty, J. (2018). Wintering space use and site fidelity in a nomadic species, the snowy owl. *Journal of Avian Biology*, 49(5), 1–13. <https://doi.org/10.1111/jav.01707>
- Rosenzweig, M. L., & MacArthur, R. H. (1963). Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions. *American Society of Naturalists*, 97(895), 209–223.
- Roth, J. D. (2002). Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, 133(1), 70–77. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1004-7>
- Ruffino, L., Oksanen, T., Hoset, K. S., Tuomi, M., Oksanen, L., Korpimäki, E., Bugli, A., Hobson, K. A., Johansen, B., & Mäkynen, A. (2016). Predator–rodent–plant interactions along a coast–inland gradient in Fennoscandian tundra. *Ecography*, 39(9), 871–883. <https://doi.org/10.1111/ecog.01758>
- Saavedra, S., Rohr, R. P., Fortuna, M. A., Selva, N., & Bascompte, J. (2016). Seasonal species interactions minimize the impact of species turnover on the likelihood of community persistence. *Ecology*, 97(4), 865–873.
- 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(5), 873–880. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01278.x>
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., & Larivière, S. (2011). Seasonal pulses of migratory prey and annual variation in small mammal abundance affect abundance and reproduction by arctic foxes. *Polar Biology*, 34(10), 1475–1484. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1005-2>
- Sauve, A. M. C., & Barraquand, F. (2020). From winter to summer and back: Lessons from the parameterization of a seasonal food web model for the Białowieża forest. *Journal of Animal Ecology*, 89(7), 1628–1644. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13227>
- Sauve, A. M. C., Taylor, R. A., & Barraquand, F. (2020). The effect of seasonal strength and abruptness on predator–prey dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 491, 110175. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2020.110175>
- Seyer, Y., Gauthier, G., Bêty, J., Therrien, J. F., & Lecomte, N. (2021). Seasonal variations in migration strategy of a long-distance Arctic-breeding seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 677, 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps13905>
- Seyer, Y., Gauthier, G., Fauteux, D., & Therrien, J. F. (2020). Resource partitioning among avian predators of the Arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2934–2945. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13346>
- Sgueo, C., Wells, M. E., Russell, D. E., & Schaeffer, P. J. (2012). Acclimatization of seasonal energetics in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*) through plasticity of metabolic rates and ceilings. *Journal of Experimental Biology*, 215(14), 2418–2424. <https://doi.org/10.1242/jeb.061168>

- Singh, A., & Emerick, B. (2021). Generalized stability conditions for host–parasitoid population dynamics: Implications for biological control. *Ecological Modelling*, 456(May), 109656. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109656>
- Sittler, B. (1995). Response of stoats (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in North East Greenland: preliminary results from a long-term study. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 79–92.
- Sjödin, H., Brännström, Å., & Englund, G. (2015). Space race functional responses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 1–6. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2121>
- Sporta Caputi, S., Careddu, G., Calizza, E., Fiorentino, F., Maccapan, D., Rossi, L., & Costantini, M. L. (2020). Seasonal Food Web Dynamics in the Antarctic Benthos of Tethys Bay (Ross Sea): Implications for Biodiversity Persistence Under Different Seasonal Sea-Ice Coverage. *Frontiers in Marine Science*, 7(December), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594454>
- Stenseth, N. C. (1999). Population Cycles in Voles and Lemmings: Density Dependence and Phase Dependence in a Stochastic World. *Oikos*, 87(3), 427. <https://doi.org/10.2307/3546809>
- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., & Saitoh, T. (1998). Seasonal forcing on the dynamics of *Clethrionomys rufocanus*: Modeling geographic gradients in population dynamics. *Researches on Population Ecology*, 40(1), 85–95. <https://doi.org/10.1007/BF02765224>
- Stenseth, N. C., Chan, K., Framstad, E., & Tong, H. (1998). Phase- and density-dependent population dynamics in Norwegian lemmings: interaction between deterministic and stochastic processes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1409), 1957–1968. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0526>
- Stenseth, N. C., Viljugrein, H., Saitoh, T., Hansen, T. F., Kittilsen, M. O., Bølviken, E., & Glöckner, F. (2003). Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(20), 11478–11483. <https://doi.org/10.1073/pnas.1935306100>
- Sundell, J., O’Hara, R. B., Helle, P., Hellstedt, P., Henttonen, H., & Pietiäinen, H. (2013). Numerical response of small mustelids to vole abundance: Delayed or not? *Oikos*, 122(7), 1112–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00233.x>
- Tannerfeldt, M., & Angerbjörn, A. (1996). Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, 19(3), 209–220. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00229.x>
- 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(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042427>

- Taylor, R. A., Sherratt, J. A., & White, A. (2013). Seasonal forcing and multi-year cycles in interacting populations: Lessons from a predator-prey model. *Journal of Mathematical Biology*, 67(6–7), 1741–1764. <https://doi.org/10.1007/s00285-012-0612-z>
- Taylor, R. A., White, A., & Sherratt, J. A. (2013). How do variations in seasonality affect population cycles? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754). <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2714>
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Bêty, J. (2014). Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology*, 95(1), 56–67. <https://doi.org/10.1890/13-0458.1>
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Pinaud, D., & Bêty, J. (2014). Irruption movements and breeding dispersal of snowy owls: A specialized predator exploiting a pulsed resource. *Journal of Avian Biology*, 45(6), 536–544. <https://doi.org/10.1111/jav.00426>
- Tromeur, E., Rudolf, L., & Gross, T. (2016). Impact of dispersal on the stability of metapopulations. *Journal of Theoretical Biology*, 392(November 2017), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.11.029>
- Turchin, P. (2013). *Complex Population Dynamics*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400847280>
- Turchin, P., & Batzli, G. O. (2001). Availability of Food and the Population Dynamics of Arvicoline Rodents. *Ecology*, 82(6), 1521–1534. [https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1521:AOFATP\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1521:AOFATP]2.0.CO;2)
- Turchin, P., & Hanski, I. (1997). An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *American Naturalist*, 149(5), 842–874. <https://doi.org/10.1086/286027>
- Turchin, P., & Hanski, I. (2001). Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*, 4(3), 267–276. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00204.x>
- Tyson, R., Haines, S., & Hodges, K. E. (2010). Modelling the Canada lynx and snowshoe hare population cycle: The role of specialist predators. *Theoretical Ecology*, 3(2), 97–111. <https://doi.org/10.1007/s12080-009-0057-1>
- Tyson, R., & Lutscher, F. (2016). Seasonally Varying Predation Behavior and Climate Shifts Are Predicted to Affect Predator-Prey Cycles. *The American Naturalist*, 188(5), 539–553. <https://doi.org/10.1086/688665>
- Volterra, V. (1927). Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. *Nature*, 119(2983), 12–13. <https://doi.org/10.1038/119012b0>
- Watson, A., & Krebs, C. J. (1966). The Lemming Cycle at Baker Lake, Northwest Territories, During 1959–62. *The Journal of Applied Ecology*, 3(1), 218. <https://doi.org/10.2307/2401682>

- White, E. R., & Hastings, A. (2020). Seasonality in ecology: Progress and prospects in theory. *Ecological Complexity*, 44(October 2019), 100867. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2020.100867>
- Yang, L. H., & Rudolf, V. H. W. (2010). Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters*, 13(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01402.x>

