

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DÉMOGRAPHIE ET DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE
RENARDS ARCTIQUES (*VULPES LAGOPUS*) DE L'ÎLE BYLOT,
NUNAVUT, CANADA

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
CLÉMENT CHEVALLIER

MARS 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Le doctorat. Un grand pas pour l'homme, un petit pas pour l'humanité.
Avant de faire ce pas, l'homme a appris à marcher. C'est pourquoi je souhaite remercier toutes celles et tous ceux qui m'ont permis de faire ce pas, mais aussi celles et ceux qui m'ont appris à marcher.

À toutes celles et tous ceux qui ont fait de ce doctorat ce qu'il est.

Merci Gilles et Dominique, de m'avoir fait confiance pour débiter et réaliser ce doctorat et tout ce qu'il demandait. J'espère ne pas vous avoir trop déçus ni dans les analyses complexes que nous avons entreprises, ni dans la gestion de la prise de données sur le terrain du Haut-Arctique canadien, ni dans la rédaction et la gestion des petits détails. J'espère que nous travaillerons encore longtemps ensemble. Vous côtoyer m'encourage à poursuivre ma carrière en recherche. Encore merci !

Merci à Aurélien pour tes encouragements à poursuivre au doctorat, tes conseils dans mes recherches et ma formation. Merci à Guillaume S. pour ton aide plus que précieuse avec les analyses dans ESurge.

Merci à ceux qui m'ont accompagné et supporté sur le terrain. Merci Sandra de m'avoir appris à capturer des renards et compter les conserves de l'île Bylot. Merci Nicolas T. de m'avoir appris à piloter un skydoo. Merci Marie-Jeanne d'avoir appris avec moi ce qu'il faut faire en juillet sur l'île Bylot. Merci Nicolas B. pour ton sens du rythme polaire et de ne pas t'être noyé dans l'Oasis. Merci Jonathan pour le bouquet de renardeaux. Merci Magaly et Fred D. pour les défis, ces formidables sessions photo et clips de musique. Merci Benjamin pour la randonnée en vélo pour rejoindre Resolute Bay en pleine tempête. Merci Ariane de m'avoir ménagé quand j'avais « *mal au ventre* ☹ ». Merci Justine pour ta présence sans faille au baro.

Merci aux équipes non « Fox Team », pour votre support, vos encouragements, vos pains, cookies et vous être assurées durant mes 11 mois passés sur Bylot que je ne sois pas mort de faim, mangé par un ours ou néyé dans l'Eden. Merci Vincent et les discussions en mode sirène sur la toundra.

Merci aussi aux équipes de PCSP pour le bacon, les cookies, les games des Raptors et la poussière de l'entrepôt. Merci Tim, Yvon, George and co.

Merci aux étudiants et professionnels de la Chaire de recherche en biodiversité nordique et autres laboratoires : Merci Camille, Marylène, DJ, Sylvain, Élise, Pierrot, Mikael, Jean-Francois, Catherine-Alexandre, Yannick, Vincent, Lorelei, Fanny, Thomas Z., Andréanne, Fred L., Rémi, Maya, Jérôme, Kim, Martin, Catherine, Pascal.

À toutes celles et tous ceux qui m'ont appris à vivre et avec qui j'ai partagé tant de bons moments.

Merci à tous ceux qui ont partagé ma vie rimouskoise. William G. et Marie, Sophie, Marie-Audrée et Vincent, Marie-Pier L., William R. et Marine, Marie-Pier et Sam, Alexandra, Marine, Hedwig, la maison des courges, Aurélie et les 4 fantastiques Legagnettes.

Merci à mes équipes sportives qui m'ont permis de souffler en m'essoufflant. Merci aux Gras-doués. Merci au Nordet, Gin Tonic, FC Gin St Laurent, RiverPlay/te, Inconnus et autres joueurs du lundi, mardi, jeudi et dimanche. Merci au Foubraks. Merci au Frisboule et au « hockey des nuls ».

Un grand et chaleureux merci à Mathilde, Marion, Nicolas C. et Kévin pour ces tranches de doctorat trempées dans du café, pour la randonnée en vélo sur la côte nord, les combats de rue et tous les nombreux moments passés ensemble. Merci à mes super colocataires Mathieu et Gabon.

Merci Papa et Maman, merci pour vos encouragements malgré la distance et mon absence. Un jour je reviendrai à vos côtés, je ne vous oublie pas et je vous aime. Merci pour votre éducation, votre confiance, et tout ce que vous m'avez apporté, je ne serais rien sans vous, et surtout pas en fin de doctorat.

Merci aux Aveyronnais de m'avoir accompagné durant la première partie de mon enseignement et plus particulièrement : Thomas V., Alexis, Jérémy V. et Simon. Merci aux éclaireurs de France. Merci aux Montpellierains de m'avoir accompagné durant la seconde partie de mon enseignement : Jawal, Ayoub, Agathe, Samuel, Marine, Thomas B., Benjamin, Manu, Nicolas L., Nicolas, Allison, Claire, Sophie, Julien, Mathieu, Erwan, Tasneem, Sébastien, Marie-Céline et Arthur, Jérémy L.

Merci Florence de vivre à mes côtés et de faire de moi, jour après jour, une personne meilleure. Tu es la meilleure personne aux côtés de qui vivre jour après jour, je t'aime.

Au cours de ces dernières années, nombreux sont celles et ceux qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre, plus ou moins directement, plus ou moins longtemps, mais toujours significativement ($p < 0.05$). Un grand et chaleureux merci !

Puis merci à tous ceux que j'ai finalement oubliés ! Je ne vous oublierai pas !!!!

DÉDICACES

À mes parents, Catherine et Pierre,
À mon frère Julien et sa femme Claire,
À Éliya,
À ma famille,
À mes amies et amis,
À tous ceux qui ont participé de près ou de loin
À ma bonne santé physique et mentale
Au cours de ces dernières années.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	IX
LISTE DES TABLEAUX.....	XIII
RÉSUMÉ	XV
ABSTRACT	XVII
INTRODUCTION	1
0.1 La démographie et la dynamique des populations.....	2
0.1.1 Définitions et théories	2
0.1.2 Les théories biodémographiques.....	4
0.1.3 Les lacunes dans les connaissances.....	6
0.1.4 Les facteurs biotiques.....	8
0.1.5 Les facteurs abiotiques.....	11
0.2 Le modèle d'étude	12
0.2.1 L'écosystème de la toundra arctique.....	12
0.2.2 Le renard arctique.....	16
0.2.3 Démographie du renard arctique	19
0.2.5 Objectifs de la thèse	25
0.3 Les méthodes	28
0.3.1 La zone d'étude et le suivi à long terme.....	28
0.3.3 Suivi multidonnées.....	33
0.3.4 Capture-Marquage-Recapture Multi-Événements	34
0.3.5 Les covariables utilisées.....	35
CHAPITRE I	
AGE ESTIMATION OF LIVE ARCTIC FOXES <i>VULPES LAGOPUS</i> BASED ON TEETH CONDITION	
1.1 Résumé	42

1.2	Abstract.....	43
1.3	Introduction.....	44
1.4	Materials and methods.....	46
	1.4.1 Study area.....	46
	1.4.2 Field protocol	46
	1.4.3 Teeth Condition Index (TCI).....	47
	1.4.4 Data analyses.....	49
1.5	Results	50
	1.5.1 Repeatability of the Teeth Condition Index	50
	1.5.2 Validation of the Teeth Condition Index.....	51
1.6	Discussion.....	53
CHAPITRE II		
CARNIVORA DEMOGRAPHY: FOOD RESOURCES AFFECT REPRODUCTION BUT NOT ADULT SURVIVAL IN ARCTIC FOXES (<i>VULPES LAGOPUS</i>) OF THE HIGH ARCTIC		
2.1	Résumé	58
2.2	Abstract.....	59
2.3	Introduction.....	61
2.4	Materials and methods.....	64
	2.4.1 Study area and studied species	64
	2.4.2 Collection of field data.....	65
	2.4.3 Multi-event model design.....	66
	2.4.4 Resource covariates.....	69
	2.4.5 Goodness-of-fit test and model selection	70
2.5	Results	71
2.6	Discussion.....	77
CHAPITRE III		
WEATHER VARIABILITY HAS WEAK EFFECT ON ADULT SURVIVAL IN AN ARCTIC CARNIVORE		
3.1	Résumé	86
3.2	Abstract.....	87
3.3	Introduction.....	90

3.4	Materials and methods.....	94
3.4.1	Study area and study species.....	94
3.4.2	Field work and sources of data.....	95
3.4.3	Covariates.....	96
3.4.4	Statistical analyses.....	99
3.5	Results	101
3.5.1	Annual, monthly and seasonal heterogeneity in mortality.....	101
3.5.2	Meteorological effects on adult survival.....	102
3.5.3	Additive or interactive effects of meteo and resource availability on adult survival.....	103
3.6	Discussion.....	105
CHAPITRE IV		
PREDATION OF ARCTIC FOX (<i>VULPES LAGOPUS</i>) PUPS BY COMMON RAVENS (<i>CORVUS CORAX</i>)		
4.1	Résumé	112
4.2	Abstract.....	113
4.3	Introduction.....	114
4.4	Materials and methods.....	115
4.5	Results	116
4.6	Discussion.....	120
CHAPITRE V : CONCLUSION		
5.1	Importance et originalité du projet	125
5.2	Résultats saillants.....	128
5.3	Les limites de cette thèse	131
5.4	Les perspectives de cette thèse	133
5.4.1	L'âge des individus d'une population	133
5.4.2	La survie des jeunes	136
5.4.3	La condition corporelle	137
5.4.4	Les analyses de viabilité de populations	137
5.4.5	Les méthodes d'analyse	139
5.4.6	Autres perspectives	140

5.5	Évolution darwinnienne et variabilité des traits d'histoire de vie	141
	APPENDICE A : MULTI-EVENT MATRICES	
	APPENDICE B : TIME INTERVAL DESIGN DIAGRAM	
	APPENDICE C : LEMMING DENSITY ON BYLOT ISLAND	
	APPENDICE D : ARCTIC FOX WITH OR WITHOUT ACCESS TO THE GOOSE COLONY	
	APPENDICE E : MODEL DEFINITION IN E-SURGE	
	APPENDICE F : INITIAL MODEL SELECTION	
	APPENDICE G : FINAL MODEL SELECTION	
	APPENDICE H : ESTIMATES OF SURVIVAL, BREEDING, CAPTURE AND RECOVERY PROBABILITIES	
	APPENDICE I : TEMPORAL DISTRIBUTION OF THE TRACKING EFFORT	
	APPENDICE J : DETAILED WEATHER COVARIATES	
	APPENDICE K : FULL PICTURE SEQUENCE OF THE PREDATION EVENT	
	RÉFÉRENCES	

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 0.1 Démographie et dynamique d'une population avec les principaux paramètres démographiques (en rouge), et les facteurs d'influences les plus importants (en bleu).	3
Figure 0.2 Théories démographiques, stratégies r et K (A) et courbes de survies (B). 5	5
Figure 0.3 Effets de cascades trophiques sur le paysage dans trois écosystèmes terrestres illustrés par la transformation de l'habitat lié à l'absence (à gauche) ou la présence (à droite) de prédateurs. (A) Plateaux des îles de l'archipel Aléoutien. (B) Forêts vénézuéliennes des îles de Lago Guri. (C) Bord de rivières proche du confluent de Soda Butte Creek et de la rivière Lamar dans le Parc National Yellowstone (adapté de Estes et al. 2011).	9
Figure 0.4 Représentation graphique des cycles de population d'une proie et d'un prédateur hypothétique construite à partir des équations de Lotka et Volterra (d'après Krebs, in Whittaker, 1975).	10
Figure 0.5 Carte d'utilisation des terres par l'homme, basée sur des données de densités de population, de transformations des terres et d'infrastructures (Brook et al. 2013).	13
Figure 0.6 Étendue historique (en gris) et actuelle (en vert) des zones sauvages et la superficie perdue depuis le début des années 1990 (en rouge) dans l'ensemble des biomes terrestres du monde (adapté de Watson et al. 2016).	14
Figure 0.7 Cartes illustrant les changements des températures de surface annuelles moyennes en degré Celsius (a) et les changements des précipitations annuelles moyennes en pourcentages (b) pour les scénarios RCP 2.6 (à gauche) et RCP 8.5 (à droite) pour la période allant de 1986-2005 à 2081-2100 (IPCC 2013).	15
Figure 0.8 Emplacement de l'île Bylot (encadré noir) dans l'aire de répartition du renard arctique (gris foncé). Le cercle noir représente le cercle arctique.	17
Figure 0.9 Nombre estimé de renards arctiques adultes dans les populations de Z) Jamtland (Suède), AC) Vasterbotten (Suède), BD) Norrbotten (Suède) et TOT) toute la Suède. Les lignes pointillées soulignent le fait que le suivi des	

- tanières tend à sousestimer les nombres durant les phases de faibles tailles de populations. Les flèches indiquent les années de fortes abondances de micromammifères. 20
- Figure 0.10 Aire d'étude, sur l'île Bylot (gris) et tanières de renard arctique suivies (triangles) (A). Marquage et observation de renards arctiques jeunes et adultes à l'aide de boucles d'oreilles à combinaison unique de couleurs (B). 29
- Figure 0.11 Ensemble de photographies de la dentition d'un renard arctique adulte. Profil droit (A), face antérieure (B) et profil gauche (C). 30
- Figure 0.12 Caméra à déclenchement automatique (A) permettant l'observation automatisée du suivi estival d'une tanière de renard arctique. Exemples de photographies prises en mai, juin et juillet, de haut en bas respectivement (B). 31
- Figure 0.13 Carte de la zone d'étude (traits pleins) sur l'île Bylot, Nunavut, indiquant l'étendue moyenne de la colonie d'ois (gris foncé), la limite de la zone tampon (traits pointillés), l'emplacement moyen des individus considérés comme ayant (points noirs) ou n'ayant pas (triangles blancs) un accès significatif à la colonie (A) et abondance de lemmings au cours de l'étude, dénotant les années considérées comme ayant une forte (triangle rouge vers le haut) ou faible (triangle noir vers le bas) abondance de lemmings (B). 37
- Figure 1.1 Right lateral (A1, A2, A3), frontal (B1, B2, B3) and left lateral (C1, C2, C3) views of the dentition of three live arctic foxes *Vulpes lagopus* captured on Bylot Island, Nunavut, Canada. Pictures on the top row are from a 1 year-old arctic fox and show a TCI of 0 (all teeth are sharp and complete). Pictures on the middle row are from an arctic fox of unknown age with worn but complete teeth and show a TCI of 4 (incisives: complete (IS = 0) and worn IW = 1) ; canines: complete (CS = 0) and worn (CW = 1) ; molars and premolars: complete (MS = 0) and worn (MW = 1); sum (TCI) = 3). Pictures on the bottom row are from an arctic fox of unknown age with flat and incomplete teeth and show a TCI of 9 (incisives: two are absent (IS = 1) and flat (IW = 2); canines: one is broken (CS = 1) and flat (CW = 2); molars and premolars: one is absent (MS = 1) and flat (MW = 2); sum (TCI) = 9) 48
- Figure 1.2 Linear regression (with Standard Error, dotted lines) between the known age in years (y) and the mean of the Teeth Condition Index (x) for 44 individuals in an arctic fox *Vulpes lagopus* population studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. Regression equation: $y = 0.62x + 1.04$ ($p < 0.001$, $r^2 = 0.64$). 52

- Figure 2.1 Possible fates on summer season $t+1$ of adult arctic foxes marked on Bylot Island (Nunavut, Canada) during summer season t . The transition probabilities indicated within arrows correspond to the probabilities of surviving (s) and breeding (b). Event probabilities correspond to the probabilities of being encountered alive (p) and correctly identified as breeder or non-breeder (d), or of being recovered dead (r). 67
- Figure 2.2 Annual survival (a) and breeding (b) probabilities of foxes that were breeders (blue circles) and non-breeders (red squares) in the previous year on Bylot Island, Nunavut, Canada (from model 43 Table 2.1). Error bars illustrate 95% confidence intervals. 73
- Figure 2.3 Annual survival (a) and breeding (b) probabilities of arctic foxes that were breeders (blue dots) and non-breeders (red diamonds) in the previous year inside (filled symbols and plain lines) or outside (open symbols and dotted lines) a goose colony, in relation to next summer's lemming density on Bylot Island, Nunavut, Canada. In (a), point estimates are from model 75 and predicted relationships are from model 67 in table 2.2. In (b) point estimates are from model 94 and predicted relationships are from model 82 in table 2.2. 76
- Figure 3.1 Locations of dead (red dots; $n = 40$), and monthly mean live records (green dots; $n = 1,832$) of Arctic foxes. Locations recorded outside the 50 km buffer (blue line) drawn around the study area (black line) were not considered in the analyses (this includes 10 locations of dead individuals). The study area is located on Bylot Island, Nunavut, Canada. The right map gives details not visible on the left one. 96
- Figure 3.2 (a) Box plot of the monthly proportion of mortalities in adult Arctic foxes tracked with satellite telemetry on Bylot Island, Nunavut, Canada from July 2007 to June 2015. Monthly values are given for the summer, fall, winter, and spring seasons when sea ice is absent (deep blue horizontal bar) or present (light blue) and when fox cubs depend (light red) or not (deep red) on their parents. The snow season is represented by the grey bars of the histogram whereas the snow-free season is indicated by the green bars. (b) Yearly (July 1st to June 30th) proportion of mortalities. Numbers on top of bars give monthly (a) or yearly (b) sample sizes of Arctic foxes tracked with satellite telemetry 102
- Figure 4.1 Pictures taken by an automatic camera placed on an arctic fox den on June 8, 2013 at Bylot Island (Nunavut, Canada), and showing the partial chronology of a predation event by ravens on arctic fox pups. (a) 15:46:15, the female arctic fox chases a raven away from the den, (b) 16:33:12, the female and two very small pups walk on the den, (c, d) 16:49:52 and

16:51:02, raven A is feeding on a pup, (e, f) 16:52:05 and 18:13:58 raven A is carrying pups away from the den. 119

Figure 5.1 Représentation simplifiée de la démographie et dynamique d'une population. Les principaux paramètres démographiques apparaissent en gris et les facteurs d'influence les plus importants en blanc. Chacun des chapitres de ce doctorat se rapportant à un ou plusieurs volets de la démographie. Les contours des textes encadrés sont en bleu, vert, jaune ou rouge pour les aspects abordés dans les chapitres 1 à 4, respectivement. 131

Figure 5.2 Structure d'âge simplifiée de la population de renards arctiques de l'île Bylot, Nunavut, Canada, lors d'années de fortes (haut) et faibles (bas) abondances de lemmings. 135

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Tableau 0.1 Synthèse de la littérature sur l'estimation des taux de survie chez le renard arctique.	22
Table 1.1 Variables used to build a Teeth Condition Index for arctic foxes <i>Vulpes lagopus</i> studied on Bylot Island (Nunavut, Canada) between 2006 and 2013.	48
Table 1.2 Sample sizes used to build a Teeth Condition Index (TCI) for arctic foxes <i>Vulpes lagopus</i> studied on Bylot Island (Nunavut, Canada) between 2006 and 2013.	50
Table 1.3 Comparison of known age with age estimated from the Teeth Condition Index for 44 live arctic foxes <i>Vulpes lagopus</i> studied on Bylot Island (Nunavut, Canada). Perfect match between estimates and real ages appears in bold.	53
Table 2.1 Initial model selection for the effects of time, sex and presence of a collar on survival (<i>s</i>) and breeding (<i>b</i>) probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each model, we present the number of estimated parameters (<i>N_p</i>), deviance and difference in the corrected AIC with the preferred model (Δ AIC _c). For all models, we used the effects retained in model 15 of Appendix F for encounter probabilities.	74
Table 2.2 Final model selection for the effects of resource covariates (annual lemming abundance and spatial location with respect to the goose colony) on survival (<i>s</i>) and breeding (<i>b</i>) probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We present the number of estimated parameters (<i>N_p</i>), deviance and difference in the corrected AIC with the preferred model (Δ AIC _c). For complete model list, see Appendix G.	75
Table 3.1 Description of the five covariates used to analyse the potential meteorological drivers of adult survival in an Arctic fox population at Bylot Island, Nunavut, Canada.	98

Table 3.2 Model selection of the effects of meteorological and time covariates on adult survival of Arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each models we present the number of estimable parameters (N_p), the deviance, the difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAIC_c). “ <i>Cumul</i> ” placed at the end of covariate names means “Yearly accumulated”, and “ <i>Winter</i> ” means that we averaged AO for month January, February and March.	103
Table 3.3 Model selection of the effects on adult survival of Arctic foxes of previously selected (Table 3.2) meteorological variables in interaction with (.) or addition to (+) the main prey resources. For each model, we present the number of estimable parameters (N_p), the deviance, the difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAIC_c), and the covariate tested. “ <i>Cumul</i> ” placed at the end of covariate names means “yearly accumulated”.	104
Table 4.1 Chronology of the main events describing the predation of four arctic fox pups by two ravens on an arctic fox den observed through automatic cameras in June 2013 on Bylot Island, Nunavut, Canada.	118

RÉSUMÉ

Comprendre comment les populations sont régulées est d'intérêt pour leur gestion et conservation ainsi que pour le progrès des connaissances fondamentales en écologie des populations et des écosystèmes. La dynamique d'une population résulte de la combinaison de paramètres démographiques clés et de leurs variations. Néanmoins, comparativement aux plantes, grands herbivores et oiseaux, les mammifères carnivores font l'objet de peu d'études démographiques, malgré le charisme de ce groupe et du rôle important qu'il joue au sein des réseaux trophiques. Aussi, les publications qui existent sont majoritairement réalisées sur des populations qui font face à une pression anthropique forte.

L'Arctique est un biome faiblement modifié par les humains et fortement menacé par les changements climatiques actuels. Il apparaît urgent de mieux comprendre le fonctionnement de ce biome, y compris les rôles qu'y jouent les variables biotiques et abiotiques. Dans ce biome, le renard arctique (*Vulpes lagopus*) est l'un des principaux prédateurs et a été choisi par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature comme l'une des 10 espèces sentinelles de l'impact des changements climatiques. L'écosystème de toundra dans lequel le renard arctique évolue présente un réseau trophique considéré comme simple, où les relations interspécifiques sont facilement identifiables. Les proies principales de la population que nous étudions, sur l'île Bylot au Nunavut, sont des sources de nourriture qui présentent une grande hétérogénéité spatiale et temporelle, un contexte idéal pour étudier l'impact des ressources alimentaires sur la démographie.

Notre objectif principal était d'identifier et comprendre les facteurs biotiques et abiotiques affectant les principaux paramètres démographiques, et donc responsables de la dynamique d'une population de renards arctiques, prédateur clé de son écosystème. Nos objectifs secondaires, détaillés dans quatre chapitres étaient : 1) d'élaborer une méthode d'estimation de l'âge. Ce paramètre essentiel en biologie des populations a un fort impact sur l'écologie et la dynamique des populations, mais est souvent difficile à quantifier de manière non invasive chez les carnivores adultes capturés vivants; 2) d'évaluer l'impact de l'hétérogénéité des ressources alimentaires sur la survie adulte et la reproduction; 3) de tester l'hétérogénéité temporelle de la mortalité et d'évaluer les impacts des conditions météorologiques (*via* l'accessibilité aux ressources alimentaires) sur la survie mensuelle adulte; et enfin 4) de décrire une

cause de mortalité jusqu'alors inconnue chez le renard arctique et due à une relation interspécifique.

Le développement de nouvelles méthodes de suivi et d'analyse favorise l'essor d'études de populations sauvages et des facteurs responsables du maintien de ces populations. Ce doctorat s'inscrit dans la lignée de ce récent développement. Tout d'abord, nous avons combiné le comptage du nombre de lignes de cément sur des dents extraites de carcasses avec l'évaluation moins invasive de l'usure de la dentition. Nous avons alors construit un indice répétable et estimé correctement la classe d'âge de 75% des individus étudiés. Ensuite, à l'aide de modèles multi-événements, nous avons combiné différentes sources de données, dont des captures photographiques, afin de tester des hypothèses sur l'impact de la disponibilité des proies sur la survie adulte et la reproduction. Nos analyses ont révélé un fort effet sur la reproduction, mais pas sur la survie adulte. Alors, par l'exploitation de données extraites de colliers émetteurs satellitaires analysées grâce à des modèles dits de « known-fate », nous avons testé l'impact de facteurs abiotiques sur la survie mensuelle des adultes. Nous avons conclu que la survie mensuelle des renards arctiques ne variait pas de façon saisonnière, et n'était que peu affectée par les conditions météorologiques. Enfin, l'utilisation d'appareils photographiques automatiques nous a permis d'apporter de nouvelles connaissances sur les causes de mortalité des jeunes renards arctiques. Nous avons décrit la première observation d'un événement de prédation de renardeaux par un couple de grands corbeaux (*Corvus corax*). Cela ouvre des perspectives nouvelles sur l'étude de la survie des jeunes renards pour compléter les connaissances sur la démographie de ces carnivores.

La toundra arctique présente des relations interspécifiques facilement identifiables, des relations prédateurs-proies fortes et des conditions climatiques extrêmes. Pourtant nous avons découvert une nouvelle interaction trophique et n'avons identifié aucun effet fort des ressources alimentaires ou des conditions météorologiques sur la survie du prédateur principal de l'écosystème dans lequel nous avons travaillé.

L'étude des liens entre démographie, facteurs biotiques et facteurs abiotiques demeure un défi important pour les écologistes travaillant en milieu naturel. La combinaison de méthodes de terrain avancées et de techniques d'analyse récentes nous a permis d'obtenir des estimations robustes de taux vitaux et d'avancer notre compréhension de la dynamique d'une population de carnivore sauvage, des interactions entre espèces de prédateurs arctiques, et du fonctionnement de l'écosystème de la toundra.

Mots clés : Renard arctique, *Vulpes lagopus*, usure de la dentition, âge, survie, reproduction, démographie, multi-événement, CMR, known-fate, condition météorologique, prédateur-proie, mortalité

ABSTRACT

Understanding how populations are regulated is of great interest for their management and conservation as well as for progress in basic population and ecosystem ecology. Population dynamics results from a combination of demographic parameters and their variations through time. Nevertheless, demographic studies on mammal carnivores are sparse compared to those on other taxa such as plants, large mammalian herbivores or birds, and this in spite of their charisma and key role in trophic webs. Furthermore, the available scientific publications mainly focus on populations under strong human pressure.

The Arctic is one of the wildest biomes on earth but is deeply threatened by the current climate change. A better understanding of the relative roles of biotic and abiotic factors on its functioning is essential. In the tundra ecosystem, the arctic fox (*Vulpes lagopus*) is one of the main predators and has been selected by the International Union for the Conservation of Nature as one of ten sentinel species of the impact of climate change. The ecosystem in which arctic foxes live presents a simple trophic web, making interspecific relations easily identifiable. The main preys of the studied population, which is located on Bylot Island, Nunavut, show great spatial and temporal heterogeneity, an ideal context to investigate impacts of food resources on demography.

Our main objective was to identify and understand the biotic and abiotic factors affecting the key demographic parameters driving the population dynamics of the arctic fox, a top predator in its ecosystem. Our secondary objectives, detailed in four chapters, were: 1) to build a method estimating the age of individuals. This parameter is essential in population ecology and has a strong impact on population dynamics, but is often lacking because it is difficult to obtain in adult carnivores captured alive without being very invasive; 2) to evaluate the impacts of heterogeneity in food resources on adult survival and reproduction; 3) to evaluate the seasonality of mortality patterns and assess the impacts of meteorological conditions (*via* prey accessibility) on monthly adult survival; and 4) to report a cause of mortality unknown in arctic foxes and caused by a trophic relation.

The recent development of new monitoring and analysis methods promotes research on wild populations and the factors contributing to their maintenance. This thesis is part of this current development. To begin, we combined cement lines count on tooth extracted from carcasses with a less invasive method based on tooth wear. This allowed

us to build a reproducible index which estimated correctly the age class of 75% of the studied individuals. Using multi-event models, we then combined several types of information, including photographic captures, to test the impact of prey abundance on adult survival and reproduction. We found a strong positive effect on reproduction but not on survival. Using data from satellite collars analysed with “known-fate” models, we tested the impact of abiotic factors on monthly survival of adults. We concluded that the monthly survival of arctic foxes is not seasonal and only slightly decreased by harsh meteorological conditions. Finally, the use of automatic cameras allowed us to improve our knowledge about mortality causes of young arctic foxes. We described the first observation of a predation event on arctic fox pups by a pair of common ravens (*Corvus corax*). This opens up perspectives on the study of arctic fox pup survival to complete knowledge of the demography of this carnivore.

The arctic tundra shows interspecific relations that are easily identifiable, strong predator-prey relationships, and harsh meteorological conditions. Yet we discovered an unknown interspecific interaction and no strong effect of food resources or meteorological conditions on the survival of the main predator in the studied ecosystem.

Studying the links between demography, biotic and abiotic factors remains a challenge for ecologists interested in natural populations. Combining new field methods with recent analysis techniques allowed us to obtain robust estimations of vital rates, and to further our knowledge and understanding of a wild carnivore population dynamics, of interspecific interactions between Arctic predators, and of tundra ecosystem functioning.

Keywords : Arctic Fox, *Vulpes lagopus*, tooth wear, age, survival, reproduction, demography, multi-event, CMR, known-fate, weather condition, predator-prey, mortality

INTRODUCTION

Cette thèse de doctorat s'inscrit au cœur du programme de recherche de la Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique visant à comprendre les facteurs biotiques et abiotiques qui structurent les écosystèmes terrestres arctiques. Dans ce cadre de recherche, les travaux réalisés ici portent sur la démographie et la dynamique d'un acteur clé et structurant de son écosystème, le renard arctique (*Vulpes lagopus*), un prédateur essentiel du réseau trophique de l'environnement arctique (Legagneux et al. 2012; Gauthier et al. 2013). Cette thèse de doctorat apporte de nouvelles connaissances sur les mécanismes pouvant expliquer la dynamique de la population d'un prédateur *via* l'étude de facteurs responsables de l'augmentation ou de la diminution des paramètres démographiques clés (survie et reproduction).

Dans cette introduction, les notions et les disciplines auxquelles ce projet fait appel sont présentées. Ainsi, nous commençons par une présentation des deux champs de recherche auxquels cette étude se rattache, la démographie et la dynamique de population, pour ensuite résumer les récents développements de quelques méthodes clés de ces domaines. Ensuite, nous présentons les particularités de l'écosystème dans lequel se situe l'étude, pour nous intéresser au modèle d'étude, le renard arctique, en particulier son écologie et les précédentes études démographiques s'y rapportant. Pour terminer, nous présentons la problématique, les objectifs de recherche et le plan de cette thèse.

0.1 La démographie et la dynamique des populations

0.1.1 Définitions et théories

0.1.1.1 La démographie

Une population est souvent définie comme un groupe d'organismes d'une même espèce présents au même endroit au même moment (Krebs 1972). Elle se définit avant tout par le nombre d'individus qu'elle comprend. Dans une optique de conservation de la biodiversité, mais notamment afin de comprendre les mécanismes affectant la structure et le fonctionnement d'un écosystème, il est indispensable de connaître la taille des populations partageant le même environnement et les processus responsables de leurs conditions. Le maintien d'une population dépend de sa taille et de ses variations. C'est par un calcul de gain et de perte d'individus que l'on peut expliquer les variations dans la taille de la population. Dans une population ouverte, les gains proviennent des naissances (B) et de l'immigration (I), alors que les pertes sont causées par la mortalité (D) et l'émigration (E) (Williams et al. 2002). Ces processus fondamentaux représentés par la **figure 0.1** (en rouge) peuvent être simplifiés et reliés par l'équation suivante :

$$N(t+1) = N(t) + B(t) + I(t) - D(t) - E(t)$$

où $N(t+1)$ est la taille de la population au temps $t+1$, qui est fonction de la taille de la population au temps t ($N(t)$) et des gains et pertes d'individus. Si un facteur de l'environnement ou une action de gestion (isolation de lignes à haute tension, diminution des pressions de chasses) modifie la taille de la population, c'est en agissant sur les gains ou les pertes. Cette équation est la base de l'analyse des facteurs influençant la dynamique d'une population.

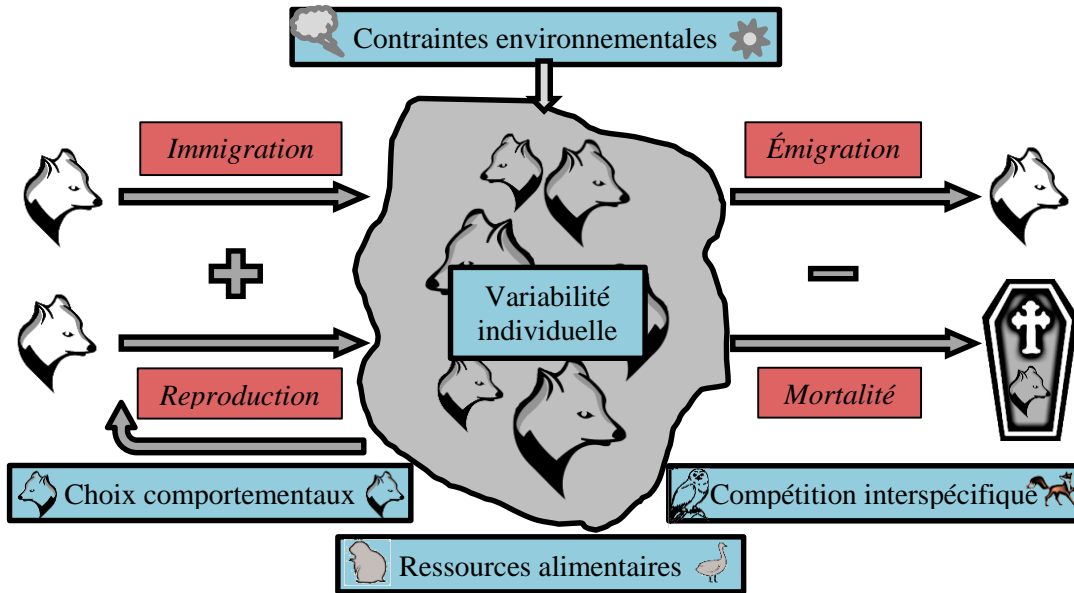


Figure 0.1 Démographie et dynamique d'une population avec les principaux paramètres démographiques (en rouge), et les facteurs d'influences les plus importants (en bleu).

0.1.1.2 La dynamique des populations

Les populations sont dites dynamiques, car leur abondance varie dans le temps. La dynamique des populations définit les variations dans le temps du nombre d'individus d'une population. Ces variations dans l'abondance d'une population sont causées par le taux de croissance de la population (λ), qui est le ratio de l'abondance de la population durant des périodes de temps successives (Caswell 2001), soit :

$$\lambda_i = \frac{N_{i+1}}{N_i}$$

Une population étant dans l'impossibilité de croître de manière illimitée (Malthus 1798), les processus démographiques sont influencés simultanément par des facteurs biotiques (relations inter et intraspecifics) et abiotiques (facteurs physicochimiques de l'environnement) responsables de la limitation et de la régulation de l'abondance de

la population (**Fig. 0.1**, en bleu, Williams et al. 2002a). Ainsi, la régulation définit le processus par lequel la taille de la population retourne à sa taille initiale (Sinclair 1989).

0.1.2 Les théories biodémographiques

D'après Malthus (1798), toute population a une capacité à croître de manière exponentielle lorsque les ressources ne sont pas limitantes, mais cette croissance est en réalité limitée par les ressources disponibles. En effet, les contraintes environnementales (abondance et disponibilité des ressources) rendent l'énergie disponible limitée. Au cours de sa vie, tout être vivant doit répartir cette énergie entre différentes fonctions essentielles, la survie et la reproduction. Alors, la théorie des traits d'histoire de vie (Stearns 1989, 1992, 2000; Roff 1992, 2002) est basée sur un modèle d'optimisation. Elle a pour but d'expliquer les variations dans les traits d'histoire de vie, soit les caractéristiques liées aux paramètres démographiques clés, survie et reproduction (taille à la naissance, taux de croissance des individus, maturité sexuelle, taille de portée, investissement parental, coût de la reproduction, durée de vie et taux de survie). En se basant sur les travaux de Charles Darwin (1859), Fisher (1930) et Cole (1954) expliquent que l'évolution des traits d'histoire de vie répond à la sélection naturelle et donc par leurs effets sur le taux de multiplication individuel (valeur sélective ou « fitness » en anglais). Ainsi, les théories de stratégies biodémographiques (stratégie adaptative ou démographique) décrivent les assemblages, coadaptations et coévolutions complexes des paramètres démographiques (Stearns 1976, 1977) modelés par la sélection naturelle pour résoudre des problèmes écologiques uniques (Barbault 1988). Ces stratégies biodémographiques traduisent l'adaptation de l'organisme à son environnement via une interdépendance des paramètres (compromis) ayant tendance à l'optimisation de la valeur sélective.

Différentes tactiques démographiques ont été décrites puis ordonnées le long de gradients. L'un des gradients ayant pour but de rassembler la diversité du vivant est le gradient appelé r-K (MacArthur et Wilson 1967). Une stratégie extrême r décrit une

espèce dans un milieu sans compétition (inter ou intra spécifique, généralement un milieu instable et imprévisible, **Fig. 0.2, A**) pour laquelle la stratégie optimale serait de produire un maximum de jeunes. À l'inverse une stratégie K extrême est sélectionnée dans des conditions de compétition forte (inter ou intra spécifique, généralement un milieu stable et prévisible, **Fig. 0.2, A**), alors la stratégie optimale serait d'investir dans la qualité des individus (Pianka 1970). Les populations r et K seraient respectivement composées d'individus à courte et longue durée de vie. Alors, si on s'intéresse aux différentes courbes de survie théoriques, les stratégies r sont associées à des courbes de survie de type III alors que les stratégies de type K sont davantage décrites comme suivant des stratégies de survie I ou II (**Fig. 0.2, B**). Néanmoins, les espèces ne suivent jamais de stratégie complètement r ou complètement K.

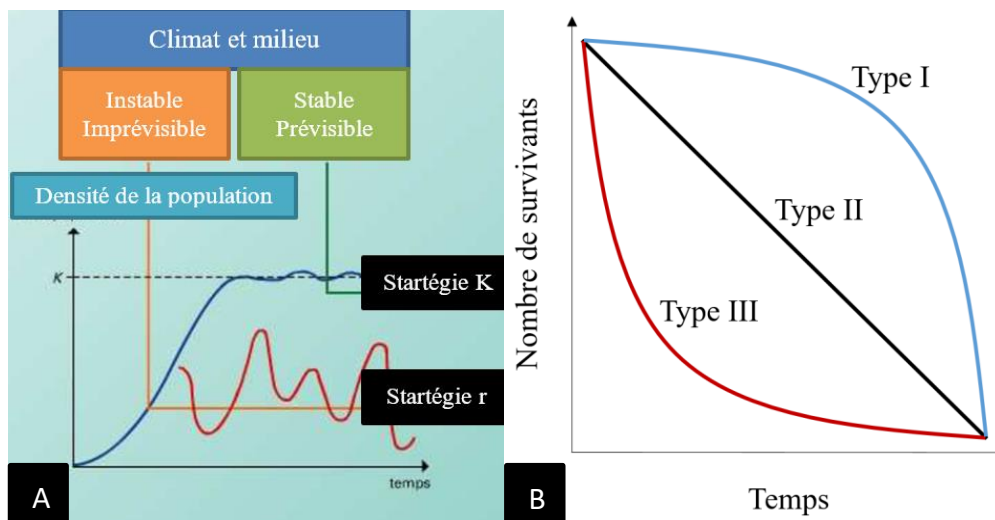


Figure 0.2 Théories démographiques, stratégies r et K (A) et courbes de survie (B). Adapté de Barbault 1981 (A) et de Deevey 1947 et Demetrius 1978 (B).

Finalement, dans le monde animal, un continuum souvent utilisé et relié en partie au r-K est le continuum 'rapide-lent' (« fast-slow ») (Oli 2004; Bielby et al. 2007; Dobson et Oli 2007; Paemelaere et Dobson 2011). Ce continuum essaie de rassembler davantage de traits d'histoire de vie que le précédent. Ainsi, des individus de type 'lent' se reproduisent tard, vivent longtemps et produisent peu de jeunes alors que les

individus de type ‘rapide’ se reproduisent tôt, meurent tôt et produisent beaucoup de jeunes (Gaillard et al. 1989; van de Kerk et al. 2013). Les stratégies démographiques, soit l’association particulière de traits d’histoire de vie, et leurs évolutions seront différentes dans des environnements constants ou temporellement variables (Metcalf et Koons 2007; Koons et al. 2009). Les pressions de sélection environnementales favoriseront dans certains cas les paramètres démographiques sensibles aux variabilités environnementales et dans d’autres ceux tamponnés, ou canalisés (Gaillard et Yoccoz 2003*b*). Étudier les sources de variation des paramètres démographiques dans des environnements naturels et variables est important pour compléter nos connaissances et notre compréhension des mécanismes évolutifs de la dynamique de populations et des stratégies démographiques associées.

0.1.3 Les lacunes dans les connaissances

Les intérêts pour comprendre la démographie et la dynamique de populations sont nombreux. On peut les classer en trois catégories, soit les intérêts de gestion, de conservation et de connaissances fondamentales. La première de ces catégories rassemble toutes les populations exploitées, comme les espèces chassées pour la viande ou la fourrure, celles utilisées pour la production, comme les abeilles pour le miel ou les peuplements forestiers pour le bois d’œuvre, mais aussi les populations qui demandent une régulation par les gestionnaires, comme les espèces invasives ou considérées comme nuisibles. Toutes ces populations font face à de fortes demandes de connaissances pour une gestion efficace. La seconde catégorie comprend les espèces en danger, actuel ou futur, pour leur maintien dans une région. Les causes d’un déclin de taille de certaines populations peuvent être multiples. La pérennité de ces espèces nécessite des connaissances précises de ces causes de déclin et des réponses démographiques des espèces aux possibles actions de conservation. Enfin, la troisième catégorie touche toutes les populations et les recherches dont elles font l’objet souhaitent combler les lacunes des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes et la régulation des populations, naturelles ou non. Ce doctorat se situe

dans le domaine de la recherche fondamentale car la population étudiée est faiblement exploitée et semble en bonne santé. Néanmoins, nous indiquerons l'urgence de mieux comprendre la démographie et la dynamique de la population étudiée à cause des nouveaux enjeux climatiques.

En réponse au fort intérêt pour les études démographiques, de nombreuses recherches ont été menées afin de comprendre les mécanismes responsables de la variation de la survie et la reproduction des individus, informations fondamentales en biologie des populations, écologie, évolution et disciplines liées (Gaillard et al. 1989; Stearns 1989; Bielby et al. 2007; Metcalf et Pavard 2007; Salguero-Gómez et al. 2013). Les connaissances en démographie étant essentielles pour comprendre et prédire la dynamique des populations, Salguero-Gómez et al. (2015) ont récemment mis en place des bases de données ouvertes pour rassembler ces informations sur différentes populations et espèces autour du monde à la fois pour les plantes (Salguero-Gómez et al. 2015*b*) et les animaux (Salguero-Gómez et al. 2015*a*). Néanmoins, des lacunes dans les connaissances existent. Comparativement aux plantes, aux grands herbivores et aux oiseaux, les études qui s'intéressent à la démographie de mammifères carnivores sont peu nombreuses. L'état des connaissances en démographie de ce groupe peut être considéré comme similaire à celui des grands herbivores il y a 40 ans, lorsque les estimations robustes des taux vitaux (notamment la survie) étaient rares pour les populations sauvages, étant donné que cela nécessitait des suivis à long terme d'individus marqués. De telles études à long terme ont émergé dans les années 1980 et ont donné lieu à d'importantes avancées dans le domaine, permettant à Gaillard et al. de tirer des conclusions fortes sur la démographie des grands herbivores (Gaillard et al. 1998). Ceci s'explique notamment parce que ces espèces se prêtent plus facilement à de tels suivis contrairement aux mammifères carnivores, dont le caractère discret et les faibles densités de population compliquent la mise en place de suivis à long terme sur le terrain (Karanth et Chellam 2009). Pour autant, les études s'y rapportant étudient davantage la dynamique prédateur-proie en termes d'abondance ou de densité plutôt

que les paramètres démographiques causant ces variations de taille de population. Enfin, les publications sur les causes de mortalité des carnivores sont généralement axées sur les causes anthropiques, comme la chasse (Andrén et al. 2006; Woodroffe et al. 2007; Murdoch et al. 2010; Loveridge et al. 2016) ou les collisions avec les véhicules (Kerley et al. 2002; Colino-Rabanal et al. 2011; Basille et al. 2013). En effet, rares sont les études visant à étudier les facteurs responsables de la mortalité adulte dans des populations sauvages de mammifères carnivores, comme nous l'avons fait dans ce doctorat.

0.1.4 Les facteurs biotiques

Les interactions entre individus d'une même ou de différentes espèces sont qualifiées de facteurs biotiques (Polis et Strong 1996; Menge et Sutherland 1987), et influencent fortement les paramètres démographiques. Parmi ces interactions, les relations prédateurs-proies ou consommateurs/ressources sont souvent définies comme facteurs limitant la croissance des populations (Polis et Strong 1996; Oksanen et Oksanen 2000; Sinclair et Krebs 2002) et peuvent avoir des répercussions sur différents groupes fonctionnels du réseau trophique (ou chaîne alimentaire). Par exemple, la dynamique et la composition des communautés végétales sont souvent influencées par l'impact des prédateurs sur les herbivores (Hairston et al. 1960). Les prédateurs peuvent exercer une influence considérable sur la structure des communautés et donc des écosystèmes (**Fig. 0.3**, Paine 1966, 1969, Estes et Palmisano 1974, Prugh et al. 2009), ainsi que sur la dynamique des populations qui les constituent (Spiller et Schoener 1990a; Spiller et Schoener 1990b; Spiller et Schoener 1994; Post et al. 1999b). Comme on peut le voir dans la **figure 0.3**, la présence de carnivores dans trois écosystèmes différents, soit les îles Aléoutiennes, les forêts vénézuéliennes des îles de Lago Guri et les bords de rivières sur Parc National de Yellowstone, modifie clairement le paysage.

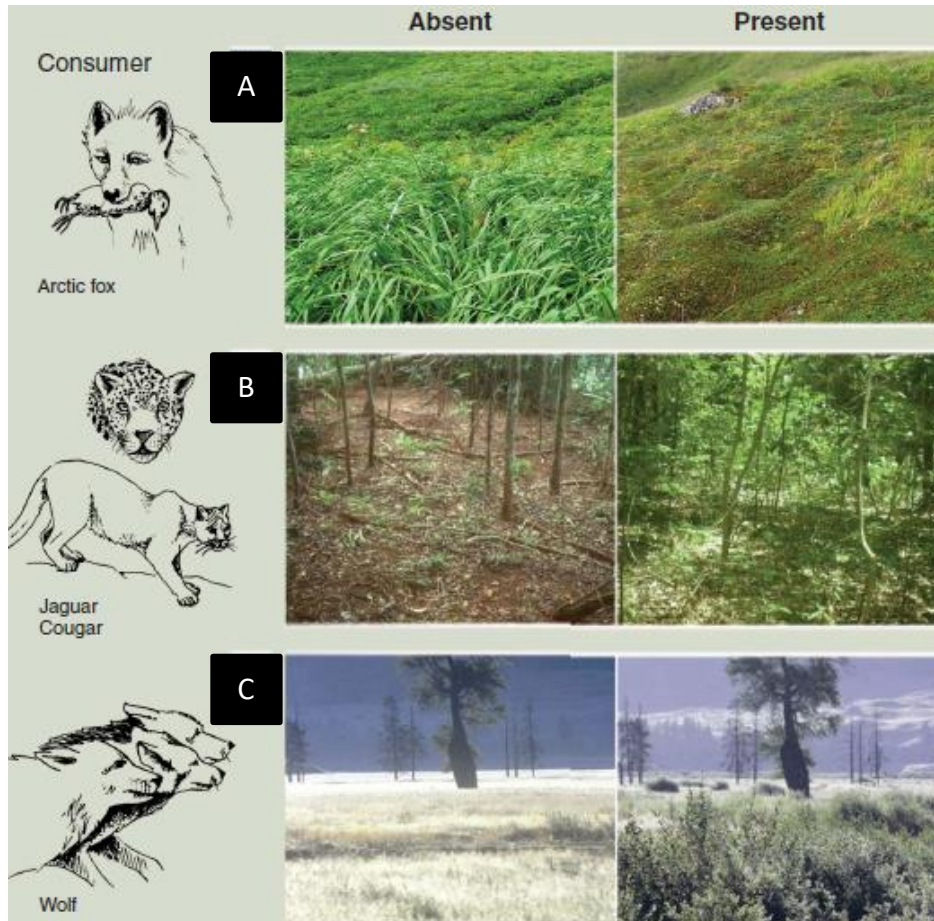


Figure 0.3 Effets de cascades trophiques sur le paysage dans trois écosystèmes terrestres illustrés par la transformation de l’habitat lié à l’absence (à gauche) ou la présence (à droite) de prédateurs. (A) Plateaux des îles de l’archipel Aléoutien. (B) Forêts vénézuéliennes des îles de Lago Guri. (C) Bord de rivières proche du confluent de Soda Butte Creek et de la rivière Lamar dans le Parc National Yellowstone (adapté de Estes et al. 2011).

Les fortes interactions entre les carnivores et les groupes fonctionnels inférieurs ont motivé de nombreux travaux de recherche sur l’abondance des prédateurs en lien avec l’abondance des proies. Lotka et Volterra ont modélisé les tailles de population de prédateurs et proies comme étant cycliques (**Fig. 0.4**). Cette représentation était soutenue par de nombreuses données empiriques (Bonsall et Hassell 2007).

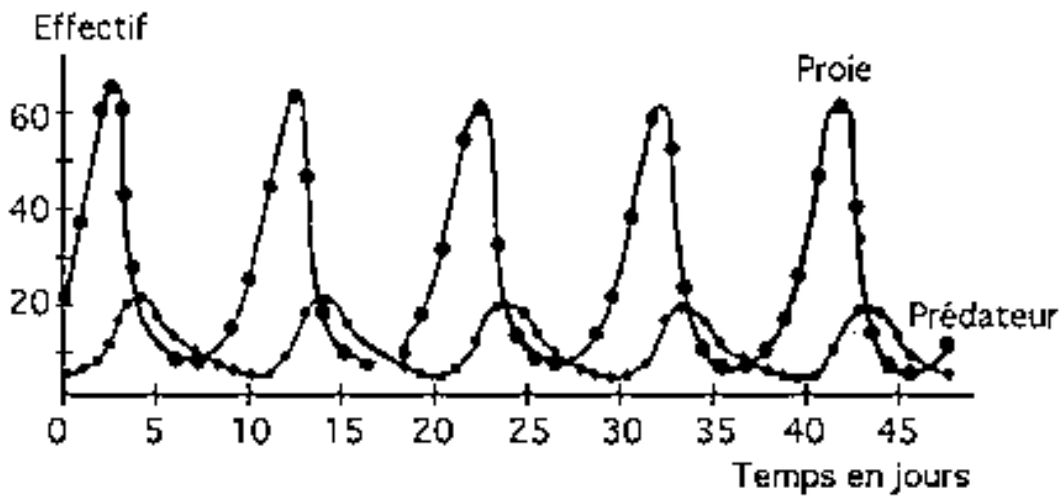


Figure 0.4 Représentation graphique des cycles de population d'une proie et d'un prédateur hypothétique construite à partir des équations de Lotka et Volterra (d'après Krebs, in Whittaker, 1975).

Les réseaux complexes d'interactions entre les espèces jouent un rôle important dans le maintien de la biodiversité, la stabilité des réseaux trophiques et des écosystèmes. Compte tenu des changements globaux, on peut s'attendre à d'importantes modifications des structures trophiques (Schmitz et al. 2003). Anticiper les nombreux impacts des changements d'interactions écologiques est une tâche difficile. Les espèces répondront de manière individuelle à ces changements. De nouvelles combinaisons d'espèces apparaîtront et de nombreuses relations actuelles entre espèces seront rompues (Berteaux et al. 2014). Les changements dans les interactions entre espèces sont une menace importante qui pourrait altérer la structure et la composition des communautés, et ces impacts pourraient être plus forts que les effets directs du climat (Sala 2006). Il est donc primordial de comprendre le fonctionnement et les forces d'interactions interspécifiques.

0.1.5 Les facteurs abiotiques

Le second grand groupe de facteurs responsables de l'augmentation ou de la diminution des paramètres démographiques rassemble l'ensemble des caractéristiques physico-chimiques du milieu, dont le climat. Ainsi, parmi ces variables physico-chimiques, on compte la salinité, le pH, la température, la lumière, l'altitude, la composition du sol, etc. Les changements du climat influenceront la plupart de ces variables. Alors, un défi auquel les écologistes font face est de comprendre comment les changements abiotiques de l'environnement influenceront les populations et communautés animales. Déjà, des études ont documenté les effets du changement du climat sur la phénologie, les aires de répartition, le succès reproducteur, et la synchronie de certaines espèces de plantes et d'animaux (Walther et al. 2002). Parmi les variables climatiques, l'Oscillation Nord Atlantique (ONA, ou NAO en anglais) est un indice régional qui capture un ensemble de variables environnementales sur plusieurs mois et est l'un des plus utilisés pour étudier les interactions entre conditions climatiques et processus écologiques (Guéry et al. 2017). En effet, les comportements de chasse, les traits d'histoire de vie et la dynamique de population de lynx du Canada, *Lynx canadensis*, vison d'Amérique, *Mustela vison*, ou des loups, *Canis lupus*, semblent affectés par l'OAN (Post et al. 1999a, b, Stenseth et al. 1999, Haydon et al. 2001, voir Mysterud et al. 2003 pour une revue bibliographique des effets de l'OAN sur les écosystèmes terrestres). Par exemple, les loups triplent le nombre d'originaux tués en chassant en plus grands groupes lorsque les précipitations de neiges durant l'hiver sont plus importantes, ces conditions étant liées à l'indice d'Oscillation Nord Atlantique. Ainsi, de nombreux autres indices régionaux similaires voient leur utilisation augmenter pour comprendre et anticiper l'impact de variabilités environnementales sur la dynamique des réseaux trophiques. Parmi ces indices on retrouve notamment l'Oscillation Arctique (AO ou NAM pour Northern Annular Mode), l'Oscillation El Nino Sud ainsi que les patrons Pacifique Est et Ouest.

0.2 Le modèle d'étude

0.2.1 L'écosystème de la toundra arctique

L'écosystème toundrique arctique est caractérisé par une faible productivité primaire et une pauvreté des ressources nutritives, causées par une activité photosynthétique très limitée, une courte période sans neige et des températures basses (Oksanen 1983; Gauthier et al. 1996). La théorie d'exploitation des écosystèmes (Oksanen et al. 1981; Oksanen et Oksanen 2000) prédit que le niveau trophique supérieur (les prédateurs) ne devrait pas avoir de rôle fonctionnel (prédation structurante du réseau trophique) dans le Haut-Arctique. Ainsi, certains considèrent que les prédateurs de ces écosystèmes relativement peu productifs n'ont pas d'effet contrôlant sur les herbivores et que ce sont les relations plantes-herbivores qui dominent le système trophique (Oksanen et Oksanen 2000). Pourtant, les informations disponibles suggèrent que les mésoprédateurs comme les renards peuvent exercer une influence considérable sur la dynamique de certaines populations proies dans les écosystèmes nordiques (Larson 1960; Bêty et al. 2002). Ainsi, l'introduction de renards arctiques sur les îles Aléoutiennes en Alaska a complètement changé la communauté végétale. En diminuant la population d'oiseaux et en limitant de fait, l'apport en nutriments au niveau du sol, la communauté végétale est passée d'une domination par les plantes herbacées à une toundra dominée par des buissons et des plantes non herbacées (**Fig. 0.3.A**, Croll et al. 2005). De plus, au niveau des écosystèmes nordiques, les données empiriques et les modèles de Gilg et al. (2003) appuient la notion que le cycle des lemmings peut être entièrement causé par la pression de prédation exercée par plusieurs prédateurs dans un système, comme le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*), le renard arctique, le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), et l'hermine (*Mustela erminea*). Le modèle de Gilg et al. (2003) obtient le même type de cycles de lemmings décrit par Turchin et al. (2000), sans paramètre de densité-dépendance pour considérer que les lemmings sont limités par l'espace ou les ressources (le seul contrôle est celui de la prédation exercée par les multiples prédateurs du système). Ces résultats suggèrent que

l'impact des prédateurs de la toundra sur la dynamique des écosystèmes de l'Arctique est important et que les effets descendants (« top-down », contrôle des populations par les groupes fonctionnels supérieurs) ne doivent pas être sous-estimés au profit des effets ascendants (« bottom-up », contrôle des populations par les groupes fonctionnels inférieurs). Il est donc important d'étudier les prédateurs arctiques pour améliorer notre compréhension et notre gestion de ces écosystèmes.

Tel que mentionné dans la section **0.1.4**, il existe des lacunes dans les connaissances sur les écosystèmes dans lesquels la pression anthropique est mineure. De nos jours, les zones terrestres dans lesquelles l'influence des populations humaines est la plus faible sont surtout situées dans les déserts, dont l'Arctique (**Fig. 0.5**, Brooks et al. 2006).

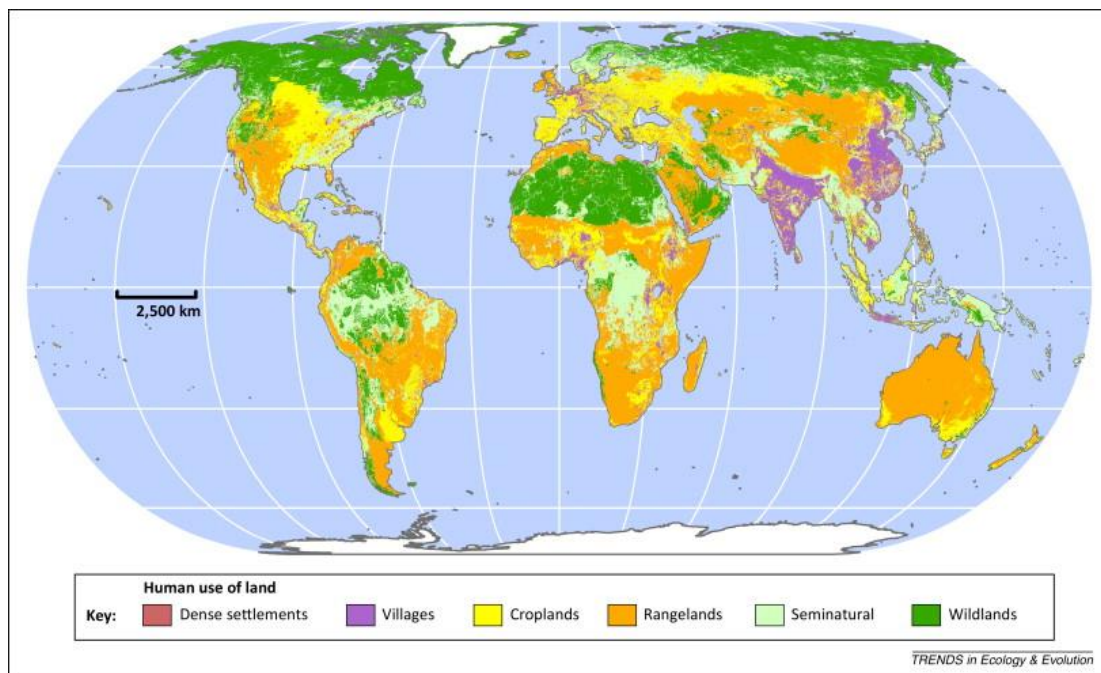


Figure 0.5 Carte d'utilisation des terres par l'homme, basée sur des données de densités de population, de transformations des terres et d'infrastructures (Brook et al. 2013).

Dans une étude récente, des chercheurs ont montré l'étendue historique et actuelle des zones sauvages des différents biomes terrestres (**Fig. 0.6**, Watson *et al.* 2016), ainsi que

leur superficie perdue depuis le début des années 1990. On observe alors clairement que le biome « toundra » est celui qui a conservé la plus grande proportion de ses zones sauvages. Il est donc pertinent de s'intéresser à cet écosystème encore relativement naturel afin d'étudier les mécanismes responsables du fonctionnement et de l'organisation de la vie sur terre non (ou très peu) influencée directement par les humains.

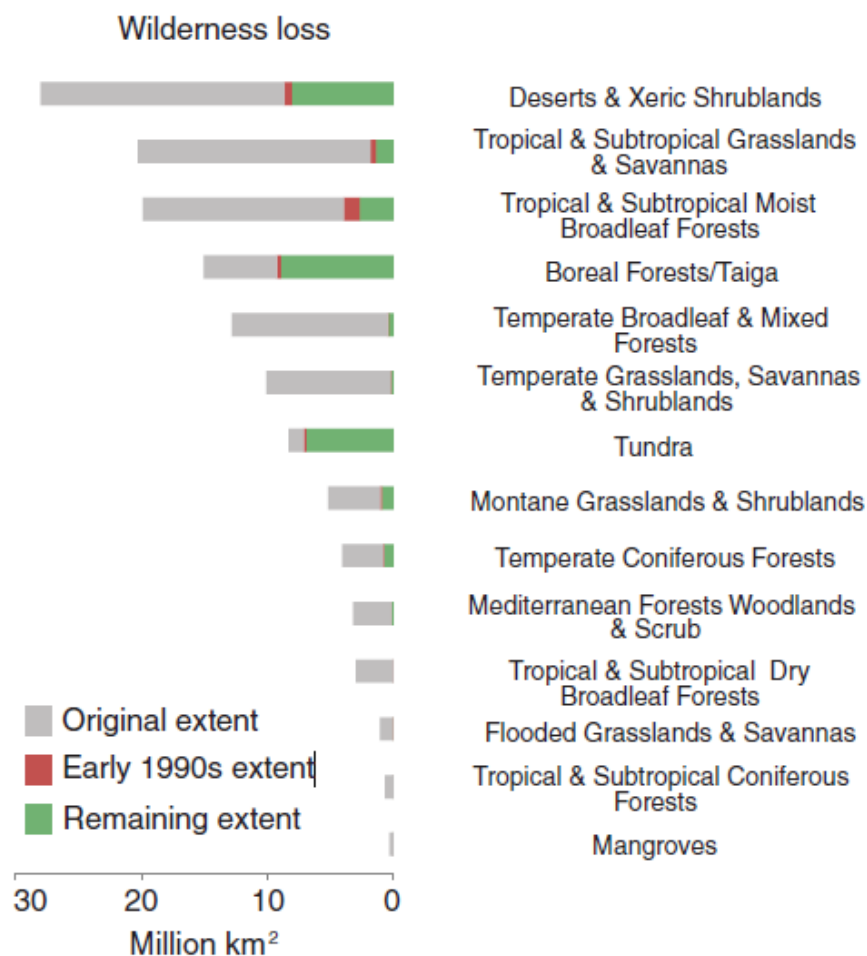


Figure 0.6 Étendue historique (en gris) et actuelle (en vert) des zones sauvages et la superficie perdue depuis le début des années 1990 (en rouge) dans l'ensemble des biomes terrestres du monde (adapté de Watson et al. 2016).

Le peu de perturbations anthropiques directes dans la toundra arctique ne doit pas faire oublier les perturbations indirectes. En effet, les conséquences des changements climatiques sont déjà mesurables dans les régions arctiques (Hansell et al. 1998; ACIA 2004). Les modèles de prévisions climatiques développés à ce jour prévoient des modifications du climat plus importantes dans les régions polaires, avec notamment une augmentation des températures de 2,5 à 3,5 °C plus importante qu'ailleurs à la fin du siècle, mais également une augmentation plus importante des précipitations dans ces régions (**Fig. 0.7**, ACIA 2005).

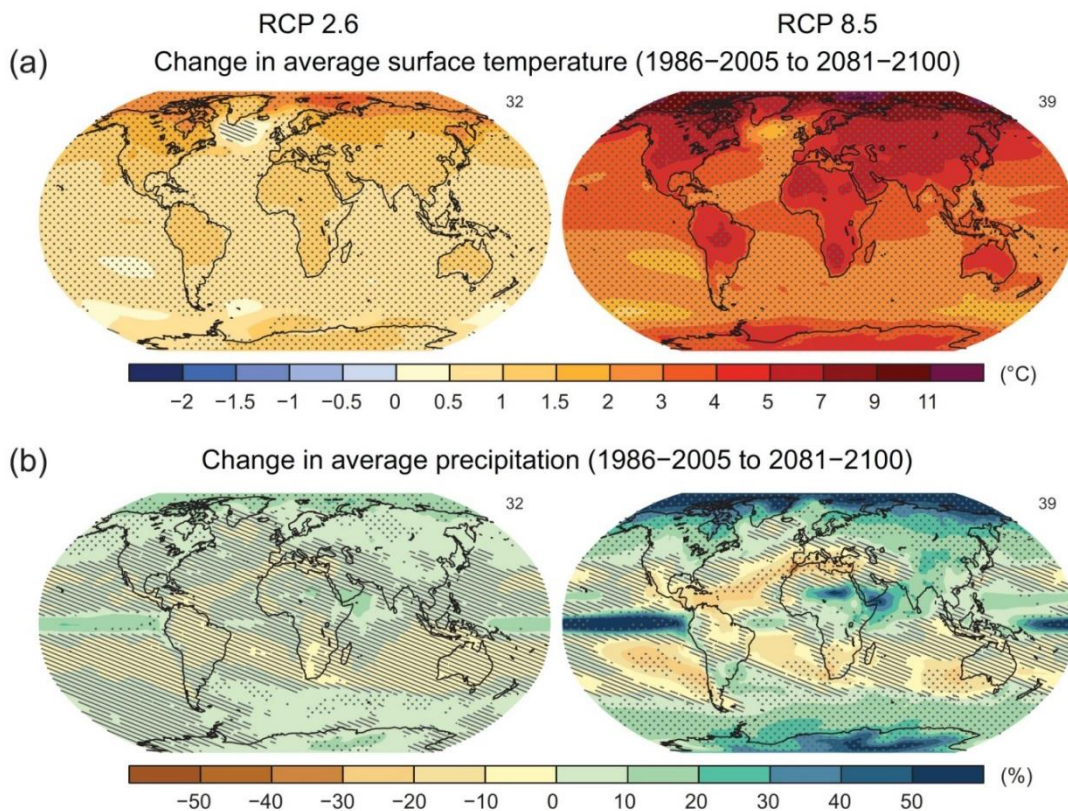


Figure 0.7 Cartes illustrant les changements des températures de surface annuelles moyennes en degré Celsius (a) et les changements des précipitations annuelles moyennes en pourcentages (b) pour les scénarios RCP 2.6 (à gauche) et RCP 8.5 (à droite) pour la période allant de 1986-2005 à 2081-2100 (IPCC 2013).

Les impacts de ces modifications climatiques se font déjà ressentir dans les écosystèmes toundriques (Post et al. 2009). Ainsi, la tendance au réchauffement et aux hivers instables, avec des événements de gels-dégels répétés, apparaît néfaste pour les populations de petits mammifères qui doivent trouver leur nourriture dans le manteau de neige (Yoccoz et Ims 1999; Aars et Ims 2002). En effet, les populations de lemmings ont vu leur abondance récemment arrêter de fluctuer de manière cyclique dans plusieurs régions (Ims et al. 2008, 2011; Kausrud et al. 2008; Gilg et al. 2009). Les lemmings jouant un rôle clé dans les écosystèmes toundriques (Krebs 2011), leurs prédateurs semblent vulnérables aux changements qu'ils subissent (Ims et Fuglei 2005; Gilg et al. 2012; Schmidt et al. 2012). De plus, l'augmentation de la productivité de ces écosystèmes, causée par les modifications climatiques, entraîne une invasion de ce milieu par des espèces normalement trouvées à des latitudes inférieures, et qui agissent comme compétiteurs et prédateurs (Fuglei et Ims 2008). Pour les mésoprédateurs de la toundra, le plus important compétiteur dans ce contexte est le renard roux, *Vulpes vulpes*. Depuis le début du vingtième siècle, une expansion progressive vers le nord de l'aire de répartition de cette espèce est observée en Eurasie, Amérique du Nord et en Europe (Macpherson 1964). Ainsi, l'augmentation progressive des températures faciliterait l'installation d'espèces proies ou prédatrices venues du sud. Les écosystèmes nordiques étant les plus affectés par le réchauffement climatique, ils seront donc les premiers touchés par des déplacements (expansion ou retrait) des aires de répartition des espèces. Il est donc urgent de comprendre les processus écologiques qui façonnent les écosystèmes de ces régions qui pourraient subir un bouleversement de l'ensemble du réseau trophique.

0.2.2 Le renard arctique

Le renard arctique est l'un des plus petits canidés (3-5 kg). Sa fourrure, considérée comme l'une des plus chaudes pour un animal de cette taille, fait partie des nombreuses adaptations de l'espèce aux conditions climatiques extrêmes des régions arctiques. En plus de sa fourrure, les renards arctiques sont caractérisés par leurs museaux et oreilles

courts et la présence de fourrure jusqu'aux extrémités des pattes, ce qui leur permet de limiter les dépenses d'énergie tout en restant actifs toute l'année (Audet et al. 2002).

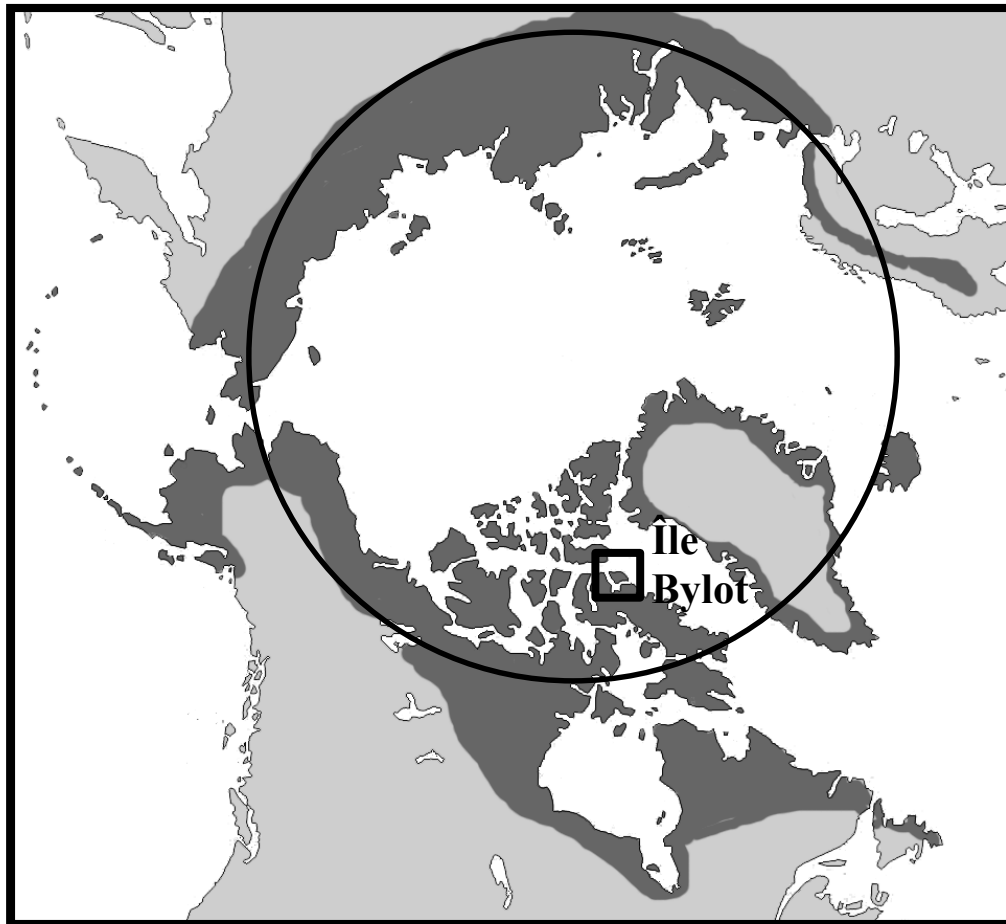


Figure 0.8 Emplacement de l'île Bylot (encadré noir) dans l'aire de répartition du renard arctique (gris foncé). Le cercle noir représente le cercle arctique.

Le renard arctique était la seule espèce du genre *Alopex* (*Alopex lagopus*), avant qu'il soit récemment renommé *Vulpes lagopus* suite à des analyses phylogénétiques réalisées à partir d'ADN mitochondrial (Wilson et Reeder 2005), car de parenté proche avec le renard véloce (*Vulpes velox*), le renard nain (*Vulpes macrotis*) et d'autres renards du genre *Vulpes* (Geffen et al. 1992; Mercure et al. 1993; Bininda-Emonds et al. 1999). L'aire de répartition du renard arctique est circumpolaire. L'espèce est

présente en Amérique du Nord, au Groenland, en Europe du Nord et en Sibérie, ainsi que sur de nombreuses îles de l'Arctique (**Fig. 0.8**, Prestrud 1991; Audet, Robbins & Larivière 2002; Angerbjörn, Hersteinsson & Tannerfeldt 2004). Elle fait l'objet d'efforts de conservation en Fennoscandinavie (Angerbjörn et al. 2013) alors qu'elle est chassée et contrôlée en Islande (Hersteinsson et al. 1989; Hersteinsson 1992).

Le renard arctique est principalement un prédateur de petits rongeurs, mais reste très opportuniste. En l'absence de lemmings, il peut se nourrir de nombreuses proies alternatives : oiseaux de plusieurs espèces (œufs et adultes), poissons, invertébrés marins, carcasses de rennes ou de mammifères marins (Chesemore 1968; Frafjord 1993; Dalerum et Angerbjörn 2000; Elmhagen et al. 2000; Audet et al. 2002; Frafjord 2002; Eide et al. 2005; Tarroux et al. 2012). En effet, les ressources marines sont accessibles aux renards grâce à la banquise, qui leur permet de suivre les ours polaires et de bénéficier de leurs restes, mais aussi de chasser les jeunes phoques et les mammifères marins pris dans la glace. En plus d'être opportuniste, le renard arctique est capable de cacher certaines de ses proies afin de les mettre en réserve. C'est notamment le cas des oeufs d'oies qui sont une ressource très abondante dans les colonies, bien qu'uniquement durant une courte période estivale. Le comportement de cache permet alors au renard de prolonger l'exploitation de ce type de ressource (Careau et al. 2007a, 2008a; Samelius et al. 2007).

Le renard arctique est un des prédateurs principaux des écosystèmes arctiques, mais sa petite taille le rend vulnérable face à d'autres prédateurs dont les renards roux, loups (*Canis lupus*), carcajous (*Gulo gulo*), grizzly (*Ursus arctos*), faucons gerfauts (*Falco rusticolus*), aigles royaux (*Aquila chrysaetos*), pygargues à queue blanche (*Haliaeetus albicilla*), harfangs des neiges (*Bubo scandiaca*), labbes (*Stercorarius* spp.), grands corbeaux (*Corvus corax*) et buses (*Buteo* spp.) (Garrott et Eberhardt 1982; Frafjord et al. 1989; Tannerfeldt et al. 2002; Booms et Fuller 2003; Cypher 2003; Chevallier et al. 2016).

Bien qu'il soit classé dans la catégorie « Least Concern » par l'IUCN (International Union for Conservation of Nature), les changements climatiques pourraient bouleverser l'équilibre de son écosystème et mettre en réel danger les populations de renards arctiques de trois manières (Fuglei et Ims 2008; Sillero-Zubiri et Angerbjorn 2009). Tout d'abord, comme abordé précédemment, les cycles des populations de lemmings sont sensibles aux conditions hivernales (Tannerfeldt et al. 2002; Bilodeau et al. 2013a). La modification des cycles d'abondance de lemmings apparaît être l'un des problèmes ayant causé le déclin des populations de renards arctiques en Fennoscandinavie (Tannerfeldt et al. 2002; Ims et Fuglei 2005). Deuxièmement, l'expansion du renard roux coïncide avec une réduction de l'aire de répartition du renard arctique (Chirkova 1968, Angerbjörn et al. 1994). Ces deux espèces de renards sont sympatriques sur une grande zone du sud du cercle arctique (Hersteinsson et Macdonald 1992), mais aussi dans le Haut Arctique canadien (Gallant et al. 2012; Gauthier et al. 2013). Le renard roux est un compétiteur et prédateur du renard arctique, jeunes et adultes (Callaghan et al. 2004; Pamperin et al. 2006), bien que la présence du renard roux (et donc la compétition avec le renard arctique) soient actuellement faibles dans le Haut Arctique. La compétition et l'évitement entre ces deux espèces sont forts en Russie (Skrobov 1960) et en Scandinavie (Elmhagen et al. 2002; Tannerfeldt et al. 2002; Selås et Vik 2006; Killengreen et al. 2007). Enfin, le réchauffement global cause une rapide diminution de l'étendue de glace (Serreze et al. 2007; Stroeve et al. 2007). Ceci entraîne une perte de connexion entre les îles et les continents, et par la même occasion diminue par endroits le flux de gènes entre les populations de renards arctiques (Fuglei et Ims 2008). En conséquence, une augmentation des différences génétiques entre les populations est à prédire et pourrait être un danger pour ces populations (Fuglei et Ims 2008).

0.2.3 Démographie du renard arctique

Les populations de renards arctiques ayant été exploitées intensivement pour la fourrure, de nombreuses études se sont intéressées à la dynamique des populations

autour du cercle arctique, le plus souvent à partir de données provenant des postes de traites (**Tableau 0.1**). Ce sont d'ailleurs ces mêmes informations qui ont permis de révéler une cyclicité dans de nombreuses populations, souvent en lien avec les cycles d'abondance de lemmings (**Fig. 0.9**).

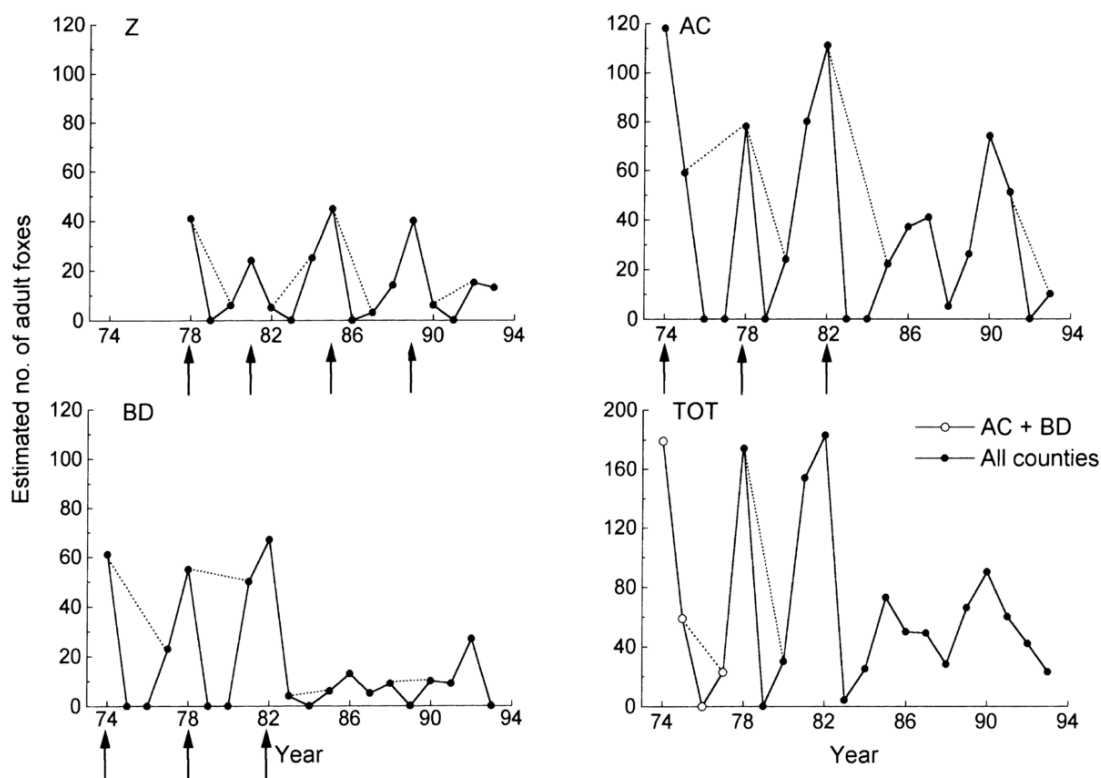


Figure 0.9 Nombre estimé de renards arctiques adultes dans les populations de Z) Jamtland (Suède), AC) Vasterbotten (Suède), BD) Norrbotten (Suède) et TOT) toute la Suède. Les lignes pointillées soulignent le fait que le suivi des tanières tend à sousestimer les nombres durant les phases de faibles tailles de populations. Les flèches indiquent les années de fortes abondances de micromammifères (Angerbjörn et al. 1995).

Certaines études ont déterminé que le renard arctique pouvait atteindre une longévité maximale dans la nature avoisinant 8 ans dans les populations canadiennes (Bradley et al. 1981; Hiruki et Stirling 1989) et en Alaska (Fay et Rausch 1992), et 10 ans en Islande (Hersteinsson 1992) et au Svalbard (Eide et al. 2012). Cependant, la durée de

vie moyenne est de 3-4 ans (Audet et al. 2002). L'âge de première reproduction est atteint dès un an et les renards peuvent se reproduire une fois chaque année. La taille de portée (nombre de jeunes produits par tentative de reproduction) est très variable d'une année à l'autre, dépend fortement des ressources alimentaires et est la plus élevée de tous les carnivores, pouvant atteindre 19 jeunes par portée (Angerbjörn et al. 2004*b*). Peu d'études ont permis d'estimer les paramètres démographiques principaux, comme la survie adulte et juvénile (**Tableau 0.1**). Par ailleurs, il est à noter que la plupart de ces estimés ont été obtenus à partir d'analyses de carcasses, d'un nombre réduit d'individus, ou d'un faible nombre d'années.

Tableau 0.1 Synthèse de la littérature sur l'estimation des taux de survie chez le renard arctique.

Référence	Méthode	Population	Longévité	Survie Adulte	Survie Juvénile
Hiruki et Stirling 1989	718 renards trappés entre 1974 et 1978	Banks Island, Canada	6-7 ans	0.58	0.29
Fay & Rausch 1992	1322 carcasses entre 1953 et 1961	Île St-Laurent, Alaska, É-U	8 ans	0.75	-
Tannerfeldt et Angerbjörn 1996	17 renards marqués entre 1984 et 1994	Vindelfjällen, Suède	-	0.59 de 1 à 2 ans 0.60 de 2 à 3 ans 0.33 de 3 à 4 ans 0.50 de 4 à 5 ans	-
Tannerfeldt et al. 1994	49 renardeaux marqués	Vindelfjällen, Suède	-	0.50	0.08
Meijer et al. 2008	68 renards marqués entre 2005 et 2006	Helagsfjällen, Suède	-	0.59 (CI 0.39-0.82)	0.08 (CI 0.02-0.18)
Meijer et al. 2010	91 renardeaux suivis	Helagsfjällen, Suède	-	-	Aux 30 jours : 0.73 (CI 0.57-0.99)
Eide et al. 2012	1322 carcasses entre 1977-1980, 1981-1989 et 1997-2001	Archipel du Svalbard, Norvège	10 ans	0.68 (CI 0.63-0.72)	0.26 (CI 0.19-0.30)

Différentes causes de mortalité ont été rapportées. Macpherson (1969) suggère le infanticide comme une importante cause de mortalité juvénile, bien qu'Arvidsson et Angerbjörn (1987), Sklepkovych (1989) et Angerbjörn et al. (2004) indiquent qu'il n'y ait pas de preuve directe d'infanticide ou fratricide, même s'il a déjà été observé que de jeunes renards pouvaient se nourrir de renardeaux morts. Tannerfeldt et al. (1994)

ont observé deux cas de cannibalisme. Les causes principales de mortalité juvénile soulevées sont généralement la prédation, estimée par Garrott et Eberhardt (1982) à 65% des mortalités enregistrées, et la famine. Chez les renards adultes, les causes de mortalité rapportées sont la famine et le trappage (Angerbjörn et al. 2004b; Eide et al. 2012). En effet, bien que le renard arctique soit protégé dans de nombreux pays, il est encore chassé pour sa fourrure dans le Nord canadien ainsi que pour la protection des élevages de moutons et d'eiders à duvet en Islande.

Chez le renard arctique, la majorité des femelles se reproduisent chaque année, et ce, dès leur première ou seconde année (Macpherson 1969; Hersteinsson 1984; Prestrud 1992a). Dans le milieu pauvre en ressources dans lequel évolue le renard arctique, il a été démontré que la taille des portées (très variable ; entre 2 et 19 jeunes (Angerbjörn et al. 2004b)) était corrélée à l'abondance en proies (Macpherson 1969, Angerbjörn et al. 1991, Prestrud 1992b, Angerbjörn et al. 1995, Geffen et al. 1996, Tannerfeldt et Angerbjörn 1998) notamment tard dans l'hiver. Angerbjörn et al. (1991) ont montré qu'un nourrissage proche des tanières durant l'été et l'hiver permettait d'augmenter le nombre de portées (i.e. nombre de tanières avec jeunes) et le nombre de jeunes au sevrage, mais pas la taille des portées. Finalement, il est à noter que les canidés et plus particulièrement les renards, sont classés, parmi les carnivores, dans les stratégies de traits d'histoire de vie rapide et très rapide (van de Kerk et al. 2013)

Fay et Rausch (1992) ont étudié les variations dans la taille relative de la population de renards arctiques sur l'île St Laurent (rapportée par les trappeurs : forte, moyenne ou faible) durant neuf années (1953-1961). Ils en ont déduit une corrélation avec l'abondance des campagnols. La productivité (nombre de cicatrices placentaires, n=77) estimée n'a quant à elle montré aucune corrélation avec cette abondance. La relation entre taille de population de renard et abondance en rongeurs est bien documentée (Braestrup 1941; Kaikusalo & Angerbjörn 1995). Fuglei et al. (2003) ont étudié la population de renards arctiques de la péninsule de Broggerhalvoya, Norvège, entre

1990 et 2001 en utilisant des indices d'abondance. Cette étude a permis de montrer que le nombre de renards arctiques variait beaucoup, et ce, même dans les populations sans rongeurs.

0.2.4 L'île Bylot

Une étude écologique à long terme a été lancée en 1988 sur l'île Bylot, où plusieurs équipes de chercheurs étudient chaque année les populations et processus clés de l'écosystème de toundra arctique. Ainsi, le réseau trophique de l'île est maintenant relativement bien connu (Gauthier et al. 2011; Legagneux et al. 2012).

Deux espèces de lemmings sont présentes sur l'île, le lemming brun (*Lemmus trimucrotanus*) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*). Le cycle d'abondance de la population de lemmings bruns de l'île est de haute amplitude et semble se maintenir sur un rythme de 3-4 ans (Gruyer et al. 2010), générant ainsi une hétérogénéité temporelle des ressources pour leurs prédateurs. L'abondance des lemmings variables est faible et présente une cyclicité de faible amplitude.

Une colonie d'oies des neiges de taille importante (25 000 couples) niche sur l'île durant l'été. Cela représente un apport considérable de ressources provenant de l'extérieur du système. En effet, même si les oies font partie des herbivores principaux du réseau trophique (Legagneux et al. 2012), leur migration hivernale dans le sud leur permet d'accéder à des ressources extérieures au système, qui sont indispensables pour leur reproduction estivale dans l'Arctique (Gauthier et al. 2011). Néanmoins, ce grand nombre d'oies se concentre pour nicher sur seulement 45 km² au sud de l'île (Reed et al. 2002) et est donc source d'hétérogénéité spatiale des ressources. Il est à noter que peu après l'éclosion, une grande partie des oies se déplacent vers un site d'élevage, à 30 km au nord-ouest du cœur de la colonie.

Sur l'île Bylot, une différence de régime alimentaire existe entre les renards arctiques vivants dans et hors de la colonie d'oies (Giroux et al. 2012). Cependant, le renard

arctique est une espèce très mobile avec un haut taux de dispersion (Shilyaeva 1968), et est capable de se déplacer sur de longues distances (Pulliainen 1965; Tarrowx et al. 2010). Ainsi, les renards de l'île se nourrissant préférentiellement de lemmings ont tout de même un accès relativement facile aux ressources marines disponibles sur la banquise côtière adjacente lors des creux d'abondance de ces rongeurs. De plus, le renard arctique peut supporter de longues périodes de jeûne en ralentissant son métabolisme (Prestrud 1991; Fuglei et Oritsland 1999).

Comme les autres écosystèmes toundriques, le réseau trophique de l'île Bylot peut être simplifié en trois niveaux : les producteurs primaires, les herbivores et les prédateurs. Dans ce réseau, où les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*), les caribous (*Rangifer tarandus*) et les loups arctiques (*Canis lupus*) sont pratiquement absents, le renard arctique est un prédateur important (Legagneux et al. 2012). Ses deux proies principales, les lemmings et les oies, sont les herbivores dominants. Cet écosystème semble contrôlé par une importante pression de prédation des carnivores sur ces herbivores, particulièrement les lemmings (Legagneux et al. 2012). Or, la démographie et la dynamique de la population du renard arctique ne sont pas connues.

Le suivi systématique de la population de renards arctiques de l'île Bylot a débuté en 2003, faisant suite à un suivi opportuniste de 1988 à 2002. L'île Bylot offre donc l'opportunité d'étudier un prédateur de taille moyenne appartenant au niveau trophique supérieur d'un écosystème susceptible de subir des changements importants dans les décennies à venir.

0.2.5 Objectifs de la thèse

Cette thèse de doctorat a pour objectif de mieux comprendre les facteurs biotiques et abiotiques responsables de la dynamique de population d'un prédateur clé de son écosystème. Nous avons utilisé le renard arctique comme modèle pour mieux comprendre les facteurs qui influencent la démographie des carnivores sauvages.

La pertinence de l'utilisation du renard arctique comme modèle d'étude est multiple. Tout d'abord, l'écosystème dans lequel il évolue présente un réseau trophique considéré comme simple, où les relations interspécifiques sont plus facilement identifiables que dans beaucoup d'autres systèmes. La population que nous étudions ici se situe sur une île où ses deux proies principales sont des sources d'hétérogénéité spatiale et temporelle, un contexte idéal pour étudier l'impact des ressources. Enfin, l'Arctique présente le biome terrestre qui a, à la fois été le moins modifié directement par les humains, mais qui présente un fort potentiel de dégradation indirect à cause des changements climatiques. Il apparaît alors pertinent de chercher à mieux comprendre le fonctionnement de ce biome, y compris les rôles que jouent les variables climatiques et les relations interspécifiques.

Tout d'abord, dans le premier chapitre, nous avons adapté et couplé plusieurs méthodes afin d'obtenir une information clé sur les renards, l'âge, souvent manquante et difficile à obtenir dans les études démographiques où les individus sont capturés adultes. Ce paramètre essentiel en biologie des populations a un fort impact sur l'écologie et le comportement animal et donc sur la démographie et la dynamique des populations. Les taux de survie et de reproduction dépendent souvent de l'âge chez les mammifères. Le taux de croissance des populations est ainsi fortement lié à la structure d'âge d'une population (Caswell 2001). Pour obtenir cette information, de nombreuses méthodes existent, dont la plus précise consiste à compter le nombre de lignes de cément sur une dent, qui doit cependant être extraite. C'est pourquoi mon premier objectif est d'adapter une méthode afin d'estimer de façon peu invasive l'âge de carnivores adultes capturés vivants. Pour atteindre ce but, nous avons répondu à trois sous-objectifs, soit, (1) proposer un indice visuel de la condition de la dentition, (2) déterminer la répétabilité de cet indice et (3) construire et tester un modèle prédictif de l'âge. Les résultats de ce chapitre ont permis d'établir la structure d'âge de la population de renards arctiques de l'île Bylot.

Dans le second chapitre, nous avons optimisé la combinaison de différentes sources de données afin d'estimer au mieux certains paramètres démographiques de la population. Sachant que la dynamique de population des prédateurs est souvent définie comme liée à la disponibilité des proies, nous testons ici des hypothèses sur l'impact de ce facteur biotique sur la survie adulte et la reproduction. Nous avons exploité ici une rare occasion pour poser ce type de question car les ressources alimentaires principales de la population étudiée présentent de fortes variations spatiales et temporelles. De plus, les données simultanées d'espèces de proies et prédateurs sont rares. Pour répondre à cet objectif principal, nous avons testé plusieurs hypothèses. (1) Les taux de survie des prédateurs sont plus élevés lorsque les proies sont plus abondantes, soit pendant les années de forte densité de lemmings et dans la colonie d'oies. (2) Les probabilités de reproduction des prédateurs sont supérieures lors d'années de forte densité de lemmings et dans la colonie d'oie. De plus, nous testons également des hypothèses plus méthodologiques concernant le suivi de la population. (3) L'ajout d'appareils photographiques permet d'augmenter les probabilités de réobservation. (4) Le port d'un collier émetteur satellitaire n'est pas néfaste pour la survie ou la reproduction des individus.

Le troisième chapitre nous a permis de tester des hypothèses sur l'impact de facteurs abiotiques sur la survie mensuelle des individus et ainsi de compléter le précédent chapitre. Tout d'abord, le second chapitre nous a permis de souligner la grande variabilité de la survie adulte chez cette espèce, mais aussi le faible impact des ressources sur celle-ci. Deuxièmement, les conditions climatiques arctiques étant à la fois extrêmes et en changement, il était pertinent de se questionner sur l'impact de ce type de variables sur la démographie de notre population d'étude. Nos hypothèses de travail se dirigent vers des effets indirects des conditions météorologiques sur la survie, *via* leur impact sur l'accès aux lemmings et ressources cachées durant l'hiver. Ainsi, nous avons émis les hypothèses que (1) davantage d'événements de mortalités surviennent durant le long et rigoureux hiver arctique; (2) les conditions

météorologiques affectent la survie adulte des renards arctiques, plus précisément la présence de neige importante ou dense et les températures froides, ainsi que l'AO qui reflète toutes ces variables; (3) l'impact des conditions météorologiques sur la survie adulte est plus fort lorsque la disponibilité des ressources est faible.

Enfin, le quatrième et dernier chapitre, a apporté de nouvelles connaissances sur les causes de mortalité, non pas des adultes, mais des jeunes renards arctiques. Dans cette partie de la thèse, nous avons décrit pour la première fois la prédation de jeunes renards arctiques par un couple de grands corbeaux (*Corvus corax*). Ce chapitre nous a permis d'ouvrir des perspectives sur l'étude de la survie des renardeaux afin de compléter les connaissances sur la démographie de ces carnivores arctiques.

0.3 Les méthodes

0.3.1 La zone d'étude et le suivi à long terme

Ce projet de doctorat a été mené sur une population de renards arctiques de l'île Bylot (**Fig. 0.8 et 0.10, A**) au nord de l'Île Baffin (73°N, 80°W), Nunavut, Canada. Cette île fait partie du Parc National du Canada Sirmilik. Elle est principalement recouverte de glaciers et de hautes montagnes. La partie de l'île offrant un habitat propice à l'installation de tanières de renard arctique (Szor et al. 2008) est principalement limitée à la plaine sud (1600 km²), qui est surtout composée de toundra mésique entrecoupée par des vallées basses où les zones humides sont abondantes (Massé et al. 2001). L'aire d'étude couvre environ 600 km² de cette plaine et inclut plus d'une centaine de tanières visitées au minimum deux fois chaque été (**Fig. 0.10, A**).

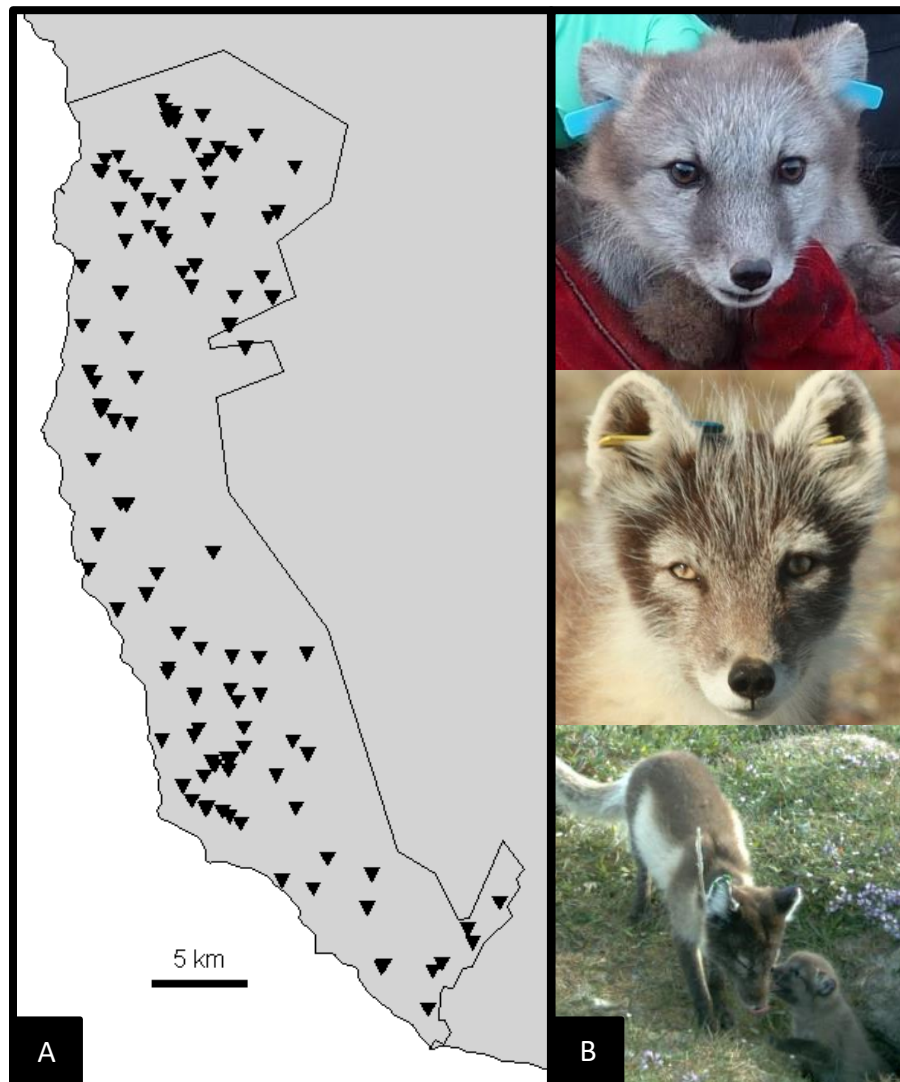


Figure 0.10 Aire d'étude, sur l'île Bylot (gris) et tanières de renard arctique suivies (triangles) (A). Marquage et observation de renards arctiques jeunes et adultes à l'aide de boucles d'oreilles à combinaison unique de couleurs (B).

Depuis 2003, une équipe de quatre personnes effectue chaque été (10 mai au 10 août) un suivi intensif de la population d'étude en commençant par la visite des tanières connues pour détecter les indices révélant la présence de renards et de possibles activités de reproduction (observation de renards et renardeaux, traces de pas ou de creusement, poils d'hiver, fèces). Les individus de la population sont capturés et marqués

à l'aide de boucles d'oreilles à combinaison unique de couleurs (Modèle Rototag, Dalton Inc., Irlande, **Fig. 0.10, B**). Les adultes sont capturés à l'aide de pièges à pattes équipés de coussinets en caoutchouc (Modèle Victor Softcatch #1, *Oneida Victor Inc. Ltd*, États-Unis) (Proulx et al. 1994) ou de cages grillagées (Tomahawk Live Trap, États-Unis, Modèle 202, 10x10 pouces). Les jeunes sont quant à eux capturés à l'aide de petites cages grillagées (9x9 pouces) placées sur la tanière ciblée. Les renards adultes trop agressifs sont anesthésiés pour des raisons de sécurité. Le mélange anesthésique est constitué de médétomidine (0.05 ml/kg) et de kétamine (0.03 ml/kg). La quantité injectée dépend du poids de l'animal. Avant la libération, un antidote est administré (atipémazole; 0.05 ml/kg). Au cours de la manipulation de chaque renard, nous effectuons plusieurs prélèvements (sang, griffe, poils d'été et d'hiver) et mesures, nous marquons les individus et équipons certains à l'aide de colliers émetteurs satellitaires de type Argos (Modèle Kiwisat 202, Sirtrack Ltd, Nouvelle-Zélande). Enfin, des photographies de la dentition des adultes sont prises (**Fig. 0.11**, profil droit, A, de face, B, et profil gauche, C).



Figure 0.11 Ensemble de photographies de la dentition d'un renard arctique adulte. Profil droit (A), face antérieure (B) et profil gauche (C).

La présence de codes couleurs uniques permettent d'identifier les individus lors d'observations visuelles ou photographiques (**Fig. 0.10, B**). En effet, depuis 2007, des appareils photographiques à déclenchement automatique (Modèles Silent Image PM35C31, RapidFire Professional PC85, et HyperFire PC800; Reconyx, Holmen, WI, USA, **Fig. 0.12, A**) sont installés sur les tanières identifiées comme les plus actives lors des premières visites. Entre un et quatre appareils sont placés sur les tanières afin de confirmer la présence d'adultes, de renardeaux ainsi qu'identifier les individus et leur statut reproducteur (**Fig. 0.12, B**). Ces appareils photographiques sont présents sur les tanières durant l'ensemble de la saison estivale, de la mi-mai à la fin juillet (**Fig. 0.12, A et B**).



Figure 0.12 Caméra à déclenchement automatique (A) permettant l'observation automatisée du suivi estival d'une tanière de renard arctique. Exemples de photographies prises en mai, juin et juillet, de haut en bas respectivement (B).

Enfin, nous collectons de manière opportuniste des crânes de renards trouvés morts dans toute la zone d'étude. Une fois de retour à l'université, ils sont nettoyés, la dentition est photographiée de la même manière que lors d'une capture, et une dent est extraite et envoyée à un laboratoire spécialisé pour âger les individus de manière précise par lecture des lignes de ciment.

0.3.2 Estimation de l'âge des individus par l'analyse de la dentition

De nombreuses méthodes existent pour estimer l'âge d'espèces carnivores. Une méthode est cependant de plus en plus utilisée : l'étude des lignes de croissance du ciment des dents. Cette méthode est considérée comme précise (Moffitt 1998; Hamlin et al. 2000). Le ciment est une formation de tissus calcaires qui se trouve entre l'émail et la pulpe de la dent. Des lignes apparaissent dans ce tissu, causées par des différences de concentration en cementocytes. On y observe deux types de lignes : des lignes claires et larges formées durant les périodes de croissance rapide et des lignes sombres et minces formées lors de périodes de faible croissance (Pekelharing 1970; Hillson 2005). Dans la plupart des cas, chaque ligne noire est considérée comme une année de croissance (Grue-Nielsen et Jensen 1980; Clout 1982; Coy et Garshelis 1992). Malheureusement, compter les lignes de ciment sur un animal vivant nécessite le retrait d'une dent.

C'est pourquoi l'analyse de l'usure des dents est une méthode non invasive déjà utilisée pour estimer l'âge des individus chez de nombreuses espèces (Grau et al. 1970; Cowan et White 1989; Gordon 1991; Gipson et al. 2000; Olifiers et al. 2010; Santymire et al. 2012). Ces deux méthodes d'estimation de l'âge par les dents sont maintenant utilisées ensemble (Lohr et al. 2011). L'estimation de l'âge des renards arctiques a déjà été réalisée à partir des anneaux de ciment (Bradley et al. 1981), mais parce que cette méthode est invasive, nous tenterons de la combiner avec la méthode basée sur l'usure des dents.

0.3.3 Suivi multidonnées

Les techniques de suivi de populations se sont multipliées au cours du temps et ont été majoritairement développées pour des populations d'oiseaux. Les mammifères carnivores étant plus difficiles à suivre, la « capture » par appareils photographiques automatiques est devenue un outil précieux pour le suivi des populations de ce groupe taxonomique. Cette technique était peu utilisée jusqu'à l'invention des appareils photo à déclenchement automatique par infrarouge en 1980 (Boitani et Powell 2012). Désormais, les études utilisant ou étudiant ces techniques de suivi sont de plus en plus courantes (Swann et al. 2004; Rovero et Marshall 2009; Gardner et al. 2010; O'Connell et Nichols 2010).

Les analyses démographiques peuvent être plus complètes et dans certains cas plus précises grâce à l'utilisation de modèles combinés plutôt qu'en utilisant des modèles utilisant seulement des données de télémétrie ou de capture-marquage-recapture (Powell et al. 2000). Compléter des données de capture-marquage-recapture à l'aide de données de sources différentes permet d'augmenter la taille d'échantillonnage et la robustesse des estimations (Nasution et al. 2001; Boulanger et al. 2008).

Les études utilisant ces différentes techniques pour marquer et suivre des animaux supposent que les marques utilisées n'affectent en aucun cas les animaux (survie, reproduction, comportement, etc.) ou que les effets ne sont pas importants (Silvy et al. 2005). Cependant, les nombreuses études testant l'impact des marques sur les animaux ont montré des effets très variables sur les individus (Murray et Fuller 2000). Par exemple, Caswell et al. (2012) ont montré que la survie des oies de Ross était influencée par le port d'un collier, les rendant plus visibles pour les chasseurs. Plus récemment, Wolton et Trowbridge (2009) ont rapporté que le port d'un collier émetteur diminuait la survie des souris. A contrario, Berteaux et al. (1994, 1996) ont montré que les colliers émetteurs n'affectaient ni les relations de dominance ni les dépenses d'énergie chez le campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*).

C'est pour analyser les possibles avantages et inconvénients de toutes ces méthodes que dans le chapitre 2 de ce doctorat, j'utilise une méthode dite de « fausses occasions ». Cette approche innovante (Juillet et al. 2010) me permet d'utiliser les données de captures photographiques pour compléter les histoires de vie des individus. Ainsi, mes estimés de survie annuelle sont plus robustes. De plus, l'utilisation de modèles « multi-événements » (détaillés au point suivant) me permet de prendre en compte des hétérogénéités potentielles autant dans la détection que la survie, ainsi que tester l'impact de la présence d'un collier satellitaire sur ces paramètres.

Une seconde méthode intéressante, qui repose cette fois-ci sur l'utilisation de colliers satellitaires, est utilisée dans le chapitre 3 de cette thèse. Ces colliers détectent les mouvements et enregistrent la température ambiante, ce qui nous a permis de connaître précisément le caractère vivant ou mort des individus mois après mois. Ces informations sont alors considérées comme certaines et nous permettent d'utiliser une méthode dite de « known-fate » (ou à probabilité de détection connue) qui consiste à éviter d'estimer des paramètres de probabilités de captures, d'observation ou d'identification du statut de l'individu en les fixant égales à 1. Ainsi, les estimations de survie sont plus robustes et ce, même avec un jeu de données de petite taille.

0.3.4 Capture-Marquage-Recapture Multi-Événements

Les modèles les plus récents utilisés dans cette thèse pour analyser les données du suivi de la population d'étude sont des cas particuliers des approches dites « multi-états » (Arnason 1972; Arnason 1973; Schwarz et Arnason 1996; Lebreton et Pradel 2002; Lebreton et al. 2009) et « multi-événements » (Pradel 2005; Juillet et al. 2011). Les états considérés peuvent être des sites, ou bien des statuts (par exemple, reproducteur ou non reproducteur) dans lesquels les individus se trouvent au moment de leur capture, recapture ou réobservation (Lebreton et Pradel 2002). Cependant, l'assignation d'un statut pour chaque individu n'est pas toujours certaine. C'est pourquoi Pradel (2005) a développé les modèles multi-événements qui sont une extension des modèles multi-

états pour lesquels la détermination des états est incertaine. Ces modèles (multi-états et multi-événements) permettent notamment de combiner les données provenant de recaptures d'individus vivants (ici des recaptures et des réobservations) avec celles de reprises d'individus morts (Lebreton et Pradel 2002). Cette démarche de modélisation avec deux sources d'informations prises simultanément est particulièrement efficace pour améliorer la précision des estimations de probabilité de survie (Barker 1997; Kendall et al. 2006). Ces modèles multi-états et multi-événements sont particulièrement flexibles. Ils permettent de tenir compte des covariables individuelles (sexe, âge) et ainsi de modéliser les probabilités de survie et d'en dériver les probabilités de mortalité (Schaub et Pradel 2004). De plus, leur utilisation permet d'estimer les taux de recrutement et de recapture (Lebreton et al. 2003; Juillet et al. 2011).

0.3.5 Les covariables utilisées

0.3.5.1 Les covariables ressources

Afin d'étudier l'impact des variabilités spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources sur la survie et la reproduction du renard arctique, nous avons utilisé des indices d'accessibilités aux deux proies principales (les lemmings et les oies) de l'espèce dans notre zone d'étude.

- Les lemmings

La densité annuelle de lemmings (les deux espèces combinées) est obtenue chaque année en juillet à partir de capture-marquage-recapture (trappage vivant) de 2004 à 2016. Elle est aussi obtenue à partir d'indices d'abondance obtenus par trappage mortel puis convertis en densité à partir des relations connues pour 2002 et 2003 (voir Gauthier et al. 2013 et Fauteux et al. 2015 pour les détails, **Fig. 0.13.b** et **Appendice C**). Cette covariable « Lemming » est utilisée de deux manières (Millon et Bretagnolle 2008). Dans un premier temps, nous utilisons la densité de lemmings

comme une variable continue et dans un second temps, nous catégorisons chaque densité estivale comme étant faible ou haute.

- La grande oie des neiges

Chaque année en juin depuis 2007, nous délimitons le contour de la colonie d'oies en hélicoptère à l'aide d'un GPS. Les renards sont catégorisés comme « dans » ou « hors » de la colonie si la localisation moyenne des points de leurs captures ou observations est située à l'intérieur ou à l'extérieur d'une zone tampon de 1.75 km établie autour de l'étendue moyenne de la colonie, zone au-delà de laquelle la colonie n'est plus considérée comme une source significative de nourriture pour les renards (1.75 km représente approximativement la moitié du rayon d'un domaine vital de renard arctique dans notre zone d'étude, et traduit un accès significatif à la colonie (Rioux et al. 2017); voir **Fig. 0.13.a** et **Appendice D** pour plus de détails).

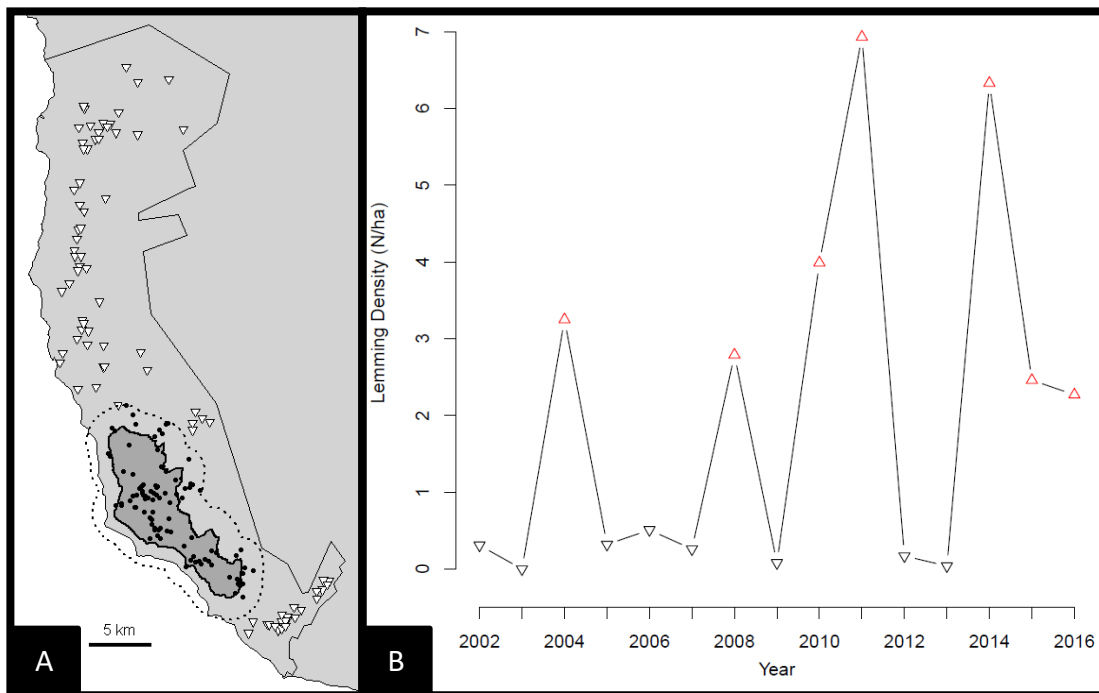


Figure 0.13 Carte de la zone d'étude (traits pleins) sur l'île Bylot, Nunavut, indiquant l'étendue moyenne de la colonie d'oies (gris foncé), la limite de la zone tampon (traits pointillés), l'emplacement moyen des individus considérés comme ayant (points noirs) ou n'ayant pas (triangles blancs) un accès significatif à la colonie (A) et abondance de lemmings au cours de l'étude, dénotant les années considérées comme ayant une forte (triangle rouge vers le haut) ou faible (triangle noir vers le bas) abondance de lemmings (B).

0.3.5.2 Covariables climatiques et météorologiques

Comme expliqué précédemment (paragraphe **0.1.4** Les facteurs abiotiques), les variables météorologiques locales et régionales peuvent avoir un impact important sur les individus et populations par des effets directs ou indirects. Supposant que la mortalité chez le renard arctique est supérieure au cours de la saison hivernale, nous avons décidé d'étudier la survie de manière mensuelle. Ainsi, nous avons sélectionné cinq variables que nous avons jugées susceptibles d'influencer la survie du renard arctique directement *via* l'augmentation de ses demandes énergétiques ou indirectement par la diminution de l'accessibilité aux ressources.

La quantité et la qualité de la neige durant l'hiver pourraient rendre l'accès aux ressources (lemmings ou caches de nourriture) plus difficile pour les renards arctiques, augmentant alors le coût pour les atteindre et diminuant leur apport énergétique relatif. Pour mesurer cela nous avons, dans un premier temps, utilisé la somme mensuelle des chutes de neige et les événements de forte précipitation de neige. Dans un second temps, nous avons identifié les conditions propices à la formation de couches de neige dure formées par le vent (« wind slab » en anglais). De plus, nous avons ajouté une variable de températures extrêmes censée augmenter les besoins énergétiques des renards par thermorégulation, et enfin un indice climatique régional global, l'indice d'Oscillation Arctique. Finalement, nous avons étudié ces variables de manière mensuelle, saisonnière, avec et sans décalage dans le temps, et avec ou sans interaction avec les ressources, soit la densité de lemmings et la proximité à la colonie d'oie.

0.4 Plan de thèse

En plus de l'introduction générale dans laquelle Nous avons défini les concepts importants, résumé la littérature des domaines de recherche abordés, et exposé les objectifs de ce projet de doctorat, cette thèse comprend quatre chapitres et une conclusion générale.

Dans le premier chapitre, nous présentons un article publié en 2016 dans la revue *Wildlife Biology*, dans lequel nous avons adapté une méthode basée sur l'évaluation de l'état d'usure de la dentition calibrée à l'aide du comptage des lignes de ciment sur des individus décédés. Cinq observateurs ont évalué l'usure de la dentition de renards sur photographies pour obtenir un indice hautement répétable. Cette méthode, bien moins invasive que celles nécessitant l'extraction d'une dent, peut permettre de progresser dans l'étude de la démographie du renard arctique, et potentiellement d'autres espèces de mammifères.

Le second chapitre a pour objectif d'évaluer l'impact de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources sur la survie adulte et la reproduction d'un prédateur jouant

un rôle clef dans son écosystème. Pour répondre à ces interrogations, nous avons utilisé dans un premier temps des données annuelles d'abondance de lemmings, oscillant entre haute et faible abondance (hétérogénéité temporelle). Dans un second temps, nous avons identifié les individus comme ayant, ou pas, un accès significatif à la colonie de grandes oies des neiges (hétérogénéité spatiale). L'utilisation de différentes sources d'information de capture-marquage-recapture (recaptures, observations visuelles et photographiques) ont été combinées dans une unique analyse de multi-événements afin d'estimer les paramètres démographiques de la population. Ce chapitre a été soumis pour publication dans la revue *Journal of Animal Ecology*.

Le chapitre trois vient compléter le chapitre deux dans lequel une forte variabilité de la survie adulte a été observée, sans pour autant en trouver les facteurs responsables. Ce chapitre a alors pour but d'identifier l'impact de variables climatiques sur la survie adulte des renards arctiques. Pour cela, nous avons utilisé les données de colliers émetteurs satellitaires dans une analyse de capture-marquage-recapture à occasion mensuelle et dont les probabilités de réobservation sont fixées à 1, méthode appelée « known-fate » en anglais. Nous avons alors testé l'impact d'événements climatiques extrêmes (températures froides et épisodes de forte neige), de la présence de couches de neige dure formées par le vent (« wind slab ») et un indice climatique régionale (« Arctic Oscillation Index »). Ce chapitre est en préparation pour soumission prochaine à la revue *Oecologia*.

Le quatrième chapitre ouvre des avenues de recherche pour la suite de l'étude démographique de la population. En effet, ce court article publié dans *Polar Biology* rapporte l'observation unique d'un événement de prédation de jeunes renards arctiques par un couple de grands corbeaux. Cet événement a pu être observé à l'aide d'un appareil photographique automatique placé sur la tanière suivie. Nos connaissances des interactions trophiques et du fonctionnement de la toundra arctique sont complétées par ce nouveau lien de prédation. Il s'agit du premier événement de prédation de jeunes

observé dans la population et ce chapitre soulève un intérêt certain quant à l'étude de la survie des renardeaux durant leur première année.

Enfin, dans la conclusion générale de cette thèse, nous reviendrons brièvement sur le but et les objectifs du projet. Nous discuter des résultats et limites de cette thèse de doctorat. Enfin, nous terminerons par de nombreuses recommandations et pistes de recherche pour poursuivre l'étude de la démographie et dynamique des populations de carnivores.

CHAPITRE I

AGE ESTIMATION OF LIVE ARCTIC FOXES *VULPES LAGOPUS* BASED ON TEETH CONDITION

Clément Chevallier, Gilles Gauthier, Dominique Berteaux

Manuscrit publié: *Wildlife Biology*, 2017, wlb.00304. (doi. 10.2981/wlb.00304)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (DB, CC)

Préparation des jeux de données (CC)

Récolte des données (CC)

Analyses des données (CC)

Interprétation des résultats (CC, GG, DB)

Rédaction du manuscrit (CC)

Commentaires et correction du manuscrit (CC, GG, DB)

Financements (CC, GG, DB)

Conférences : 2 nationales, 1 internationale.

1.1 Résumé

Connaitre l'âge des individus est un prérequis pour de nombreuses études de la biologie de populations sauvages. Chez les mammifères, la méthode la plus précise est basée sur l'analyse des lignes de ciments présents dans les dents et nécessite l'extraction de l'une d'elles. Ici, nous adaptons une méthode moins invasive basée sur l'évaluation de l'état d'usure de la dentition calibrée à l'aide du comptage des lignes de ciments sur des individus décédés. Nous avons développé et testé cette méthode chez le renard arctique (*Vulpes lagopus*). Pour cela, nous avons photographié la dentition d'individus capturés vivants de 2006 à 2013 et collecté de manière opportuniste des crânes d'individus morts de 2003 à 2013. Cinq observateurs ont évalué deux fois l'usure de la dentition de 245 groupes de photographies (vue de profil gauche, droit et de face pour 179 captures et 66 crânes, avec une moyenne de 7.2 photographies par groupe) pour obtenir un Indice de Condition de la Dentition (ICD / TCI) par groupe. L'ICD est hautement répétable, avec des coefficients de corrélation intraclasse moyen de 0.89 et 0.83 respectivement intra et inter observateur. Nous avons ensuite utilisé 44 individus d'âge connu pour prédire l'âge des renards à partir de leur ICD à l'aide d'une régression linéaire ($\hat{\text{Age}} = 0.62 * \text{ICD} + 1.04$, $r^2 = 0.64$). Une validation de type jackknife nous a permis de tester la capacité de notre modèle d'estimer correctement l'âge des renards. Le taux de bonnes classifications de l'âge exact était de 39%, alors que 80% et 100% des âges prédits étaient respectivement à un ou deux ans de l'âge réel. Le modèle prédit correctement la classe d'âge (jeune, adulte jeune et âgé) des individus 75% du temps. Nous concluons que cette méthode, bien moins invasive que celles nécessitant l'extraction d'une dent, peut permettre de progresser dans l'étude de la démographie du renard arctique, et potentiellement d'autres espèces de mammifère.

Mots clés: estimation de l'âge, carnivores sauvages, renard arctique, *Vulpes lagopus*, usure de la dentition, comptage des lignes de ciment.

1.2 Abstract

Aging individuals is a prerequisite to many studies in wildlife biology. In mammals, the most accurate methods are based on cement lines analysis and require tooth extraction. Here, we propose a less invasive method based on tooth wear assessment in live individuals and calibrated against cement lines counts on dead individuals. We developed and tested this method in arctic foxes (*Vulpes lagopus*). We photographed dentition of live individuals captured in 2006-2013 and of skulls collected opportunistically in 2003-2013. Five observers assessed twice the tooth wear of 245 sets of pictures (left, frontal, and right views of the dentition for 179 captures and 66 skulls, with a mean of 7.2 pictures per set) to obtain a Teeth Condition Index (TCI) for each set. TCI was highly repeatable, with an intraclass correlation coefficient averaging 0.89 and 0.83 within and between observers, respectively. We then used 44 known-aged individuals to predict fox age from TCI through linear regression ($\text{Age} = 0.62 * \text{TCI} + 1.04$, $r^2 = 0.64$). We tested through jackknife validation the ability of this model to accurately age foxes. The rate of correct classification of exact age was 39%, while 80% and 100% of predicted ages were within one and two years of the true age, respectively. The model predicted correctly the age class (young, prime-age adult, old) of individuals 75% of the time. We conclude that our proposed method, which is much less invasive than those based on tooth extraction, can allow progress in the study of demography of arctic foxes, and potentially other mammal species.

Key-words: age estimation, wild carnivores, arctic fox, *Vulpes lagopus*, tooth wear, cementum line count.

1.3 Introduction

Individuals do not contribute equally to population dynamics throughout their lifetime. For example, variations in reproductive and survival rates are strongly age-dependent in mammals. The growth rate of a population is thus intimately linked to the proportion of individuals in particular age classes, called the population age structure. Age of individuals thus appears to be a key parameter when studying the demography, population dynamics or behavioural ecology of wildlife populations. Yet, researchers often lack such information, even when individuals can be captured (Delahay et al. 2011).

More than 10 methods have been reported for aging wild mammals (Morris 1972; Spinage 1973; Harris 1978). Among these, the most effective approach consists in counting incremental lines in tooth cement (Harris 1978). The cement, a calcified tissue surrounding the dentine and deposited seasonally (Santymire et al. 2012), is made of light and dark layers formed respectively during periods of rapid and restricted growth. Each layer pair represents one year in most cases (Pekelharing 1970; Coy and Garshelis 1992; Lohr et al. 2011). Cement lines count is a common technique for aging mammals in general (Grue-Nielsen et al. 1979; Gipson et al. 2000) and carnivores in particular (polar bears *Ursus maritimus*: Christensen-Dalsgaard et al. (2009), coyotes *Canis latrans*: Linhart and Knowlton (1967), red fox *Vulpes vulpes*: Harris (1978) and Cavallini and Santini (1995), arctic fox *Vulpes lagopus* : Grue and Jensen (1976), gray wolf *Canis lupus*: Landon et al. (1998)). Age estimates obtained by counting the number of growth layer groups deposited in teeth cement have proven to be accurate for many species (King 1991; Hamlin et al. 2000). However, this method requires a tooth extraction and subsequent laboratory analyses, which generate potential ethical problems as well as delays in age determination of individuals. The need for a faster and less invasive method for age estimation of wild animals is clear.

Accordingly, many mammal studies have used tooth wear for estimating age of individuals (red fox: Harris (1978), badger *Meles meles*: Harris et al. (1992), roe deer *Capreolus capreolus*: Hewison (1999), gray wolf: Gipson et al. (2000), racoon *Procyon lotor*: Grau et al. (1970), black bear *Ursus americanus*: Shimoinaba and Oi (2015)). Most of the times, tooth wear was used in dead (Harris 1978; Smuts et al. 1978; Harris et al. 1992; Gay and Best 1996; Hewison 1999; Gipson et al. 2000; Rosatte and Silver 2007), anesthetized (Stander 1997; Van Horn et al. 2003; Olifiers et al. 2010; Delahay et al. 2011) or captive (Grau et al. 1970) animals. To our knowledge, only Lohr et al. (2011) used tooth wear to age non-anesthetized wild mammals, in their case, the brushtail possum *Trichosurus vulpecula*. Moreover, studies cited above were conducted by teeth specialists, which might incur costs and constraints not affordable to many projects. An aging method available to non-experts and applicable to live and non-anesthetized animals captured in the wild would represent substantial progress in wildlife biology.

We used the arctic fox as study model to validate a minimally invasive method to age wild carnivores from their teeth condition. This work was conducted in the context of a detailed study on the behaviour and ecology of the species in the Canadian High Arctic. Our studied population is monitored since 1993 through den surveys and since 2003 through capture-recapture, but age of individuals captured as adults is unknown. Given that cement lines count can accurately determine age of arctic foxes due to large differences between winter and summer diet (Grue and Jensen 1976), we combined cement lines count on skulls of dead foxes found opportunisticly in the field and analysis of tooth wear on live foxes to test a teeth condition index for arctic foxes. We had three specific objectives: (1) to propose a visual Teeth Condition Index (TCI), (2) to determine its repeatability within and across observers and (3) to build and test a predictive model with data from known-age individuals.

1.4 Materials and methods

1.4.1 Study area

We worked in the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W) which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. Our study area increased from 425 km² in 2003 to 520 km² since 2008. The arctic fox is one of the main terrestrial predators of the local food web (Gauthier et al. 2004; Legagneux et al. 2012). Its diet is composed of lemmings and geese (mostly eggs and goslings) (Bêty and Gauthier 2002, Careau et al. 2008, Tarrowx et al. 2012, Giroux et al. 2012), as well as seal pups and seal carcasses found on the sea ice during winter and spring (Gagnon and Berteaux 2009). More than 20 000 pairs of greater snow goose *Chen caerulescens atlanticus* nest in the area (Gauthier et al. 2004) and two lemming species coexist, the brown (*Lemmus trimucronatus*, Kerr 1792) and the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*, Pallas 1778). Both follow a 3 to 4 year cycle in abundance although fluctuations in abundance are much stronger for the brown (Gauthier et al. 2013).

1.4.2 Field protocol

We captured arctic foxes between mid-May and mid-August, from 2006 to 2013. We trapped cubs and adults using collapsible live traps (Tomahawk cage trap #205, Tomahawk live trap company, Tomahawk, WI, USA) or padded leghold traps (Softcatch #1, Oneida Victor Inc. Ltd. Cleveland, OH, USA) visited every 6 hours (Proulx et al. 1994). We sexed and ear-tagged each captured fox and photographed the dentition of ≥ 1 year-old individuals. One observer maintained the fox mouth closed with the lips pulled apart to expose dentition, while the other took the pictures. A minimum of three pictures (right lateral, left lateral and frontal views) were taken for each capture event. All pictures taken during a capture event constitute hereafter a “set of pictures”, with a mean of 5.5 pictures per set since some pictures were repeated when quality was uncertain.

We anesthetized 60 of 179 captured adults judged too agitated for safe manipulation, using an intramuscular injection of medetomidine (0.05 ml/kg) and ketamine (0.03 ml/kg). We used atipamezol (0.05 ml/kg) as antidote before releasing foxes. The remaining 119 adults were manipulated and photographed carefully with Kevlar gloves only.

We collected adult-size skulls in the study area between 2003 and 2013. Some were simply found lying on the ground whereas others were collected on dead foxes. After cleaning skulls, we photographed their dentition as was done for live individuals, with a mean of 11.9 pictures per set. We then extracted a tooth, usually a canine or molar. All extracted teeth were sectioned and aged by the Matson's Laboratory LLC (Milltown, MT, USA) following the methods described in Grue and Jensen (1976) and Matson and Matson (1981).

1.4.3 Teeth Condition Index (TCI)

Based on the work of Olifiers et al. (2010) on brown-nosed coati (*Nasua nasua*) and crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), we classified teeth condition by tooth type (incisor, canine or premolar/molar) with molar and premolar lumped together because wear was similar. Condition was based on tooth state (0 = intact, 1 = if one tooth or more is broken or absent) and wear (0 = sharp, 1 = worn but not flat, 2 = flat; **Table 1.1** and **Fig. 1.1**). Tooth wear is considered more indicative of age than any other criterion (Wood 1958) but tooth loss and tooth breakage is also age-dependent (Van Valkenburgh 1988). Tooth condition is not evaluated for each tooth, but rather evaluated across teeth within a given tooth category (e.g., two sharp and two flat canines resulted in a wear index for the tooth category canine of 1; see **Fig. 1.1**). As shown in **table 1.1**, the TCI is the sum of the various scores described above, and can vary from 0 (excellent teeth condition) to 9 (very bad teeth condition).

Table 1.1 Variables used to build a Teeth Condition Index for arctic foxes *Vulpes lagopus* studied on Bylot Island (Nunavut, Canada) between 2006 and 2013.

Variable		Description
Incisor	State (IS)	Complete and intact (0), Incomplete or broken (1)
	Wear (IW)	Sharp (0), Worn (1), Flat (2)
Canine	State (CS)	Complete and intact (0), Incomplete or broken (1)
	Wear (CW)	Sharp (0), Worn (1), Flat (2)
Premolar/molar	State (MS)	Complete and intact (0), Incomplete or broken (1)
	Wear (MW)	Sharp (0), Worn (1), Flat (2)
Teeth Condition Index (TCI)		IS + IW + CS + CW + MS + MW

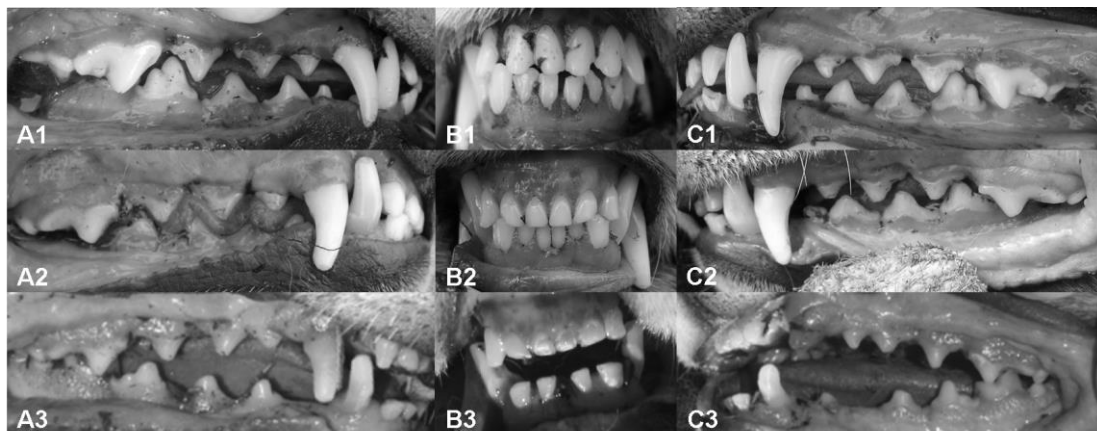


Figure 1.1 Right lateral (A1, A2, A3), frontal (B1, B2, B3) and left lateral (C1, C2, C3) views of the dentition of three live arctic foxes *Vulpes lagopus* captured on Bylot Island, Nunavut, Canada. Pictures on the top row are from a 1 year-old arctic fox and show a TCI of 0 (all teeth are sharp and complete). Pictures on the middle row are from an arctic fox of unknown age with worn but complete teeth and show a TCI of 4 (incisives: complete (IS = 0) and worn IW = 1); canines: complete (CS = 0) and worn (CW = 1); molars and premolars: complete (MS = 0) and worn (MW = 1); sum (TCI) = 3). Pictures on the bottom row are from an arctic fox of unknown age with flat and incomplete teeth and show a TCI of 9 (incisives: two are absent (IS = 1) and flat (IW = 2); canines: one is broken (CS = 1) and flat (CW = 2); molars and premolars: one is absent (MS = 1) and flat (MW = 2); sum (TCI) = 9).

In order to evaluate the reliability of the visual assessment of teeth wear and state, we calculated the repeatability of these assessments within and between observers. Five observers performed the visual assessment of teeth twice for each set of pictures. At

least 2 days elapsed between the assessments of a given set of pictures by a given observer. Order of pictures was random and changed between notation sessions to decrease effects of observer fatigue or learning. Observers were professional biologists but not experts at evaluating teeth condition. All received the same protocol containing an annotated figure similar to **figure 1.1**. An assessment was considered complete when the state and wear of all tooth types was scored (this was sometimes impossible due to poor quality pictures or tooth loss).

1.4.4 Data analyses

Repeatability can be assessed by the intraclass correlation coefficient (ICC) (Wolak, Fairbairn, & Paulsen, 2012), with

$$ICC = \frac{S_A^2}{S_A^2 + S_W^2}$$

where S_A^2 is the variance among groups and S_W^2 is the variance within groups. To estimate within-observer repeatability, each group was a pair of assessment by a given observer for a given set of pictures. To estimate between-observer repeatability, each group was a set of 5 assessments for a given set of pictures, one for each observer. Between-observer repeatability was calculated twice, once with the first assessment done by each observer on each set of pictures, and once with the second assessment. ICC varies between 0 (measurements not repeatable) and 1 (measurements fully repeatable). We estimated ICC using the R package ICC (Wolak, Fairbairn, and Paulsen, 2012), with an alpha level of 0.05 to assess the 95% confidence interval.

We used a linear regression to relate real fox age determined by cement lines count or first capture as a cub to our tooth condition index (TCI). We then tested the ability of the resulting model to accurately classify foxes within their respective age categories through jackknife validation. To do this, we built again our regression model while excluding one fox for which age was to be predicted, repeating this procedure for each

fox. When several sets of pictures were available for a given individual due to multiple captures or live capture followed by skull recovery, we used only the first set obtained. Because known ages of foxes were integers, we rounded ages estimated from the model before comparing known and estimated ages. In addition, we tested the ability of the model to classify foxes in age categories, using the following age classes: yearling (1 year-old fox), prime-age adults (2, 3 and 4 years old) and old (≥ 5 years old). All analyses were conducted with the statistical software R (The R Core Team 2012).

1.5 Results

Real ages of foxes (≥ 1 year-old) obtained from cement line counts on skulls ranged from 1 to 8 years (Mean \pm SD = 3.45 ± 2.04 , $n = 38$). In addition, real ages were known for 6 adult-sized foxes that were captured as cubs in the study area (from 1 to 4 year, Mean \pm SD = 2.60 ± 1.03).

1.5.1 Repeatability of the Teeth Condition Index

We succeeded to estimate the TCI of 234 sets of pictures out of 245 (57 out of 66 skulls and 177 out of 179 live captures; **Table 1.2**).

Table 1.2 Sample sizes used to build a Teeth Condition Index (TCI) for arctic foxes *Vulpes lagopus* studied on Bylot Island (Nunavut, Canada) between 2006 and 2013.

	Skulls	Captures	Total
Sets of pictures	66	179	245
TCI calculated	57	177	234
Individuals	66	149	205
Individuals of known age (sets of pictures)	63 (63)	13 (19)	69 (82)
Individuals aged through cement lines count (sets of pictures)	63 (63)	7 (12)	63 (75)
Individuals aged through marking as cub (sets of pictures)	0 (0)	6 (7)	6 (7)
TCI with age associated (sets of pictures)	55 (55)	13 (18)	61 (73)
≥ 1 year-old individuals with calculated TCI (sets of pictures)	38 (38)	13 (18)	44 (56)

TCI varied along all possible scores between 0 (excellent condition) and 9 (very bad condition) (median: 3). Within-observer repeatability ranged from 0.83 to 0.96 and averaged 0.89, while between-observer repeatability was 0.81 the first time observers assessed teeth condition and 0.84 the second time (average = 0.83). These repeatability values indicate an excellent precision of the TCI, both within and across observers, with an overall estimation error of 17%, of which 6% was due to differences between observers (0.89 - 0.83) and 11% to differences within observers (1 - 0.89).

1.5.2 Validation of the Teeth Condition Index

The linear regression between TCI (x) and real fox age (y) yielded the following predictive equation:

$$y = 0.62 (\pm 0.07 \text{ SE}) x + 1.04 (r^2 = 0.64, n = 44)$$

As shown in **figure 1.2**, tooth wear increased linearly with fox age and seemed to be a good predictor of true age.

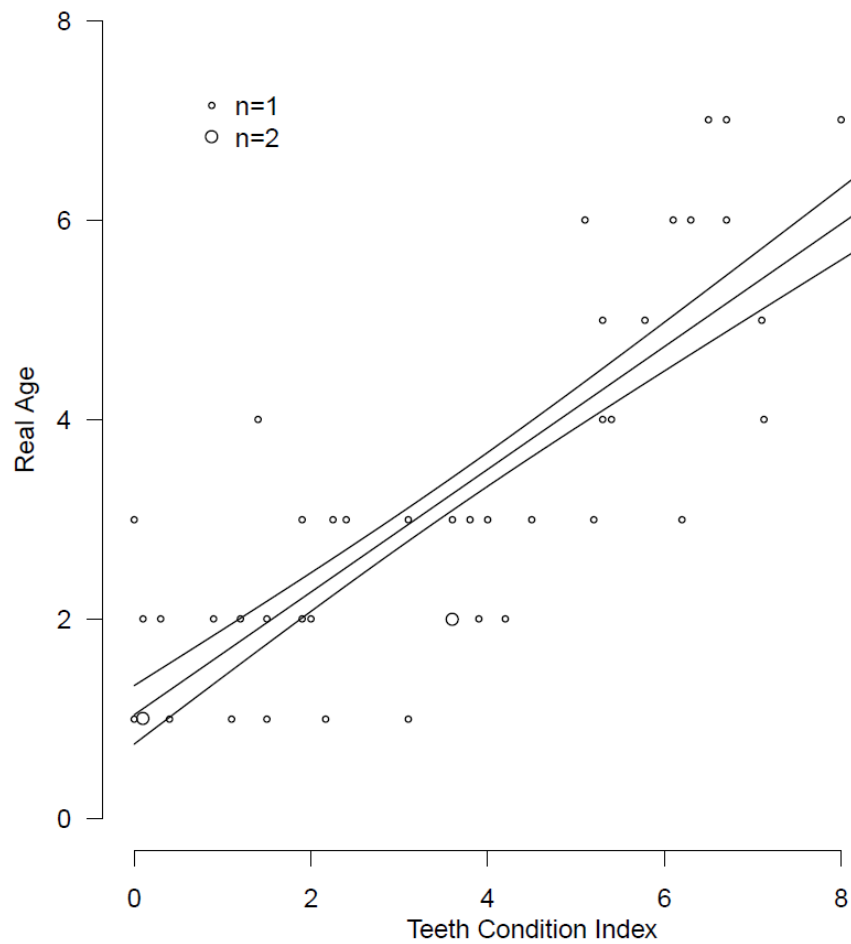


Figure 1.2 Linear regression (with Standard Error, dotted lines) between the known age in years (y) and the mean of the Teeth Condition Index (x) for 44 individuals in an arctic fox *Vulpes lagopus* population studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. Regression equation: $y = 0.62x + 1.04$ ($p < 0.001$, $r^2 = 0.64$).

The jackknife validation indicated that this model predicted correctly the age class (young, prime-age adult, old) of individuals 75% of the time (the age class of 33 out of 44 individuals was correctly assessed; **Table 1.3**).

Table 1.3 Comparison of known age with age estimated from the Teeth Condition Index for 44 live arctic foxes *Vulpes lagopus* studied on Bylot Island (Nunavut, Canada). Perfect match between estimates and real ages appears in bold.

		Age predicted by the model						
		Yearling	Prime-age adults				Old	
		1	2	3	4	5	≥ 6	
Known Age	Yearling	1	4	3	1	0	0	0
	Prime-age adults	2	2	5	3	1	0	0
		3	1	2	4	3	1	0
		4	0	1	0	2	0	1
	Old	5	0	0	0	1	2	0
		6	0	0	0	1	3	0
		7	0	0	0	0	2	1

The rate of correct classification decreased to 38.6% (17 out of 44 individuals) when exact age (rather than age class) was predicted. However, in 79.5% (35 of 44) of the cases, the model estimate was within one year of the true age, and in 100% of the cases it was within two years of true age.

1.6 Discussion

Our proposed teeth condition index allowed an estimation of the age of individuals captured from a wild population of carnivores without relying on tooth extraction. Use of distinguishable wear categories following Olifiers et al. (2010) allowed us to limit subjectivity when evaluating tooth attrition, which likely improved the repeatability of our assessments. Moreover, the constant increase of tooth attrition with fox age indicated the relevance of a linear model to predict age of individuals, whereas the strong relation ($r^2 = 0.64$) between tooth wear notation and known age indicates that individuals could be reliably aged from tooth wear in our studied population. For comparison, the r^2 of the rank regression between tooth wear and cement lines count was only 0.10 for males and 0.35 for females in brushtail possums (Lohr et al. 2011).

The model predicted the exact age of 39% of foxes, an estimated age that was within one year of true age for 77.3% of foxes and the correct age category (yearling, prime-age adult, old adult) for 75% of individuals. Such a level of accuracy is higher than that achieved in other studies where individuals were aged from tooth wear by multiple observers. In roe deer, the age estimated by tooth wear of 50% of individuals was within one year of true age (Hewison 1999), and in gray wolf the estimated age of 75% of individuals was within two years of true age (Gipson et al. 2000).

We did not attempt to build an age structure for our population because age data from live individuals came from eight different years (2006-2013) whereas age data from dead individuals came from skulls collected during 11 years (2003-2013) and these animals had died at unknown dates. Combining this disparate information to construct an average age structure of the population would not have been appropriate given that capture success may have been influenced by age, sampling was uneven across cohorts, and arctic fox demography may vary through time due to cycling abundance of lemmings, their main prey (Macpherson 1969, Angerbjorn et al. 1995, Angerbjörn et al. 1999, Gauthier et al. 2004, Giroux et al. 2012). It is noteworthy, however, that we observed a maximum age of 8 years in our population, while the oldest individuals were 7 or 8 years-old in other Canadian populations (Bradley et al. 1981; Hiruki and Stirling 1989), 8 years-old on Saint Lawrence Island in Alaska (Fay and Rausch 1992), and 10 years-old in Iceland (Hersteinsson 1992) and Svalbard (Eide et al. 2012). This indicates that maximum longevity seems to be a rather constant parameter across arctic fox populations.

Published population age structures of arctic foxes were inferred from multiple aging techniques and presented using age classes defined in multiple ways (Macpherson 1969; Bradley et al. 1981; Hiruki and Stirling 1989; Fay and Rausch 1992; Hersteinsson 1992; Pagh and Hersteinsson 2008; Eide et al. 2012). However, these population age structures were all based on analyses of carcasses from fur trapping

stations (Macpherson 1969; Bradley et al. 1981; Hiruki and Stirling 1989; Fay and Rausch 1992; Hersteinsson 1992; Pagh and Hersteinsson 2008; Eide et al. 2012), and were therefore all likely biased toward young individuals given that this age class is easier to trap (Smirnov 1968 in Bradley et al. 1981, Hiruki and Stirling 1989). In addition, age structures built from dead individuals originating from multiple cohorts do not necessarily represent the age structure of live individuals in the population. A precise age structure therefore still remains to be built for an arctic fox population.

Age evaluation based on external teeth condition offers promising avenues for wildlife biology as it is relatively cheap, can be done without specialized equipment or detailed expertise, and is less invasive than most other aging methods. A better knowledge of the tooth wear patterns of individuals is needed, however, to improve predictive models. This can be obtained through a combination of long-term monitoring of known-aged individuals, systematic photography of dentition of captured animals, and development of teeth condition indexes adapted to each species. One difficulty, however, is that calibration of tooth wear patterns must be done at the population level, because various diets might generate various tooth wear patterns (Morris 1972; Hewison 1999; Ozaki et al. 2010). For example, Daitch et al. (2007) found a difference of tooth shape among circumpolar populations of arctic foxes, which could be explained by dietary differences (see also Szuma 2008). Another difficulty is that tooth wear might vary through time in some populations. For example, it is possible that the between-individual variation in tooth wear observed in our study was partly due to the phases of the lemming cycle that individuals were exposed to during their lifetime, given that lemming abundance strongly influences the diet of many tundra predators (Legagneux et al. 2012). Sex could also impact tooth wear in some species (Coy and Garshelis 1992; van Deelen et al. 2000) but we could not test this due to sample size limitation. However, the diet of male and female arctic foxes is generally similar (Pagh and Hersteinsson 2008; Tarroux et al. 2012), so we do not expect any sex-related difference in tooth wear for this species. Clearly, both fundamental research on the

behaviour and population dynamics of several wildlife species and applied research on their management and conservation would benefit from advancing aging methods.

Acknowledgements

We thank the many field workers who collected data on Bylot Island, and Sandra Lai, Nicolas Casajus, Marie-Jeanne Rioux, Camille Morin, and Florence Lapierre-Poulin who assessed tooth state and wear. Sandra Lai and Nicolas Casajus provided statistical advice. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs Program, Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, Kenneth M Molson Foundation, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Ecosystem Initiative (Environment Canada), Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada Agency, Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada), and Université du Québec à Rimouski (UQAR).

CHAPITRE II

CARNIVORA DEMOGRAPHY: FOOD RESOURCES AFFECT REPRODUCTION BUT NOT ADULT SURVIVAL IN ARCTIC FOXES (*VULPES* *LAGOPUS*) OF THE HIGH ARCTIC

Clément Chevallier, Gilles Gauthier, Sandra Lai, Dominique Berteaux

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (DB)

Préparation des jeux de données (CC)

Récolte des données (CC, SL)

Analyses des données (CC, GG)

Interprétation des résultats (CC, GG, SL, DB)

Rédaction du manuscrit (CC, GG, SL, DB)

Commentaires et correction du manuscrit (CC, GG, SL, DB)

Financements (CC, GG, DB)

Conférences : 1 nationale, 1 internationale.

2.1 Résumé

1. Malgré le fort charisme du groupe des Carnivores et son rôle important au sein des réseaux trophiques, paradoxalement peu de données démographiques de haute qualité existent, ce qui ralentit la découverte d'importantes déductions sur les facteurs expliquant les changements dans les tailles de population de ce groupe. La disponibilité des proies est communément considérée comme d'influence principale sur la survie et la reproduction, mais suivre simultanément des populations de proies et de prédateurs est difficile et les données sur la survie adulte sont extrêmement rares.
2. Nous avons exploré comment la disponibilité des proies influence la survie et la reproduction annuelle chez une population de Carnivores. Plus spécifiquement, nous avons examiné l'hypothèse que les variations temporelles et spatiales en abondance de lemmings et d'oies influencent les probabilités de survie et de reproduction chez le renard arctique (*Vulpes lagopus*) étudié dans le Haut-Arctique Canadien.
3. Nous avons combiné des suivis de lemmings et d'oies sur 13 années avec une approche de capture-marquage-recapture multi-événements combinant des sources d'informations multiples : captures vivantes, observations visuelles, captures photographiques et reprises de carcasses.
4. La survie des renards adultes varie fortement entre les années, pourtant, contrairement aux attentes, elle n'est affectée ni par des variations temporelles (cycle de lemming), ni spatiales des ressources (colonie d'oie). Néanmoins, les probabilités de reproduction sont fortement influencées par l'abondance de lemming et l'accès des renards à la colonie d'oie. La survie et la reproduction ne sont pas influencées par le port d'un collier ou le sexe des individus, mais les renards reproducteurs présentent des taux de survie et de reproduction l'année suivante supérieurs aux non-reproducteurs.

5. Notre étude est l'une des premières à fournir des estimations robustes de survie adulte annuelle chez un carnivore. Ceci démontre que la combinaison des plus récentes méthodes de terrain avec les dernières techniques d'analyses et des efforts de terrains à long terme peut aboutir à des estimations robustes des taux vitaux, et ce, même chez des espèces vivant à de faibles densités. Nous supportons que les progrès techniques, à la fois dans l'acquisition des données et de leur analyse, permettront de comparer les taux vitaux de différentes populations et espèces de carnivore, ouvrant la voie à des études similaires à celles disponibles chez les oiseaux et les grands herbivores. Ce qui a des répercussions sur les théories écologiques générales et qui permet de mieux prédire la réaction des prédateurs aux efforts de gestion ou aux changements environnementaux.

Mots clés : Reproduction, canidé, traits d'histoire de vie, suivi à long terme, modélisation, multi-événements, multi-sources, *Vulpes lagopus*.

2.2 Abstract

1. An important paradox regarding the Carnivora is that although they are charismatic and often play a key role in food webs, high-quality demographic data exists for very few populations, thus preventing robust inference about factors explaining changes in population size in this group. Prey availability is usually thought to influence survival and reproduction, but simultaneous monitoring of prey and predators is difficult and data on adult survival are extremely scarce.
2. We investigated how prey availability influenced annual survival and reproduction in a population of Carnivora. Specifically, we examined the hypothesis that temporal and spatial variations in lemming and goose

abundance influenced survival and reproduction probabilities of arctic foxes *Vulpes lagopus* studied in the Canadian High Arctic.

3. We combined a detailed, 13-year monitoring of foxes, lemmings and geese, with a capture-recapture multi-event approach combining multiple sources of encounters, namely live trapping, visual observations, automatic photography, and carcass recovery.
4. Adult survival of foxes varied greatly across years but, contrary to expectations, was affected neither by temporal (lemming cycles) or spatial (goose colony) variation in prey abundance. Less surprisingly, reproduction probabilities were strongly influenced by both lemming abundance and access to the goose colony. Survival and reproduction were not influenced by sex or wear of a radio collar, but breeders experienced a higher survival and had a higher probability of reproduction the following year than non-breeders.
5. Our study is one of the first to provide robust estimates of annual adult survival in a Carnivora. It demonstrates that combining the most recent field methods with state-of-the-art analytical techniques and long-term field effort can yield robust estimates of vital rates, even in challenging species living at low density. We argue that technical progress in both data acquisition and data analysis will soon make it possible to contrast vital rates among populations and species of Carnivora, thus paving the way for comparative analyses similar to those now available in birds and large mammalian herbivores. This has implications for general ecological theory and will allow better predictions of predator responses to management or environmental changes.

Key words: breeding, canid, life history trait, long-term monitoring, modeling, multi-event, multi-source, *Vulpes lagopus*.

2.3 Introduction

An important paradox exists regarding the demography of the Carnivora. On one hand, they are among the most threatened vertebrates, they often play a keystone role as top or mesopredators, they serve as umbrella species for the conservation of many other taxa, and they generate formidable public interest (van de Kerk et al. 2013; Treves et al. 2017). Detailed, high-quality demographic data on their reproduction and survival is therefore in high demand for both research and management. On the other hand, they often live at low densities, have large home ranges, tend to be elusive and difficult to catch, and can occasionally be dangerous (Karanth and Chellam 2009). Reliable demographic data, especially on adult survival, are hence largely lacking for this group, even in some harvested species (Loveridge et al. 2016) (for notable exceptions see (Creel et al. 2004; Watts and Holekamp 2009; Brøseth et al. 2010; Mace et al. 2012; M'soka et al. 2016). An addition to this paradox is that most Carnivora are hunters and the dynamics of their populations should thus be influenced by their prey, either directly through bottom-up control (Fuller and Sievert 2001) or indirectly through interspecific competition among predators, including intraguild predation (Holt and Polis 1997). Yet, nowadays many species are themselves hunted by humans for sport or population control, making it difficult to study how their vital rates naturally respond to prey fluctuations.

The state of knowledge regarding the demography of mammalian carnivores has a lot in common with that of large herbivores 40 years ago, when reliable estimates of vital rates (especially survival) for wild populations were uncommon, because they required long-term monitoring of marked individuals. Such long-term studies emerged in the 1980's and had a large impact in the field, allowing Gaillard et al. (1998) to infer that in large herbivorous mammals, high and stable adult survival and variable juvenile survival were observed independently of the main proximal sources of mortality. Gaillard et al. (1998) concluded that high yearly variability in juvenile survival, not in adult survival, plays a predominant role in population dynamics. Such strong inference

does not exist for carnivores, so that obtaining robust estimates of vital rates and effects of resources on these rates in a representative sample of populations is a research priority.

Estimating effects of resource fluctuations on vital rates of carnivores is much more difficult for adult survival than for reproduction. Whereas assessing probabilities and success of reproduction is facilitated by the dependence of many species on dens (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996; Breitenmoser-Würsten et al. 2007; Rauset et al. 2015), estimating adult survival requires the application to large numbers of individuals of expensive or logistically challenging techniques such as telemetry (Mace et al. 2012; Loveridge et al. 2016), molecular tracking (Meijer et al. 2008, or resighting of marked or visually recognizable individuals (M'soka et al. 2016). In their pioneering review of the effect of prey availability on carnivore demography, Fuller and Sievert (2001) summarized many studies showing positive effects of food abundance on reproduction parameters such as fecundity, litter size, and pup survival. Recent evidence (e.g., Rauset et al. 2015) largely confirms this inference. However, Fuller and Sievert (2001) found only a handful of studies estimating adult survival. They suggested that relative food shortage increases mortality of adult carnivores through starvation or intra-specific strife, but this generalization was not robust and has since been clouded by contradictory evidence. For example, M'soka et al. (2016) found no effect of prey density on spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) adult survival.

The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is an interesting model to advance knowledge on carnivore demography. Being a key node of the tundra food web (Legagneux et al. 2012, 2014), it is intensively monitored at many sites. In addition, some populations are endangered and thus heavily managed to foster recovery (Angerbjörn et al. 2013) while others are subject to intensive culling to reduce abundance (Hersteinsson 1992), offering varied opportunities and incentives to study the species population dynamics. Due to the relatively simple structure of the tundra ecosystem, spatial and temporal

variations in food sources can be readily quantified. Finally, the openness and 24-hour summer day light of the tundra lessen some of the logistical challenges that so often hinder the repeated observation and capture of carnivores.

Two types of prey showing contrasted patterns of temporal and spatial variability in abundance constitute the main food of arctic foxes, microtine rodents and migratory birds (Audet et al. 2002). Both are pulsed resources showing periodic superabundance, albeit on a different time scale (Angerbjörn et al. 2004*b*; Samelius et al. 2007). Lemming or vole populations usually exhibit 3-5 year cycles in abundance (Krebs 2013), whereas migratory birds, such as geese, are available every year but only during summer (Giroux et al. 2012). Temporal fluctuations of microtines are key drivers of the population dynamics of arctic predators (Angerbjörn et al. 1999; Therrien et al. 2014).

Previous studies reported that some arctic fox populations exhibit cyclic dynamics and are resource-dependent (Angerbjörn et al. 1999). In particular, strong resource dependence of den occupancy, litter size, and juvenile survival were observed in Fennoscandia and Canada (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996; Tannerfeldt and Angerbjörn 1998; Angerbjörn et al. 2004*b*; Eide et al. 2012; Giroux et al. 2012). This was confirmed through supplementary feeding experiments (Angerbjörn et al. 1991; Meijer et al. 2013). However, the only estimates of adult survival for the species come from carcass analyses (Macpherson 1969; Hiruki and Stirling 1989; Fay and Rausch 1992; Eide et al. 2012) or recapture studies based on modest sample sizes (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996; Meijer et al. 2008). Survival estimates from the life-table method are unreliable when age distribution is not stationary or individuals are not sampled with equal probability, as is often the case in wild mammals (Gaillard et al. 1998). Annual estimates of adult survival are unavailable for the species, and precise estimates of the relations between rodent density and arctic fox demographic parameters are lacking (Henden et al. 2008).

Here we report on 13 years of capture-recapture of arctic foxes involving live trapping, visual observations, automatic photography, and carcass recovery. We used data to their full potential through multi-event analytical approaches combining data from both live and dead encounters (Pradel 2005). We evaluated the effect of highly fluctuating resource availability on reproduction and adult survival and examined the hypothesis that food resources influenced reproduction and survival probabilities of arctic foxes. In our High Canadian Arctic setting, food availability varied through time due to the cyclical abundance of lemmings and the migratory behavior of geese, whereas it varied across space because geese nest in a colony. One assumption in several capture-recapture models is that all marked individuals have the same probability of being sighted (Amstrup et al. 2005), which is rarely the case. In addition, long-term monitoring programs often include changes in protocols over time, such as the use of new technologies, an increase of the study area, or temporal changes in sampling efforts. We thus incorporated such potential confounding effects in our analyses to minimize biases on parameter estimation. We predicted that in adult foxes, survival probabilities (Prediction 1) and reproduction probabilities (Prediction 2) were higher during years of high lemming abundance and inside the goose colony.

2.4 Materials and methods

2.4.1 Study area and studied species

We worked in the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W), which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. Our study area covered 600 km² and included more than 100 known denning sites visited at least twice every summer. The arctic fox is the main terrestrial predator in the ecosystem (Legagneux et al. 2012). Its diet is essentially composed of lemmings all year long, geese (mostly eggs and goslings) in summer and marine resources in winter (Giroux et al. 2012; Tarroux et al. 2012). The two species of lemmings on Bylot Island, the brown (*Lemmus trimucronatus*) and the collared lemming (*Dicrostonyx groendilandicus*), follow a 3 to 4-year cycle in abundance

although the fluctuations are much stronger for brown lemming (Gauthier et al. 2013). A large greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) colony is present in this area, with over 20,000 nesting pairs mostly in a concentrated area (~50 km² Reed et al. 2002). This nesting colony represents an abundant and predictable pulsed resource and foxes can cache an important quantity of eggs for later consumption (Samelius 2006; Careau et al. 2007b). Foxes also have access to seal carcasses left by polar bears (*Ursus maritimus*) during winter and seal pups in March-April (Gagnon and Berteaux 2009).

2.4.2 Collection of field data

From 2003 to 2015, we captured and ear-tagged (unique color combination) adult arctic foxes every summer between mid-May and mid-August throughout the study area, often near known dens. Detailed trapping methods and techniques are described in Lai et al. (2015). We intensified our field monitoring in 2007, since the study area increased from 425 km² to 600 km² (89 to 111 known dens) and observers increased from two to four. A telemetry program was started, leading to a growing proportion of adult foxes wearing collars equipped with VHF, GPS or ARGOS transmitters, as described in Tarroux et al. (2010) and Lai et al. (2015). Most importantly, automated cameras were installed every summer on selected dens showing signs of fox activity, as described in Cameron et al. (2011) and Chevallier et al. (2016).

Encounters of animals occurred in three ways. First, marked animals could be captured in traps (“capture”). Second, marked animals could be visually resighted in the field (“direct observation”) or identified on pictures taken by cameras (“photographic observation”) during the summer. Third, marked individuals could be found dead in the field opportunistically, or returned to us by local hunters who had trapped them (“recovery”). Trappers returning a radio collar received a \$50 reward.

2.4.3 Multi-event model design

We used a capture-recapture model based on the multi-event approach (Pradel 2005). The capture events occurred during the summer season and included individuals encountered and identified as non-breeder (coded as 1), breeder (2) or uncertain (3). An individual was identified as breeder when observed (directly or through photography) providing care to pups at dens, or when found lactating at capture. Foxes could also be recovered dead (4) or not encountered (0). Because recoveries could happen at any time of the year, an individual found or reported dead between occasions t and $t+1$ was coded at occasion $t+1$.

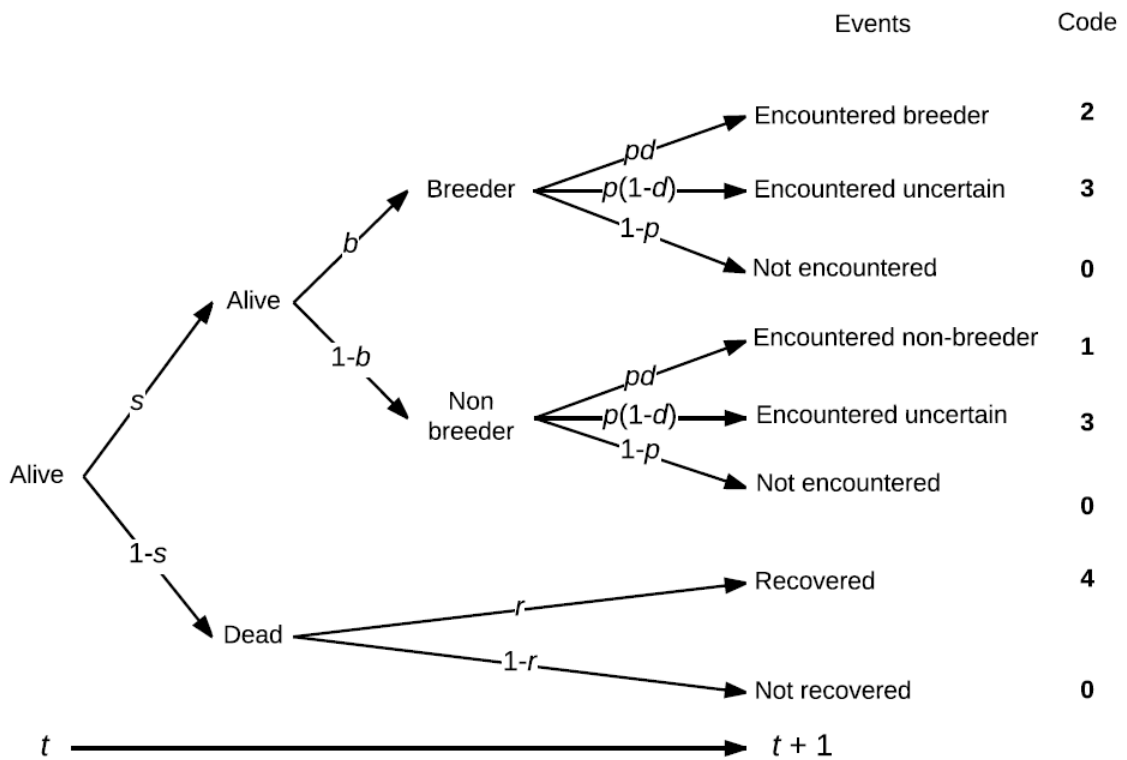


Figure 2.1 Possible fates on summer season $t+1$ of adult arctic foxes marked on Bylot Island (Nunavut, Canada) during summer season t . The transition probabilities indicated within arrows correspond to the probabilities of surviving (s) and breeding (b). Event probabilities correspond to the probabilities of being encountered alive (p) and correctly identified as breeder or non-breeder (d), or of being recovered dead (r).

The events coded in the encounter histories are related to the biological states of individuals (**Fig. 2.1**). We considered the following states: Alive and Breeding (AB), Alive and Non-Breeding (ANB), Newly Dead (ND) and Dead (D). We introduced the Newly Dead state to allow the recovery of individuals only in the year of death (Gauthier et Lebreton 2008). The state Dead was for foxes that died during an earlier interval and were thus no longer available for recoveries. Three kinds of parameters are used in a multi-event approach: the initial state probabilities, the probabilities of transition between states, and the probabilities of the events conditional on the underlying states. Here, transition probabilities correspond to the annual survival (s)

and the probability of breeding (b). The combined transition matrix is defined as (see **Appendix A** for step by step matrices)

$$\begin{array}{c|cccc}
 & \text{AB} & \text{ANB} & \text{ND} & \text{D} \\
 \text{AB} & sb & s(1-b) & 1-s & 0 \\
 \text{ANB} & s'b' & s'(1-b') & 1-s' & 0 \\
 \text{ND} & 0 & 0 & 0 & 1 \\
 \text{D} & 0 & 0 & 0 & 1
 \end{array}$$

where rows and columns represent respectively pre- and post- transition states. For example, the probability for a non-breeder to survive and become a breeder is $s'b'$.

The event probabilities correspond to the probabilities of being encountered alive during the breeding season (p), of correctly assigning the breeding status (uncertainty, d) or of being recovered dead (r). The event matrix relating events to states is thus

$$\begin{array}{c|ccccc}
 & \ll 0 \gg & \ll 1 \gg & \ll 2 \gg & \ll 3 \gg & \ll 4 \gg \\
 \text{AB} & 1-p & 0 & pd & p(1-d) & 0 \\
 \text{ANB} & 1-p' & p'd' & 0 & p'(1-d') & 0 \\
 \text{ND} & 1-r & 0 & 0 & 0 & r \\
 \text{D} & 1 & 0 & 0 & 0 & 0
 \end{array}$$

where rows and columns relate biological states of individuals and events encountered in the field as described in the previous paragraph, respectively (see **Appendix A** for step by step matrices).

Our study design combined multiple sources of encounters (captures, direct or photographic observations, recoveries) that ran concurrently and which could have different detection rates. To minimize potential sources of heterogeneity related to

these different sources, we separated recaptures from resightings (direct and photographic observations combined) by using 2 encounter occasions each summer, one “dummy” and one real (**Appendix B**), following Juillet et al. (2010). Individuals observed or physically captured during the summer were coded in their corresponding occasion and probabilities of survival and reproduction were fixed at 1 for the time interval between these two occasions.

2.4.4 Resource covariates

Annual lemming densities (both species combined) were obtained in July from live-trapping capture-recapture estimates for 2004 to 2015 or from snap-trapping estimates converted to densities using known relationships for 2002 and 2003 (see Fauteux et al. 2018 for methods; **Appendix C**). Lemmings reproduce in winter so that their spring densities are much better reflected by estimates obtained the summer following the winter than by those obtained the preceding summer (Fauteux et al. 2015). The fates of foxes between summer season t and summer season $t+1$ can thus be influenced by lemming density as measured during both summer seasons. As in Millon and Bretagnolle (2008), this covariate was used in two ways. First, we compared annual arctic fox survival or breeding probabilities across the different phases of the lemming cycle: low (L) and high (H) during both summer season t and summer season $t+1$ (respectively coded as “LH” and “LH+1”). Second, we performed the same analyses using lemming density as a continuous variable (coded as “lem” for lemming density in summer season t and “lem+1” for summer season $t+1$).

Starting in 2007, we delimited the contour of the goose colony with a helicopter and a GPS receiver each year in late June. Foxes were classified as “in” or “out” of the goose colony if the average location of their captures and observations was inside or outside the average extent of the colony plus a 1.75 km buffer zone beyond which the colony is not considered a significant food resource for foxes (1.75 km is approximately half

the radius of an arctic fox home range in our study area (Rioux et al. in press); see **Appendix D** for details).

2.4.5 Goodness-of-fit test and model selection

Before analysing the data, we performed a goodness-of-fit (GOF) test for multi-state models (Pradel et al. 2003) using U-CARE (version 2.3.2; Choquet, Lebreton and Gimenez 2009a), which considers absorbing states such as the state dead. This allowed us to test for potential effects of trap-shyness, trap-happiness or heterogeneity in the dataset. The GOF tests were conducted on a 13-occasion dataset where the dummies occasions were merged with the real occasions each year. Tests were realised on sub-groups based on sex and presence/absence of a collar.

We performed data analysis using E-SURGE (version 1.9.0; Choquet, Rouan and Pradel 2009b). We followed a step-down approach for model selection starting by event probabilities and then transition probabilities. Considered event probabilities included the three types of encounters (capture, direct/photographic observation and recovery), while transition probabilities included survival and reproduction (i.e. the probability to survive or to become a breeder in summer season $t+1$). We tested the effects on capture probabilities of presence/absence of a collar, intensification of monitoring in 2007, sex, and breeding status. Intensification of monitoring was tested by using different resighting probabilities before and after 2007 but constant within each of these two periods (noted $t7$ in model selection tables). We also tested if the probability of correctly assigning the breeding status differed between sexes. For transition probabilities, we first tested the effects of presence/absence of a collar, sex and breeding status on breeding and survival probabilities. Second, we tested the effects of food resources (lemming densities and access to the goose colony) on these probabilities (P_1 and P_2).

Model selection was based on the AIC corrected for small sample size (Akaike's Information Criterion; Burnham and Anderson 2002). Once we reached a best model

at the end of our two-step approach, we re-examined some effects not retained on encounter probabilities during our initial model selection but nonetheless present in neighboring models. E-SURGE coding of effects retained in our preferred model is presented in **Appendix E**. To assess the statistical significance of some covariates, we did an analysis of deviance (ANODEV) when relevant (Grosbois et al. 2008).

Encounter probabilities are reported as mean \pm SE, whereas effects on breeding and survival probabilities are reported as beta values with their 95% confidence intervals.

2.5 Results

A total of 229 ear-tagged adult arctic foxes (116 M and 113 F) included in this study, of which 134 were equipped with a collar. Sixty-five ear-tagged foxes were recaptured at least once (for a total of 79 recaptures) and 119 were resighted at least once through direct or photographic observations (for a total of 193 resightings). Eleven dead foxes (5 from hunters) were recovered. The general assumptions of the model were met since the goodness-of-fit tests revealed no lack of fit (females: $\chi^2=3.76$, $df=23$, $p>0.9$; males: $\chi^2=8.31$, $df=22$, $p>0.9$; with collar: $\chi^2=7.98$, $df=26$, $p>0.9$; without collar: $\chi^2= 3.29$, $df=11$, $p>0.9$; inside the colony: $\chi^2=6.93$, $df=20$, $p>0.9$; outside the colony: $\chi^2=8.48$, $df=23$, $p>0.9$) which indicates no overdispersion.

Encounter probabilities

Our best supported model (model 15) for encounter probabilities retained an effect of breeding status on capture and observation probabilities, and an additive effect of monitoring intensification in 2007 on observations (**Appendix F**). Capture probability was higher for breeders (0.33 ± 0.04) than for non-breeders (0.09 ± 0.03). Observation probabilities were also higher for breeders than for non-breeders, and increased after monitoring intensification (breeders before 2007, 0.22 ± 0.06 ; breeders after 2007, 0.42 ± 0.03 ; non-breeders before 2007, 0.16 ± 0.05 ; non-breeders after 2007, 0.32 ± 0.04). Moreover, although a sex effect on the probability of correctly assigning the breeding

status was retained (model 21), the model without sex effect fitted equally well ($\Delta\text{AICc} = 0.04$, see **Appendix F**) and had one less parameter ($d = 0.94 \pm 0.01$). We thus pursued model selection on reproductive and survival parameters without this sex effect on d . There was no evidence that sex or presence of a collar affected capture or observation probabilities (ΔAICc of models with such effects was >10 , see **Appendix G**).

Recovery probability was low (0.07 ± 0.02). Although the model with collar effect on recovery was not retained in our initial model selection (model 18, $\Delta\text{AICc} = 2.19$, **Appendix F**), this effect was retained in our preferred model once other effects on transition probabilities had been modeled (**Appendix G**). Recovery probability for individuals wearing a collar was higher (0.10 ± 0.03) than for those without a collar (0.03 ± 0.02).

Individual effects on survival and reproduction

In our initial model selection on transition probabilities, survival or breeding probabilities were neither affected by the presence of a collar (survival, $\Delta\text{AICc} = 17.6$; breeding, $\Delta\text{AICc} = 7.8$ compared to the best model) nor by sex (survival, $\Delta\text{AICc} = 18.3$; breeding, $\Delta\text{AICc} = 7.1$ compared to the best model, **Table 2.1**). However, we found strong evidence that both survival and breeding probabilities varied temporally and according to the breeding status (**Table 2.1**; in the best model, beta for survival probabilities = 1.08 [0.06, 2.1]; beta for breeding probabilities = 1.75 [0.52, 2.99]). Breeders experienced higher survival than non-breeders (**Fig. 2.2a**). Similarly, foxes had a higher probability to breed if they had bred in the previous year than if they had not (**Fig. 2.2b**). Both survival and reproduction probabilities appeared highly variable among years (**Fig. 2.2**).

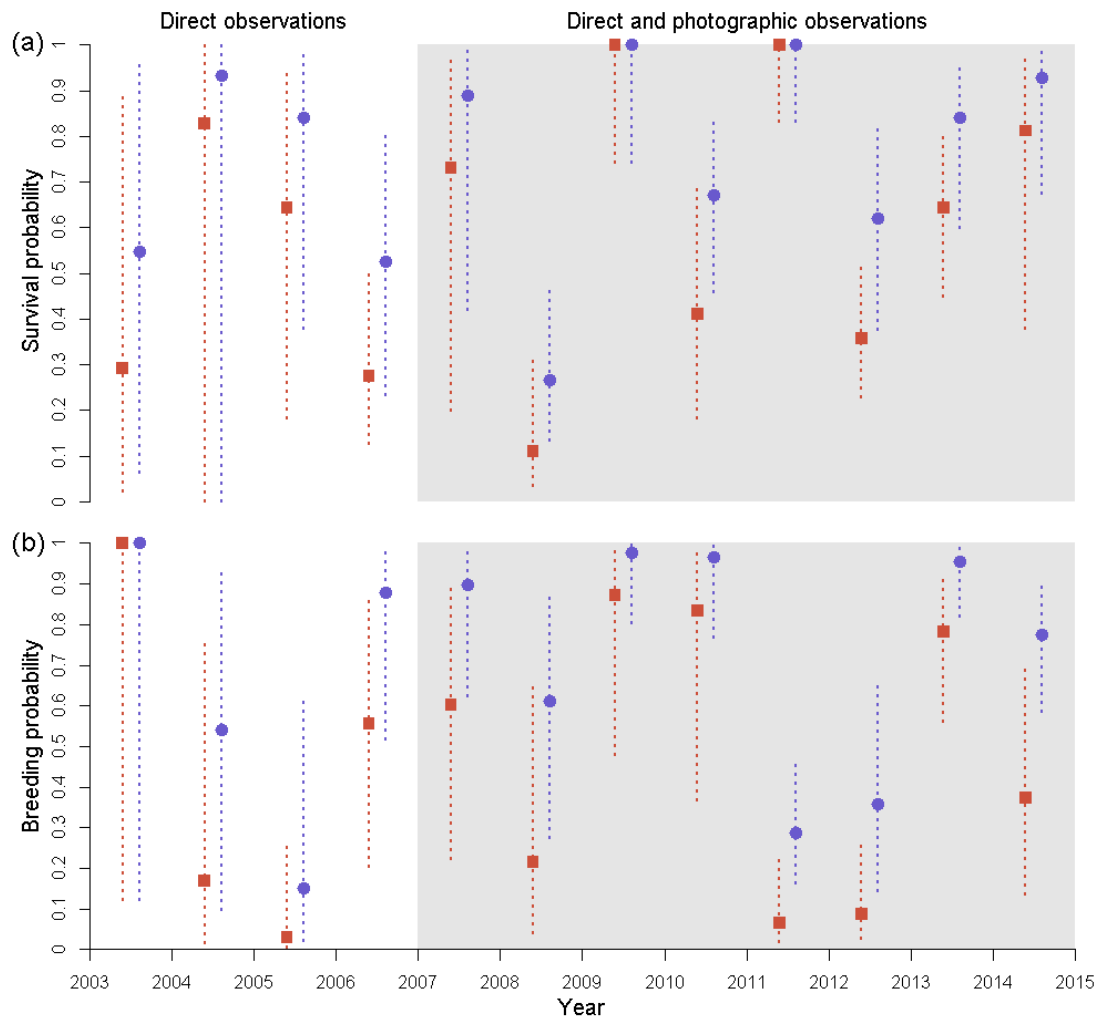


Figure 2.2 Annual survival (a) and breeding (b) probabilities of foxes that were breeders (blue circles) and non-breeders (red squares) in the previous year on Bylot Island, Nunavut, Canada (from model 43 **Table 2.1**). Error bars illustrate 95% confidence intervals.

Table 2.1 Initial model selection for the effects of time, sex and presence of a collar on survival (s) and breeding (b) probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each model, we present the number of estimated parameters (N_p), deviance and difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAIC_c). For all models, we used the effects retained in model 15 of Appendix F for encounter probabilities.

Model Number	s	b	N_p	Deviance	ΔAIC_c
43	f+t	f+t	35	2015.68	0.00
56	t	f+t	34	2020.17	2.70
42	f+t	t	34	2023.84	5.88
45	f+t	t+s	35	2022.80	7.12
44	f+t	t+co	35	2023.47	7.79
31	t	f.t	44	2010.65	16.00
36	f+t	f.t+co	46	2006.18	16.31
33	t+co	f.t	45	2009.91	17.64
34	t+s	f.t	45	2010.60	18.33

f = breeding state, co = presence of a collar, s = sex, t = time, i = constant.

Resource effects on survival and reproduction

We found little evidence that presence of geese or lemming abundance affected survival. Although the best model with a goose effect was competitive ($\Delta AIC_c = 0.02$ compared to the equivalent model without this effect, **Table 2.2**) and suggested a possible higher survival for individuals breeding outside the goose colony (**Fig. 2.3**), this effect was not significant ($\beta = 0.43 [-0.15, 1]$). Despite a positive trend between survival and lemming abundance estimated in summer season $t+1$ (**Fig. 2.3**), this covariate was not retained among our preferred models (**Table 2.2**). Furthermore, the ANODEV test was not significant when using either lemming density (models 75 vs 67 vs 70, **Table 2.2**; $F_{1,10} = 1.1, p > 0.1$) or the phase of the lemming cycle (models 75 vs 68 vs 70; $F_{1,10} = 2.2, p > 0.1$) as a covariate.

Table 2.2 Final model selection for the effects of resource covariates (annual lemming abundance and spatial location with respect to the goose colony) on survival (*s*) and breeding (*b*) probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We present the number of estimated parameters (N_p), deviance and difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAICc). For complete model list, see Appendix G.

Model Number	<i>s</i>	<i>b</i>	<i>p_c</i>	<i>p_p</i>	<i>r</i>	<i>d</i>	N _p	Deviance	ΔAICc
117	f+t	f+[LH+1]+goose	f	t7	co	i	25	2031.16	0.00
118	f+t	f+[LH+1]+goose	f	f.t7	co	i	27	2027.47	0.73
104	f+t	f+t+goose	f	t7	co	i	35	2009.41	0.74
82	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f.t7	co	i	27	2027.65	0.91
94	f+t	f+t+goose	f	f.t7	co	i	37	2005.03	0.97
93	f+t	f+t+goose	f	t7	i	i	34	2012.24	1.28
114	f+t	f+[lem+1]+goose	f	t7	co	i	25	2032.46	1.30
81	f+t	f+[lem+1]+goose	f	t7	i	i	24	2035.30	1.93
79	f+t	f+t+goose	f	f+t7	i	i	36	2008.40	2.02
66	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	26	2031.19	2.24
75	f+t+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	27	2029.00	2.26
61	f+t	f+[LH+1]	f	f+t7	i	i	25	2036.07	4.91
43*	f+t	f+t	f	f+t7	i	i	35	2015.68	7.01
116	f+t+goose	f+t	f	f+t7	i	i	36	2014.07	7.69
68	f+[LH+1]+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	17	2061.41	12.88
67	f+[lem+1]+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	17	2064.58	16.05
70	f+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	16	2068.58	17.91
48	f+[LH+1]	f+t	f	f+t7	i	i	25	2050.31	19.15
49	f+[lem+1]	f+t	f	f+t7	i	i	25	2053.40	22.23
64	f+t	f+goose	f	f+t7	i	i	25	2092.69	61.53

* Preferred model in **Table 2.1**, f = breeding state, s = sex, t = time, i = constant, goose = inside or outside the goose colony, lem/lem+1 = annual lemming abundance in current or next year (+1), LH/LH+1 = lemming abundance reduced to years of high and low abundance in current or next year (+1).

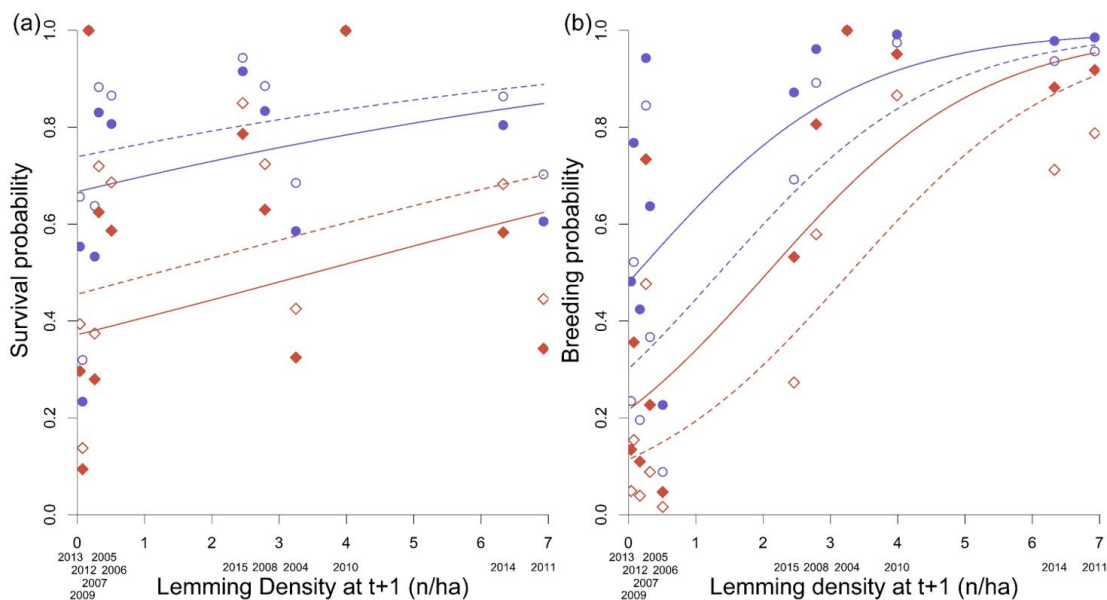


Figure 2.3 Annual survival (a) and breeding (b) probabilities of arctic foxes that were breeders (blue dots and lines) and non-breeders (red diamonds and lines) in the previous year inside (filled symbols and plain lines) or outside (open symbols and dotted lines) a goose colony, in relation to next summer's lemming density on Bylot Island, Nunavut, Canada. In (a), point estimates are from model 75 and predicted relationships are from model 67 in **table 2.2**. In (b) point estimates are from model 94 and predicted relationships are from model 82 (**Appendix H**) in **table 2.2**.

We found strong evidence that presence of geese and lemming abundance affected breeding probability as most of our preferred models (i.e. $\Delta\text{AICc} < 2$) retained those two variables (**Table 2.2**). Foxes located inside the goose colony had higher breeding probabilities than those outside (**Fig. 2.3b**; $\beta = 0.76 [0.04, 1.49]$). The strong effect of lemming abundance on fox breeding probability was confirmed by the ANODEV test (models 79 vs 66 vs 64, **Table 2.2**; $F_{1,10} = 27.0$, $p < 0.001$). Regardless of the breeding status at time t , the probability to breed again at time $t+1$ was strongly affected by lemming density at $t+1$ (**Fig. 2.3b**; $\beta = 0.62 [0.43, 0.82]$).

2.6 Discussion

We used a unique opportunity to test whether demographic parameters of an arctic carnivore can be affected by multiple prey availability. Our long-term data set combined with a robust multi-event capture-recapture model allowed us to mix multiple sources of encounter (live captures, visual and photographic observations, carcass recoveries) to improve precision of our estimates. Our results provide weak support of our first prediction on the effects of food resources on adult survival (P_1), but confirm our second prediction that reproduction probabilities are highly food-dependent (P_2). Other key findings include the rather high inter-annual variability of both survival and reproduction probabilities, the strong influence of breeding status on both survival and reproduction and the absence of an effect of sex or wear of a collar on survival and reproduction.

Encounter probabilities

As seen in other species (Clobert 1995; Grosbois and Thompson 2005), breeding status influenced detectability and catchability of individuals, since the observation and especially capture probabilities were higher for breeders than for non-breeders (three times higher for capture probabilities), irrespective of sex. This is consistent with the fact that breeders, both males and females, provide daily care at the den and actively defend pups against intruders (Strand et al. 2000). The high activity of breeding foxes at dens, where most of our monitoring effort was concentrated, undoubtedly contributed to their higher encounter rate compared to non-breeders. The use of automated cameras doubled the encounter probabilities, clearly improving our ability to monitor the population. It is interesting to note that automated cameras increased considerably the encounter rate of non-breeders compared to live captures (0.32 vs 0.09), but less so for breeders (0.43 vs 0.32). Thus, automated cameras offer a great potential to increase the detection rate of non-breeders, which partially reduces the problem of underestimating survival of arctic foxes due to low detection probability

during years with low rodent density (Meijer et al. 2008). The probability of correctly assigning the breeding status was very high and was not improved by cameras at dens.

Recovery rate was higher for individuals followed through telemetry, which could be due to two reasons. First, the reward offered for the collar was indicated on the collar itself, which might motivate hunters to return collars. Second, coordinates of immobile collars helped us to locate carcasses. Although recovery was higher for collared foxes, survival rate did not differ between foxes with and without a collar, indicating that the presence of the collar and the reward did not increase their chance of dying.

Overall, reporting the factors affecting encounter probabilities is important for a better optimization of monitoring or sampling designs, and allows the modeling of known heterogeneity in encounter probabilities in capture-recapture models.

Survival probabilities

Adult survival was highly variable in this population, with annual estimates ranging from 0.13-1.00 and averaging 0.64 (SE = 0.03, 95%, Model 73, **Appendix G**). Adult survival seems also variable across arctic fox populations, with estimates of 0.75 in Alaska (Fay and Rausch 1992), 0.68 in Norway (Eide et al. 2012), 0.58 and 0.31-0.68 in Canada (Hiruki and Stirling (1989) and Macpherson (1969), respectively), and 0.33-0.60 in Sweden (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996; Meijer et al. 2008). In Alaska, Norway and Canada, these estimates were based on frequency of occurrence of age classes in carcasses, whereas in Sweden they were based on resightings of < 40 individually recognized foxes. Comparisons across studies are difficult due to varying methodologies and important differences in robustness of results. Yet it is safe to conclude that adult survival is generally low in arctic fox, especially when compared to some other carnivore populations where adult survival can be > 0.90 (e.g., spotted hyena in western Zambia, M'soka et al. (2016)).

While adult survival in arctic foxes is often suspected to be driven by resource variation (Hiruki and Stirling 1989), neither lemmings nor geese strongly affected fox survival in our analysis. This is surprising considering the importance of lemmings (Angerbjörn et al. 1999) and cached goose eggs (Careau et al. 2007a) in the diet of foxes. Three non-mutually exclusive hypotheses may explain this result. First, given that arctic foxes are physiologically well adapted to food scarcity (Fuglei and Oritsland 1999), food availability in our study area may have never reached the threshold below which adult survival was compromised. Complex trade-offs exist between reproduction, juvenile survival and adult survival (Stearns 1989). The higher impact of resource availability on reproduction than on survival suggests that when resources decrease, individuals prioritize their own survival.

A second hypothesis is that our assessment of food resources was incomplete. We included most terrestrial resources in our analysis, but foxes occasionally forage on sea ice (Roth 2002, 2003; Lai et al. 2015). On Bylot, they do so especially when lemmings are scarce or if their territory is located far from the goose colony (Lai et al. 2017). Therefore, low availability of terrestrial food may have been partially compensated with marine resources. The extent to which such access to allochthonous resources (Tarrow et al. 2012) may have hidden survival costs of low terrestrial food availability is unknown.

A third hypothesis is that drivers of adult survival not related to food resources were at play. Population density is a first candidate. For example, adult survival was density dependent in wolverines (*Gulo gulo*, Brøseth et al. 2010). We have no evidence, however, that density strongly fluctuated in our study population, despite >12 years of intensive observations and captures. Disease outbreaks are a second candidate as they can cause high mortalities in arctic foxes (Prestrud et al. 1992). However, we observed no obvious signs of disease outbreaks on Bylot. A third candidate is predation. In spotted hyenas (*Crotura crotura*), prey availability influenced reproduction but not

survival of adult females, which was rather influenced by predation from lions (*Panthera leo*) and humans (Watts and Holekamp 2009). On Bylot, evidence of predation on arctic fox juveniles exists (Chevallier et al. 2016) and interspecific competition with red foxes (*Vulpes vulpes*) occurs locally, potentially causing intraguild predation. Local red fox densities are very low and we doubt they can significantly affect arctic fox survival. Finally, climate variation could explain some of the observed mortality, as observed in other vertebrates (Grosbois et al. 2008), either through direct effects on thermoregulation costs or through indirect effects on food accessibility (see **Chapter 3**, Berteaux et al. 2017a). This clearly deserves further attention.

Maximum longevity in our study population is eight years (Chevallier et al. 2017) but mean life expectancy as adult, calculated as $-1/\ln(\text{adult survival})$ (Brownie et al. 1985) is rather low, at only 2.2 years ($-1/\ln 0.64$). Theory predicts that short-lived species should invest more in reproduction than survival and that reproduction could have a negative impact on subsequent survival (Stearns 1989). We should thus expect higher survival for non-breeders in our population. In contrast, survival probabilities of breeders were 10-20 % higher than those of non-breeders. This could be due to a low cost of reproduction in arctic foxes (Tannerfeldt and Angerbjorn 1998) and individual heterogeneity, with breeders being the highest quality individuals, capable of sustaining both a higher survival and reproduction.

We may have underestimated survival due to the uncertain fates (dispersal or death) of not resighted individuals. Although this is a common problem in studies of carnivore survival (Barthold et al. 2016), we believe this problem was limited for our study population. Indeed, through satellite tracking of 66 adults during 6 years (for a total of 97 fox-years), Lai et al. (2017) found that individuals left permanently the study area in only 18.6% of fox-years and that the annual mortality rate associated with these dispersers was 30% (3.4 times the mortality rate of residents). In other words, most

foxes were faithful to their territory and those who dispersed were much more likely to die. Our underestimation of survival due to uncertain fate was thus likely limited.

Sex and wear of a collar did not influence survival probabilities. The absence of sex effect is not surprising given that the species is highly monomorphic. On a more technical note, the absence of collar effect on survival is useful information given the growth of research in the field of movement ecology.

Reproduction probabilities

We found that breeding probability could quadruple between the worst (year of low lemming density outside the goose colony) and best (year of high lemming density inside the goose colony) conditions of food availability. As in other studies of the same (Angerbjörn et al. 1991) or other species (Lopez-Bao et al. 2010), our results support the hypothesis that prey availability is crucial to sustain reproduction in carnivores.

The probability of becoming a breeder in the following summer was affected by lemming density in the following summer but not in the current summer. This can be easily explained given that regulation of reproduction by food limitation may occur through reduced ovulation rate during winter, prenatal loss during spring, and litter size reduction during summer (Tannerfeldt and Angerbjörn 1998), whereas lemming density in winter and spring of a given year is better reflected by our abundance estimates obtained during the next summer than during the previous summer (Fauteux et al. 2015). Breeding probabilities were 20% higher for individuals with a significant access to the goose colony than for those without. This further confirms that a spatial heterogeneity in reproduction exists in this canid population (Giroux et al. 2012).

We also found that breeders had a 30% higher probability of breeding in the following year than non-breeders. This generates three hypotheses. First, individual heterogeneity may exist in this population, as discussed above for survival. Second, securing a breeding territory may confer a dominance status to the owner in future years,

improving its future probability of reproduction compared to non-breeders (Sherratt and Mesterton-Gibbons 2015). Third, we defined breeders as individuals providing care to pups at dens, or found lactating at capture. Reproduction probability was thus influenced by both fertility and early pup survival, and it is possible that parental experience increased reproductive probability through enhanced pup survival (Meijer et al. 2011).

Carnivora demography

Due to difficulties in monitoring simultaneously prey and predator populations, few studies on carnivores have attempted to estimate and explain variability in adult survival. Our system offered interesting opportunities to study demographic effects of both spatial and temporal heterogeneity in prey abundance on a same population. We concluded that measured resources explained variability in probabilities of reproduction but not adult survival. Similarly, prey availability influenced reproduction but not survival of adult female spotted hyenas (Watts and Holekamp 2009), where survival was mostly influenced by top-down forces generated by lions and humans.

Demographic studies are necessary to understand population dynamics of carnivores and, more generally, to shed light on some of the critical processes structuring ecosystems. As a general rule in vertebrate ecology, influence on population size (elasticity) of adult survival increases with generation length, which in turn increases with body size. Whether this pattern holds within the order Carnivora is unclear because data on adult survival are still rare for this group. We agree with Karanth and Chellam (2009) that carnivore science and conservation could benefit greatly from more studies based on biological models generated a priori and tested against rigorously collected field data using modern statistical approaches. Our study shows that combining long-term field effort with state-of-the-art techniques of data collection and analysis does open productive avenues to understand life history traits in difficult-to-study species such as mammalian carnivores. Thanks to technical progress, we

believe that a revolution in the study of carnivore demography can take place, similar to that witnessed for large herbivores.

Acknowledgements

We thank the many field workers who collected data on Bylot Island and Nicolas Casajus who provided statistical advice. We also thank Roger Pradel, Rémi Choquet and Guillaume Souchay for their advice on multi-event capture-recapture analysis on software ESurge. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs Program, Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, Kenneth M Molson Foundation, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Ecosystem Initiative (Environment Canada), Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada Agency, Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada), and Université du Québec à Rimouski (UQAR).

Supporting information

The following supporting information is available for this article online.

Appendix A: Multi-event matrices

Appendix B: Time interval design diagram

Appendix C: Lemming density on Bylot Island

Appendix D: Arctic fox with or without access to the goose colony

Appendix E: Model definition in E-surge

Appendix F: Initial model selection

Appendix G: Final model selection

Appendix H: Estimates of survival, breeding, capture and recovery probabilities

CHAPITRE III

WEATHER VARIABILITY HAS WEAK EFFECT ON ADULT SURVIVAL IN AN ARCTIC CARNIVORE

Clément Chevallier, Gilles Gauthier and Dominique Berteaux

Manuscrit non encore soumis.

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (DB)

Préparation des jeux de données (CC)

Récolte des données (CC)

Analyses des données (CC, GG)

Interprétation des résultats (CC, GG, DB)

Rédaction du manuscrit (CC)

Commentaires et correction du manuscrit (CC, GG, DB)

Financements (CC, GG, DB)

Conférences : 2 internationales.

3.1 Résumé

1. Les causes de mortalités naturelles sont peu connues chez les carnivores sauvages, causant des lacunes dans les connaissances de leur démographie. En fait, la majorité des études sur le sujet sont réalisées sur des populations qui font face à une pression anthropique forte, pression de chasses ou collision avec le trafic routier. De plus, certaines études ont échoué en tentant d'identifier l'impact des ressources sur la survie. Ici, nous testons si les conditions météorologiques sont une source de mortalité chez un carnivore sauvage qui expérimente des conditions extrêmes dans l'Arctique.
2. Nous avons utilisé des colliers satellitaires pour estimer la survie mensuelle de 132 renards arctiques (*Vulpes lagopus*) durant 8 années de suivi soit 1,832 mois-individus dans le haut arctique canadien. Tout d'abord, nous voulions identifier l'hétérogénéité mensuelle et saisonnière des mortalités enregistrées. Ensuite, dans une analyse de capture-marquage-recapture de type « known-fate », nous avons testé les effets de variables météorologiques locales (précipitations de neige, occurrence de couche de neige dure, températures basses) et régionale (Oscillation Arctique) sur les taux de survie. Parce que la disponibilité des proies est critique pour la démographie des carnivores, nous avons également testé l'interaction entre les variables météorologiques et la disponibilité des lemmings et des oies, les deux proies principales de la population de carnivores étudiée ici.
3. Contrairement aux attentes, nous n'avons pas trouvé de saisonnalité dans les patrons de mortalité et la sélection de modèles a révélé qu'aucune variable n'avait d'impact fort sur la survie adulte. Les événements de froids extrêmes ont un effet négatif faible, mais significatif sur la survie, indiquant que les renards arctiques adultes peuvent souffrir des températures extrêmement froides malgré les propriétés isolantes exceptionnelles de leur fourrure d'hiver. Les covariables d'abondance de proie ont permis de mieux ajuster le modèle

aux données de manière additive plutôt qu'en interaction, suggérant que les conditions météorologiques et les ressources alimentaires pourraient affecter la survie adulte indépendamment.

4. Comme la survie adulte des espèces à courte durée de vie n'est pas décrite comme canalisée contre les conditions environnementales, elle peut être trop sensible et affectée par de nombreux facteurs échappant à une identification ou détection statistique. Comprendre les facteurs de la survie de populations sauvages non prédatés ni sous pressions humaines nécessite une quantité considérable de données et donc des efforts de suivi importants et dispendieux.
5. Malgré les difficultés techniques sous-jacentes au suivi intensif de prédateurs supérieurs, comprendre la démographie de carnivores sauvages reste essentiel parce qu'ils ont un rôle fondamental dans le fonctionnement de l'écosystème. Ces connaissances sont aussi nécessaires pour anticiper les impacts des changements globaux sur les écosystèmes. Finalement, améliorer les connaissances des facteurs de mortalité est un prérequis pour mieux comprendre les pressions de sélection.

Mots clés : hiver, know fates, météorologie, mortalité, neige, Oscillation Arctique, survie, télémétrie satellite, *Vulpes lagopus*.

3.2 Abstract

1. Natural causes of mortality are not well known in wild carnivores, leading to knowledge gaps in their demography. Indeed, a majority of studies on carnivore mortality concerns populations facing anthropogenic threats, such as hunting or car collisions. In addition, resource variation sometimes fails to explain survival patterns while only few alternative causes of mortality are identified. Here, we test if weather is a cause of mortality in a wild canid facing extreme weather

constraints in the Arctic. We predict increased mortality in winter when severe snow and temperature conditions add to or interact with reduced prey availability.

2. We used satellite telemetry to determine monthly survival of Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) during an 8-year study involving 132 individuals tracked during 1,832 individual-months in the Canadian High Arctic. We first sought to identify monthly or seasonal heterogeneity in recorded mortality. Then, in a known-fate capture-recapture analysis, we tested the effects of local (snow precipitation, occurrence of wind slab events, low temperatures) and regional (Arctic Oscillation index) weather on survival rate. Because prey availability is critical to the life history of carnivores, we also tested the interactions between weather variables and availability of lemmings and geese, the two main prey of the studied carnivore population.
3. Contrary to expectations, we found no seasonality in mortality patterns and model selection showed that no covariate had strong direct impact on adult survival. Occurrence of extreme cold events had a significant but weak effect on survival, indicating that adult Arctic foxes may suffer from extremely low temperatures despite the exceptional insulation properties of their winter fur. Prey covariates showed a better fit when modeled as an additive effect, suggesting that weather and resources might impact adult survival independently.
4. As adult survival of short-lived species may be sensitive and impacted by numerous small factors, this may elude statistical detection or identification. Understanding the drivers of survival in wild populations neither predated nor being under human pressure requests considerable quantities of data and thus vast and expensive monitoring efforts.
5. Despite the technical difficulties underlying the close monitoring of top predators, understanding the demography of wild carnivores remains essential due to their fundamental role in ecosystem functioning. Such understanding is

also necessary to anticipate the impacts of global changes on ecosystems. Finally, improving our knowledge on the drivers of mortality is a prerequisite to better understand selective pressures.

Key words : Arctic Oscillation, known fates, mortality, satellite telemetry, snow depth, survival, *Vulpes lagopus*, weather, winter.

3.3 Introduction

Understanding the simultaneous impacts of biotic and abiotic factors on the ecology of wild populations is a significant challenge, particularly within the context of global change (Post et al. 2009; Franke et al. 2011). Climate impacts all levels of ecological organization, from individuals and populations to communities and ecosystems (Mccarty 2001; Berteaux et al. 2006), but these impacts are difficult to predict due to species-specific responses (Gilg et al. 2009).

Many studies focus primarily on the growing and summer season despite the fact that animals in high altitude or latitude environments may spend most of their lives overwintering. As recently reviewed by Williams (2015), winter weather conditions are important drivers of species distribution and population growth in every non-tropical ecosystem. Winter mortality impacts demography in diverse animal populations (Callaghan et al. 2004; Roland and Matter 2013), and winter temperatures are a main cause of mortality preventing distributions to expand northward (Caminade et al. 2012, Kanda et al. 2005a, b). Moreover, even in species able to regulate their body temperature and thus avoid some direct influences of harsh weather, indirect and complex effects of meteorological conditions still occur through food, predators and habitats (Berteaux et al. 2017a). Among homeotherms, birds often migrate to escape harsh conditions, but most mammals are residents and, when not hibernating, must face winter conditions. This taxonomic group is thus at the forefront of ecological research when it comes to evaluate the impacts of winter weather on animal demography.

Snow, temperature, rain and wind may directly impact individuals by modifying their energetic costs of thermoregulation or locomotion. Indirect impacts on individuals and populations may also occur through effects on biotic interactions (Myserud et al. 2003; Sergio 2003), involving for example food availability (White 2008). Links between weather and biotic factors could be of major importance as energetic needs of predators, and prey accessibility, may vary between seasons, as revealed for example by

consumption rates of grey wolves, *Canis lupus* (Wilmers et al. 2006; Durant et al. 2007; Sand et al. 2008) or Eurasian lynx, *Lynx lynx* (Nilsen et al. 2009). Snow depth is an important factor affecting the ability of predators like coyotes, *Canis latrans*, to capture small mammals (Patterson et al. 1998; Sillero-Zubiri et al. 2004). Abiotic factors and biotic interactions could be similarly important in predator-prey dynamics (Vucetich and Peterson 2004).

Because they incorporate various environmental variables across multiple months, regional climate indices can be better predictors of ecological processes than local weather variables (Mysterud et al. 2003; Stenseth and Mysterud 2005; Pokallus and Pauli 2015; Cayuela et al. 2017). The North Atlantic Oscillation index (NAO, Hurrell et al. 2003) is widely used to examine interactions between weather and population biology (Mysterud et al. 2003; Guéry et al. 2017). For example, hunting behavior, life history traits or population dynamics of Canada lynx, *Lynx canadensis* and grey wolves, were affected by NAO (Post et al. 1999a, 1999b; Stenseth et al. 1999; Mysterud et al. 2003). Wolves tripled the number of moose, *Alces alces*, killed per day by hunting in larger packs when NAO was in its negative phase and associated winter snow depth increased. Other studies highlighted the usefulness of climatic indices and the ecological importance of interactions between climate, mammals, resources and predators (Berteaux et al. 2006; Saitoh et al. 2006).

Discriminating among drivers of mortality in mammals not subjected to strong human pressure is a challenge. In this context, the simplicity of trophic webs and the high contrasts of weather conditions across seasons offer interesting research opportunities in the Arctic tundra. Considering the harsh weather conditions occurring in the Arctic, resident Arctic homeothermic species may experience a high energetic cost during winter, accentuated by starvation during periods of low food intake (Prestrud 1991). While synthesizing responses of terrestrial organisms to winter climate change, Williams et al. (2015) concluded that “the primary abiotic drivers of the biological

impacts of winter on terrestrial systems are temperature and snow cover”, adding that both snow quantity and quality can have effects on winter-active mammals.

Snowpack in the Arctic tundra is mainly composed of a top layer of hard, wind-blown snow called “wind slab” that supports wildlife travel, and a bottom layer of soft snow which offers subnivean species some protection against predators and temperature extremes (Domine et al. 2016b; Berteaux et al. 2017a). Wind speed modifies the hardness of wind slabs (Kotlyakov 1961). In the coastal Arctic, an increase of snow hardness due to an increase of wind speeds is predicted with climate changes (Steiner et al. 2015; Stopa et al. 2016). Hansen et al. (2013) described a cascading positive impact of rain-on-snow events on the Arctic fox, *Vulpes lagopus*, due to an increase of reindeer mortality. However, rain-on-snow events are still sufficiently rare in Siberia or northeastern Canada to become characterized as extreme events. Indeed, low winter precipitation and rain-on-snow usually only form thin crusts in large parts of the Arctic (Berteaux et al. 2017a). Conversely, snow softness and depth increase energy expenditure for travelling animals, even for well-adapted species (Murray et al. 1994) like caribou, *Rangifer tarandus* (Fancy and White 1987; Duquette 1988). At high northern latitudes, the most relevant regional climate index is the Arctic Oscillation (AO), which correlates with the breeding success of polar bears (Derocher 2005, Stirling and Derocher 2012) and the growth rate of reindeer, *Rangifer tarandus platyrhynchus* (Aanes et al. 2002, White 2008).

In this study, we investigated the effects of weather conditions, in interaction with prey availability, on the survival of a major Arctic predator, the Arctic fox. Although Arctic foxes are well adapted to polar winter conditions (Prestrud 1991; Berteaux et al. 2017b), they may remain vulnerable to adverse weather events and their winter survival is still understudied. The lower critical temperature of the species ranges from -6°C (Korhonen et al. 1985) or -7°C (Fuglestad et al. 2006) to -40°C (Sillero-Zubiri et al. 2004), according to studies. Mortality of adults has been reported to occur mostly

during winter (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996) and their efficiency when feeding on lemmings is lower when snow is deep (Manniche 1910). Studies made in the High Arctic showed that collared, *Dicrostonyx groenlandicus*, and brown, *Lemmus trimucronatus*, lemmings prefer deep snow (Duchesne et al. 2011; Bilodeau et al. 2013a, 2013b) because of increased sub-nivean space (Sanecki et al. 2006), decreased ground icing risk (Rixen et al. 2004) and reduced predation risk by predators such as fox (Bilodeau et al. 2013a). Although Arctic foxes use food caches (Careau et al. 2008a, 2008b) and alternative prey (such as seals) and may become partly nomadic (Lai et al. 2015, 2017), starvation may be an important cause of mortality during winter (Manniche 1910; Smith 1976; Garrott and Eberhardt 1982; Gilg et al. 2006). We describe seasonality in monthly survival rates of adult Arctic foxes, and test whether survival is impacted by local and regional weather parameters and their interactions with the availability of the two main prey species of the studied population, lemmings and greater snow geese, *Chen caerulescens atlanticus*. Our study system represents a classical predator–prey system and appears particularly suited for studying direct and indirect impacts of weather on predators because of the spatial and seasonal differences in prey availability and snow cover, potentially inducing variation in mortality. Indeed, lemmings density is cyclic (Gauthier et al. 2013), generating temporal heterogeneity in food resources, and geese mostly concentrate in a colony restricted to a small part of our study area (Reed et al. 2002), generating spatial heterogeneity of food resources.

Theories on variability of demographic parameters suggest that life history traits with high elasticity are buffered against environmental variability (Gaillard and Yoccoz 2003). In long-lived species, such environmental canalisation occurs for adult survival (Péron et al. 2016). Arctic fox demography seems to rather fit a short-lived mammal life-history strategy, with adult survival presenting a low elasticity (Samelius and Alisauskas 2017). It is therefore possible that adult survival is not buffered against environmental variability in this species. In addition, we demonstrated a high temporal

variability in annual Arctic fox survival (see **Chapter 2**), suggesting a vulnerability to changing environmental conditions.

We used satellite telemetry data analyzed with capture-recapture models to study adult survival in an Arctic fox population living in the High Canadian Arctic. We followed three steps: (1) through the identification of monthly and seasonal heterogeneity in recorded mortality, we tested whether deaths were more likely to occur during the long and harsh Arctic winter months, as suggested by Tannerfeldt and Angerbjörn (1996); (2) we tested whether meteorological conditions impacted survival, predicting that deep snow, dense snow, and cold temperatures impacted negatively survival, and that the AO reflected all those effects and thus indirectly impacted survival; (3) we tested the additive and interacting effects of meteorological conditions and resource availability on survival and predicted that weather effects increased when resource availability was the lowest.

3.4 Materials and methods

3.4.1 Study area and study species

From 2007 to 2015, we worked in the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W) which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. The island is mainly covered by glaciers and high mountains. The small region offering suitable denning habitats for foxes (Szor et al. 2008) is limited to a part of the south plain which mostly consists of moist upland plateau (mesic tundra) intersected by lowland valleys filled with wetland (Massé et al. 2001). Our research area is a part of this south plain and it expanded during the study, reaching 600 km² in 2011 (black line in **Fig. 3.1, right map**). The Arctic fox is one of the main terrestrial predators of the local food web (Gauthier et al. 2011; Legagneux et al. 2012). Its summer diet is essentially composed of lemmings (Bêty et al. 2002; Careau et al. 2008*b*; Giroux et al. 2012; Tarroux et al. 2012) and geese (mostly eggs and goslings). The most important colony of greater snow geese in Canada is located in this area during summer, with over 25,000 nesting pairs (Gauthier

et al. 2004) mostly concentrated in an area of $\sim 45 \text{ km}^2$ (Reed et al. 2002). There are two coexisting species of lemmings on Bylot Island, the brown and the collared lemming. Both follow a 3 to 4 year cycle in abundance (Gruyer et al. 2008).

3.4.2 Field work and sources of data

3.4.2.1 Capture-reencounter

Every summer between mid-May and mid-August, we captured adult Arctic foxes throughout the study area. We trapped adults using collapsible live traps (Tomahawk cage trap #205, Tomahawk live trap company, Tomahawk, WI, USA) or padded leghold traps (Soft catch #1, Oneida Victor Inc. Ltd. Cleveland, OH, USA) visited every 6 hours (Proulx et al. 1994). Foxes were anesthetized if necessary as described in Chevallier et al. (2017). We determined their sex upon capture and equipped 132 individuals with satellite collars (Argos Platform Terminal Transmitters, KiwiSat 202 and 303, Sirtrack Ltd, Hawkes Bay, New Zealand; 95-115g) (see **Appendix I** for the temporal distribution of the tracking effort). Collars weighed between 2.5% and 4.5% of individual body mass. They transmitted every one or two days all year long (Tarroux et al. 2010, Lai et al. 2017). To ensure that all studied foxes were experiencing the same weather conditions, individuals were considered as living in our study area when a minimum of 50% of their monthly emissions were recorded inside a 50 km buffer around our study area (blue line in **Fig. 3.1**). This buffer allowed us to incorporate all commuting trips of foxes to the sea ice (Lai et al. 2017).

3.4.2.2 Recoveries

Individuals were identified as dead due to stationary Argos locations and consistently low temperatures recorded by the collar sensors. No fox previously collared was ever resighted without a collar, and no fox previously identified as dead was ever resighted alive suggesting no collar loss and incorrect detection of dead individuals. When satellite collars stopped emitting due to battery failure ($n = 79$), as well as when individuals emigrated out of our buffer ($n = 22$), we censored the history in our

analyses, including for temporary emigration lasting more than one month. Since we aimed at identifying natural causes of mortality, foxes killed by local hunters were not included in the analyses. A total of 30 foxes were identified as dead in our study area (10 outside) during the 8 years of monitoring.

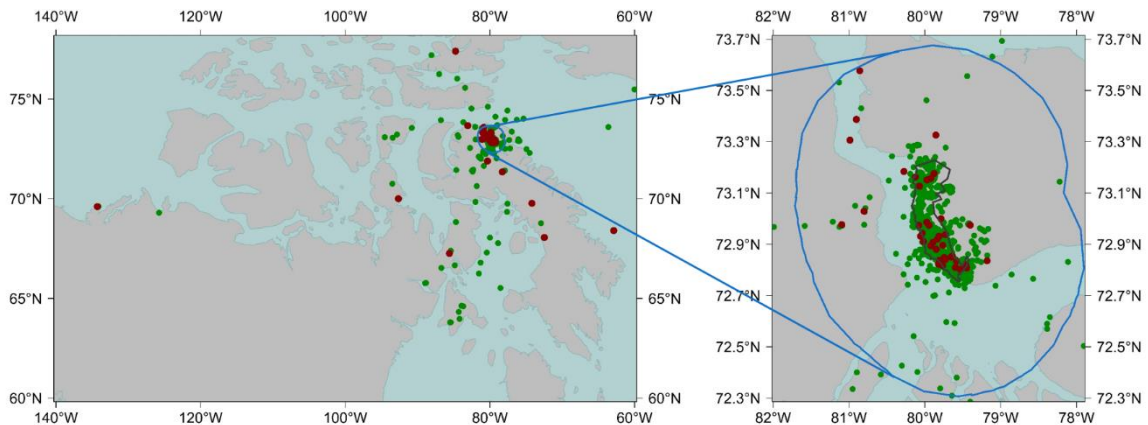


Figure 3.1 Locations of dead (red dots; $n = 40$), and monthly mean live records (green dots; $n = 1,832$) of Arctic foxes. Locations recorded outside the 50 km buffer (blue line) drawn around the study area (black line) were not considered in the analyses (this includes 10 locations of dead individuals). The study area is located on Bylot Island, Nunavut, Canada. The right map gives details not visible on the left one.

3.4.3 Covariates

Our selected weather variables represented snow conditions, air temperature, as well as overall regional conditions characterized by the AO. Selected resource variables represented lemming abundance and proximity of foxes to the greater snow goose colony. We detail below how each variable was obtained and quantified.

3.4.3.1 Weather

Meteorological data were recorded at the weather station of the Centre d'études nordiques located in our study area at $73^{\circ}15'04''$ N and $-80^{\circ}00'46''$ W. Missing data were completed with reanalysed ERA-interim data (Dee et al. 2011, see also Domine et al. 2016a, 2016b; Barrere et al. 2017; CEN 2018). We extracted from the obtained weather data four local variables relevant to our analysis of Arctic fox survival.

Variables related to snow reflected its depth and density. High depth and high density, reflected in the sum of snow fall per month (Snow Sum) and the number of days per month with heavy snow falls (Big Snow Events), were expected to decrease prey accessibility. We used wind slab events (Wind Slab Events) as a proxy for snow hardness. Wind slabs usually form when strong winds occur after or during a heavy snow fall. Thresholds for snow covariates in **Table 3.1** were determined through collaboration with a snow specialist, Florent Domine (Domine et al. 2016a, 2016b). Low temperatures were expected to increase thermoregulation costs, especially when extreme cold events occurred, thus we built a variable reflecting the duration of such cold events (Extreme Cold Events). These four meteorological covariates were summarized on a monthly basis, as described in **Table 3.1**, but also on a yearly basis by accumulating data since July 1st, before the beginning of the harsh season (see **Appendix J** for values of weather covariates). We added to these local data a regional weather covariate, the monthly AO. Also, we calculated a winter AO by averaging the monthly AO for January, February and March, as it is commonly done (NOAA 2017).

Table 3.1 Description of the five covariates used to analyse the potential meteorological drivers of adult survival in an Arctic fox population at Bylot Island, Nunavut, Canada.

Meteorological covariate (Code)	Definition	Temporal scale	Spatial scale
Snow Sum (SS)	Sum of snow fall per month (kg/m ²)	Monthly or Yearly accumulated (<i>Cumul</i>)	Local
Big Snow Events (BSE)	Number of days per month with daily mean snow precipitation > 0.4 ^{e-04} kg/m ² /s	Monthly or Yearly accumulated (<i>Cumul</i>)	Local
Wind Slab Events (WSE)	Number of days per month with mean wind speed > 5 m/s and mean snow fall > 0.3 ^{e-04} kg/m ² /s, or mean wind speed > 5 m/s and mean snow fall > 0.1 ^{e-04} kg/m ² /s during the preceding 10-day period	Monthly or Yearly accumulated (<i>Cumul</i>)	Local
Extreme Cold Events (ECE)	Number of days per month with daily mean temperature < - 40°C	Monthly or Yearly accumulated (<i>Cumul</i>)	Local
Arctic Oscillation (AO)	Monthly Arctic Oscillation index	Monthly or averaged monthly AO for January, February and March (<i>Winter</i>)	Regional

3.4.3.2 Resource availability

An annual lemming density estimate was obtained at Bylot Island between 2007 and 2015 using live capture-recaptures and snap-trapping (Gauthier et al. 2013; Fauteux et al. 2015). Following Chevallier et al. (**Chapter 2**), we categorised each year as a high or low density year. Considering that summer lemming density during year *y* is more representative of density during the preceding winter than the following one (Fauteux

et al. 2015), years were categorised as high (n=5) or low (n=3) between September of year y-1 and August of year y (**Appendix C**).

We delimited every year in late June the contour of the goose colony with a helicopter and a GPS receiver (Gauthier et al. 2004). Foxes are highly faithful to their dens (Tannerfeldt and Angerbjörn 1996), thus we categorised each fox as having significant access or not to the goose colony. We used the mean coordinates of the locations where individuals were observed or captured to determine whether a given fox had access to the colony. Foxes within an average location within 1.75 km of the colony border were considered as having significant access because 1.75 km is approximately half the radius of an Arctic fox home range (Rioux et al. 2017). The average extent of the goose colony was evaluated by overlapping the colony polygons (2007-2015) as rasters with value of 1 assigned for each cell (100×100m). The resulting area shows the entire area used by geese over the years, with the highest-value cells corresponding to the most consistently used area. Although we had data from 9 years, we traced the contour formed by cells of value 6 rather than 9 to avoid a fragmented goose colony. The minimum and maximum yearly superficies of the goose colony were 40.2 and 80.4 km² (average: 56.0 km², **Appendix D**).

3.4.4 Statistical analyses

3.4.4.1 Annual and monthly heterogeneity in mortality

In a first step, we described the temporal distribution of mortality events in Arctic foxes. Mortality rate for a given time period was estimated as the number of dead foxes recorded during this period, divided by the number of collared foxes during the same period. We defined four seasons according to the life history of our study system: spring (May and June, when sea ice is present and young foxes are in the den), summer (July and August, when sea ice is absent and young foxes have emerged from the den but still depend on adults), fall (September and October, when sea ice is absent and young foxes have been weaned), and winter (November to April, when sea ice is

present and young foxes are independent). We tested the temporal heterogeneity across years (from July 1st to June 30th), seasons and months using Wilcoxon-Mann-Whitney tests when two levels were contrasted (such as periods with or without snow) and Kruskal-Wallis tests when >2 levels were contrasted (such as months, with 12 levels, or seasons, with 4 levels).

3.4.4.2 Meteorological impacts on adult survival: Known fates multi-state survival modeling

In a second step, we analysed weather effects on monthly survival using a capture-recapture multistate known fates approach. Since we used known fates data, the goodness-of-fit test was not necessary (White and Burnham 1999). Moreover, since we used information from satellite collars, we use the term “recorded” with the same meaning as “encountered” in classic capture-recapture studies. States considered were “alive” (state A) or “dead” (state D), resulting in the following transition matrix, where s is survival probability and rows and columns represent pre- and post- transition states, respectively.

	A	D
A	s	$1-s$
D	0	1

Since we used a known fates method, the probabilities of events to be recorded as “alive” or “dead” during a given month are fixed to 1, thus resulting in the following known fates events matrix relating events to states, where rows and columns relate biological states of individuals and events, respectively:

	« 0 »	« 1 »
A	0	1
D	1	0

We analysed data with E-SURGE (version 1.9.0; Choquet, Rouan and Pradel 2009). We tested the effects of our yearly accumulated and monthly meteorological covariates by coding them as external covariates. Model selection was based on the AIC corrected for small sample size (Akaike's Information Criterion; Burnham and Anderson 2002).

3.4.4.3 Additive or interactive effects of meteo and resource availability on adult survival

In a last step, we evaluated whether the selected meteorological variables ($\Delta\text{AICc} < 2$) had any additive or interactive effects with resource availability on monthly adult survival. Model selection was also based on the AIC corrected for small sample size (Akaike's Information Criterion; Burnham and Anderson 2002).

3.5 Results

During the eight years of the study, the 132 studied foxes (64 M and 68 F, 65 with access and 67 without access to the goose colony) were recorded 1,832 times as monthly alive, and 30 times as dead. The maximum daily and monthly snow falls recorded were 13.18 kg/m² and 37.49 kg/m², respectively. The maximum numbers of wind slab events recorded were 10 in a month and 30 in a season. The minimum, mean and maximum daily temperatures recorded were -45.8°C, -13.3°C and 14.5°C, respectively. Detailed meteorological data are available in **Appendix J**.

3.5.1 Annual, monthly and seasonal heterogeneity in mortality

We did not detect any difference in monthly mortality between periods with and without cubs (Wilcoxon-Mann-Whitney test; $W = 969$, $p = 0.58$) or according to presence of sea ice (Wilcoxon-Mann-Whitney test; $W = 1071$, $p = 0.63$) (**Fig. 3.2a**). Similarly, mortality rates did not statistically differ between the snow-free (**Fig. 3.2a**, green bars) and the snow months (**Fig. 3.2a**, grey bars) (Wilcoxon-Mann-Whitney test; $W = 931$, $p = 0.34$). Kruskal-Wallis tests did not detect any significant difference in mortality rates across seasons (chi-square = 0.6, $df = 3$, $p = 0.9$) or months (chi-square

= 6.81, $df = 11$, $p = 0.82$). Adult mortality was therefore clearly not seasonal in this Arctic fox population, which contrasts to the prediction of our first specific objective.

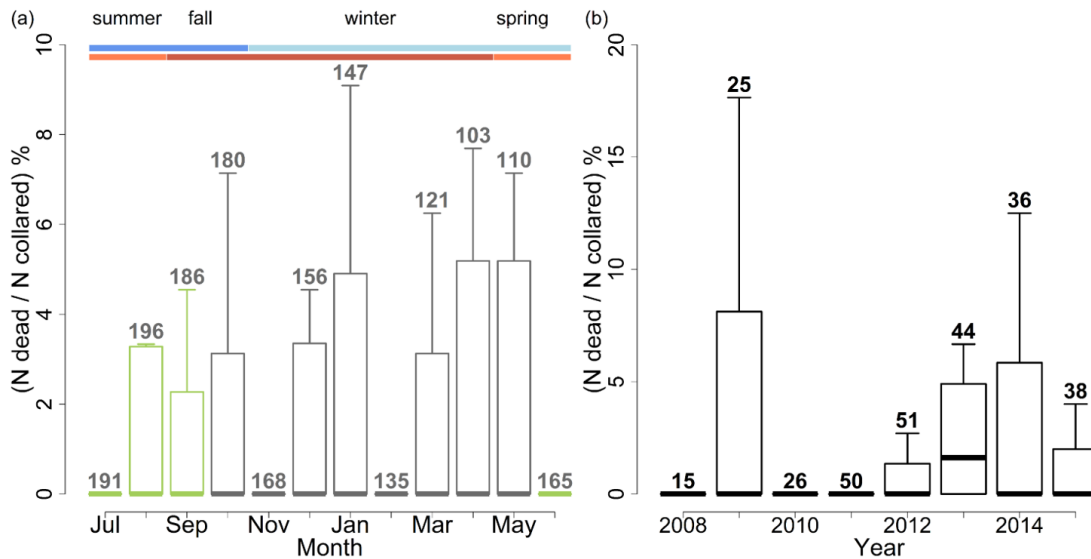


Figure 3.2 (a) Box plot of the monthly proportion of mortalities in adult Arctic foxes tracked with satellite telemetry on Bylot Island, Nunavut, Canada from July 2007 to June 2015. Monthly values are given for the summer, fall, winter, and spring seasons when sea ice is absent (deep blue horizontal bar) or present (light blue) and when fox cubs depend (light red) or not (deep red) on their parents. The snow season is represented by the grey bars of the histogram whereas the snow-free season is indicated by the green bars. (b) Yearly (July 1st to June 30th) proportion of mortalities. Numbers on top of bars give monthly (a) or yearly (b) sample sizes of Arctic foxes tracked with satellite telemetry.

3.5.2 Meteorological effects on adult survival

Our first selection of models representing the effects of meteorological covariates on adult Arctic fox survival showed that the best model included Extreme Cold Events. It was followed by a model including Big Snow Events. Interestingly, Extreme Cold Events taken as seasonal variable resulted in a better model fit than when taken as a monthly variable (model 19 vs 13, $\Delta AICc = 3.31$) while the opposite was found for Big Snow Events (model 14 vs 20, $\Delta AICc = 3.88$) (**Table 3.2**). AO, Snow Sum, and Wind Slab Events did not appear in our best models. Looking at effects of the two best

meteorological covariates on monthly survival showed a marginal trend for Big Snow Events (beta = 0.66 [-0.06, 1.38], model 14), but a slightly negative effect of Extreme Cold Events (beta = -0.39 [-0.64, -0.14], model 19). Survival of adult Arctic foxes thus does not seem negatively impacted by snow conditions or AO, however, the accumulation of extreme cold temperatures may decrease adult survival rate. Our results partially valid the predictions of our second objective, as only one of our tested meteorological covariates (Extreme Cold Events) impacted negatively adult survival.

Table 3.2 Model selection of the effects of meteorological and time covariates on adult survival of Arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each models we present the number of estimable parameters (Np), the deviance, the difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAIC_c). “*Cumul*” placed at the end of covariate names means “Yearly accumulated”, and “*Winter*” means that we averaged AO for month January, February and March.

Model number	Np	Deviance	ΔAIC_c	Covariate tested
19	2	296.59	0.00	ECE <i>Cumul</i>
14	2	298.09	1.51	BSE
13	2	299.89	3.31	ECE
12	2	300.15	3.57	WSE
9	8	288.73	4.20	Year
2	1	303.35	4.76	Constant
4	2	301.49	4.90	Goo
18	2	301.75	5.17	WSE <i>Cumul</i>
20	2	301.98	5.39	BSE <i>Cumul</i>
15	2	301.98	5.40	SS
11	4	298.04	5.47	Season
16	2	302.69	6.10	AO
3	2	303.22	6.63	Sex
22	2	303.31	6.72	AO <i>Winter</i>
21	2	303.35	6.76	SS <i>Cumul</i>
6	12	290.19	13.76	Month
1	76	211.31	68.93	Time

Season is for ecologically pertinent seasons (July-August, September-October, November-April and May-June), Sex for different survival between male and female, Goo = access to goose colony, SS = Snow Sum, BSE = Big Snow Events, WSE = Wind Slab Events, ECE = Extreme Cold Events, AO = Arctic Oscillation.

3.5.3 Additive or interactive effects of meteo and resource availability on adult survival.

In our second step of model selection, we focused on previously identified best covariates, that is Extreme Cold Events and Big Snow Events. Combinations of multiple covariates produced models with an AIC slightly lower than when considering covariates alone (**Table 3.3**, model 26 vs 19, $\Delta\text{AICc} = 1.95$). The additive effects between the selected meteorological covariates and resource abundance covariates did not improve significantly model fit (**Table 3.3**, effect of lemmings: model 26 vs 35, $\Delta\text{AICc} = -1.08$; **Table 3.3**, effect of geese: model 26 vs 28, $\Delta\text{AICc} = 0.29$). Weather and resources may impact adult survival independently in Arctic foxes as models with prey covariates showed a better fit when they were modeled as an additive effect than in an interaction with weather covariates (**Table 3.3**, effects of lemmings: model 29 vs 35, $\Delta\text{AICc} = 2.82$; **Table 3.3**, effects of geese: model 27 vs 28, $\Delta\text{AICc} = 2.21$). Survival variability was explained neither by a decreased access to food resources due to difficult snow conditions, nor by extreme cold temperatures when food access was decreased. Our results do not valid our predictions of objective 3 that weather effects increased when resource availability was lower.

Table 3.3 Model selection of the effects on adult survival of Arctic foxes of previously selected (**Table 3.2**) meteorological variables in interaction with (.) or addition to (+) the main prey resources. For each model, we present the number of estimable parameters (Np), the deviance, the difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAICc), and the covariate tested. “*Cumul*” placed at the end of covariate names means “yearly accumulated”.

Model Number	Np	Deviance	ΔAICc	Covariates tested
35	4	289.54	0.00	(ECE <i>Cumul</i> + BSE) + Lem
26	3	292.63	1.08	ECE <i>Cumul</i> + BSE
28	4	290.92	1.37	(ECE <i>Cumul</i> + BSE) + Goo
29	6	288.34	2.82	(ECE <i>Cumul</i> + BSE) . Lem
19	2	296.59	3.03	ECE <i>Cumul</i>
32	3	294.76	3.20	ECE <i>Cumul</i> + Goo
27	6	289.10	3.58	(ECE <i>Cumul</i> + BSE) . Goo
34	3	295.35	3.80	ECE <i>Cumul</i> + Lem
31	4	294.75	5.21	ECE <i>Cumul</i> . Goo
33	4	295.14	5.60	ECE <i>Cumul</i> . Lem

Goo = access to goose colony, Lem = phase of the lemming cycle, BSE = Big Snow Events, ECE = Extreme Cold Events.

3.6 Discussion

Three main results emerged from our study. First, we found no evidence of seasonal mortality in Arctic foxes tracked through satellite telemetry during eight years at Bylot Island in the High Canadian Arctic. Adults thus did not seem to die more during winter, as suggested by Tannerfeldt and Angerbjörn (1996). Second, no variable describing meteorological conditions strongly impacted adult survival, although cold temperatures did slightly affect negatively survival. Third, combining multiple meteorological covariates did better explain mortality events, while prey availability did not, whether its effects were analyzed in interaction or in addition to meteo.

As extremely cold temperatures affected negatively survival, our results suggest that adult Arctic foxes may suffer from high thermoregulation costs despite the high insulation property of their fur. This may add to the controversy regarding the lower critical temperature of the species, which was first estimated to be below -40°C in winter (Scholander et al. 1950) but later evaluated to be at -7 or -6°C (Korhonen et al. 1985; Fuglestege et al. 2006). Our results suggest that adult survival of Arctic foxes is impacted by meteorological conditions (although weakly), but not indirectly *via* terrestrial prey accessibility.

Our finding that weather did not interact with prey availability to affect survival is at odd with results from other terrestrial predators, for which weather and snow conditions might influence interactions with their prey. For example, the ability of coyotes to catch rodents decreases with snow depth (Wells and Bekoff 1982; Gese et al. 1996; O'Donoghue et al. 1998; Sillero-Zubiri et al. 2004). Indeed, detection and capture rate of small mammals by coyotes are lower in deeper snow and it was suggested that foxes may be similarly affected because of their similar hunting techniques (Halpin and

Bissonette 1988). In corsac foxes (*Vulpes corsac*), winter starvation due to limited accessibility to small mammals caused by deep snow is a major source of mortality (Sillero-Zubiri et al. 2004). In red foxes, less small rodents and more snowshoe hares (*Lepus americanus*) were found in their diet in presence of deeper and harder snow (Halpin and Bissonette 1988; Lindström and Hörnfeldt 1994). Also, influence of snow on predator-prey interactions was observed in different populations of lynx and snowshoe hares, showing that large climatic fluctuations influence population dynamics (Stenseth et al. 2004; Nilsen et al. 2009). In many carnivores, foot-loading influences locomotion and hunting success (Fancy and White 1987; O'Donoghue et al. 1998; Crête and Larivière 2003). In some cases, snow depth impacts negatively hunting success due to the high foot-load of predators (Murray et al. 1994), and in other cases snow depth has positive impacts because preys sink in snow due to high foot-load (Nilsen et al. 2009). Theory therefore suggests that climate variations should not affect stalking or coursing predators through the same mechanisms (Wilmers et al. 2007; Nilsen et al. 2009). Although literature is dominated by studies from bigger canids with different hunting technics (Vucetich and Peterson 2004; Nilsen et al. 2009), we know that the foot-load of Arctic foxes appears to be the lowest of all canids (66 g/cm², compared to 88.5 g/cm² for the red fox, 170.3 g/cm² for the coyote and 201.2 g/cm² for the wolf). This could explain the absence of interaction between weather and prey availability on Arctic foxes since the species is well adapted to northern latitudes and uses a stalking hunting strategy (Murray and Larivière 2002; Renard et al. 2008).

The absence of impact of snow characteristics on adult Arctic fox survival could be explained by several adaptations of this canid to the harsh Arctic winter. First, Arctic foxes present a high ability to fast to avoid starvation (Prestrud 1992a; Fuglei and Oritsland 1999; Fuglei et al. 2000; Prestrud and Pond 2003; Fuglesteg et al. 2006), so that snow conditions limiting access to food resources might not be as critical as expected for their survival. Second, foxes are highly opportunist hunters and may change their diet according to snow conditions. In particular, they may switch to marine

resources when the tundra becomes a less productive hunting ground (see below). Third, we hypothesized that deep and hard snow would limit the hunting success of Arctic foxes, but even if the jumping hunting technique indeed becomes less efficient in such conditions, individuals may switch to a digging hunting technique and have been observed to dig as deep as 70 cm to reach lemmings below snow (Prestrud 1991; Ovsyanikov 1993 in Bilodeau et al. 2013c).

Our inability to detect numerous effects of weather on survival of adult Arctic foxes may also result from some methodological limitations. Indeed, we used proxies of wind slab formation and snow depth, based on snow precipitation and wind speed from reanalysed data. It would be pertinent to obtain actual information about snow characteristics collected in the field every month. This incurs important logistical challenges that could not be overcome during this study. It is also possible that the effects of weather on adult survival are not important enough to be detected. Our sample sizes could have allowed detection of strong effects but not subtle effects. Another limitation of our study is that we worked in a highly productive area where lemmings, geese and seals present alternative food sources of very good quality. An effect of weather on survival, through an impact on body condition, may be easier to detect in a less productive region, where meteorological extremes may more easily cause severe food shortages (Yom-Tov et al. 2016). In such cases, difficulties to access food could impact body condition, reproduction and survival of individuals (Rode et al. 2010). Yom-Tov et al. (2016) found that body size, mass and rump fat thickness of hunted Arctic foxes were related to environmental conditions such as the South Polar Gyre, NAO, temperature and winter cloud cover. Also one of their interesting findings was that the South Polar Gyre, a marine-related climatic variable better reflected fox body condition more than land-related climatic variables. Our study was impeded by a lack of data on sea ice conditions and availability of winter marine food resources. As in Pálsson et al. (2016), our lack of fit is possibly due to the absence of marine prey in our variables reflecting prey availability. In their study, Pálsson et al. tried to explain

the dynamics of the Iceland Arctic fox population from prey and climatic variation, and suggested that the lack of fit of their models was possibly due to maritime prey not being included in models. This mobile predator links the marine and terrestrial food webs (Roth 2002). Focusing on those aspects of Arctic fox ecology and factors affecting its demography appears to be an essential aspect of future research (Roth 2003). Our hypothesis that hard snow decreases accessibility to terrestrial resources is also valid for marine resources. Soft snow conditions improve hunting success of polar bears by exposing seal pups to predation (Hammill and Smith 1991), which may also favor Arctic foxes (Stirling and Derocher 2012).

Finally, weather may impact fox survival though long time lags not considered in our study. Indeed, weather can affect habitat and its carrying capacity, impacting population abundance with a time lag of several years. This was the case in kit foxes (*Vulpes macrotis*), where rainfall had an impact on the population with a 2-year time lag (Dennis and Otten 2000).

Conclusion

Since meteorological conditions did not seem to strongly impact adult survival in Arctic foxes, neither directly nor indirectly, global changes should not be an immediate threat for Arctic foxes at this study site. Nevertheless, other risks exist for the studied population, such as the potential predation from or competition with red foxes (Berteaux et al. 2015). As reported in Chapter 2, we confirm here that mortality factors in wild predators are difficult to identify, even when sophisticated monitoring techniques such as satellite telemetry are available. Being able to determine the actual causes of death, through detailed necropsies of fresh carcasses, would allow critical progress of knowledge, but technical and logistic challenges are enormous. We therefore suggest that survival variability may be linked to numerous minor effects, such as local hunting or trapping, diseases, parasites, intra-guild predation, accidents, or starvation. As indicated by Vucetich and Peterson (2004), “It is unknown whether

most of the unexplained variation is attributable to a few unidentified variables with large effects or numerous variables each with small effects. If the latter scenario is true, factors with a small, but biologically significant influence on population growth rate are likely to elude statistical detection”. However, understanding unpredictable and discovering unknown sources of demographic variation could lead to significant progress for our knowledge of evolutionary demography.

Acknowledgments

We thank the many field workers who collected data on Bylot Island, Nicolas Casajus who provided statistical advice and Sandra Lai for her comments on the manuscript. We also thank Guillaume Souchay for his advice on capture-recapture analyses, Florent Dominé and Mathieu Barrère for their data and advice on meteorological covariates and snow characteristics. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs Program, Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, Kenneth M Molson Foundation, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Ecosystem Initiative (Environment Canada), Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada Agency, Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada), and Université du Québec à Rimouski (UQAR).

Supporting information

The following supporting information is available for this article online.

Appendix C : Lemming density on Bylot Island

Appendix D : Arctic fox with or without access to the goose colony

Appendix I : Temporal distribution of the tracking effort

Appendix J : Detailed weather covariates

CHAPITRE IV

PREDATION OF ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS*) PUPS BY COMMON
RAVENS (*CORVUS CORAX*)

Clément Chevallier, Sandra Lai and Dominique Berteaux

Manuscrit publié : *Polar Biology*, 2016, 39 :7, 1335-1341. (doi : 10.1007/s00300-015-1843-4)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (DB)

Préparation des jeux de données (CC, SL)

Récolte des données (CC, SL)

Analyses des données (CC, SL)

Interprétation des résultats (CC, SL, DB)

Rédaction du manuscrit (CC, SL, DB)

Commentaires et correction du manuscrit (CC, SL, DB)

Financements (CC, DB)

Conférence : 1 nationale.

4.1 Résumé

Nous rapportons la première observation de prédation de jeunes renards arctiques (*Vulpes lagopus*) par de grands corbeaux (*Corvus corax*). Cet événement de prédation a été observé sur l'île Bylot, Nunavut, Canada, à l'aide d'un appareil photographique à déclenchement automatique placé sur une tanière suivie. En juin 2013, la journée suivant l'émergence des jeunes hors de la tanière, l'intégralité de la portée de 4 renardeaux fût tuée et emportée au loin par un couple de corbeaux, et ce, malgré la présence intermittente de la mère. Cet événement a duré 2.5 heures, il a eu lieu durant une année de faible abondance de lemming, et a mené à un échec de reproduction pour le couple de renard. Seulement deux autres portées de renards ont été enregistrées cet été-là sur l'ensemble de notre zone d'étude de 600km², ainsi, cette tanière soumise à la prédation par les corbeaux représente 25% (4/16) des jeunes produits dans la population cette année. Notre étude montre comment un suivi continu des tanières à l'aide d'appareils photographiques automatiques peut aider à documenter des événements rares de prédation. Les corvidés développent rapidement de nouvelles habitudes alimentaires, ainsi il est important de documenter de tels comportements et de suivre leurs propagations éventuelles dans la population. En plus de la compétition pour la nourriture et du kleptoparasitisme des caches de nourritures de renards par les corbeaux, la prédation sur les jeunes contribue aux interactions antagonistes entre les renards arctiques et les corbeaux dans le Haut-Arctique, lesquelles s'intensifient lors d'années de faible densité de lemming. Cette observation contribue à une meilleure compréhension des interactions entre espèces au sein des prédateurs arctiques et du fonctionnement de l'écosystème.

Mots clés: Prédation, interaction interspécifique, moralité juvénile, prédation, innovation comportementale, *Vulpes lagopus*, *Corvus corax*.

4.2 Abstract

We report the first observation of predation of arctic fox (*Vulpes lagopus*) pups by common ravens (*Corvus corax*). The predation event was witnessed on Bylot Island, Nunavut, Canada, through an automatic camera placed on a monitored den. In June 2013, the next day pups had emerged from their den, the complete litter of four was killed and taken away by a pair of ravens despite the intermittent presence of the mother. This event lasted 2.5 hours, occurred during a low lemming year, and resulted in the fox pair failing their reproduction. Only two other fox litters were present that summer in our 600 km² study area, so this litter predated by ravens accounted for 25 % (4/16) of the pups produced. Our report shows how continuous monitoring of dens using automatic cameras can allow documentation of rare events. Ravens are quick to develop new feeding habits, thus it is important to document such behaviors and monitor their potential spread in the population. In addition to food competition and cache raiding, pup predation contributes to the antagonistic interactions between arctic foxes and ravens in the High Arctic, which may all intensify during low lemming years. This observation allows a better understanding of species interactions within the Arctic predator guild and ecosystem functioning.

Key Words: Interspecific killing, Juvenile, Predation, Foraging innovation, *Vulpes lagopus*, *Corvus corax*

4.3 Introduction

Animal population dynamics is shaped by key life history traits, including reproductive success, adult and juvenile survival (Stearns 1992; Williams et al. 2002). Those in turn are influenced by e.g., environmental conditions (Ancill et al. 2014) and trophic interactions (Potapov 1997; Angerbjörn et al. 2004a). In particular, predation pressure can strongly affect recruitment of juveniles (Gaillard et al. 1998; Morrissette et al. 2010). Identifying correctly predator-prey relationships is thus important for understanding trophic interactions and population dynamics and, in this context, the simplified ecosystems found in polar environments allow productive testing of hypotheses in trophic and community ecology (Legagneux et al. 2012, 2014).

The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is a relatively common predator within its arctic circumpolar distribution, where its generalist feeding regime impacts the state of the tundra ecosystem (Ehrich et al. 2015). It forms socially monogamous pairs which breed once a year using underground dens for the protection of the young (Angerbjörn et al. 2004a). Pup emergence from the den is a critical life history event since pups are still weak and naïve at this stage, and thus vulnerable to predation (Gese 2001; Tannerfeldt et al. 2003). Both pair mates provide parental care during summer (Strand et al. 2000; Angerbjörn et al. 2004a), yet pup mortality due to starvation (Tannerfeldt et al. 1994a; Angerbjörn et al. 2004a) and predation (Garrott and Eberhardt 1982) can be relatively high. Reported predators of arctic foxes include red foxes (*Vulpes vulpes*), wolves (*Canis lupus*), wolverines (*Gulo gulo*), grizzly bears (*Ursus arctos*), gyrfalcons (*Falco rusticolus*), golden eagles (*Aquila chrysaetos*), white-tailed eagles (*Haliaeetus albicilla*), snowy owls (*Bubo scandiaca*), jaegers (*Stercorarius* spp.) and large hawks (*Buteo* spp.) (Garrott and Eberhardt 1982; Frafjord et al. 1989; Tannerfeldt et al. 2002; Booms and Fuller 2003; Cypher 2003). This list may not be exhaustive, due to the logistic challenges of observing rare predation events occurring specifically around pup emergence. As in any other research area of polar biology, however, it is likely that technological advances will allow rapid progress of knowledge and, more specifically,

will help uncovering some of the still undetected predator-prey relationships impacting arctic fox survival and breeding success.

Using systematic den monitoring of an arctic fox population through infrared automatic cameras, here we describe the first observation of a predation event by common ravens (*Corvus corax*) on live arctic fox pups at their den, despite the defence provided by one parent.

4.4 Materials and methods

We worked in a 600 km² area in the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W), Nunavut, Canada, where the arctic fox population is monitored systematically since 2003 (Gauthier et al. 2013). The arctic fox is the main terrestrial predator of the area and feeds preferentially on two lemming species, the brown lemming (*Lemmus subiricus*), which shows 3–4 year cycles of abundance, and the collared lemming (*Dicrostonyx groendilanicus*), present at low density (Gruyer et al. 2008). During summer, a large breeding colony of greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) is also present and provides foxes with their main alternative prey (Gauthier et al. 2013). Other top predators, the red fox, the snowy owl, the rough-legged hawk (*Buteo lagopus*) and the peregrine falcon (*Falco peregrinus*), are rare or mostly present only when lemming densities are high.

Fox dens were mapped in 2003 (Szor et al. 2008) and a total of 109 were monitored in 2013, when the reported predation event took place. Dens showing signs of activity (digging, hairs, tracks, prey remains, presence of adults or pups) in May were monitored until the end of July using infrared automatic color cameras (Silent Image PM35C31, RapidFire Professional PC85, and HyperFire PC800; Reconyx, Holmen, WI, USA). Cameras took a series of five pictures without time interval each time a movement was detected, and series of pictures could follow each other without interruption. Visual observations were also performed at breeding dens in July. Adult and young foxes were captured and ear-tagged (Rototags, Dalton Supplies Ltd.,

Henley-on-Thames, United Kingdom) as described in Tarrow et al. (2010). Based on rodent trapping during summer, the lemming density in 2013 was the lowest recorded in the study area since 2004 (Fauteux et al. 2015). One camera placed on a den captured the predation event described in this note. Two ravens were involved in the event. We refer to them as raven A and raven B based on their order of apparition and their distinct behavior (Verbeek et al. 1994; Carere et al. 2005; Barnett et al. 2013). The arctic fox breeding pair using the den was tagged.

4.5 Results

Among the 109 arctic fox dens monitored in 2013, 65 showed signs of fox activity and thus received at least one automatic camera. Pup emergence occurred at only three dens, all located inside the snow goose colony. The raven predation event occurred on June 8, 2013 at den 107, a 7 m x 13 m den composed of 17 burrows and located on a sand mound in mesic tundra, 1,270 m from the sea coast. Most of the den was covered by short dry grass and snow had already melted (**Fig. 4.1**), although ca. 75% of the landscape was still snow-covered. According to camera sensors and picture interpretation, air temperature was around 15°C, with no precipitation.

Two pups were seen for the first time on the den in the afternoon of June 7, 2013. The whole litter of four emerged early the next morning, whereas all subsequent events described here occurred during the afternoon of that same day (see **Table 4.1** for a detailed chronology of events, and **Fig. 4.1** for selected pictures showing evidence of predation). At 15:46:15, a raven visited the den but flew away as it was charged by the female arctic fox (**Fig. 4.1a**). The fox left the den at 15:51:23 and two minutes later, a raven (likely the one visiting earlier, hereafter raven A) took a goose egg located on the den near a pup. At 15:57:13, raven A observed the pup closely and circled around it during 37 s, making short vertical flights at least five times, before pecking the pup for the first time and likely killing it. A second raven (hereafter raven B) arrived at 15:58:28 and walked around raven A, who consumed the pup during 2 min and 9 s. At

16:33:12, two pups were seen still alive while the mother was back at the den (**Fig. 4.1b**). Raven A killed the second pup at 16:49:51 (pup 2 is seen on **Fig. 4c, d, e**), the third one (seen on **Fig. 4.1d**) at 16:53:46 and the fourth one at 18:12:34 (dead pup 4 is seen on **Fig. 4.1f**). Raven A observed closely the second pup during 31 s before killing it, but this observation period lasted only 18 s for the fourth pup (no estimate available for the third pup). Raven B observed the scene without taking part in killings (**Fig. 4.1d, e, f**) and appeared less confident around pups. During this four-pup predation event, the female arctic fox was observed five times on the den, and successfully chased away the ravens twice (**Table 4.1**). No other pup was observed at the den after the predation event. The full picture sequence, consisting of 575 pictures taken on June 8, 2013 from 15:45:02 to 20:45:57, is available in the online supplementary material.

Table 4.1 Chronology of the main events describing the predation of four arctic fox pups by two ravens on an arctic fox den observed through automatic cameras in June 2013 on Bylot Island, Nunavut, Canada.

Date	Time	Event	Figure No.
June 7, 2013	14:56:35	2 pups emerge from the den	
June 8, 2013	06:12:40	4 pups on the den	
-	15:46:15	Female arctic fox chases a raven away from the den	4.1a
-	15:51:23	Female arctic fox leaves the den	
-	15:53:45	Raven A takes an egg next to pup 1	
-	15:57:13	Raven A observes pup 1	
-	15:57:50	Raven A kills pup 1	
-	15:58:28	Raven B arrives; Raven A consumes pup 1	
-	16:05:37	Female arctic fox carries a goose egg to the den; Ravens fly away	
-	16:08:04	Female arctic fox leaves the den	
-	16:32:04	Female arctic fox carries a goose egg to the den; 2 pups come out of the den	
-	16:33:12	Female arctic fox leaves the den; 2 pups are still on the den	4.1b
-	16:49:20	Raven A next to pup 2	
-	16:49:51	Raven A kills pup 2	4.1c
-	16:50:59	Raven B arrives	
-	16:51:02	Raven A consumes pup 2; Raven B observes pup 3	4.1d
-	16:52:05	Raven A leaves with pup 2 in its beak	4.1e
-	16:53:46	Raven A kills pup 3	
-	16:55:35	Raven A leaves with pup 3 in its beak	
-	18:06:55	Female arctic fox carries a goose egg to the den	
-	18:10:10	Female arctic fox leaves the den	
-	18:12:03	Raven B arrives	
-	18:12:16	Raven A next to pup 4	
-	18:12:34	Raven A kills pup 4	
-	18:13:58	Raven A carries pup 4 in its beak	4.1f
-	20:45:53	Female arctic fox carries a goose egg to the den	



Figure 4.1 Pictures taken by an automatic camera placed on an arctic fox den on June 8, 2013 at Bylot Island (Nunavut, Canada), and showing the partial chronology of a predation event by ravens on arctic fox pups. (a) 15:46:15, the female arctic fox chases a raven away from the den, (b) 16:33:12, the female and two very small pups walk on the den, (c, d) 16:49:52 and 16:51:02, raven A is feeding on a pup, (e, f) 16:52:05 and 18:13:58 raven A is carrying pups away from the den.

4.6 Discussion

Although common ravens are cited as potentially preying on canid pups (Moore and Collins 1995; Latham and Boutin 2011), to our knowledge this is the first report of such an event, indicating that we likely described a rare behavior. Predation by ravens on arctic fox pups is highly unusual on Bylot Island; between 2008 and 2013, automatic cameras took 1,473,000 pictures at monitored dens, and 81 of these dens contained a fox litter. In addition, 1,196 hours of visual observations were performed at selected breeding dens from 2008 to 2013. Yet, no other predation of fox pups by ravens was observed. We first explore several complementary hypotheses potentially explaining our observation (1- intensive camera monitoring, 2- low lemming densities, 3- parental experience of the arctic fox pair), and then discuss several consequences (1- further understanding of raven behavior, 2- population-level impact for foxes, 3- trophic ecology of the arctic tundra).

Predation on arctic fox pups is often difficult to estimate considering predators may carry the carcass away from the den (as did the raven in this note). In addition, the identity of the predators often has to be inferred from indices, such as feathers, left at the den or from the type of wound inflicted (Garrott and Eberhardt 1982). Automated cameras triggered by movements have become more sophisticated, reliable, flexible, cost-effective and easy to deploy in recent years (Mccallum 2013). The continuous monitoring of all active dens using cameras every summer thus considerably maximizes the probability of observing rare predation events on canid pups. Along with the clear identification of the predator, automated cameras can record the timing, duration and behaviors during the event, providing valuable information on species interactions.

Ravens are opportunistic predators and scavengers. In the Arctic, they feed mostly on small rodents and complement their diet with scavenged items, such as carrion left by larger predators (Temple 1974). They can occasionally prey on animals larger than

them (a raven weighs 900-1,700 g, Johnston and Williamson 1960), such as ringed seal neonates (*Phoca hispida*) (Lydersen and Smith 1989) or adult hares (*Lepus* spp.) (Kumlien 1879; Otto 1998). The very low lemming densities of the summer 2013 may have increased foraging time of arctic foxes, and thus decreased investment of parents in pup defence (Strand et al. 2000). This may explain why the male was absent from the den during the predation event, and why the female did not stay although she knew ravens were around. Low lemming abundance may also have led hungry pups to emerge from the den at a more vulnerable stage than if they had been well fed. Arctic fox pups emerging at smaller body size may indeed be more vulnerable to avian predation (Meijer et al. 2011). Body mass of pups captured in our study area ($n = 265$) ranged from 340-2,900 g (mean: $1,312 \text{ g} \pm 447 \text{ g SD}$) and although we could not weigh those involved here, they were no doubt at the very low end of this body mass gradient. We have many pictures from other dens with ravens observing bigger pups without attacking them, confirming that pups have a restricted period of vulnerability. Finally, it is possible that low lemming densities have stimulated ravens to look for alternative prey, increasing the probability that they attacked fox pups.

In Sweden, arctic fox females breeding for the first time suffered higher pup predation by golden eagles than experienced ones (Meijer et al. 2011). In our case, the female was a third-time breeder at this den, so the lack of experience of the mother cannot explain the predation event. The male was however a first-time breeder at this den. In arctic foxes, the respective role of the parents in antipredatory behavior is unknown. Both parents attend the litter and guard the den, although males may spend less time at the den compared to females (Strand et al. 2000; Cameron et al. 2011). While males may allocate less time at the den, they may however be more efficient at deterring predators. For example, males have been observed aggressively defending pups against red foxes whereas females vocally warned but appeared to avoid direct contact (Frafjord et al. 1989; Rodnikova et al. 2011). The complete absence of the male during the predation by ravens may thus have contributed to their success.

In our study area, ravens have previously been observed raiding fox food caches (Careau et al. 2007a). In our observation, the raven was observed taking a goose egg on the den, an item that was most probably brought there by the foxes, before attempting to kill the first pup. This suggests that the raven may have initially come to get eggs and then noticed the pups on the den. The raven appeared to decrease observation time before killing pups. The bird seemed uncomfortable with the first pup, as shown by its frequent vertical leaps backwards, a “jumping-jack” maneuver which is typical of ravens encountering novel food items (Heinrich 1988, 1995). No leaping occurred with the other pups, which may indicate that the bird learned to recognize the pups as potential food or that it had determined that they were harmless at that size. The second raven, which also observed and leaped but without killing pups, remained close to the other bird, suggesting they may be a pair. Ravens quickly develop new feeding habits and foraging techniques (Heinrich 1995; White 2005; Careau et al. 2007a), thus it is important to report this type of rare behavior and monitor its potential spread in the population through social learning (Fritz and Kotrschal 1999; Schwab et al. 2008). In a context of rapid environmental changes, monitoring unusual predatory events such as the one observed here may help to understand the origin of new feeding habits. We have assumed that raven A and raven B could be identified from their apparently distinct behavioral types. However, without clear morphological differences nor any individual marking, uncertainty exists about interindividual variability in raven behavior identification, and the above discussion about raven behavior must be taken with care.

As a result of raven predation, the breeding pair failed their reproduction that summer. Only three fox litters (including the one where the predation event occurred) were recorded in the study area the same year. For comparison, up to 30 litters can be counted in our study area during a high lemming density year (D. Berteaux, unpublished data). Apart from the litter that was predated, the two others produced 12 pups, of which seven were tagged and two were resighted as breeders the next year. Ravens thus

caused the failure of 33 % of the litters (1/3) and predated 25 % of the pups (4/16) produced in the study area that summer. Even if our observation suggests an isolated event, the good survival of the few tagged pups may suggest that the impact of this behavior could be important during low lemming years.

Predation on pups adds to other antagonistic interactions reported between arctic foxes and ravens, namely competition for food and cache raiding (Bêty et al. 2002; Careau et al. 2007a). Ravens are not abundant on Bylot Island (Lepage et al. 1998), but the impact of these interactions may require further investigation. Overall, despite its relatively limited number of species, the Arctic tundra predator guild displays complex interactions, including different levels of direct and indirect competition, kleptoparasitism, adult and juvenile predation (Frafjord et al. 1989; Bêty et al. 2001; Pamperin et al. 2006; Stempniewicz and Iliszko 2010; Killengreen et al. 2012). Establishing a complete network of all species interactions is important for ecological modelling and allows a better understanding of ecosystem functioning.

Acknowledgements

We thank the many field workers who collected data on Bylot Island. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs Program, Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (FRQNT), Kenneth M Molson Foundation, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Ecosystem Initiative (Environment Canada), Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), *NSERC CREATE training program in northern environmental sciences* EnviroNorth, Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada Agency and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada).

Supporting information

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Appendix K. Full picture sequence of the predation event

CHAPITRE V : CONCLUSION

5.1 Importance et originalité du projet

Au cours des quatre chapitres de cette thèse, nous avons exploré les facteurs biotiques et abiotiques affectant les principaux paramètres démographiques et donc responsables de la dynamique de population d'un prédateur clé de son écosystème, le renard arctique.

Bien qu'il existe de nombreuses études sur les oiseaux, les plantes et les grands herbivores, ce doctorat vient substantiellement compléter les connaissances sur la démographie d'un groupe d'espèces, les mammifères carnivores, pour lequel de réelles lacunes existent. Au sein même de ce groupe, les études sur des populations sauvages et sur les facteurs responsables du maintien de ces populations sont actuellement en plein essor, notamment par le développement de nouvelles méthodes de suivi et d'analyses (modèles multi-événements, suivi satellitaire, captures photographiques, etc.). Ce doctorat s'inscrit intégralement dans la lignée de ce récent développement. De plus, le renard arctique est l'un des principaux prédateurs de l'Arctique, un des biomes les plus à risque dans le contexte des changements climatiques en cours. Le renard arctique lui-même fait partie des 10 espèces sentinelles de l'impact des changements climatiques choisies par l'Union International pour la Conservation de la Nature (IUCN) (Foden et Stuart 2009), ce qui ajoute à la pertinence de ce doctorat.

Les paramètres démographiques d'une population ou d'une espèce sont généralement associés à des classes d'âge. Les analyses de viabilités et de dynamiques de populations sont associées au cycle de vie de l'espèce étudiée. Chez de nombreux mammifères, les paramètres démographiques sont construits sur la base de l'âge alors qu'ils peuvent être relatifs à la taille ou au stade de développement chez d'autres organismes (plantes, insectes, etc.). L'âge est donc une information clé en démographie (Caswell 2009;

Caswell 2012; Caswell et Salguero-Gómez 2013). Cependant, étant donné que les méthodes actuelles pour l'estimer apparaissent généralement invasives (extraction de dents, Christensen-Dalsgaard et al. 2009), il nous a d'abord paru indispensable de trouver une méthode peu invasive et assez simple pour estimer, directement sur le terrain, l'âge de nos individus adultes capturés vivants. Ce fut la problématique et l'objectif du chapitre un. Ce premier volet du doctorat fut donc méthodologique, permettant d'apporter un outil d'estimation de l'âge de carnivores sauvages. Pour cela, nous avons dans un premier temps, prélevé des dents sur des crânes d'individus morts, puis les avons envoyées pour analyses de lignes de cément, ce qui a permis d'obtenir des âges précis. Dans un second temps, cinq observateurs ont évalué l'usure de la dentition de 205 renards à partir de photographies et d'un barème. Finalement, nous avons construit un modèle de l'âge en fonction de l'usure de la dentition.

Afin de comprendre les mécanismes et les facteurs qui influencent les populations de prédateurs, il fut ensuite logique de s'interroger sur l'impact de l'abondance des proies sur la survie et la reproduction des individus de la population. Le réseau trophique plutôt simple de notre zone d'étude apparaissait pertinent pour répondre à ces interrogations. De plus, la présence et le suivi des populations des deux proies principales du renard arctique, les lemmings et les grandes oies des neiges, nous ont idéalement permis de tester l'impact de la variabilité spatiale (colonie d'oie), mais aussi temporelle (lemming) des ressources. Les facteurs biotiques influençant les populations de renards arctiques ont donc été traitées dans le deuxième chapitre de la thèse.

Dans ce second chapitre, plus complexe méthodologiquement, la catégorisation des individus comme ayant accès ou non à la colonie de grandes oies des neiges a demandé l'analyse de données spatiales. De plus, l'analyse des données de capture-marquage-recapture est de type multi-événements. Cette technique assez récente et de plus en plus utilisée permet la combinaison de nombreuses sources d'informations, mais également

de traiter des statuts incertains. Combinées à ce type d'analyse, nous avons utilisé de fausses occasions, soit des fausses sessions de captures afin d'intégrer indépendamment les informations obtenues par les appareils photographiques automatiques. Cette méthode nous a permis d'identifier des facteurs affectant les probabilités de capture, ce qui est important pour optimiser les méthodes de suivi et d'échantillonnage, et permet la modélisation d'hétérogénéités connues sur les probabilités de capture dans les modèles de capture-marquage-recapture.

Pour compléter le second chapitre et mieux comprendre les facteurs responsables de la variabilité de la survie adulte du renard arctique, l'effet des facteurs abiotiques sur la survie a été étudié dans un troisième chapitre. En effet, le caractère extrême des conditions météorologiques dans l'Arctique et la forte vulnérabilité aux changements climatiques de ce biome justifient l'étude des impacts des conditions environnementales sur notre prédateur modèle. Les données utilisées dans les analyses du troisième chapitre proviennent de colliers émetteurs satellitaires. Elles ont été exploitées à l'aide de modèles appelés « known-fate » (ou « statut connu » en français). Ces modèles sont de plus en plus utilisés à cause de l'essor des suivis populationnels à l'aide d'émetteurs satellitaires. Les modèles « known-fate » nous ont ainsi permis de réduire le nombre de paramètres à estimer et donc d'améliorer la précision des estimations de survie. De plus, nous avons utilisé les données issues des suivis satellitaires pour estimer des survies mensuelles et nous interroger sur la saisonnalité de la mortalité chez un carnivore.

Finalement, nous avons étendu notre analyse à l'étude de la survie et des causes de mortalité chez les jeunes renards arctiques avec la description inédite d'une cause de mortalité chez ces individus jusqu'alors non répertoriée. En effet, la prédation des renardeaux par les grands corbeaux n'avait jamais été observée. Le quatrième chapitre, comme le précédent, est fondé sur l'exploitation d'informations provenant de nouvelles techniques de suivi de populations qui sont en utilisation croissante, soit les appareils

photographiques automatiques. Ces outils sont notamment utilisés pour estimer des densités et abondances de nombreuses espèces (Kelly et al. 2008; Rovero et Marshall 2009; Sarmiento et al. 2009; Weingarth et al. 2012). Ainsi, un à deux appareils ont été installés depuis 2007 sur les tanières présentant le plus de signes d'activité. Ces appareils ont été en fonction chaque année, de mai à août et nous ont permis de détecter une source de prédation sur les renards jusqu'alors jamais rapportée. Comme plus de deux millions de photographies qui ont dû être examinées avant d'effectuer la découverte que nous décrivons, les techniques de suivi photographique constituent certes un apport important pour le suivi de populations, mais elles nécessitent un travail de traitement considérable.

5.2 Résultats saillants

L'objectif du premier chapitre étant de développer une méthode d'estimation de l'âge de carnivores sauvages sur le terrain, nous avons adapté et combiné des méthodes d'analyse de l'usure de la dentition et de comptage de lignes de ciments dans les dents. Pour éviter de prélever d'arracher une dent aux renards capturés, nous avons uniquement compté les lignes de ciment sur des individus décédés. Ainsi, notre méthode s'est révélée relativement non invasive, ne nécessitant que la manipulation d'individus pour prendre des photographies dentaires et le retrait de dents sur des crânes trouvés dans la toundra. L'évaluation de l'usure de la dentition ayant été réalisée deux fois par plusieurs observateurs, nous avons pu montrer que cette méthode est hautement répétable. Enfin, la précision du modèle construit grâce à l'indice d'usure est de 77.3% à un an près, ce qui en fait une méthode fiable et comparable à d'autres méthodes parfois plus invasives (Chevallier et al. 2017). Ce chapitre permet d'estimer un facteur clé d'hétérogénéité individuelle et pourra être utilisé dans de futures analyses. Ainsi, dans la figure récapitulative de la démographie d'une population, ce premier chapitre de la thèse apporte des informations et méthodes correspondant à la partie « hétérogénéité individuelle » que nous avons représentée en bleu (**Fig. 5.1**).

Dans les trois chapitres suivants, nous avons évalué les effets de facteurs biotiques et abiotiques clés sur la mortalité de renards arctiques.

Le deuxième chapitre a d'abord permis de révéler la forte variabilité interannuelle de la survie adulte. Par contre, contrairement aux attentes, nos analyses ne permettent pas de conclure que la variabilité spatiale ou temporelle des ressources alimentaire en est responsable. La reproduction est néanmoins fortement dépendante de l'abondance en nourriture, que ce soit la densité de lemmings ou l'accès à la colonie d'oie. On note également l'absence d'effet du sexe ou du port d'un collier sur la reproduction ou sur la survie. De façon plus surprenante, nos résultats révèlent que les taux de survie et de reproduction des individus reproducteurs sont supérieurs à ceux des individus non reproducteurs, ce qui suggère aucun coût de la reproduction dans cette population, mais plutôt une sélection de la qualité individuelle : les « bons » individus se reproduisent davantage. Alors, les conclusions de ce chapitre sont nombreuses et apportent des connaissances sur de nombreux aspects de la démographie des populations de carnivores sauvages. Elles apparaissent en vert dans la **figure 5.1**.

Dans ce second chapitre, les facteurs biotiques seuls ne permettaient donc pas d'expliquer les variations des taux de survie. Nous avons donc voulu dans le troisième chapitre poursuivre nos recherches en nous intéressant à l'impact des facteurs abiotiques, particulièrement les conditions météorologiques. Ainsi, des conditions extrêmes pourraient nuire à la survie des renards, soit par l'augmentation des coûts énergétiques, par la réduction de l'accès aux ressources, ou par les deux. Pour cela nous avons utilisé des données uniques obtenues grâce à des colliers satellitaires. D'après nos résultats, les évènements de mortalité chez le renard arctique ne sont pas hétérogènes sur l'année, ils ne meurent pas plus souvent durant la saison hivernale. Pourtant, les évènements de froids extrêmes semblent affecter la survie mensuelle des renards arctiques étudiés. La disponibilité et l'accessibilité des proies n'apparaissent pas comme des facteurs diminuant la survie. Nos résultats confirment que ce

mammifère apparaît bien adapté à son environnement, mais peuvent traduire également les difficultés à étudier les liens entre la démographie et les facteurs abiotiques. Néanmoins, poursuivre les recherches afin de comprendre ces liens reste pertinent car les changements globaux actuels pourraient contredire nos résultats dans les années qui viennent. Dans la **figure 5.1**, rassemblant l'ensemble des facteurs clés responsables de la dynamique de la population, le troisième chapitre apporte des informations sur l'impact des conditions environnementales sur la survie des individus et apparaît en jaune autour des parties de la figure auxquelles il se rapporte.

Ces chapitres (deux et trois), qui traitent des facteurs biotiques et abiotiques influençant la survie des renards arctiques, confirment que la compréhension des causes de mortalité naturelle des espèces animales reste un défi majeur pour les écologistes.

Après nous être intéressés aux adultes, nous avons porté notre attention dans le dernier chapitre sur les causes de mortalité chez les jeunes. Ainsi, le suivi par appareils photographiques durant l'entièreté de la période de reproduction nous a permis d'identifier une nouvelle source de mortalité chez les renardeaux. Celle-ci soulève des interrogations quant au caractère novateur de ce comportement d'alimentation chez les corbeaux, ainsi que sur sa possible propagation dans la population. Cet événement de prédation d'une courte durée (2,5 heures seulement), a entraîné la mort de quatre jeunes et l'échec de la reproduction d'un couple. L'impact d'un tel comportement sur la démographie de la population pourrait être important lors de creux de lemmings, faisant des renardeaux une proie alternative recherchée par les corbeaux. Ce chapitre nous informe de nouvelles sources de prédateurs comme causes de mortalité des renardeaux, ce que nous avons représenté en rouge dans la **figure 5.1**.

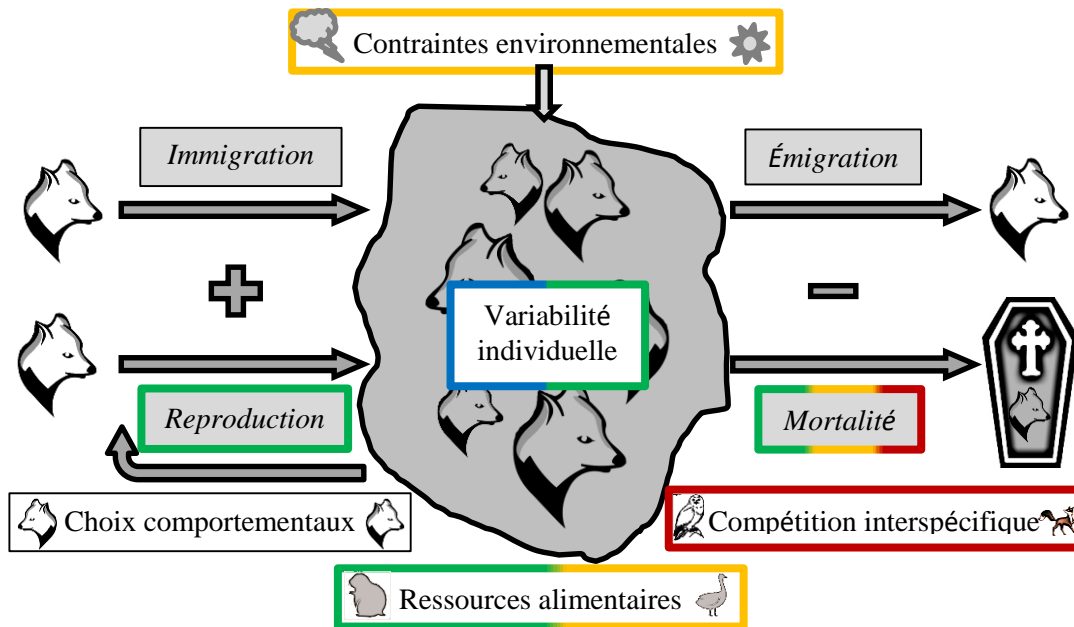


Figure 5.1 Représentation simplifiée de la démographie et dynamique d'une population. Les principaux paramètres démographiques apparaissent en gris et les facteurs d'influence les plus importants en blanc. Chacun des chapitres de ce doctorat se rapportant à un ou plusieurs volets de la démographie. Les contours des textes encadrés sont en bleu, vert, jaune ou rouge pour les aspects abordés dans les chapitres 1 à 4, respectivement.

La **figure 5.1** montre bien qu'au cours de ce doctorat nous avons travaillé sur de nombreux facteurs et aspects importants de la démographie d'une population. Néanmoins, comme il apparaît dans les sections suivantes, certaines améliorations et études complémentaires sont envisageables et avec elles, de nouvelles perspectives apparaissent.

5.3 Les limites de cette thèse

Comme dans de nombreuses études dont le modèle est une espèce rare ou difficilement accessible à cause de son milieu de vie, une importante limite du premier chapitre résulte dans la taille de la base de données. Ainsi, avec davantage de crânes d'âge connu, il aurait sûrement été possible d'identifier plus clairement les patrons d'usure et d'améliorer nos modèles d'estimation de l'âge. Aussi, l'usure de la dentition est

susceptible de varier d'une année à l'autre. En effet, la diète d'un individu a un impact sur cette usure, et le régime alimentaire des renards arctiques n'est pas constant d'une année à l'autre (à cause de la densité de lemming qui est cyclique) et d'un secteur à l'autre de la zone d'étude (à cause de la colonie d'oie qui est concentrée dans une petite partie de la zone d'étude).

Dans le deuxième chapitre, il est à noter que même si nous avons eu accès à des données de grande qualité et que nous avons eu l'opportunité d'utiliser des données sur les deux proies principales de notre espèce cible, notre inventaire des sources de nourriture est incomplet. Nous avons ainsi quantifié la disponibilité des proies terrestres bien que les renards arctiques chassent aussi sur la banquise, notamment durant l'hiver et d'autant plus lors d'années de faible abondance de lemmings et lorsque leur tanière est située loin de la colonie d'oie. Alors, les individus pourraient n'apparaître que peu affectés par des ressources terrestres faibles seulement parce qu'ils compensent le manque par d'autres types de nourriture. Aussi, parmi les autres causes de mortalité, nous n'avons étudié ici ni les effets de densité de population, ni les maladies, ni la mortalité par trappage ou prédation. Tous ces points mériteraient d'être inclus dans de futures études. De plus, même si nous effectuons un suivi intensif depuis maintenant plus de dix ans, il est à noter que les mammifères carnivores fuient souvent les humains, sont ainsi difficilement capturables et observables, et que la logistique de la recherche dans l'Arctique peut être contraignante et limitante.

Le troisième chapitre fut un réel défi et la source de nombreuses réflexions. De nombreuses limites sont apparues lors de la réalisation de cette étude. Ainsi, malgré le caractère exceptionnel des données satellitaires obtenues sur des dizaines de carnivores sauvages en milieu arctique sur presque dix années, les limites de nos analyses de survie mensuelle ont rapidement été atteintes. Certains modèles ne convergent pas et nous limitent dans la complexité des modèles testés. Aussi, les covariables climatiques et météorologiques utilisées sont critiquables de par le fait qu'elles ne proviennent que

d'une partie de l'île et qu'elles ont été complétées à l'aide de méthodes de réanalyses. De plus, nous avons utilisé des proxys censés traduire la formation de couches de neige dure formées par le vent, limitant l'accès aux ressources pour les renards arctiques. Pourtant, nous n'étions pas présents sur place durant l'hiver pour confirmer la formation de ces couches de neige. Alors, malgré la formation théorique de ces couches causés par les conditions météorologiques mesurées et réanalysées, nous ne sommes pas en mesure de prouver leur présence et leur importance.

Nous rapportons dans le dernier chapitre de cette thèse un comportement de prédation jusqu'alors non observé. Les limites de ce chapitre proviennent davantage des questions que cette observation soulève plus que des méthodes. En effet, même si nous supposons que ce comportement pourrait être nouveau, nous ne pouvons le confirmer. De plus, les conclusions quant à l'impact d'un tel comportement sur la dynamique de la population sont à confirmer. Il nous faudrait alors analyser les survies juvéniles de la population pour juger de l'importance de ces événements de prédatons, ainsi que poursuivre l'observation intensive aux tanières pour surveiller une potentielle propagation de ce comportement. Ce chapitre génère de nombreuses questions et perspectives de recherche.

5.4 Les perspectives de cette thèse

5.4.1 L'âge des individus d'une population

Comme mentionné précédemment, l'âge des individus est un facteur essentiel de la dynamique des populations. En effet, des changements biologiques dépendants de l'âge peuvent affecter l'évolution des traits d'histoire de vie et donc leurs influences respectives sur la dynamique de population (Vindenes et Langangen 2015; Hamel et al. 2017), et ce notamment par des effets de sénescence, qui correspondent à un déclin des fonctions physiologique et cellulaires avec l'âge (Medawar 1952). Ainsi, les probabilités de se reproduire ont parfois tendance à diminuer avec l'âge (Nussey et al. 2013). Aussi, les impacts de l'environnement sur les individus peuvent parfois

dépendre de l'âge (Nussey et al. 2007a). Ici, nous avons élaboré une méthode peu invasive pour estimer ce paramètre dans le premier chapitre. Il serait alors pertinent de s'interroger sur l'importance de l'âge chez le renard arctique. C'est une espèce peu longévive, pourtant nous avons vu dans le deuxième chapitre que la qualité individuelle semblait importante pour la reproduction et qu'il n'apparaissait pas y avoir de coûts associés à la reproduction. Alors, l'expérience des individus, souvent corrélée à l'âge, devrait être en mesure d'expliquer en partie le succès reproducteur des individus (Meijer et al. 2011). Aussi, la sénescence chez les individus est souvent associée à une survie et un succès de reproduction qui diminuent une fois que les individus ont atteint un âge avancé (Beauplet et al. 2006). Il serait pertinent de se questionner sur les effets de la sénescence chez cette espèce à courte durée de vie. Car même si la durée de vie moyenne est courte, la qualité individuelle semble importante et certains individus sont capables d'atteindre l'âge de 8 ans. Iossa et al. (Iossa et al. 2008) ont identifié des effets significatifs de la taille corporelle, mais pas de l'âge des individus sur les traits d'histoire de vie chez le renard roux. Néanmoins, Rauset et al. (2015) ont soulevé un effet des ressources disponibles sur le coût à la reproduction dépendant de l'âge chez le carcajou (*Gulo gulo*).

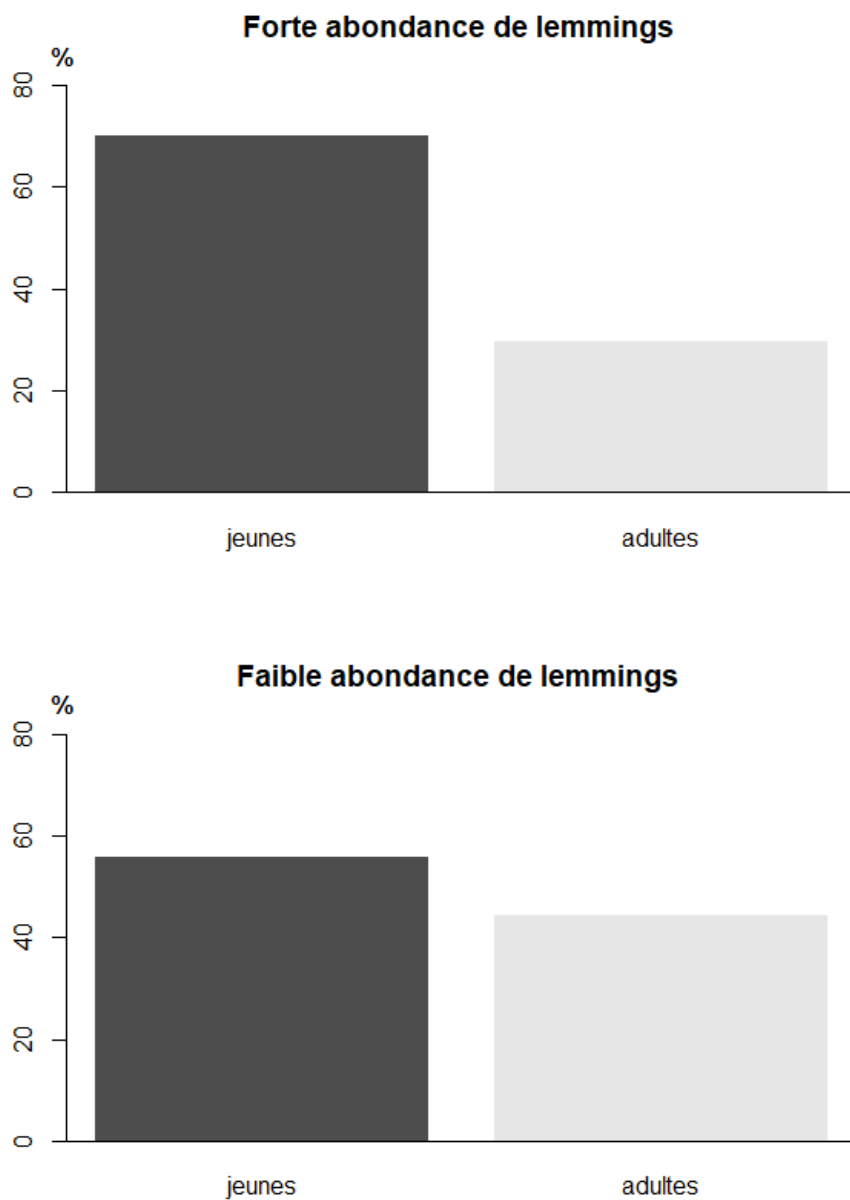


Figure 5.2 Structure d'âge simplifiée de la population de renards arctiques de l'île Bylot, Nunavut, Canada, lors d'années de fortes (haut) et faibles (bas) abondances de lemmings.

Afin d'appuyer nos propos, nous illustrons dans la **figure 5.2** la structure d'âge de la population de renard arctique de l'île Bylot à partir des informations obtenues dans le

premier chapitre. Nous avons décidé de nous concentrer sur deux classes d'âges et pendant les années de pics et de creux de densité de lemmings. On observe alors que la répartition des individus de la population dans les classes d'âge est dépendante du cycle de lemmings, ce qui est logique au vu des études précédentes. Pourtant, pour conclure sur les effets d'une telle structure d'âge sur la dynamique de population il faudrait tout d'abord étudier la survie des jeunes. Est-elle différente selon l'abondance de lemmings? De nouvelles méthodes analytiques pourraient nous permettre d'effectuer davantage d'analyses de survie en prenant en compte l'âge des individus malgré une incertitude dans son assignation (Gervasi et al. 2017).

5.4.2 La survie des jeunes

Des études ont déjà rapporté que la survie des jeunes est une des causes principales de la fluctuation dans la taille d'une population de renards arctiques (Hiruki et Stirling 1989; Angerbjörn et al. 1999; Audet et al. 2002). Compte tenu du fait que les jeunes se dispersent beaucoup et que leur taux de survie est généralement considéré faible, il est difficile d'estimer par capture marquage recapture leur survie durant la première année. En effet, malgré le marquage de dizaines de jeunes par année, nous n'en ré-observons qu'un très petit nombre. En guise d'exploration, nous avons estimé à partir de nos données les taux de survie des jeunes renards arctiques de l'île Bylot en fonction des densités de lemmings, hautes ou basses aux temps t ou $t + 1$, c'est-à-dire durant l'été de naissance ou l'été suivant. Il apparaît alors que la densité de lemmings n'influence pas la survie lors de la première année (survie estimée à 0,07 à la fois pour des densités de lemming haute et basse). Ces résultats sont comparables aux estimations obtenues dans d'autres populations (Tannerfeldt et al. 1994b; Meijer et al. 2008). Aussi, les lemmings pourraient apporter un avantage de type « cohorte » aux individus nés lors d'un pic d'abondance. Un effet cohorte décrit « un phénomène dans lequel les cohortes d'une population diffèrent les unes des autres par rapport à une propriété moyenne ». Un tel effet est souvent induit par les conditions environnementales du début de vie (Lindström 1999; Lindström et al. 2002; Pacoureau et al. 2017).

5.4.3 La condition corporelle

Dans notre cas, nous supposons que les individus nés lors d'un pic auront une survie et potentiellement une reproduction supérieures à celles des individus nés lors d'un creux, potentiellement grâce à une meilleure condition corporelle. Pour tester de tels effets, ainsi que poursuivre l'étude de l'impact des ressources sur la dynamique de population, il serait intéressant d'effectuer un suivi expérimental sur le long terme. Une telle expérience consisterait à effectuer du nourrissage d'adultes et à observer leurs probabilités de survie, mais aussi du nourrissage de familles (adultes et jeunes) et suivre leurs probabilités de survie et de reproduction ultérieures. De plus, il serait particulièrement pertinent de construire un indice de condition corporelle fiable afin de confirmer ces hypothèses et identifier les mécanismes en jeu. Déjà, nous pouvons nous intéresser au rapport poids/taille du pied, mais dans l'idéal il faudrait le valider à l'aide de mesures plus directement reliées à la condition. Nos pré-analyses suggèrent un rapport supérieur lors de recaptures par rapport à la première capture (différence de 3.5%, $p < 0,005$, $n = 76$), ce qui traduirait une augmentation de la condition avec l'âge. Néanmoins, ce rapport diminue chez certains individus, peut être en lien avec un effet de sénescence ou des conditions particulières. Finalement, la condition n'apparaît pas constante et semble offrir une avenue pour explorer les impacts de l'environnement sur la physiologie et l'écologie de l'espèce. Par exemple, Iossa et al. (Iossa et al. 2008) ont découvert que la taille corporelle avait un effet significatif sur les traits d'histoire de vie et la taille du territoire chez le renard roux.

5.4.4 Les analyses de viabilité de populations

L'estimation des paramètres démographiques d'une population permet de développer des projections matricielles qui ont pour but d'explorer les changements probables, à moyen ou long terme, de la taille de la population par l'estimation du taux de croissance. De plus, l'estimation des paramètres démographiques met en lumière les facteurs clés de la régulation de la population (Caswell 2001). Estimer et étudier le taux

de croissance d'une population et identifier les paramètres les plus influents sur ce taux de croissance est ce qu'on appelle l'analyse de viabilité de la population (AVP ou PVA en anglais), qui permet notamment d'évaluer les risques d'extinction d'une population (Boyce 1992). Les AVP sont parfois décrites comme une combinaison de l'écologie et des statistiques permettant de regrouper de nombreuses caractéristiques des espèces et de l'environnement pour anticiper l'état d'une population (Beissinger et McCullough 2002; Sanderson 2006). Chaque AVP est spécialement conçue pour une population cible. Une des composantes majeures d'une AVP est l'analyse de modèles de populations pour quantifier l'élasticité des paramètres (survie, reproduction), soit leur contribution relative au taux de croissance de la population (Morris et Doak 2002). D'après Gaillard et Yoccoz (2003), le paramètre démographique le plus influent sur le taux de croissance de la population sera plus canalisé que les autres, c'est-à-dire la variabilité de ce paramètre sera réduite (Gibson et Wagner 2000). Les modèles matriciels supposent que les populations sont divisibles en classes d'individus (classes d'âge et de statut reproducteur) partageant les mêmes valeurs de paramètres démographiques (Caswell 2001). Ces modèles permettent de calculer le taux de croissance de la population sur la base des transitions entre les classes formant la structure du cycle de vie. Chez le renard arctique, Loison et al. (2001) ont testé l'effet de la variation temporelle du taux de reproduction sur la viabilité de populations scandinaves. Ils ont considéré dans leurs modèles plusieurs valeurs de survie possibles (0,5, 0,6 et 0,7 pour la survie juvénile et entre 0,5 et 1 pour la survie adulte), et ont conclu par une analyse de viabilité que la survie adulte était le paramètre qui influençait le plus le taux de croissance. De même, Henden et al. (2008) ont utilisé des modélisations matricielles pour calculer l'élasticité du taux de croissance d'une population de renards arctiques et ont obtenu les mêmes conclusions. Pour leur étude, ils se sont basés sur les estimations des survies maximales trouvées dans la littérature (Tannerfeldt et Angerbjörn 1996). De plus, Henden et al. (2008) ont considéré les paramètres vitaux de leur modèle matriciel dépendants de l'abondance de lemmings. Cette étude a décrit une forte sensibilité de la population de renards à l'abondance

moyenne des lemmings au cours de leur cycle, à la variabilité du cycle d'abondance, mais pas à la période de ce cycle. Enfin, Henden et al. (2010), ont développé un modèle visant à évaluer l'impact de la dynamique d'une population de renard roux sur la variation à long terme du taux de croissance d'une population de renard arctique. Il serait pertinent de reprendre ces modèles en les nourrissant avec nos analyses empiriques.

5.4.5 Les méthodes d'analyse

De nouvelles méthodes, souvent complexes et nécessitant d'importants jeux de données, ont été développées ces dernières années. Celles-ci permettent d'aller plus loin dans l'étude des populations, de leurs dynamiques et de leurs rôles au sein des écosystèmes.

- Les modèles de capture-marquage-recapture spatiale (SCR)

Cette méthode est décrite par Royle et al. (2017) comme étant la méthode permettant d'utiliser les informations spatiales de rencontres des individus. Les SCR permettent alors de tester des mécanismes et processus spatiaux en écologie comme la structure spatiale de la densité de population, la connectivité du paysage, la sélection des ressources, et ce directement à l'aide des histoires de captures individuelles obtenues par capture, observation ou à l'aide d'appareils photographiques. Ces méthodes permettent de lier l'écologie spatiale à l'écologie des populations.

- Les modèles matriciels d'hyperétats (« Hyperstate Matrix Models »)

D'après Roth et Caswell (2016), les modèles démographiques matriciels classiques sont basés sur le principe de mouvement d'individus entre des états comme la taille, l'âge, les conditions physiologiques, etc.. Ces modèles n'utilisant qu'un état par individu, ils limitent notre compréhension de la complexité des interactions entre ces états qui affectent la dynamique de population. Alors, les modèles matriciels

d'hyperétats permettraient de classer les individus par autant de caractéristiques qu'on le souhaite et ainsi d'étudier les effets combinés de différents états.

- Les modèles de projection intégrale (« integral projection model»)

Les modèles matriciels sont souvent utilisés par les écologistes afin d'étudier comment les variations des performances individuelles (survie et reproduction) influencent les populations et l'évolution des traits d'histoire de vie (Rees et al. 2014). Bien que les traits structurants varient de façon continue (taille corporelle, etc), ces modèles divisent les populations en classes (Ellner et Rees 2006). Pour éviter les biais potentiels causés par cette classification arbitraire, nous pouvons utiliser les modèles de projection intégrale. Ceux-ci évitent les classes discrètes et facilitent une modélisation basée sur des relations continues entre états individuels et performances démographiques (Mark et Ellner 2009). Ainsi, d'après Smallegange et al. (2017), les modèles de projection intégrale (IPM) fournissent une approche puissante pour examiner les changements écologiques et évolutifs rapides des caractéristiques d'histoires de vie et des dynamiques de populations.

5.4.6 Autres perspectives

De nombreux autres aspects affectant la démographie et la dynamique des populations de carnivores sauvages pourraient être étudiés. Ainsi, il est souvent rapporté que l'abondance des populations est régulée par des processus qui dépendent de la densité. En effet, la dépendance à la densité est l'un des facteurs rapportés dans le cas des renards nains de San Joaquin (Dennis et Otten 2000), mais aussi dans des populations non cycliques de renards arctiques dans lesquelles les indices de changement de la population étudiée sont apparus négativement corrélés à l'indice de la population de l'année précédente (Pálsson et al. 2016). Une fois la taille de population estimée, il pourrait être pertinent de s'intéresser à son impact sur la dynamique de notre population.

Les facteurs génétiques comme les corrélations entre valeurs sélectives et hétérozygotie pourraient être le sujet de futures recherches et sont présentés par Chapman et al. (2009) comme les relations entre la diversité génétique individuelle et les mesures individuelles d'histoire de vie, des traits morphologiques et des traits physiologiques (Chapman et al. 2009). Ces caractéristiques pourraient être étudiées à l'aide de l'ensemble des prélèvements biologiques que l'on effectue sur le terrain (sang, poils d'été et d'hiver, fèces).

5.5 Évolution darwinnienne et variabilité des traits d'histoire de vie

Comme nous l'avons vu dans cette thèse, les variabilités temporelles de l'environnement peuvent modifier les paramètres démographiques comme la survie et la reproduction, ce qui mènerait éventuellement à une évolution des stratégies de traits d'histoire de vie qui différeraient alors de ceux présents dans un environnement constant (Orzack et Tuljapurkar 2001; Metcalf et Koons 2007). D'après les théories de démographie évolutive parfaitement résumées dans Koons et al.(2009), il est prédit qu'une variabilité autour de la moyenne de la valeur sélective sur du court terme pourrait entraîner une diminution à long terme de cette valeur sélective (Lewontin et Cohen 1969; Tuljapurkar 1982). Ainsi, la sélection naturelle devrait favoriser les paramètres démographiques hautement résistants (stables) aux variations temporelles de l'environnement (Gillespie 1977). Koons et al. (2009) définissent alors la « labilité démographique » comme la sélection de paramètres démographiques fluctuant librement avec les conditions environnementales, incluant les réponses phénotypiques (Kussell et Leibler 2005). D'un point de vue évolutionniste, étudier un grand nombre de taxons différents aiderait à comprendre l'évolution des traits d'histoire de vie vers la stabilité ou labilité démographique. Alors, les études à long terme et expérimentations permettront de construire des modèles pour analyser les relations entre environnement, physiologie, comportement et démographie.

De plus, il est estimé que les changements globaux causeront à la fois des changements de la moyenne, mais aussi de la variance des conditions environnementales (Salinger 2005). Les taux de ces changements pourraient influencer la capacité d'une espèce à s'adapter aux changements globaux (Koons et al. 2009). De ce fait, étudier les relations entre démographie et conditions environnementales aura des applications certaines en biologie de la conservation, car face aux changements climatiques, les organismes à stratégie d'histoire de vie intermédiaire ne pourront ni tirer profit (labilité), ni endurer (stabilité) une augmentation de la stochasticité environnementale, et devraient souffrir davantage de cet aspect des changements climatiques. Néanmoins, avant de faire des prédictions sur les réponses des espèces à l'augmentation de la stochasticité environnementale, nous devons identifier les mécanismes qui façonnent la démographie, et comment ils répondent aux différentes sources de variation de l'environnement (température, précipitation, compétiteur, ressources, etc.) (Nussey et al. 2007b).

APPENDICE A : MULTI-EVENT MATRICES

The transition probabilities correspond to the probabilities of surviving (s) and of breeding (b) between time t and $t+1$. The events probabilities correspond to the probabilities of being encountered alive (p) and truly identified as a breeder/non-breeder (d), or of being recovered dead (r). Arctic fox states considered are Alive and Breeding (AB), Alive and Non-Breeding (ANB), Newly Dead (ND) and Dead (D). The Newly Dead state is introduced to allow the recovery of individuals only in the year of death. The state Dead is for foxes that died during an earlier interval and are thus no longer available for recoveries. Intermediate state considered in the two step events probabilities analysis are Not-Encountered (NE), Encountered Breeder (EB), Encountered Non-Breeder (ENB) or Recovered (R). The capture events included individuals encountered and identified as a non-breeder (1), a breeder (2) or uncertain (3). Foxes could also be recovered dead (4) or not encountered (0).

Transitions in 2 steps

Step 1: Survival

	AB	ANB	ND	D
AB	s	0	$1-s$	0
ANB	0	s'	$1-s'$	0
ND	0	0	0	1
D	0	0	0	1

Step 2: Reproduction

	AB	ANB	ND	D
AB	b	$1-b$	0	0
ANB	b'	$1-b'$	0	0
ND	0	0	1	0
D	0	0	0	1

2 steps combined matrix

	AB	ANB	ND	D
AB	sb	$s(1-b)$	$1-s$	0
ANB	$s'b'$	$s'(1-b')$	$1-s'$	0
ND	0	0	0	1
D	0	0	0	1

Events in 2 steps

Recapture

	NE	EB	ENB	R
AB	$1-p$	p	0	0
ANB	$1-p'$	0	p'	0
ND	$1-r$	0	0	r
D	1	0	0	0

Uncertainty

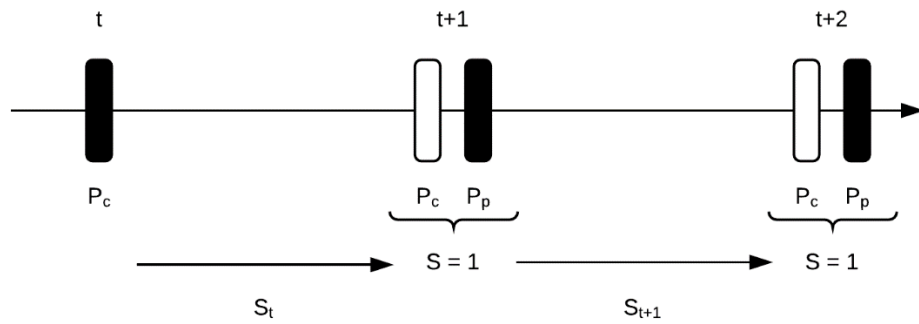
	0	1	2	3	4
NE	1	0	0	0	0
EB	0	0	d	$1-d$	0
ENB	0	d'	0	$1-d'$	0
R	0	0	0	0	1

2 steps combined matrix

	0	1	2	3	4
AB	$1-p$	0	pd	$p(1-d)$	0
ANB	$1-p'$	$p'd'$	0	$p'(1-d')$	0
ND	$1-r$	0	0	0	r
D	1	0	0	0	0

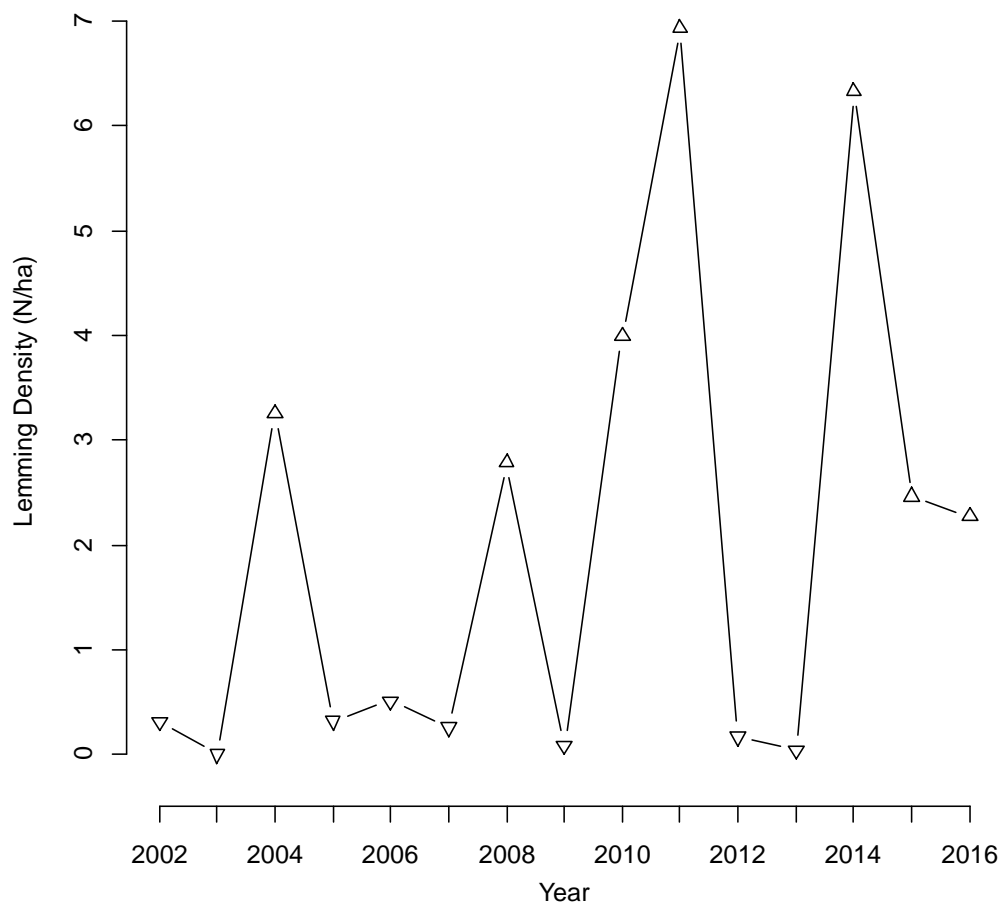
APPENDICE B : TIME INTERVAL DESIGN DIAGRAM

White box represents dummy occasions for which transition probabilities to the next interval are fixed to 1 for survival and breeding. Each box represents an encounter occasion, respectively to be captured alive (p_c) or resighted (p_p), either directly or through cameras.



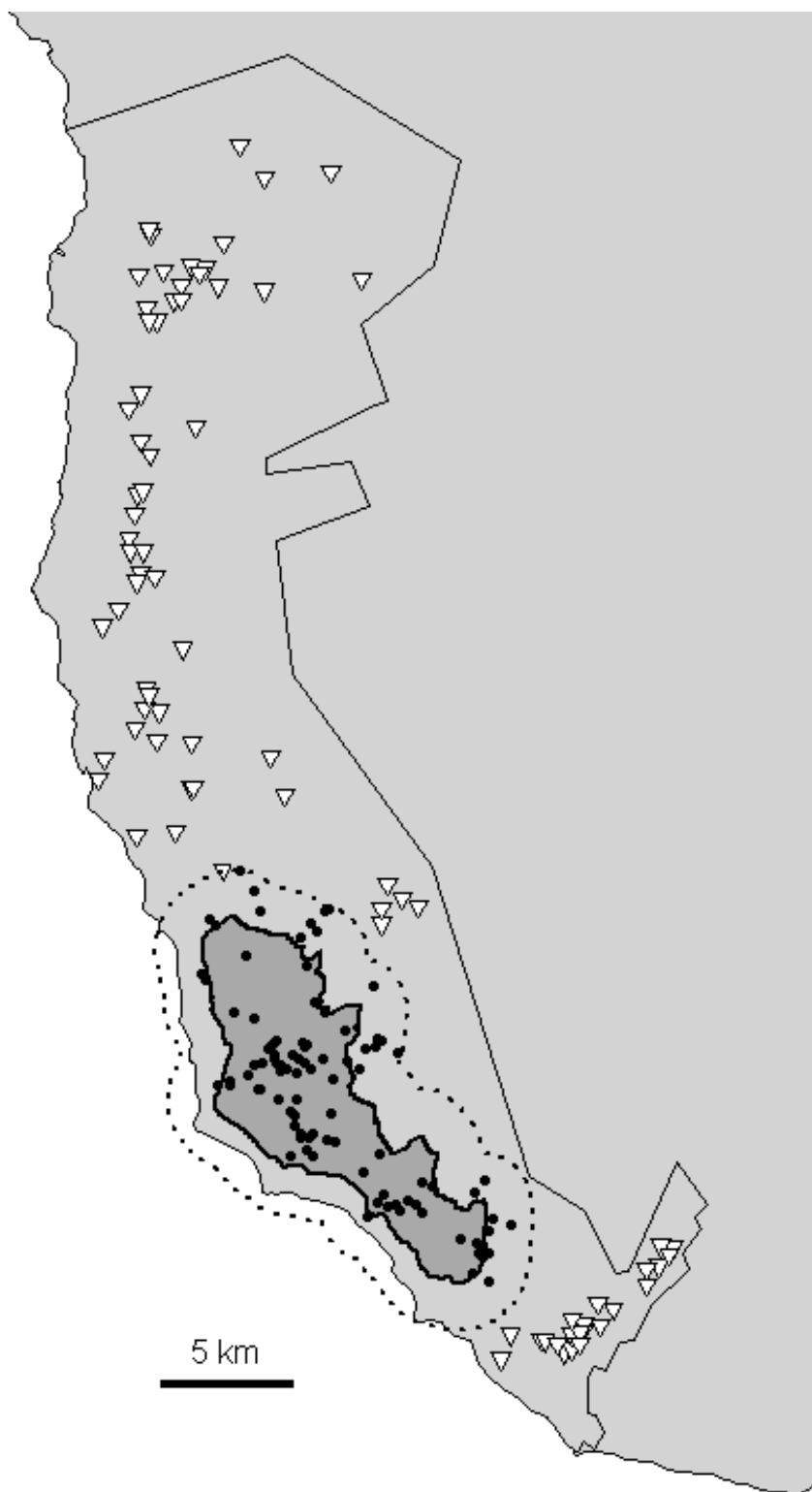
APPENDICE C : LEMMING DENSITY ON BYLOT ISLAND

Lemming density on Bylot Island, Nunavut Canada, between 2002 and 2016 from Fauteux et al. 2015 and D. Fauteux unpublished data. Down and up triangles represent respectively the low and high phase of the lemming cycle.



APPENDICE D : ARCTIC FOX WITH OR WITHOUT ACCESS TO THE GOOSE COLONY

Mean location of encounter sites of arctic Foxes in our study area (black solid line) on Bylot Island, Nunavut, Canada, identified as inside (circle) or outside (triangle) the average extent of the goose colony (dark grey area) plus a 1.75 km buffer (dashed line) (1.75 km is approximately half the radius of an arctic fox home range (Rioux *et al.* in press)). The average extent of the goose colony was evaluated by overlapping the colony polygons (2007-2015) as rasters with value of 1 assigned for each cell (100×100m). The resulting area shows the entire area used by geese over the years, with the highest-value cells corresponding to the most consistently used area. We traced the contour formed by cells of value 6 rather than 9 to avoid a fragmented goose colony.



APPENDICE E : MODEL DEFINITION IN E-SURGE

Model definition in E-surge of the preferred model (model 82) after selection for the effect of various factors on transition and encounter probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada (model 82).

Notation in Gemaco

Transitions Step 1
$t(2\ 4\ 6\ 8\ 10\ 12\ 14\ 16\ 18\ 20\ 22\ 24).[t(2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24)+f]+ \text{others}$
Transitions Step 2
$t(2\ 4\ 6\ 8\ 10\ 12\ 14\ 16\ 18\ 20\ 22\ 24).[i+t(2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24)*x(2)+f+g(1\ 3\ 5\ 7, 2\ 4\ 6\ 8)]+ f.t(1\ 3\ 5\ 7\ 9\ 11\ 13\ 15\ 17\ 19\ 21\ 23\ 25)$
Events
$\text{firste}+\text{nexte}.[t(3\ 5\ 7\ 9\ 11\ 13\ 15\ 17\ 19\ 21\ 23\ 25).f(1, 2)+[t(4\ 6\ 8, 10\ 12\ 14\ 16\ 18\ 20\ 22\ 24\ 26).f(1, 2)]+ f(3).t(3\ 5\ 7\ 9\ 11\ 13\ 15\ 17\ 19\ 21\ 23\ 25).g(1\ 2\ 5\ 6, 3\ 4\ 7\ 8)+\text{others}]$

Fixed values in IVFV:

At dummy occasions, we fixed to 0 probabilities of non-breeders to become breeders, to 1 all others transition probabilities and to 0 recovery probabilities.

APPENDICE F : INITIAL MODEL SELECTION

Initial model selection for the effect of various factors on encounter parameters, i.e. probabilities of live capture (p_c), resighting (p_p) and dead recoveries (r), and probability of correctly assigning the breeding status (d) of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each model, we present the number of estimable parameters (Np), the deviance and the difference in the corrected AIC with the best model (ΔAICc). For all models, survival and reproduction probabilities were state and time dependent.

Model Number	p_c	p_p	r	d	Np	Deviance	ΔAICc
21	f	f+t7	i	s	53	1991.47	0.00
15	f	f+t7	i	i	52	1993.97	0.04
11	f	f.t7	i	i	53	1993.25	1.79
20	f	f+t7	t7	i	53	1993.48	2.01
12	f	t7	i	i	51	1998.52	2.14
18	f	f+t7	co	i	54	1991.18	2.19
10	f	f	i	i	51	2001.38	5.00
19	f	f+t7	t7.co	i	56	1989.09	5.08
4	f	i	i	i	50	2007.77	8.94
5	f.t7	i	i	i	52	2003.83	9.90

f = breeding state, t7 = before/after monitoring intensification in 2007, co = presence of a collar, s = sex, i = constant.

APPENDICE G : FINAL MODEL SELECTION

Final model selection for the effect of various factors on transition and encounter probabilities of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. For each model we present and the number of estimable parameters (Np), deviance and difference in the corrected AIC with the preferred model (ΔAICc). Parameters are probabilities of survival (s), breeding (b), capture (p_c) resighting (p_p), recovery (r) and of correctly assigning the breeding status (d).

Model Number	s	b	p_c	p_p	r	d	Np	Deviance	ΔAICc
117	f+t	f+[LH+1]+goose	f	t7	co	i	25	2031.16	0.00
112	f+t	f+[LH+1]+goose	f	t7	i	i	24	2033.96	0.60
118	f+t	f+[LH+1]+goose	f	f.t7	co	i	27	2027.47	0.73
104	f+t	f+t+goose	f	t7	co	i	35	2009.41	0.74
82	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f.t7	co	i	27	2027.65	0.91
94	f+t	f+t+goose	f	f.t7	co	i	37	2005.03	0.97
93	f+t	f+t+goose	f	t7	i	i	34	2012.24	1.28
114	f+t	f+[lem+1]+goose	f	t7	co	i	25	2032.46	1.30
98	f+t	f+t+goose	f	f+t7	co	i	37	2005.56	1.49
92	f+t	f+t+goose	f	f.t7	i	i	36	2007.87	1.49
80	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f.t7	i	i	26	2030.48	1.52
86	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	co	i	27	2028.36	1.62
81	f+t	f+[lem+1]+goose	f	t7	i	i	24	2035.30	1.93
79	f+t	f+t+goose	f	f+t7	i	i	36	2008.40	2.02
108	f+t	[LH+1]+goose	f	t7	i	i	23	2037.64	2.08
66	f+t	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	26	2031.19	2.24
75	f+t+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	27	2029.00	2.26
72	t	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	25	2035.06	3.89
109	f+t	[LH+1].goose	f	t7	i	i	24	2037.50	4.14
62	f+t	f+[lem+1]	f	f+t7	i	i	25	2035.60	4.44
61	f+t	f+[LH+1]	f	f+t7	i	i	25	2036.07	4.91
77	f+t	[LH+1]	f	f+t7	i	i	24	2040.36	6.99
43	f+t	f+t	f	f+t7	i	i	35	2015.68	7.01
116	f+t+goose	f+t	f	f+t7	i	i	36	2014.07	7.69
56	t	f+t	f	f+t7	i	i	34	2020.67	9.71
113	f+[LH+1]+goose	f+[LH+1]+goose	f	t7	i	i	15	2062.53	9.74

63	f+t	[lem+1]	f	f+t7	i	i	24	2044.33	10.97
69	f+[LH+1]	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	16	2063.24	12.58
68	f+[LH+1]+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	17	2061.41	12.88
42	f+t	t	f	f+t7	i	i	34	2023.84	12.88
45	f+t	t+s	f	f+t7	i	i	35	2022.80	14.13
74	f.[LH+1]	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	17	2062.67	14.14
44	f+t	t+co	f	f+t7	i	i	35	2023.47	14.80
67	f+[lem+1]+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	17	2064.58	16.05
85	f+t	f+[lem+1]+goose	i	t7	i	i	23	2051.99	16.43
97	f+t	f+t+goose	i	t7	i	i	33	2029.86	16.62
91	f+t	f.t+goose	f	f+t7	i	i	46	2000.71	17.84
70	f+goose	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	16	2068.58	17.91
48	f+[LH+1]	f+t	f	f+t7	i	i	25	2050.31	19.15
54	f+[LH+1]+goose	f+t	f	f+t7	i	i	26	2049.07	20.12
32	f+t	f.t	f	f+t7	i	i	45	2006.22	20.96
110	[LH+1]+goose	f+[lem+1]+goose	f	t7	i	i	14	2075.99	21.08
111	[LH+1].goose	f+[lem+1]+goose	f	t7	i	i	15	2074.20	21.41
71	[LH+1]	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	15	2074.78	21.99
46	f+lem	f+t	f	f+t7	i	i	25	2053.33	22.17
49	f+[lem+1]	f+t	f	f+t7	i	i	25	2053.40	22.23
31	t	f.t	f	f+t7	i	i	44	2010.65	23.00
53	f+[lem+1]+goose	f+t	f	f+t7	i	i	26	2052.04	23.09
36	f+t	f.t+co	f	f+t7	i	i	46	2006.18	23.31
78	LH	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	15	2076.80	24.01
33	t+co	f.t	f	f+t7	i	i	45	2009.91	24.65
58	f	f+t	f	f+t7	i	i	24	2058.67	25.31
34	t+s	f.t	f	f+t7	i	i	45	2010.60	25.34
21	f.t	f.t	f	f+t7	i	s	53	1991.47	25.63
15	f.t	f.t	f	f+t7	i	i	52	1993.97	25.67
51	f+goose	f+t	f	f+t7	i	i	25	2057.24	26.08
47	f+LH	f+t	f	f+t7	i	i	25	2058.27	27.11
11	f.t	f.t	f	f.t7	i	i	53	1993.25	27.42
20	f.t	f.t	f	f+t7	t7	i	53	1993.48	27.64
12	f.t	f.t	f	t7	i	i	51	1998.52	27.77
18	f.t	f.t	f	f+t7	co	i	54	1991.18	27.82
73	i	f+[lem+1]+goose	f	f+t7	i	i	14	2082.90	28.00
10	f.t	f.t	f	f	i	i	51	2001.38	30.63
19	f.t	f.t	f	f+t7	t7.co	i	56	1989.09	30.71
55	LH	f+t	f	f+t7	i	i	24	2064.21	30.84
50	[lem+1]	f+t	f	f+t7	i	i	24	2067.26	33.89
4	f.t	f.t	f	i	i	i	50	2007.77	34.57
57	i	f+t	f	f+t7	i	i	23	2070.59	35.03
5	f.t	f.t	f.t7	i	i	i	52	2003.83	35.53

9	f.t	f.t	f+t7	i	i	i	51	2006.52	35.76
14	f.t	f.t	f	co	i	i	53	2001.83	35.99
52	goose	f+t	f	f+t7	i	i	24	2069.47	36.10
25	f.t+co	f.t	f	f+t7	i	i	57	1993.66	37.78
30	f	f.t	f	f+t7	i	i	35	2047.63	38.96
22	f.t	f.t	f	f+t7	t	i	62	1983.84	40.65
16	f.t	f.t	f	f+t	i	i	62	1985.67	42.48
24	f.co	f.t	f	f+t7	i	i	37	2046.76	42.70
17	f.t	f.t	f+t	f+t7	i	i	61	1988.68	42.92
28	f.s	f.t	f	f+t7	i	i	37	2047.50	43.43
26	co	f.t	f	f+t7	i	i	35	2056.68	48.00
13	f.t	f.t	f	t	i	i	61	1993.87	48.11
1	f.t	f.t	i	i	i	i	49	2025.72	50.09
27	s	f.t	f	f+t7	i	i	35	2059.51	50.84
6	f.t	f.t	t7	i	i	i	50	2024.54	51.34
8	f.t	f.t	co	i	i	i	52	2025.66	57.36
59	f+t	f+lem	f	f+t7	i	i	25	2088.73	57.57
40	f+t	f.t.s	f	f+t7	i	i	66	1991.51	58.65
7	f.t	f.t	t	i	i	i	59	2010.35	59.51
115	f+t	f+goose	f	f.t7	co	i	26	2088.57	59.62
65	f+t	goose	f	f+t7	i	i	24	2093.65	60.28
37	f+t	co	f	f+t7	i	i	24	2094.32	60.96
41	f+t	f	f	f+t7	i	i	24	2094.73	61.36
35	f+t	f.co	f	f+t7	i	i	26	2090.36	61.41
64	f+t	f+goose	f	f+t7	i	i	25	2092.69	61.53
60	f+t	f+LH	f	f+t7	i	i	25	2093.33	62.17
76	f+t	LH	f	f+t7	i	i	24	2095.61	62.24
38	f+t	s	f	f+t7	i	i	24	2095.74	62.38
39	f+t	f.s	f	f+t7	i	i	26	2094.49	65.54
29	f.t.s	f.t	f	f+t7	i	i	73	1980.38	66.05
2	f.t	f.t	f.t	f.t	t	i	87	1942.22	66.68
3	f.t	f.t	t	t	t	i	77	1986.30	82.81

f = breeding state, t7 = before/after monitoring intensification in 2007, co = presence of a collar, s = sex, i = constant, LH and LH+1 = low and high phases of the lemming cycle during the current summer or the next, lem and lem+1 = lemming density as a continuous variable during the current summer or the next.

APPENDICE H : ESTIMATES OF SURVIVAL, BREEDING, CAPTURE AND
RECOVERY PROBABILITIES

Estimates of survival, breeding, capture and recovery probabilities of adult arctic Fox marked on Bylot Island, Nunavut, Canada (model 82) considering their breeding status, year, their access to the goose colony as a food resource (with access, “inside” or without “outside”) and the presence of a radio collar.

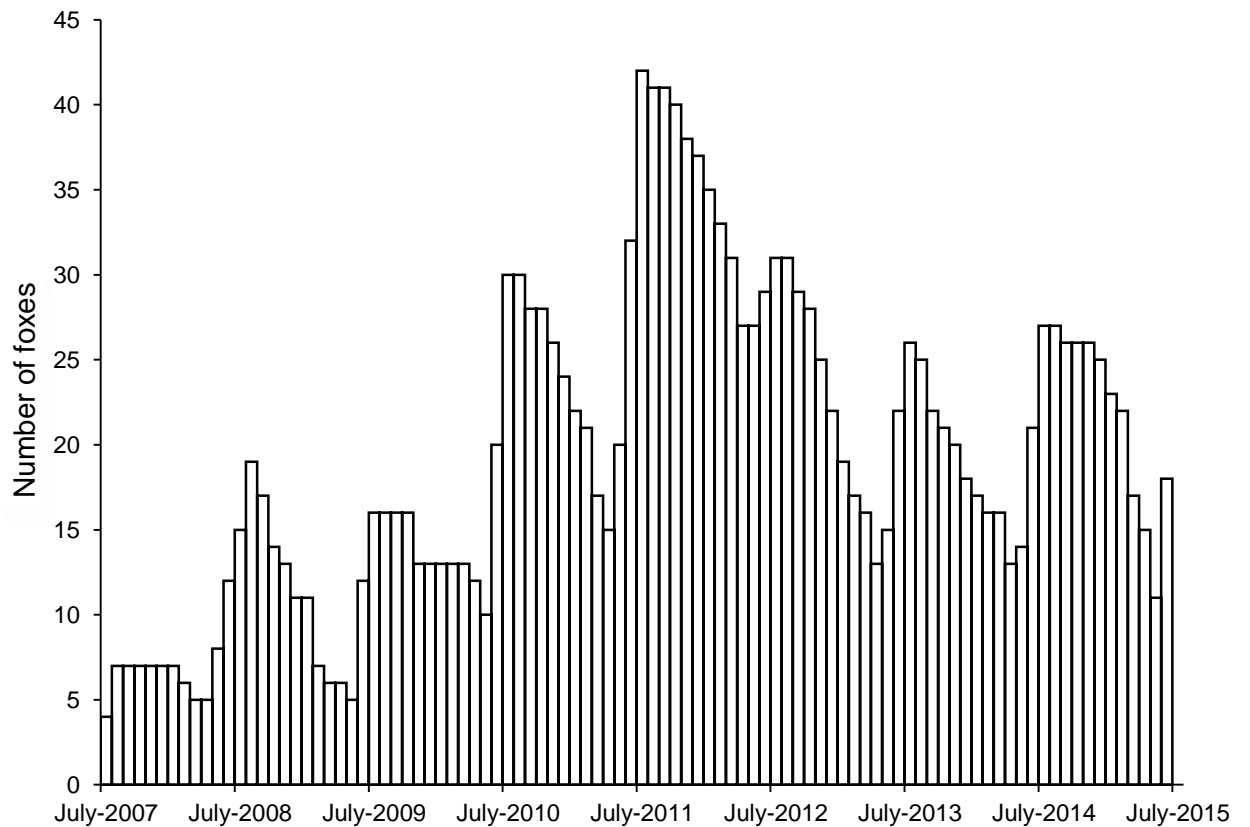
Parameters	Status	Goose colony	Collar	Time	Estimates	CI-	CI+	SE
Initial state					0.56	0.50	0.63	0.03
Live Capture	Breeder				0.32	0.25	0.40	0.04
	Non Breeder				0.09	0.05	0.16	0.03
Resightings	Breeder			Before 2007	0.17	0.06	0.38	0.08
	Non Breeder				0.19	0.09	0.36	0.07
	Breeder			After 2006	0.43	0.37	0.49	0.03
	Non Breeder				0.32	0.25	0.39	0.04
Recovery			With		0.10	0.05	0.18	0.03
			Without		0.03	0.01	0.12	0.02
Breeding status assignation					0.94	0.91	0.95	0.01
Survival	Breeder			2003	0.57	0.05	0.97	0.39
				2004	0.85	0.04	1.00	0.31
				2005	0.80	0.34	0.97	0.17
				2006	0.55	0.22	0.84	0.18
				2007	0.87	0.44	0.98	0.12
				2008	0.28	0.14	0.47	0.09
				2009	1.00	1.00	1.00	0.00
	2010			0.66	0.45	0.82	0.10	
	2011			1.00	1.00	1.00	0.00	
	2012			0.58	0.35	0.79	0.12	
	2013			0.82	0.57	0.94	0.09	
	2014			0.93	0.68	0.99	0.06	
	Non Breeder			2003	0.34	0.02	0.92	0.36
				2004	0.70	0.02	1.00	0.53
2005		0.61	0.18	0.92	0.24			
2006		0.32	0.14	0.58	0.12			
2007		0.73	0.22	0.96	0.23			
2008		0.13	0.04	0.34	0.07			
2009		1.00	1.00	1.00	0.00			
2010	0.43	0.20	0.70	0.14				
2011	1.00	1.00	1.00	0.00				
2012	0.36	0.23	0.51	0.07				

		2013	0.64	0.45	0.79	0.09
		2014	0.84	0.42	0.98	0.14
		2003	0.87	0.76	0.94	0.04
		2004	0.53	0.38	0.68	0.08
		2005	0.56	0.41	0.70	0.08
		2006	0.52	0.37	0.67	0.08
		2007	0.84	0.71	0.92	0.05
	Inside	2008	0.49	0.34	0.65	0.08
		2009	0.92	0.82	0.96	0.03
		2010	0.99	0.95	1.00	0.01
		2011	0.51	0.35	0.66	0.08
		2012	0.49	0.33	0.64	0.08
		2013	0.98	0.93	0.99	0.01
	Breeder	2014	0.81	0.68	0.90	0.06
		2003	0.76	0.63	0.86	0.06
		2004	0.34	0.23	0.48	0.07
		2005	0.37	0.25	0.51	0.07
		2006	0.34	0.22	0.48	0.07
		2007	0.71	0.58	0.81	0.06
	Outside	2008	0.31	0.20	0.45	0.07
		2009	0.84	0.71	0.91	0.05
		2010	0.97	0.91	0.99	0.02
		2011	0.32	0.21	0.46	0.07
		2012	0.31	0.19	0.45	0.07
Reproduction		2013	0.96	0.88	0.99	0.02
		2014	0.67	0.53	0.78	0.06
		2003	0.68	0.47	0.83	0.09
		2004	0.25	0.12	0.45	0.08
		2005	0.27	0.14	0.47	0.09
		2006	0.24	0.12	0.44	0.08
		2007	0.61	0.41	0.78	0.10
	Inside	2008	0.22	0.11	0.42	0.08
		2009	0.77	0.58	0.89	0.08
		2010	0.95	0.86	0.99	0.03
		2011	0.23	0.11	0.43	0.08
		2012	0.22	0.10	0.41	0.08
	Non Breeder	2013	0.93	0.82	0.98	0.04
		2014	0.56	0.36	0.74	0.10
		2003	0.49	0.32	0.66	0.09
		2004	0.14	0.06	0.27	0.05
		2005	0.15	0.07	0.29	0.05
		2006	0.13	0.06	0.27	0.05
		2007	0.42	0.26	0.60	0.09
	Outside	2008	0.12	0.05	0.25	0.05
		2009	0.61	0.42	0.76	0.09
		2010	0.91	0.77	0.97	0.05
		2011	0.13	0.06	0.26	0.05

2012	0.12	0.05	0.24	0.05
2013	0.87	0.71	0.95	0.06
2014	0.37	0.23	0.55	0.08

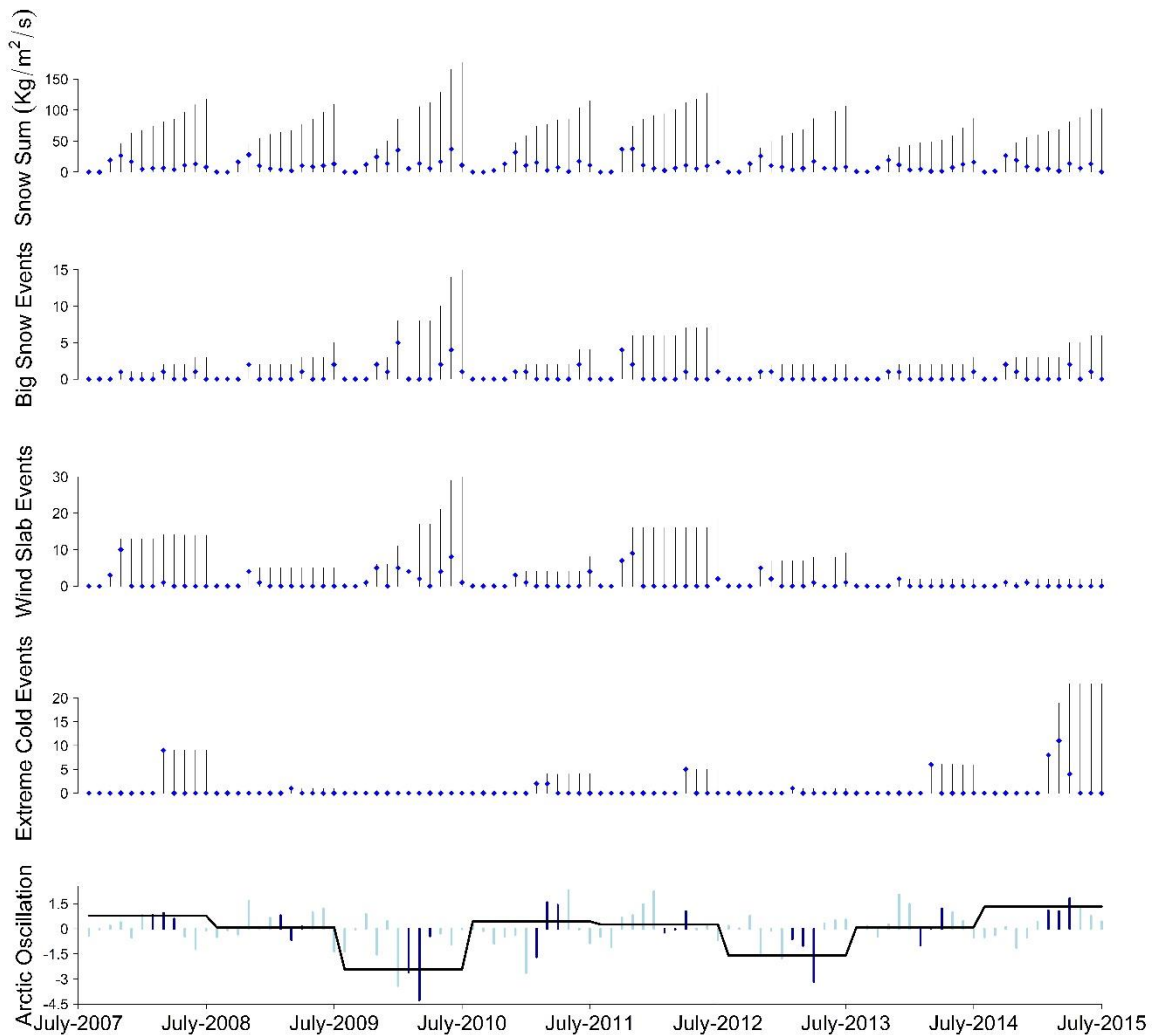
APPENDICE I : TEMPORAL DISTRIBUTION OF THE TRACKING EFFORT

Number of adult Arctic foxes tracked every month through satellite telemetry on Bylot Island, Nunavut, Canada. The first bar of the histogram corresponds to July 2007.



APPENDICE J : DETAILED WEATHER COVARIATES

Monthly (blue squares) and seasonally accumulated (black bars) values of meteorological covariates used to study drivers of mortality in Arctic foxes studied on Bylot Island, Nunavut, Canada (top four panels). Monthly (blue bars) and winter (black horizontal line) Arctic Oscillation index. The winter Arctic Oscillation index was calculated by averaging January, February and March monthly values (dark blue bars). The first data point of each data set corresponds to July 2007.



APPENDICE K : FULL PICTURE SEQUENCE OF THE PREDATION EVENT

Online Appendix: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00300-015-1843-4>

Full picture sequence showing a predation event by ravens (*Corvus corax*) on arctic fox (*Vulpes lagopus*) pups on Bylot Island (Nunavut, Canada). The pictures were taken by an automatic camera placed on the arctic fox den. The sequence presents 575 pictures starting from June 8, 2013 at 15:45:02 (arctic fox mother present with live pups) to 20:45:57 (first return of the mother at the den after the predation of the last pup). During these 5 hours, two ravens visited the den and the complete litter of four pups was killed within 2.5 hours by one of the ravens. The first pup is killed at 15:57:50, the second one at 16:49:51, the third one at 16:53:46 and the fourth one at 18:12:34 (MP4 93081 kb).

RÉFÉRENCES

Aanes, R., B. E. Sæther, F. M. Smith, E. J. Cooper, P. A. Wookey, et N. Areøritsland. 2002. The Arctic Oscillation predicts effects of climate change in two trophic levels in a high-arctic ecosystem. *Ecology Letters* 5:445-453.

Aars, J., et R. A. Ims. 2002. Intrinsic and Climatic Determinants of Population Demography : The Winter Dynamics of Tundra Voles. *Ecology* 83:3449-3456.

ACIA. 2004. Arctic Climate Impact Assessment - Scientific Report (Vol. 7). Cambridge.

Amstrup, S. C., T. L. McDonald, et B. F. J. Manly. 2005. Handbook of capture - recapture analysis. Princeton University Press. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Anctil, A., A. Franke, et J. Bêty. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: Experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174:1033-1043.

Andrén, H., J. D. C. D. Linnell, O. Liberg, R. Andersen, A. Danell, J. Karlsson, J. Odden, et al. 2006. Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biological Conservation* 131:23-32.

Angerbjörn, A., B. Arvidson, E. Norén, et L. Strömngren. 1991. The effect of winter food on reproduction in the Arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 60:705-714.

Angerbjörn, A., N. E. Eide, L. Dalén, B. Elmhagen, P. Hellström, R. A. Ims, S. Killengreen, et al. 2013. Carnivore conservation in practice: Replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology* 50:59-67.

Angerbjörn, A., P. Hersteinsson, K. Lidén, E. Nelson 1994. Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*) - An analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia* 99:226-232.

Angerbjörn, A., P. P. Hersteinsson, et M. Tannerfeldt. 2004a. Consequences of resource predictability in the Arctic fox-two life history strategies. Pages 163-172 in D. W. Macdonald et C. Sillero-Zubiri, éd. *The Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford University Press, Oxford.

Angerbjörn, A., P. Hersteinsson, et M. Tannerfeldt. 2004b. Consequences of resource

predictability in the Arctic fox - two lifehistory strategies. Pages 163-172 in *The Biology and Conservation of Wild Canids*.

Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, A. Bjarvall, M. Ericson, J. From, et E. Noren. 1995. Dynamics of the Arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 32:55-68.

Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, et S. Erlinge. 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* 68:34-49.

Arnason, A. 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology* 15:1-8.

Arnason, A. N. 1972. Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations. *Researches on Population Ecology*.

Arvidsson, B., et A. Angerbjörn. 1987. Kannibalism bland fjällrävsvalpar. *Viltnytt* 2.

Audet, A., C. Robbins, et S. Larivière. 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian species* 1410:1-10.

Barbault, R. 1981. *Biologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, France.

Barbault, R. 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. Pages 261-286 in M. K. Hecht, B. Wallace, et G. T. Prance, éd. *Evolutionary biology* (Vol. 22). Springer US, Boston, MA.

Barker, R. R. J. 1997. Joint modeling of live-recapture, tag-resight, and tag-recovery data. *Biometrics* 53:666-677.

Barnett, C., M. Salter, C. Chevallier, N. Robertson, O. Berard, et K. C. Burns. 2013. The Ability of North Island Robins to Discriminate between Humans Is Related to Their Behavioural Type. *PLoS ONE* 8:1-5.

Barrere, M., F. Domine, B. Decharme, S. Morin, V. Vionnet, et M. Lafaysse. 2017. Evaluating the performance of coupled snow-soil models in SURFEXv8 to simulate the permafrost thermal regime at a high Arctic site. *Geoscientific Model Development Discussions* 1-38.

Barthold, J. A., A. J. Loveridge, D. W. Macdonald, C. Packer, et F. Colchero. 2016. Bayesian estimates of male and female African lion mortality for future use in population management. *Journal of Applied Ecology* 53:295-304.

Basille, M., B. Van Moorter, I. Herfindal, J. Martin, J. D. C. Linnell, J. Odden, R.

- Andersen, et al. 2013. Selecting Habitat to Survive: The Impact of Road Density on Survival in a Large Carnivore. PLoS ONE 8.
- Beauplet, G., C. Barbraud, W. Dabin, C. Küssener, et C. Guinet. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: Evidence of senescence and individual quality. *Oikos* 112:430-441.
- Beissinger, S. R., et D. R. McCullough. 2002. Population Viability Analysis. University of Chicago Press, Chicago.
- Berteaux, D., N. Casajus, et S. De Blois. 2014. Changements climatiques et biodiversité du Québec. Presse de l'Université du Québec 169.
- Berteaux, D., R. Duhamel, et J.-M. Bergeron. 1994. Can radio collars affect dominance relationships in *Microtus*? *Canadian Journal of Zoology* 72:785-789.
- Berteaux, D., D. Gallant, B. N. Sacks, et M. J. Statham. 2015. Red foxes (*Vulpes vulpes*) at their expanding front in the Canadian Arctic have indigenous maternal ancestry. *Polar Biology* 38:913-917.
- Berteaux, D., G. Gauthier, F. Domine, R. A. Ims, S. F. Lamoureux, E. Lévesque, et N. Yoccoz. 2017a. Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science* 3:65-90.
- Berteaux, D., M. M. Humphries, C. J. Krebs, M. Lima, A. G. McAdam, N. Pettorelli, D. Réale, et al. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. *Climate Research* 32:151-158.
- Berteaux, D., F. Masseboeuf, J.-M. Bonzom, J.-M. Bergeron, D. W. Thomas, et H. Lapiere. 1996. Effect of carrying a radiocollar on expenditure of energy by meadow voles. *Journal of Mammalogy* 77:359-363.
- Berteaux, D., A.-M. Thierry, R. Alisauskas, A. Angerbjörn, E. Buchel, L. Doronina, D. Ehrich, et al. 2017b. Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities, challenges, and recommendations. *Polar Research* 36:1-13.
- Bêty, J., G. Gauthier, J.-F. Giroux, et E. Korpimäki. 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* 93:388-400.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, et J.-F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71:88-98.

- Bielby, J., G. M. Mace, O. R. P. Bininda-Emonds, M. Cardillo, J. L. Gittleman, K. E. Jones, C. D. L. Orme, et al. 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist* 169:748-57.
- Bilodeau, F., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2013a. The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Oecologia* 172:1007-1016.
- . 2013b. Effect of snow cover on the vulnerability of lemmings to mammalian predators in the Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy* 94:813-819.
- Bilodeau, F., D. G. Reid, G. Gauthier, C. J. Krebs, D. Berteaux, et A. J. Kenney. 2013c. Demographic response of tundra small mammals to a snow fencing experiment. *Oikos* 122:1167-1176.
- Bininda-Emonds, O. R., J. L. Gittleman, et A. Purvis. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 74:143-75.
- Boitani, L., et R. Powell. 2012. *Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New-York.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, et al. 2009. Chapter 5 Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. *Advances in Ecological Research* 41:313-357.
- Bonsall, M. B., et M. P. Hassell. 2007. Predator-prey interactions. Pages 46-61 *in* *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford University Press, New York.
- Booms, T. L., et M. R. Fuller. 2003. Gyrfalcon diet in central west Greenland during the nesting period. *The Condor* 105:528.
- Boulanger, J., K. C. Kendall, J. B. Stetz, D. a Roon, L. P. Waits, et D. Paetkau. 2008. Multiple data sources improve DNA-based mark-recapture population estimates of grizzly bears. *Ecological applications* : a publication of the Ecological Society of America 18:577-89.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- Bradley, J. A., D. Secord, et L. Prins. 1981. Age determination in the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology* 59:1976-1979.
- Braestrup, F. 1941. A study on the Arctic fox in Greenland. *Meddelelser om Grønland* 131. Copenhagen.

Breitenmoser-Würsten, C., J.-M. Vandel, F. Zimmermann, et U. Breitenmoser. 2007. Demography of *Lynx lynx* in the Jura Mountains. *Wildlife Biology* 13:381-392.

Brook, B. W., E. C. Ellis, M. P. Perring, A. W. Mackay, et L. Blomqvist. 2013. Does the terrestrial biosphere have planetary tipping points? *Trends in Ecology and Evolution* 28:396-401.

Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, J. Gerlach, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, C. G. Mittermeier, et al. 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* (New York, N.Y.) 313:58-61.

Brøseth, H., Ø. Flagstad, C. Wårdig, M. Johansson, et H. Ellegren. 2010. Large-scale noninvasive genetic monitoring of wolverines using scats reveals density dependent adult survival. *Biological Conservation* 143:113-120.

Brownie, C., D. R. Anderson, K. P. Burnham, et D. S. Robson. 1985. *Statistical inference from band recovery data - a handbook*. US Fish and Wildlife Service, Resource publication.

Burnham, K., et D. Anderson. 2002. *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. (2nd éd.). Springer Verlag, New York.

Callaghan, T. V, L. O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T. R. Christensen, B. Huntley, R. A. Ims, et al. 2004. Effects of changes in climate on landscape and regional processes, and feedbacks to the climate system. *Ambio* 33:459-468.

Calvert, W., et M. Ramsay. 1998. Evaluation of age determination of polar bears by counts of cementum growth layer groups. *Ursus* 10:449-453.

Cameron, C., D. Berteaux, et F. Dufresne. 2011. Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology* 22:1364-1373.

Caminade, C., J. M. Medlock, E. Ducheyne, K. M. McIntyre, S. Leach, M. Baylis, et A. P. Morse. 2012. Suitability of European climate for the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: recent trends and future scenarios. *Journal of The Royal Society Interface* 9:2708-2717.

Careau, V., J.-F. Giroux, et D. Berteaux. 2007a. Cache and carry: Hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:87-96.

Careau, V., J. F. Giroux, G. Gauthier, et D. Berteaux. 2008a. Surviving on cached foods - the energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology* 86:1217-1223.

- Careau, V., N. Lecomte, J. Bêty, J.-F. Giroux, G. Gauthier, et D. Berteaux. 2008*b*. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience* 15:268-276.
- Careau, V., N. Lecomte, J. F. Giroux, et D. Berteaux. 2007*b*. Common ravens raid arctic fox food caches. *Journal of Ethology* 25:79-82.
- Carere, C., P. J. Drent, L. Privitera, J. M. Koolhaas, et T. G. G. Groothuis. 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: Stability and consistency. *Animal Behaviour* 70:795-805.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. (2nd editio.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- . 2009. Stage, age and individual stochasticity in demography. *Oikos* 118:1763-1782.
- . 2012. Matrix models and sensitivity analysis of populations classified by age and stage: A vec-permutation matrix approach. *Theoretical Ecology* 5:403-417.
- Caswell, H., R. T. Alisauskas, et J. O. Leafloor. 2012. Effect of neckband color on survival and recovery rates of Ross's geese. *The Journal of Wildlife Management* 76:1456-1461.
- Caswell, H., et R. Salguero-Gómez. 2013. Age, stage and senescence in plants. *Journal of Ecology* 101:585-595.
- Cavallini, P., et S. Santini. 1995. Age determination in the red fox in a Mediterranean habitat. *International Journal of Mammalian Biology* 60:136-142.
- Cayuela, H., P. Joly, B. R. Schmidt, J. Pichenot, E. Bonnaire, P. Priol, O. Peyronel, et al. 2017. Life history tactics shape amphibians' demographic responses to the North Atlantic Oscillation. *Global Change Biology* 1-19.
- CEN. 2018. Climate station data from Bylot Island in Nunavut, Canada, v. 1.8 (1992-2017). Nordicana D2.
- Chapman, J. R., S. Nakagawa, D. W. Coltman, J. Slate, et B. C. Sheldon. 2009. A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular ecology* 18:2746-65.
- Chesmore, D. L. 1968. Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 46:1127-1130.

- Chevallier, C., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2017. Age estimation of live arctic foxes *Vulpes lagopus* based on teeth condition. *Wildlife Biology* 1:wlb.00304.
- Chevallier, C., S. Lai, et D. Berteaux. 2016. Predation of arctic fox (*Vulpes lagopus*) pups by common ravens (*Corvus corax*). *Polar Biology* 39:1335-1341.
- Chirkova, A. 1968. The relationship between arctic fox and red fox in the far north. *Problems of the North*.
- Choquet, R., J.-D. Lebreton, et O. Gimenez. 2009a. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating capture–recapture data. *Ecography* 32:1071-1074.
- Choquet, R., L. Rouan, et R. Pradel. 2009b. Program E-SURGE: A Software Application for Fitting Multievent Models. Pages 845-865 in D. L. Thomson, éd. *Modeling Demographic Processes in Marked Populations*. Springer Science+Business Media.
- Christensen-Dalsgaard, S. N., J. Aars, M. Andersen, C. Lockyer, et N. G. Yoccoz. 2009. Accuracy and precision in estimation of age of Norwegian Arctic polar bears (*Ursus maritimus*) using dental cementum layers from known-age individuals. *Polar Biology* 33:589-597.
- Clobert, J. 1995. Capture-recapture and evolutionary ecology: A difficult wedding? *Journal of Applied Statistics* 22:989-1008.
- Clout, M. 1982. Determination of age in the brushtail possum using sections from decalcified molar teeth. *New Zealand Journal of Zoology* 9:405-408.
- Cole, L. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Colino-Rabanal, V. J., M. Lizana, et S. J. Peris. 2011. Factors influencing wolf *Canis lupus* roadkills in Northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research* 57:399-409.
- Cowan, P., et A. White. 1989. Evaluation of a Tooth-Wear Age Index for Brushtail Possums, *Trichosurus-Vulpecula*. *Wildlife Research* 16:321.
- Coy, P. P. L., et D. D. L. Garshelis. 1992. Reconstructing reproductive histories of black bears from the incremental layering in dental cementum. *Canadian Journal of Zoology* 70:2150-2160.
- Creel, S., M. G. L. Mills, et J. W. McNutt. 2004. Demography and population dynamics

of African wild dogs in three critical populations. Pages 337-345 in D. W. MacDonald and C. Sillero-Zubiri, éd. The biology and conservation of wild canids. Oxford University Press, Oxford, UK.

Crête, M., et S. Larivière. 2003. Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. *Canadian Journal of Zoology* 81:1808-1814.

Croll, D. A., J. L. Maron, J. A. Estes, E. M. Danner, et G. V Byrd. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science* (New York, N.Y.) 307:1959-61.

Cypher, B. 2003. Foxes. Pages 511–546 in *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

Daitch, D., et R. Guralnick. 2007. Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Journal of Mammalogy* 88:384-393.

Dalerum, F., et A. Angerbjörn. 2000. Arctic fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv valley, East Greenland, during a summer with low lemming density. *Arctic* 53:1-8.

Darwin, C. 1859. *On the origins of species by means of natural selection*. London: Murray.

Dee, D. P., S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, S. Kobayashi, U. Andrae, et al. 2011. The ERA-Interim reanalysis : configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 137:553-597.

Deevey, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly review of biology* 22:283-314.

Delahay, R., N. Walker, et M. Gunn. 2011. Using lifetime tooth-wear scores to predict age in wild Eurasian badgers: performance of a predictive model. *Journal of Zoology* 284:183-191.

Demetrius, L. 1978. Adaptive value, entropy and survivorship curves. *Nature* 275:213-214.

Dennis, B., et M. R. M. Otten. 2000. Joint Effects of Density Dependence and Rainfall on Abundance of San Joaquin Kit Fox. *Journal of Wildlife Management* 64:388-400.

Derocher, A. E. 2005. Population ecology of polar bears at Svalbard, Norway. *Population Ecology* 47:267-275.

- Dobson, F. S., et M. K. Oli. 2007. Fast and slow life histories of rodents. Pages 99-105 in *Rodent societies: An ecological & evolutionary perspective* (Vol. 14).
- Domine, F., M. Barrere, et S. Morin. 2016a. The growth of shrubs on high Arctic tundra at Bylot Island: Impact on snow physical properties and permafrost thermal regime. *Biogeosciences* 13:6471-6486.
- Domine, F., M. Barrere, et D. Sarrazin. 2016b. Seasonal evolution of the effective thermal conductivity of the snow and the soil in high Arctic herb tundra at Bylot Island, Canada. *Cryosphere* 10:2573-2588.
- Duchesne, D., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2011. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia* 167:967-80.
- Duquette, L. S. 1988. Snow characteristics along caribou trails and within feeding areas during spring migration. *Arctic* 41:143-144.
- Durant, J. M., D. Hjermmann, G. Ottersen, et N. C. Stenseth. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33:271-283.
- Ehrich, D., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, N. Lecomte, S. T. Killengreen, E. Fuglei, A. Y. Rodnikova, et al. 2015. What Can Stable Isotope Analysis of Top Predator Tissues Contribute to Monitoring of Tundra Ecosystems? *Ecosystems* 18:404-416.
- Eide, N. E., P. M. Eid, P. Prestrud, et J. E. Swenson. 2005. Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology* 11:109-121.
- Eide, N. E., A. Stien, P. Prestrud, N. G. Yoccoz, et E. Fuglei. 2012. Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal Arctic fox population. *Journal of Animal Ecology* 81:640-8.
- Ellner, S. P., et M. Rees. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *The American naturalist* 167:410-28.
- Elmhagen, B., M. Tannerfeldt, et A. Angerbjörn. 2002. Food-niche overlap between arctic and red foxes. *Canadian Journal of Zoology* 80:1274-1285.
- Elmhagen, B., M. Tannerfeldt, P. Verucci, et A. Angerbjörn. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology* 251:139-149.
- Estes, J. A., et J. F. Palmisano. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* (New York, N.Y.) 185:1058-60.

- Estes, J. a, J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, et al. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science (New York, N.Y.)* 333:301-6.
- Fancy, S. G., et R. G. White. 1987. Energy expenditures for locomotion by barren-ground caribou. *Canadian Journal of Zoology* 65:122-128.
- Fauteux, D., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2015. Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology* 84:1412-1422.
- Fauteux, D., G. Gauthier, M. J. Mazerolle, N. Coallier, J. Bêty, et D. Berteaux. 2018. Evaluation of invasive and non-invasive methods to monitor rodent abundance in the Arctic. *Ecosphere* 9:e02124.
- Fay, F., et R. Rausch. 1992. Dynamics of the arctic fox population on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Arctic* 45:393-397.
- Fay, R., C. Barbraud, K. Delord, et H. Weimerskirch. 2016. Variation in the age of first reproduction: Different strategies or individual quality? *Ecology* 97:1842-1851.
- Fisher, R. 1930. *The general theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Foden, W., et S. N. Stuart. 2009. Species and climate change : More than just the Polar Bear. IUCN Red List 1-46.
- Frafjord, K. 1993. Energy intake of captive adult-sized arctic foxes *Alopex lagopus* in Svlbard, in relation to body weight, climate, and activity. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 58:266-274.
- Frafjord, K. 2002. Predation on an introduced vole *Microtus rossiaemeridionalis* by arctic fox *Alopex lagopus* on Svalbard. *Wildlife Biology* 8:41-47.
- Frafjord, K., D. Becker, et A. Angerbjorn. 1989. Interactions between Arctic and Red Foxes in Scandinavia - Predation and Aggression. *Arctic* 42:354-356.
- Franke, A., J. F. Therrien, S. Descamps, et J. Bêty. 2011. Climatic conditions during outward migration affect apparent survival of an arctic top predator, the peregrine falcon *Falco peregrinus*. *Journal of Avian Biology* 42:544-551.
- Fritz, J., et K. Kotrschal. 1999. Social learning in common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour* 57:785-793.
- Fuglei, E., M. Aanestad, et J. P. Berg. 2000. Hormones and metabolites of arctic foxes

(*Alopex lagopus*) in response to season, starvation and re-feeding. Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology 126:287-94.

Fuglei, E., et R. A. Ims. 2008. Global warming and effects on the arctic fox. Science Progress 91:175-191.

Fuglei, E., et N. A. Øritsland. 1999. Seasonal trends in body mass, food intake and resting metabolic rate, and induction of metabolic depression in arctic foxes (*Alopex lagopus*) at Svalbard. Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology 169:361-9.

Fuglei, E., N. Øritsland, et P. Prestrud. 2003. Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. Polar Biology 26:93-98.

Fuglesteg, B. N., Ø. E. Haga, L. P. Folkow, E. Fuglei, et A. S. Blix. 2006. Seasonal variations in basal metabolic rate, lower critical temperature and responses to temporary starvation in the arctic fox (*Alopex lagopus*) from Svalbard. Polar Biology 29:308-319.

Fuller, T. K., et P. Sievert. 2001. Carnivore demography and the consequences of changes in prey availability. Page 163- in J. L. Gittleman, S. M. Funk, D. W. Macdonald, et R. K. Wayne, éd. Carnivore conservation. The University of Press, Cambridge.

Gagnon, C. A., et D. Berteaux. 2009. Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: A question of scale. Ecology and Society 14:19.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, et N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13:58-63.

Gaillard, J.-M. M., et N. G. Yoccoz. 2003. Temporal variation in survival of mammals: A case of environmental canalization? Ecology 84:3294-3306.

Gaillard, J.-M., D. Pontier, D. Allainé, J.-D. Lebreton, J. Trouvilliez, et J. Clobert. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. Oikos 56:59-76.

Gallant, D., B. G. Slough, D. G. Reid, et D. Berteaux. 2012. Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon. Polar Biology 35:1421-1431.

Gardner, B., J. Reppucci, M. Lucherini, J. A. Royle, B. Gardner, J. Reppucci, M. Lucherini, et al. 2010. Spatially explicit inference for open populations : estimating demographic parameters from camera-trap studies. Ecology 91:3376-83.

Garrott, R. A. R., et L. E. Eberhardt. 1982. Mortality of arctic fox pups in northern Alaska. *Journal of Mammalogy* 63:173-174.

Gauthier, G., D. Berteaux, J. Bêty, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. McKinnon, P. Legagneux, et al. 2011. The Tundra Food Web of Bylot Island in a Changing Climate and the Role of Exchanges between Ecosystems. *Ecoscience* 18:223-235.

Gauthier, G., J. Bêty, M.-C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, et al. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368:20120482.

Gauthier, G., J. Bêty, J.-F. Giroux, et L. Rochefort. 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology* 44:119-29.

Gauthier, G., et J. D. Lebreton. 2008. Analysis of Band-recovery data in a multistate capture-recapture framework. *Canadian Journal of Statistics* 36:59-73.

Gauthier, G., L. Rochefort, et A. Reed. 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada* 23:253-259.

Gay, S., et T. Best. 1996. Age-related variation in skulls of the puma (*Puma concolor*). *Journal of Mammalogy* 77:191-198.

Geffen, E., M. Gompper, et J. Gittleman. 1996. Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *The American Naturalist* 147:140-160.

Geffen, E., A. Mercure, D. J. Girman, D. W. Macdonald, et R. K. Wayne. 1992. Phylogenetic relationships of the fox-like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome b sequence analyses. *Journal of Zoology* 228:27-39.

Gervasi, V., L. Boitani, D. Paetkau, M. Posillico, E. Randi, et P. Ciucci. 2017. Estimating survival in the Apennine brown bear accounting for uncertainty in age classification. *Population Ecology* 59:119-130.

Gese, E. M. 2001. Territorial defense by coyotes (*Canis latrans*) in Yellowstone National Park, Wyoming: who, how, where, when, and why. *Canadian Journal of Zoology* 79:980-987.

Gese, E. M., R. L. Ruff, et R. L. Crabtree. 1996. Intrinsic and extrinsic factors influencing coyote predation on small mammals in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Zoology* 74:784-797.

Gibson, G., et G. Wagner. 2000. Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing

theory? *BioEssays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology* 22:372-80.

Gilg, O. 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science* 302:866-868.

Gilg, O., K. M. Kovacs, J. Aars, J. Fort, G. Gauthier, D. Grémillet, R. A. Ims, et al. 2012. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249:166-90.

Gilg, O., B. Sittler, et I. Hanski. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology* 15:2634-2652.

Gilg, O., B. Sittler, B. Sabard, A. Hurstel, R. Sané, P. Delattre, et I. Hanski. 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113:193-216.

Gillespie, J. H. 1977. Natural selection for variances in offspring number: a new evolutionary principle. *The American naturalist* 111:1010-1014.

Gipson, P., W. Ballard, R. Nowak, et L. Mech. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *The Journal of Wildlife Management* 64:752-758.

Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor, et J. Bêty. 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* 81:533-542.

Gordon, G. 1991. Estimation of age of the koala, *Phascolarctos cinereus* (Marsupialia: Phascolarctidae) from tooth wear and growth. *Australian Mammalogy* 14:5-12.

Grau, G. A. G., G. G. C. Sanderson, et J. J. P. Rogers. 1970. Age determination of raccoons. *The Journal of Wildlife Management* 34:364-372.

Grosbois, V., O. Gimenez, J.-M. Gaillard, R. Pradel, C. Barbraud, J. Clobert, A. P. Møller, et al. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews* 83:357-399.

Grosbois, V., et P. M. Thompson. 2005. North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos* 109:273-290.

Grue-Nielsen, H., et B. Jensen. 1980. Review of the Formation of Incremental Lines in Tooth Cementum of Terrestrial Mammals. *Danish Review of Game Biology* 11:1-48.

Grue-Nielsen, H., B. Jensen, H. Grue, et B. Jensen. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. Danish review of game biology 11:3-44.

Grue, H., et B. Jensen. 1976. Annual cementum structures in canine teeth in arctic foxes (*Alopex lagopus* (L.)) from Greenland and Denmark. Danish Review of Game Biology 10:1-16.

Gruyer, N., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. Canadian Journal of Zoology 86:910-917.

———. 2010. Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. Polar Biology 33:725-736.

Guéry, L., S. Descamps, R. Pradel, S. A. Hanssen, K. E. Erikstad, G. W. Gabrielsen, H. G. Gilchrist, et al. 2017. Hidden survival heterogeneity of three Common eider populations in response to climate fluctuations. Journal of Animal Ecology 86:683-693.

Hairston, N. G., F. E. Smith, et L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. The American Naturalist 94:421-425.

Halpin, M. A., et J. A. Bissonette. 1988. Influence of snow depth on prey availability and habitat use by red fox. Canadian Journal of Zoology 66:587-592.

Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Douhard, M. Festa-Bianchet, F. Pelletier, et N. G. Yoccoz. 2017. Quantifying individual heterogeneity and its influence on life-history trajectories: different methods for different questions and contexts. Oikos 125:336-342.

Hamlin, K. L., D. F. Pac, C. A. Sime, R. M. DeSimone, et G. L. Dusek. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. The Journal of Wildlife Management 64:441-449.

Hammill, M. O., et T. G. Smith. 1991. The role of predation in the ecology of the ringed seal in Barrow strait, Northwest territories, Canada. Marine Mammals Science 7:123-135.

Hansell, R., J. Malcolm, H. Welch, R. Jefferies, et P. Scott. 1998. Atmospheric change and biodiversity in the arctic. Pages 303-325 in Environmental Monitoring and Assessment (Vol. 49).

Hansen, B. B., V. Grotan, R. Aanes, B.-E. Saether, A. Stien, E. Fuglei, R. A. Ims, et al. 2013. Climate Events Synchronize the Dynamics of a Resident Vertebrate Community

in the High Arctic. *Science* 339:313-315.

Harris, S. 1978. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*)—an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *Journal of Zoology* 184:91-117.

Harris, S., W. Cresswell, et C. Cheeseman. 1992. Age determination of badgers (*Meles meles*) from tooth wear: the need for a pragmatic approach. *Journal of Zoology* 228:679-684.

Haydon, D. T., N. C. Stenseth, M. S. Boyce, et P. E. Greenwood. 2001. Phase coupling and synchrony in the spatiotemporal dynamics of muskrat and mink populations across Canada. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:13149-13154.

Heinrich, B. 1988. Why Do Ravens Fear Their Food? *The Condor* 90:950-952.

———. 1995. An experimental investigation of insight in common ravens (*Corvus corax*). *The Auk* 112:994-1003.

Henden, J.-A., B.-J. Brådsen, N. G. Yoccoz, et R. A. Ims. 2008. Impacts of differential prey dynamics on the potential recovery of endangered arctic fox populations. *Journal of Applied Ecology* 45:1086-1093.

Henden, J.-A., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, P. Hellström, et A. Angerbjörn. 2010. Strength of asymmetric competition between predators in food webs ruled by fluctuating prey: the case of foxes in tundra. *Oikos* 119:27-34.

Hersteinsson, P. 1984. *The behavioural ecology of the arctic fox (Alopex lagopus) in Iceland*. Oxford University.

———. 1992. Demography of the arctic fox (*Alopex lagopus*) population in Iceland. Pages 954-964 in D. R. McCullough et R. H. Barrett, éd. *International conference on population dynamics and management of vertebrates - Wildlife 2001 : Populations*. Barking Essex: Elsevier Appl Sci Publ Ltd.

Hersteinsson, P., A. Angerbjörn, K. Frafjord, et A. Kaikusalo. 1989. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. *Biological Conservation* 49:67-81.

Hersteinsson, P., et D. W. Macdonald. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and Arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos* 64:505-515.

Hewison, A. 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Canadian Journal of Zoology* 77:58-67.

- Hillson, S. 2005. *Teeth* (Second Edi.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hiruki, L., et I. Stirling. 1989. Population dynamics of the arctic fox, *Alopex lagopus*, on Banks Island, Norwest Territories. *Canadian field-naturalist*. Ottawa ON 103:380-387.
- Holt, R. D., et G. A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist* 149:745-764.
- Hurrell, J. W., Y. Kushnir, G. Ottersen, et M. Visbeck. 2003. An Overview of the North Atlantic Oscillation. Pages 1-35 in *The North Atlantic Oscillation: Climatic Significance and Environmental Impact*.
- Ims, R. A., N. G. Yoccoz, et S. T. Killengreen. 2011. Determinants of lemming outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:1970-4.
- Ims, R., et E. Fuglei. 2005. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. *BioScience* 55:311.
- Ims, R., J.-A. Henden, et S. T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution* 23:79-86.
- Iossa, G., C. Soulsbury, P. Baker, et S. Harris. 2008. Body mass, territory size, and life-history tactics in a socially monogamous canid, the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy* 89:1481-1490.
- IPCC. 2013. *AR5 - Summary for Policymakers*. CLIMATE CHANGE 2013 - The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Johnston, D. W., et F. S. L. Williamson. 1960. Heart Weights of North American Crows and Ravens. *The Wilson Bulletin* 72:248-252.
- Juillet, C., R. Choquet, G. Gauthier, et R. Pradel. 2010. A Capture–Recapture Model with Double-Marking, Live and Dead Encounters, and Heterogeneity of Reporting Due to Auxiliary Mark Loss. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 16:88-104.
- Juillet, C. 2011. *Impact de la chasse sur la dynamique d'une population migratrice*. Université Laval. 155p.
- Kaikusalo, A., et A. Angerbjorn. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici* 32:69-77.

- Kanda, L., T. K. Fuller, P. R. Sievert, et K. D. Friedland. 2005a. Variation in winter microclimate and its potential in uence on Virginia opossum (*Didelphis virginia*) survival in Amherst, Massachusetts. *Urban Ecosystems* 8:215-225.
- Kanda, L. L., T. K. Fuller, et K. D. Friedland. 2005b. Temperature sensor evaluation of opossum winter activity. *Wildlife Society Bulletin* 33:1425-1431.
- Karanth, K. U., et R. Chellam. 2009. Carnivore conservation at the crossroads. *Oryx* 43:1-2.
- Kausrud, K. L., A. Mysterud, H. Steen, J. O. Vik, E. Østbye, B. Cazelles, E. Framstad, et al. 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature* 456:93-7.
- Kelly, M. J., A. J. Noss, M. S. Di Bitetti, L. Maffei, R. L. Arispe, A. Paviolo, C. D. De Angelo, et al. 2008. Estimating Puma Densities from Camera Trapping across Three Study Sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy* 89:408-418.
- Kendall, W. L. W., P. P. B. Conn, et J. J. E. Hines. 2006. Combining multistate capture-recapture data with tag recoveries to estimate demographic parameters. *Ecology* 87:169-177.
- Kerley, L. L., J. M. Goodrich, D. G. Miquelle, E. N. Smirnov, H. B. Quigley, et M. G. Hornocker. 2002. Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. *Conservation Biology* 16:97-108.
- Killengreen, S. T., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, K. A. Bråthen, J.-A. Henden, et T. Schott. 2007. Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox. *Biological Conservation* 135:459-472.
- Killengreen, S. T., E. Strømseng, N. G. Yoccoz, et R. A. Ims. 2012. How ecological neighbourhoods influence the structure of the scavenger guild in low arctic tundra. *Diversity and Distributions* 18:563-574.
- King, C. 1991. A review of age determination methods for the stoat *Mustela erminea*. *Mammal Review* 21:31-49.
- Kokko, H., A. Lopez-Sepulcre, et L. J. Morrell. 2006. From Hawks and Doves to Self-Consistent Games of Territorial Behavior. *The American Naturalist* 167:901-912.
- Koons, D. N., S. Pavard, A. Baudisch, et C. Jessica. 2009. Is life-history buffering or lability adaptive in stochastic environments? *Oikos* 118:972-980.
- Korhonen, H., M. Harri, et E. Hohtola. 1985. Response to cold in the blue fox and raccoon dog as evaluated by metabolism, heart rate and muscular shivering: A re-

evaluation. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology* 82:959-964.

Kotlyakov, V. 1961. Results of a study of the processes of formation and structure of the upper layer of the ice sheet in eastern Antarctica. *IAHS Publ.* 55:88-99.

Krebs, C. J. 1972. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper and Row, New York, NY; London, ENGL.

Krebs, C. J. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 278:481-9.

Krebs, C. J. 2013. *Population Fluctuations in Rodents.* The University of Chicago Press, Chicago.

Kumlien, L. 1879. Contributions to the natural history of Arctic America, made in connection with the Howgate Polar Expedition, 1877-78. *US National Museum Bulletin* 15:179.

Kussell, E., et S. Leibler. 2005. Phenotypic Diversity, Population Growth, and Information in Fluctuating Environments. *Science* 309:2075-2078.

Lai, S., J. Bêty, et D. Berteaux. 2015. Spatio-temporal hotspots of satellite-tracked arctic foxes reveal a large detection range in a mammalian predator. *Movement Ecology* 3:1-10.

———. 2017. Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos* 126:937-947.

Landon, D., C. Waite, R. Peterson, et L. Mech. 1998. Evaluation of age determination techniques for gray wolves. *The Journal of Wildlife Management* 62:674-682.

Larson, S. 1960. On the Influence of the Arctic Fox *Alopex lagopus* on the Distribution of Arctic Birds. *Oikos* 11:276-305.

Latham, A. D. M., et S. Boutin. 2011. Wolf, *Canis lupus*, pup mortality: Interspecific predation or non-parental infanticide? *Canadian Field-Naturalist* 125:158-161.

Lebreton, J. D., J. E. Hines, R. Pradel, J. D. Nichols, et J. A. Spendelov. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. *Oikos* 101:253-264.

Lebreton, J. D., J. D. Nichols, R. J. Barker, R. Pradel, et J. A. Spendelov. 2009. Chapter 3 Modeling Individual Animal Histories with Multistate Capture-Recapture Models.

Advances in Ecological Research. Elsevier Ltd.

Lebreton, J. D., et R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: Modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*.

Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M. C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, et al. 2012. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* 93:1707-1716.

Legagneux, P., G. Gauthier, N. Lecomte, N. M. Schmidt, D. Reid, M.-C. Cadieux, D. Berteaux, et al. 2014. Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change* E2168:1-5.

Lepage, D., D. N. Nettleship, et A. Reed. 1998. Birds of Bylot Island and Adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* 51:125-141.

Lewontin, R. C., et D. Cohen. 1969. on Population Growth in a Randomly Varying Environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 62:1056-1060.

Lindström, E., et B. Hörnfeldt. 1994. Vole cycles, snow depth and fox predation. *Oikos* 70:156-160.

Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 14:343-348.

Lindström, J., H. Kokko, J. Lindstrom, H. Kokko, et J. Lindström. 2002. Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters* 5:338-344.

Linhart, S., et F. Knowlton. 1967. Determining age of coyotes by tooth cementum layers. *The Journal of Wildlife Management* 31:362-365.

Lohr, C. A., T. Esmaili, H. Mills, et R. Bencini. 2011. Estimating the age structure of a population of brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*) by comparing tooth wear and cementum lines. *Australian Mammalogy* 33:52.

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

Lopez-Bao, J. V., F. Palomares, A. Rodriguez, et M. Delibes. 2010. Effects of food supplementation on home-range size, reproductive success, productivity and recruitment in a small population of Iberian lynx. *Animal Conservation* 13:35-42.

Loveridge, A. J., M. Valeix, G. Chapron, Z. Davidson, G. Mtare, et D. W. Macdonald.

2016. Conservation of large predator populations: Demographic and spatial responses of African lions to the intensity of trophy hunting. *Biological Conservation* 204:247-254.

Lydersen, C., et T. G. Smith. 1989. Avian predation on ringed seal *Phoca hispida* pups. *Polar Biology* 9:489-490.

M'soka, J., S. Creel, M. S. Becker, et E. Droge. 2016. Spotted hyaena survival and density in a lion depleted ecosystem: The effects of prey availability, humans and competition between large carnivores in African savannahs. *Biological Conservation* 201:348-355.

MacArthur, R., et E. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey , USA.

Mace, R. D., D. W. Carney, T. Chilton-Radandt, S. A. Courville, M. A. Haroldson, R. B. Harris, J. Jonkel, et al. 2012. Grizzly bear population vital rates and trend in the Northern Continental Divide Ecosystem, Montana. *Journal of Wildlife Management* 76:119-128.

Macpherson, A. H. 1964. A northward range expansion of the red fox in the eastern canadian arctic. *Journal of Mammalogy* 45:138-140.

———. 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations. Canadian Wildlife Service. Report Series 8:1-50.

Malthus, T. 1798. An essay on the principle of population: An essay on the principle of population, as it affects the future improvements of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers. The Works of Thomas Robert Malthus, v.1. London: Printed for J. Johnson, in St. Paul's church-yard.

Manniche, A. V. L. 1910. The terrestrial mammals and birds of North-East Greenland. *Meddelelser om Grønland* 45:1-199.

Mark, R., et S. P. Ellner. 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs* 79:575-594.

Massé, H., L. Rochefort, et G. Gauthier. 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *The Journal of wildlife management* 65:271-281.

Matson, G., et J. Matson. 1981. Workbook for cementum analysis. Matson's, Milltown, Montana, USA.

Mccallum, J. 2013. Changing use of camera traps in mammalian field research:

Habitats, taxa and study types. *Mammal Review* 43:196-206.

Mccarty, J. P. 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology* 15:320-331.

Medawar, P. 1952. *An unsolved problem of biology* (H. K. Lewi.). London, UK.

Meijer, T., B. Elmhagen, N. E. Eide, et A. Angerbjörn. 2013. Life history traits in a cyclic ecosystem: A field experiment on the arctic fox. *Oecologia* 173:439-447.

Meijer, T., K. Norén, et A. Angerbjörn. 2011. The impact of maternal experience on post-weaning survival in an endangered arctic fox population. *European Journal of Wildlife Research* 57:549-553.

Meijer, T., K. Norén, P. Hellström, L. Dalén, et A. Angerbjörn. 2008. Estimating population parameters in a threatened arctic fox population using molecular tracking and traditional field methods. *Animal Conservation* 11:330-338.

Menge, B. A., et J. P. Sutherland. 1987. Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130:730-757.

Mercure, A., K. Ralls, K. K. P. Koepfli, et R. R. K. Wayne. 1993. Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA differentiation of swift, kit, and arctic foxes. *Evolution* 47:1313-1328.

Metcalf, C. J. E., et D. N. Koons. 2007. Environmental uncertainty, autocorrelation and the evolution of survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2153-2160.

Metcalf, C. J. E., et S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution* 22:205-212.

Millon, A., et V. Bretagnolle. 2008. Predator population dynamics under a cyclic prey regime: Numerical responses, demographic parameters and growth rates. *Oikos* 117:1500-1510.

Moffitt, S. 1998. Aging bison by the incremental cementum growth layers in teeth. *The Journal of wildlife management* 62:1276-1280.

Moore, C. M., et P. W. Collins. 1995. *Urocyon littoralis*. *Mammalian Species*.

Morris, K. W., et D. F. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: the theory and practice of population viability analysis Chapter 3.

Morris, P. 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal review* 2:69-104.

Morrisette, M., J. Bêty, G. Gauthier, A. Reed, et J. Lefebvre. 2010. Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* 119:1181-1191.

Murdoch, J. D., T. Munkhzul, S. Buyandelger, et C. Sillero-Zubiri. 2010. Survival and Cause-Specific Mortality of Corsac and Red Foxes in Mongolia. *Journal of Wildlife Management* 74:59-64.

Murray, D. L., S. Boutin, et M. O'Donoghue. 1994. Winter habitat selection by lynx and coyotes in relation to snowshoe hare abundance. *Canadian Journal of Zoology* 72:1444-1451.

Murray, D. L., et M. R. Fuller. 2000. A Critical Review of the Effects of Marking. Pages 15-64 *in* L. Boitani et T. K. Fuller, éd. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, New York.

Murray, D. L., et S. Larivière. 2002. The relationship between foot size of wild canids and regional snow conditions: Evidence for selection against a high footload? *Journal of Zoology* 256:289-299.

Mysterud, A., N. C. Stenseth, N. G. Yoccoz, G. Ottersen, et R. Langvatn. 2003. The response of terrestrial ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. Pages 235-262 *in* *The North Atlantic Oscillations: Climatic Significance and Environmental Impact*.

Nasution, M., C. Brownie, K. H. Pollock, et R. E. Bennetts. 2001. Estimating survival from joint analysis of resighting and radiotelemetry capture-recapture data for wild animals. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 6:461-478.

Nilsen, E. B., J. D. C. Linnell, J. Odden, et R. Andersen. 2009. Climate, season, and social status modulate the functional response of an efficient stalking predator: The Eurasian lynx. *Journal of Animal Ecology* 78:741-751.

NOAA. 2017. National Oceanic and Atmospheric Administration.

Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaître, J.-M. Gaillard, et S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews* 12:214-25.

Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Morris, et T. H. Clutton-Brock. 2007a. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of

red deer. *Current Biology* 17:R1000-R1001.

Nussey, D. H., A. J. Wilson, et J. E. Brommer. 2007*b*. The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* 20:831-44.

O'Connell, A., et J. Nichols. 2010. Camera traps in animal ecology: Methods and analyses. (A. F. O'Connell, J. D. Nichols, & K. U. Karanth, éd.) *Ecology* 271.

O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, L. Dennis, et E. J. Hofer. 1998. Functional Responses of Coyotes and Lynx to the Snowshoe Hare Cycle. *Ecology* 79:1193-1208.

Oksanen, L. 1983. Trophic exploitation and arctic phytomass patterns. *American Naturalist* 122:45-52.

Oksanen, L., S. Fretwell, J. Arruda, et P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118:240-261.

Oksanen, L., et T. Oksanen. 2000. The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *The American Naturalist* 155:703-723.

Oli, M. K. 2004. The fast–slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5:449-463.

Olifiers, N., R. de Cassia Bianchi, P. S. D'Andrea, G. Mourão, et M. E. Gompper. 2010. Estimating age of carnivores from the Pantanal region of Brazil. *Wildlife Biology* 16:389-399.

Orzack, S. H., et S. D. Tuljapurkar. 2001. Reproductive Effort in Variable Environments , or Environmental Variation Is for the Birds. *Ecology* 82:2659-2665.

Otto, R. D. 1998. Attempted predation on a Snowshoe Hare, *Lepus americanus*, by an American Marten, *Martes americana*, and a Northern Raven, *Corvus corax*. *Canadian Field-Naturalist* 112:333-334.

Ovsyanikov, N. 1993. Povedenje I socialnaja organizazia pecia Isdatelstvo [Behaviour and social organization in arctic foxes]. Moscow, Russia (in Russian).

Ozaki, M., K. Kaji, N. Matsuda, K. Ochiai, M. Asada, T. Ohba, E. Hosoi, et al. 2010. The relationship between food habits, molar wear and life expectancy in wild sika deer populations. *Journal of Zoology* 280:202-212.

Pacoureaux, N., M. Authier, K. Delord, C. Guinet, et C. Barbraud. 2017. Early-life

density-dependence effects on growth and survival in subantarctic fur seals. *Population Ecology* 59:139-155.

Paemelaere, E., et F. S. Dobson. 2011. Fast and slow life histories of carnivores. *Canadian Journal of Zoology* 89:692-704.

Pagh, S., et P. Hersteinsson. 2008. Difference in diet and age structure of blue and white Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) in the Disko Bay area, West Greenland. *Polar Research* 27:44-51.

Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.

———. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 103:91-93.

Pálsson, S., P. Hersteinsson, E. R. Unnsteinsdóttir, et Ó. K. Nielsen. 2016. Population limitation in a non-cyclic arctic fox population in a changing climate. *Oecologia* 180:1-11.

Pamperin, N. J., E. H. Follmann, et B. Petersen. 2006. Interspecific killing of an arctic fox by a red fox at Prudhoe Bay, Alaska. *Arctic* 59:361-364.

Patterson, B. R., L. K. Benjamin, et F. Messier. 1998. Prey switching and feeding habits of eastern coyotes in relation to snowshoe hare and white-tailed deer densities. *Canadian Journal of Zoology* 76:1885-1897.

Pekelharing, C. 1970. Cementum deposition as an age indicator in the brush-tailed possum, *Trichosurus vulpecula* Kerr (Marsupiala). *Australian Journal of Zoology* 18:71.

Péron, G., J.-M. Gaillard, C. Barbraud, C. Bonenfant, A. Charmantier, R. Choquet, T. Coulson, et al. 2016. Evidence of reduced individual heterogeneity in adult survival of long-lived species. *Evolution* 70:2909-2914.

Persson, J. 2005. Female wolverine (*Gulo gulo*) reproduction: reproductive costs and winter food availability. *Canadian Journal of Zoology* 83:1453-1459.

Pianka, E. R. 1970. On r- and K-Selection. *The American Naturalist* 104:592-597.

Pokallus, J. W., et J. N. Pauli. 2015. Population dynamics of a northern-adapted mammal: Disentangling the influence of predation and climate change. *Ecological Applications* 25:1546-1556.

- Polis, G., et D. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147:813-846.
- Post, E., M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V Callaghan, T. R. Christensen, B. Elberling, A. D. Fox, et al. 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science (New York, N.Y.)* 325:1355-8.
- Post, E., M. C. Forchhammer, et N. C. Stenseth. 1999a. Population ecology and the North Atlantic Oscillation (NAO). *Ecological Bulletins* 47:117-125.
- Post, E., R. O. Peterson, N. C. N. Stenseth, et B. E. B. McLaren. 1999b. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401:905-907.
- Potapov, E. R. 1997. What Determines the Population Density and Reproductive Success of Rough-Legged Buzzards, *Buteo lagopus*, in the Siberian Tundra? *Oikos* 78:362.
- Powell, L. A., M. J. Conroy, J. E. Hines, J. D. Nichols, G. Kremenetz, S. The, W. Management, et al. 2000. Simultaneous Use of Mark-Recapture and Radiotelemetry to Estimate Survival, Movement, and Capture Rates. *The Journal of Wildlife Management* 64:302-313.
- Pradel, R. 2005. Multievent: An Extension of Multistate Capture-Recapture Models to Uncertain States. *Biometrics* 61:442-447.
- Pradel, R., C. M. a Wintrebert, et O. Gimenez. 2003. A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43-53.
- Prestrud, P. 1991. Adaptations by the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic* 44:132-138.
- . 1992a. Food-habits and observations of the hunting behavior of arctic foxes, *Alopex lagopus*, in Svalbard. *Canadian Field-Naturalist* 106:225-236.
- . 1992b. Arctic foxes in Svalbard: population ecology and rabies. Norsk Polarinstitutt, Oslo.
- Prestrud, P., J. Krogsrud, et I. Gjertz. 1992. The occurrence of rabies in the Svalbard Islands of Norway. *Journal of Wildlife Diseases* 28:57-63.
- Prestrud, P., et C. M. Pond. 2003. Fat indices of arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Wildlife Biology* 9:193-197.
- Proulx, G., I. Pawlina, et D. Onderka. 1994. Field evaluation of the number 1½ steel-

jawed leghold and the Sauvageau 2001-8 traps to humanely capture arctic fox. *Wildlife Society Bulletin* 22:179-183.

Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, et J. S. Brashares. 2009. The Rise of the Mesopredator. *BioScience* 59:779-791.

Pulliaainen, E. 1965. On the distribution and migrations of the Arctic fox (*Alopex lagopus L.*) in Finland. *Aquilo Serie Zoologica* 2:25-40.

Rauset, G. R., M. Low, et J. Persson. 2015. Reproductive patterns result from age-related sensitivity to resources and reproductive costs in a mammalian carnivore. *Ecology* 96:3153-3164.

Reed, A., R. Hughes, et H. Boyd. 2002. Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl* 53:53-65.

Rees, M., D. Z. Childs, et S. P. Ellner. 2014. Building integral projection models: A user's guide. *Journal of Animal Ecology* 83:528-545.

Renard, A., M. Lavoie, et S. Larivière. 2008. Differential Footload of Male and Female Fisher, *Martes pennanti*, in Quebec. *The Canadian Field-Naturalist* 122:269-270.

Rioux, M.-J., S. Lai, N. Casajus, J. Bêty, et D. Berteaux. 2017. Winter home range fidelity and extraterritorial movements of Arctic fox pairs in the Canadian High Arctic. *Polar Research* 36:11.

Rixen, C., W. Haeberli, et V. Stoeckli. 2004. Ground Temperatures under Ski Pistes with Artificial and Natural Snow. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36:419-427.

Rode, K. D., S. C. Amstrup, et E. V Regehr. 2010. Reduced body size and cub recruitment in polar bears associated with sea ice decline. *Ecological applications* : a publication of the Ecological Society of America 20:768-82.

Rodnikova, A., R. A. Ims, A. Sokolov, G. Skogstad, V. Sokolov, V. Shtro, et E. Fuglei. 2011. Red fox takeover of arctic fox breeding den: An observation from Yamal Peninsula, Russia. *Polar Biology* 34:1609-1614.

Roff, D. A. 1992. *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis* (Vol. 7).

———. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Incorporated.

Roland, J., et S. F. Matter. 2013. Variability in winter climate and winter extremes reduces population growth of an alpine butterfly. *Ecology* 94:190-199.

- Rosatte, R., et A. Silver. 2007. Correlation between age estimates for elk, *Cervus elaphus*, using tooth wear/eruption patterns and counts of annuli in tooth cementum. *The Canadian field* 121:214-215.
- Roth, G., et H. Caswell. 2016. Hyperstate matrix models: extending demographic state spaces to higher dimensions. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1438-1450.
- Roth, J. D. 2002. Temporal variability in the diet of arctic foxes as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia* 133:70-77.
- . 2003. Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 72:668-676.
- Rovero, F., et A. R. Marshall. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46:1011-1017.
- Royle, J. A., A. K. Fuller, et C. Sutherland. 2017. Unifying Population and Landscape Ecology with Spatial Capture-recapture. *Ecography* 1-12.
- Saitoh, T., B. Cazelles, J. O. Vik, H. Viljugrein, et N. C. Stenseth. 2006. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan. *Climate Research* 32:109-118.
- Sala, E. 2006. Top predators provide insurance against climate change. *Trends in Ecology & Evolution* 21:479-80.
- Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, C. R. Archer, C. Bein, H. De Buhr, C. Farack, F. Gottschalk, et al. 2015a. COMADRE: a global database of animal demography. *Journal of Animal Ecology* 10.1101/027821.
- Salguero-Gómez, R., O. R. Jones, C. R. Archer, Y. M. Buckley, J. Che-Castaldo, et H. Caswell. 2015b. The COMPADRE plant matrix data- base: an open online repository for plant demography. *Ecology* 103:202-218.
- Salguero-Gómez, R., R. P. Shefferson, et M. J. Hutchings. 2013. Plants do not count... or do they? New perspectives on the universality of senescence. *Journal of Ecology* 101:545-554.
- Salinger, M. J. 2005. Climate variability and change: Past, present and future - An overview. *Climatic Change* 70:9-29.
- Samelius, G. 2006. Foraging behaviours and population dynamics of arctic foxes. *Arctic* 57:441-443.

- Samelius, G., et R. T. Alisauskas. 2017. Components of population growth for Arctic foxes at a large Arctic goose colony: the relative contributions of adult survival and recruitment. *Polar Research* 36:6.
- Samelius, G., R. T. Alisauskas, K. A. Hobson, et S. Larivière. 2007. Prolonging the arctic pulse: Long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology* 76:873-880.
- Sand, H., P. Wabakken, B. Zimmermann, Ö. Johansson, H. C. Pedersen, et O. Liberg. 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf-moose system: Can we rely on winter estimates? *Oecologia* 156:53-64.
- Sanderson, E. W. 2006. How Many Animals Do We Want to Save? The Many Ways of Setting Population Target Levels for Conservation. *BioScience* 56:911.
- Sandvik, H., K. E. Erikstad, R. T. Barrett, et N. G. Yoccoz. 2005. The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology* 74:817-831.
- Sanecki, G. M., K. Green, H. Wood, et D. Lindenmayer. 2006. The Characteristics and Classification of Australian Snow Cover: an Ecological Perspective. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38:429-435.
- Santymire, R. M., S. M. Wisely, T. M. Livieri, J. Howard, P. Marten, et S. M. M. 2012. Using canine width to determine age in the Black-footed Ferret (*Mustela nigripes*). *Small Carnivore Conservation* 46:17-21.
- Sarmiento, P., J. Cruz, C. Eira, et C. Fonseca. 2009. Evaluation of Camera Trapping for Estimating Red Fox Abundance. *Journal of Wildlife Management* 73:1207-1212.
- Schaub, M., et R. Pradel. 2004. Assessing the relative importance of different sources of mortality from recoveries of marked animals. *Ecology* 85:930-938.
- Schmidt, N. M., R. A. Ims, T. T. Høye, O. Gilg, L. H. Hansen, J. Hansen, M. Lund, et al. 2012. Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 279:4417-22.
- Schmitz, O., E. Post, C. Burns, et K. Johnston. 2003. Ecosystem responses to global climate change: moving beyond color mapping. *Bioscience* 53:1199-1205.
- Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson, et L. Irving. 1950. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *The Biological bulletin* 99:237-258.
- Schwab, C., T. Bugnyar, C. Schloegl, et K. Kotrschal. 2008. Enhanced social learning

- between siblings in common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour* 75:501-508.
- Schwarz, C. J., et A. N. Arnason. 1996. A General Methodology for the Analysis of Capture-Recapture Experiments in Open Populations. *Biometrics* 52:860.
- Selås, V., et J. O. Vik. 2006. The arctic fox *Alopex lagopus* in Fennoscandia: a victim of human-induced changes in interspecific competition and predation? *Biodiversity and Conservation* 16:3575-3583.
- Sergio, F. 2003. From individual behaviour to population pattern: weather-dependent foraging and breeding performance in black kites. *Animal Behaviour* 66:1109-1117.
- Serreze, M. C., M. M. Holland, et J. Stroeve. 2007. Perspectives on the Arctic's shrinking sea-ice cover. *Science (New York, N.Y.)* 315:1533-6.
- Sherratt, T. N., et M. Mesterton-Gibbons. 2015. The evolution of respect for property. *Journal of Evolutionary Biology* 28:1185-1202.
- Shilyaeva, L. 1968. Studying the migration of the arctic fox. Pages 103-112 *in* Problems of the North. National Research Council of Canada, Ottawa, ON.
- Shimoinaba, S., et T. Oi. 2015. Relationship Between Tooth wear and Age in the Japanese Black Bear in Hiroshima Prefecture, Japan. *Mammal Study* 40:53-60.
- Sillero-Zubiri, C., et A. Angerbjorn. 2009. Arctic Foxes and Climate Change Out-foxed by Arctic warming. *IUCN Red List* 1-4.
- Sillero-Zubiri, C., M. Hoffmann, et D. W. Macdonald. 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan, IUCN.
- Silvy, N. J., R. R. Lopez, et M. J. Peterson. 2005. Wildlife marking techniques. (T. A. Bookhout, éd.) *Techniques for wildlife investigations and management*. Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Sinclair, A. 1989. Population regulation in animals. Pages 197-241 *in* J. Cherret, éd. *Ecological Concepts. the Contribution of Ecology To an Understanding of the Natural World (Vol. 75)*. Oxford: BlackWell Scientific publication.
- Sinclair, A. R. E., et C. J. Krebs. 2002. Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 357:1221-31.
- Sklepkovych, B. 1989. Kannibalism hos fjällrävar, *Alopex lagopus*, i de svenska lapplandsfjällen. *Fauna och flora* 84:145-150.

Skrobov, V. 1960. Interrelationships of the polar fox and fox in the tundras of the Nenetsk National Okrug. *Zool. Zh.* 80:1274-1285.

Smallegange, I. M., H. Caswell, M. E. M. Toorians, et A. M. de Roos. 2017. Mechanistic description of population dynamics using dynamic energy budget theory incorporated into integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution* 8:146-154.

Smirnov, V. S. 1968. Analysis of arctic fox population dynamics and methods of increasing the arctic fox harvest. *Problems of the North* 11:81-101.

Smith, T. G. 1976. Predation of ringed seal pups (*Phoca hispida*) by the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology* 54:1610-1616.

Smuts, G., J. Anderson, et J. Austin. 1978. Age determination of the African lion (*Panthera leo*). *Journal of Zoology* 185:115-146.

Spiller, D. A., et T. W. Schoener. 1990a. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature* 347:469-472.

———. 1990b. Lizards reduce food consumption by spiders: mechanisms and consequences. *Oecologia* 83:150-61.

———. 1994. Effects of Top and Intermediate Predators in a Terrestrial Food Web. *Ecology* 75:182-196.

Spinage, C. 1973. A review of the age determination of mammals by means of teeth, with especial reference to Africa. *African Journal of Ecology* 11:165-187.

Stander, P. 1997. Field age determination of leopards by tooth wear. *African Journal of Ecology* 35:156-161.

Stearns, S. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quarterly review of biology* 51:3-47.

———. 1977. The Evolution of Life History Traits : A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:145-171.

———. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology* 3:259-268.

———. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press.

———. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476-486.

Steiner, N., K. Azetsu-Scott, J. Hamilton, K. Hedges, X. Hu, M. Y. Janjua, D. Lavoie, et al. 2015. Observed trends and climate projections affecting marine ecosystems in the Canadian Arctic. *Environmental Reviews* 23:191-239.

Stempniewicz, L., et L. Iliszko. 2010. Glaucous Gulls Kleptoparasiting Arctic Foxes in Magdalenefjorden, NW Spitsbergen. *Arctic* 63:107-111.

Stenseth, N. C., K. Chan, H. Tong, R. Boonstra, S. Boutin, C. J. Krebs, E. Post, et al. 1999. Common Dynamic Structure of Canada Lynx Populations Within Three Climatic Regions. *Science* 285:1071-1073.

Stenseth, N. C., et A. Mysterud. 2005. Weather packages: Finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology* 74:1195-1198.

Stenseth, N. C., A. Shabbar, K.-S. Chan, S. Boutin, E. K. Rueness, D. Ehrich, J. W. Hurrell, et al. 2004. Snow conditions may create an invisible barrier for lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10632-4.

Stirling, I., et A. E. Derocher. 2012. Effects of climate warming on polar bears: A review of the evidence. *Global Change Biology* 18:2694-2706.

Stopa, J. E., F. Ardhuin, et F. Girard-Ardhuin. 2016. Wave climate in the Arctic 1992-2014: Seasonality and trends. *Cryosphere* 10:1605-1629.

Strand, O., A. Landa, J. D. C. Linnell, B. Zimmermann, et T. Skogland. 2000. Social Organization and Parental Behavior in the Arctic Fox. *Journal of Mammalogy* 81:223-233.

Stroeve, J., M. M. Holland, W. Meier, T. Scambos, et M. Serreze. 2007. Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophysical Research Letters* 34:L09501.

Swann, D. E., C. C. Hass, D. C. Dalton, et S. A. Wolf. 2004. Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin* 32:357-365.

Szor, G., D. Berteaux, et G. Gauthier. 2008. Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar biology* 31:351-362.

Szuma, E. 2008. Geographic variation of tooth and skull sizes in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Annales Zoologici Fennici* 2450:185-199.

Tannerfeldt, M., et A. Angerbjorn. 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos* 83:545-559.

- Tannerfeldt, M., et A. Angerbjörn. 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography* 19:209-220.
- Tannerfeldt, M., A. Angerbjörn, et B. Arvidson. 1994a. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival : a field experiment. *Ecography* 17:88-96.
- Tannerfeldt, M., A. Angerbjörn, B. Arvidson, A. Angerbjörn, et B. Arvidson. 1994b. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival-a field experiment. *Ecography* 17:88-96.
- Tannerfeldt, M., B. Elmhagen, et A. Angerbjörn. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia* 132:213-220.
- Tannerfeldt, M., A. Moehrensclager, et A. Angerbjörn. 2003. Den ecology of swift, kit and arctic foxes: a review. Pages 167-181 in M. A. Sovada et L. N. Carbyn, éd. *Population Ecology: Ecology and conservation of swift foxes in a Changing World*. Canadian plains research center, University of Regina, Saskatchewan.
- Tarroux, A., D. Berteaux, et J. Bêty. 2010. Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology* 33:1021-1026.
- Tarroux, A., J. Bêty, G. Gauthier, et D. Berteaux. 2012. The marine side of a terrestrial carnivore: intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes. *PloS one* 7:e42427.
- Temple, S. A. 1974. Winter food habits of ravens on the Arctic Slope of Alaska. *Arctic* 27:41-46.
- The R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Therrien, J., G. Gauthier, E. Korpimäki, et J. Bêty. 2014. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* 95:56-67.
- Treves, A., G. Chapron, J. V López-Bao, C. Shoemaker, A. R. Goeckner, et J. T. Bruskotter. 2017. Predators and the public trust. *Biological Reviews* 92:248-270.
- Tuljapurkar, S. D. 1982. Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of r-selection. *Theoretical Population Biology* 21:141-165.
- Turchin, P., L. Oksanen, P. Ekerholm, T. Oksanen, et H. Henttonen. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature* 405:562-5.

- van de Kerk, M., H. de Kroon, D. A. Conde, et E. Jongejans. 2013. Carnivora Population Dynamics Are as Slow and as Fast as Those of Other Mammals: Implications for Their Conservation. (M. Krkosek, éd.) PLoS ONE 8:e70354.
- van Deelen, T. R., K. M. Hollis, C. Anchor, et D. R. Etter. 2000. Sex affects age determination and wear of molariform teeth in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 64:1076-1083.
- Van Horn, R. C., T. L. McElhinny, et K. E. Holekamp. 2003. Age Estimation and Dispersal in the Spotted Hyena (*Crocuta Crocuta*). *Journal of Mammalogy* 84:1019-1030.
- Van Valkenburgh, B. V. 1988. Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals. *American Naturalist* 131:291-302.
- Verbeek, M. E. M., P. J. Drent, et P. R. Wiepkema. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48:1113-1121.
- Vindenes, Y., et Ø. Langangen. 2015. Individual heterogeneity in life histories and eco-evolutionary dynamics. *Ecology Letters* 18:417-432.
- Vucetich, J. A., et R. O. Peterson. 2004. The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271:183-189.
- Walther, G., E. Post, P. Convey, et A. Menzel. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Watson, J. E. M., D. F. Shanahan, M. Di Marco, J. Allan, W. F. Laurance, E. W. Sanderson, B. Mackey, et al. 2016. Catastrophic Declines in Wilderness Areas Undermine Global Environment Targets. *Current Biology* 26:2929-2934.
- Watts, H. E., et K. E. Holekamp. 2009. Ecological Determinants of Survival and Reproduction in the Spotted Hyena. *Journal of Mammalogy* 90:461-471.
- Weingarh, K., C. Heibl, F. Knauer, F. Zimmermann, L. Bufka, et M. Heurich. 2012. First estimation of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) abundance and density using digital cameras and capture-recapture techniques in a German national park. *Animal Biodiversity and Conservation* 35:197-207.
- Wells, M. C., et M. Bekoff. 1982. Predation by wild coyotes: behavioral and ecological analyses. *Journal of Mammalogy* 63:118-127.

- White, C. 2005. Hunters ring dinner bell for ravens: Experimental evidence of a unique foraging strategy. *Ecology* 86:1057-1060.
- White, G. C., et K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:S120-S139.
- White, T. C. R. 2008. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* 83:227-248.
- Williams, B., J. D. Nichols, et M. J. Conroy. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making*. Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo.
- Williams, C. M., H. A. L. Henry, et B. J. Sinclair. 2015. Cold truths: How winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews* 90:214-235.
- Wilmers, C. C., E. Post, et A. Hastings. 2007. A Perfect Storm: The Combined Effects on Population Fluctuations of Autocorrelated Environmental Noise, Age Structure, and Density Dependence. *The American Naturalist* 169:673-683.
- Wilmers, C. C., E. Post, R. O. Peterson, et J. A. Vucetich. 2006. Predator disease outbreak modulates top-down, bottom-up and climatic effects on herbivore population dynamics. *Ecology letters* 9:383-9.
- Wilson, D., et D. Reeder. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (Third edit.)*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MA.
- Wolak, M. E., D. J. Fairbairn, et Y. R. Paulsen. 2012. Guidelines for estimating repeatability. *Methods in Ecology and Evolution* 3:129-137.
- Wolton, R. J., et B. J. Trowbridge. 1985. The effects of radio-collars on Wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *Journal of Zoology* 206:222-224.
- Wood, J. 1958. Age structure and productivity of a gray fox population. *Journal of Mammalogy* 39:74-86.
- Woodroffe, R., H. Davies-Mostert, J. Ginsberg, J. Graf, K. Leigh, K. McCreery, R. Robbins, et al. 2007. Rates and causes of mortality in Endangered African wild dogs *Lycaon pictus*: lessons for management and monitoring. *Oryx* 41:215.
- Yoccoz, N., et R. Ims. 1999. Demography of small mammals in cold regions: the importance of environmental variability. *Ecological Bulletins* 47:137-144.

Yom-Tov, Y., P. Hersteinsson, E. Yom-Tov, et E. Geffen. 2016. Harsh climate selects for small body size among Iceland's Arctic foxes. *Ecography* 39:1-8.