

**UQAR**

Université du Québec  
à Rimouski

**EFFETS DES CYCLES DE LEMMINGS SUR LE SUCCÈS DE  
NIDIFICATION D'OISEAUX DIFFÉRANT PAR LEUR  
TAILLE CORPORELLE ET LEUR COMPORTEMENT**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© PASCAL ROYER-BOUTIN

Avril 2015



**Composition du jury :**

**Dominique Gravel, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Joël Bêty, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Paul Allen Smith, examinateur externe, Environnement Canada – National Wildlife  
Research Centre**

Dépôt initial le 29 avril 2015

Dépôt final le 15 septembre 2015



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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



« If we knew what it was we  
were doing, it would not be called  
research, would it? » — Albert  
Einstein





## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à adresser mes plus sincères remerciements à Joël Bêty pour cette incroyable opportunité qu'était d'étudier, et de marcher, l'écosystème de l'île Bylot sous sa supervision. Je le remercie pour sa confiance et ses nombreux conseils éclairants. Son énergie et son grand talent de pédagogue font de lui un superviseur de grande valeur. Je considère que ce fut une chance inouïe et un honneur de travailler sous sa supervision.

Je tiens également à remercier particulièrement les coauteurs de cette étude, Dominique Berteaux et Gilles Gauthier, pour leurs commentaires judicieux et pour m'avoir donné l'opportunité d'analyser de précieuses données et ainsi de profiter des fruits de la recherche qui s'effectue à l'île Bylot depuis de nombreuses années. Je remercie spécialement Marie-Christine Cadieux de m'avoir facilité l'accès à de nombreuses données et pour son admirable diligence. Je tiens également à remercier Sandra Lai et Clément Chevallier pour leur aide essentielle concernant le suivi de population de renards et pour m'avoir fait profiter de leur expertise. Je remercie Alain Caron, Nicolas Casajus et Pierre Legagneux de m'avoir fourni leur avis scientifique. Un grand merci à Dominique Gravel et à Paul Allen Smith pour avoir généreusement accepté de faire partie du jury d'évaluation de ce mémoire.

Je tiens également à souligner ma gratitude envers mes collègues, autant ceux qui m'ont aidé sur le terrain qu'au bureau. Je remercie plus spécialement les collègues de mon équipe, les amants des pluviers, soit Jean-François Lamarre (Chef), Catherine Doucet (alias Plectrofemme), Éric Reed, Fanny Senez-Gagnon ainsi que Don-Jean Léandri-Breton. Le leadership de Jean-François et son savoir-faire incroyablement vaste font de lui un collègue dont on ne saurait se passer. Je lui suis extrêmement reconnaissant, ainsi qu'à Éric Reed, pour m'avoir donné la chance de faire l'expérience de la capture et du baguage de ce grand migrateur qu'est le pluvier bronzé. Je remercie également tous les autres pour leur travail dévoué. Je remercie également mes collègues que je n'ai côtoyés que dans « le sud ». Par

leur agréable compagnie, ils ont su faire de mon passage à la maîtrise une expérience dont il fera bon se souvenir.

Je remercie finalement mes parents, Réginald Royer et Noëlline Boutin, ainsi que ma sœur Emma de m'avoir toujours vigoureusement encouragé et appuyé. Je remercie tout autant Catherine de son appui indéfectible au quotidien.

Finalement, ce projet n'aurait pu être possible sans le support logistique et financier (ordre alphabétique) de Affaires autochtones et Développement du Nord Canada, du réseau ArcticNet de centres d'excellence du Canada, du Centre d'études nordiques, du Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, de Parcs Canada, du Programme de formation scientifique dans le Nord (Commission canadienne des affaires polaires), du Programme du plateau continental polaire, du Service canadien de la faune (Environnement Canada), de l'Université du Québec à Rimouski et de l'Université Laval. Merci aussi aux Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) pour la bourse de maîtrise en recherche versée pour mes études de maîtrise (2012-2014).

## RÉSUMÉ

Dans l'Arctique, le succès reproducteur des oiseaux nichant au sol varie généralement de façon importante entre les années. Selon l'hypothèse des proies alternatives, ces fluctuations seraient liées indirectement aux cycles d'abondance de lemmings par le biais de changements dans le comportement et l'abondance des prédateurs partagés. Les démonstrations empiriques détaillées de cette hypothèse et des mécanismes impliqués sont toutefois limitées, particulièrement dans l'Arctique canadien. Grâce à un suivi écologique à long terme à l'île Bylot (Nunavut), nous avons étudié les effets des cycles de lemmings sur i) les variations interannuelles du succès de nidification d'oiseaux utilisant différentes stratégies de reproduction (bécasseaux, pluvier bronzé, plectrophane lapon et oie des neiges) et ii) la reproduction et l'abondance estivale de renards arctiques. À l'aide de caméras à déclenchement automatique, nous avons d'abord confirmé que la prédation par les renards arctiques représente la principale cause des échecs de nidification des plectrophanes et des pluviers, observation déjà rapportée chez les bécasseaux et les oies. Pour toutes les espèces d'oiseaux, le taux de survie quotidien des nids et la densité de lemmings étaient reliés positivement, mais la force de la relation variait significativement entre les espèces. Les plectrophanes et les oies étaient beaucoup moins influencés par la densité lemmings comparativement aux pluviers. Ensuite, le succès de nidification des plectrophanes et des oies était relié négativement à la densité de lemmings mesurée l'année précédente. Considérant que la productivité des renards était liée positivement à la densité de lemmings, ce résultat reflète vraisemblablement la réponse numérique avec délai de la population de renards. Toutefois, les changements d'abondance de renards ne semblaient pas être la principale cause des variations de pression de prédation sur les oiseaux : l'effet avec délai des lemmings sur le succès de nidification était plutôt faible et s'atténuait lors des années de forte abondance de lemmings. Globalement, nos résultats indiquent (1) qu'il existe des différences interspécifiques quant à la force du lien indirect « lemmings-oiseaux » et (2) que la réponse fonctionnelle du prédateur aux fluctuations d'abondance de lemmings semble prédominante pour expliquer cette relation dans l'Arctique canadien.

Mots clés : Limicoles, Oie des neiges, Plectrophane lapon, Arctique, Succès de nidification, Prédation, Interaction trophique, Proies alternatives, Cycles de lemmings, Taux de survie



## ABSTRACT

In the Arctic, ground-nesting birds usually exhibit reproductive success that varies greatly annually. According to the alternative prey hypothesis, these fluctuations should be linked indirectly to cycles of lemming abundance through changes in abundance and behavior of shared predators. Detailed empirical evidence testing this hypothesis and the underlying mechanisms are nonetheless limited, especially in the Canadian Arctic. Benefiting from a long-term ecological monitoring program on Bylot Island (Nunavut), we investigated the effects of lemming cycles on i) the interannual variation in nesting success of bird species using different reproductive strategies (sandpipers, american golden-plover, lapland longspur and greater snow goose) and ii) the reproduction and the summer abundance of arctic foxes. Using motion-triggered cameras, we first identified predation by arctic fox as the main cause of nest failures for longspurs and plovers, as previously reported for snow geese and sandpipers. For all bird species, daily nest survival rate and lemming density were positively related but the strength of this relationship varied significantly among species. Geese and longspurs were much less affected by changes in lemming density compared to plovers. Moreover, nest success of longspurs and geese was negatively correlated to previous year lemming density. Considering that fox breeding productivity was positively correlated to lemming density, this result likely reflects the delayed numerical response of the fox population. However, changes in fox abundance did not seem to be the main cause of variation in predation pressure on birds: the delayed effect of lemming density on their nest success was relatively weak and faded in years of high lemming abundance. Overall, our results indicate (1) that there are interspecific differences in the strength of the “lemming-bird” indirect link and (2) that the predator functional response to fluctuations of lemming abundance seems predominant to explain this relationship in the Canadian Arctic.

Keywords: Shorebirds, Snow Goose, Lapland longspur, Arctic, Nest success, Predation, Trophic interaction, Alternative prey, Lemming cycles, Survival rate



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES APPENDICES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
L'HYPOTHESE ROSELAAR-SUMMERS POUR EXPLIQUER LES FLUCTUATIONS DU SUCCES REPRODUCTEUR DES OISEAUX NICHANT DANS L'ARCTIQUE.....	5
DES APPUIS EMPIRIQUES EQUIVOQUES DANS L'ARCTIQUE CANADIEN.....	6
UNE COMPRÉHENSION LIMITÉE DES MÉCANISMES SOUS-JACENTS.....	7
DES PROIES ALTERNATIVES ADOPTANT DIFFÉRENTES STRATÉGIES ANTIPRÉDATEURS.....	9
OBJECTIFS DE L'ETUDE ET HYPOTHESES DE TRAVAIL.....	10
CHAPITRE 1 EFFETS DES CYCLES DE LEMMINGS SUR LE SUCCÈS DE NIDIFICATION D'OISEAUX DIFFÉRANT PAR LEUR TAILLE CORPORELLE ET LEUR COMPORTEMENT.....	13
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	13
1.2 EFFECTS OF LEMMING CYCLES ON NESTING SUCCESS OF TUNDRA BIRDS DIFFERING IN BODY SIZE AND BEHAVIOR.....	17
Abstract.....	17
INTRODUCTION.....	18

MATERIAL AND METHODS .....	20
RESULTS .....	28
DISCUSSION .....	31
LITERATURE CITED .....	37
TABLES AND FIGURES .....	45
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	59
CONTRIBUTIONS ET LIMITES DE L'ETUDE .....	59
PERSPECTIVES FUTURES .....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	69



## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Nest predators of the american golden-plover and lapland longspur as identified by camera monitoring on Bylot Island from 2007 to 2014. ....45
- Table 2.** (A) Delta AICc ( $\Delta$  AICc), AICc weight ( $\omega$  AICc), number of estimated parameters (k) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density (log-transformed) on daily nest survival probability in greater snow goose, lapland longspur, american golden-plover and sandpipers (Baird's sandpiper and white-rumped sandpiper) on Bylot Island from 1995 to 2013. All models include the effect of year, site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and habitat (wetlands or not) as random effects. (B) Parameter estimates ( $\beta$ ) of the best model, lower (LCI) and upper 95% confidence intervals (UCI). ....46
- Table 3.** Delta AICc ( $\Delta$  AICc), AICc weight ( $\omega$  AICc), number of estimated parameters (k) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density cycles (log-transformed) on daily nest survival probability of (A) lapland longspur and (B) greater snow goose on Bylot Island from 1995 to 2013. All models include the effect of year, site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and habitat (wetlands or not) as random effects. ....47



## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Map of the study area in the southwest plain of Bylot Island (Nunavut, Canada) with the locations of the two main sampling areas: Qarlikturvik Valley (gridded area represents this valley and its vicinity, i.e. a zone that extends up to 7 km around all the bird nests found in Qarlikturvik valley) and the surroundings of the goose colony (largest extent since 2009 shown on the map). All monitored arctic fox dens are also represented on the map.....48
- Figure 2.** Nest success probability, index of arctic fox abundance, arctic fox breeding productivity (proportion of dens with litters), and lemming density (individuals per ha) on Bylot Island from summers 1995 to 2013. For nest success probabilities, the solid black line represents the greater snow goose, solid grey line represents the lapland longspur, dotted black line represents sandpipers and dotted grey line represents the american golden-plover. ....50
- Figure 3.** Effect of lemming density (presented on a log scale) on daily nest survival rate of bird species using differing antipredator strategies on Bylot Island. Dots and error bars represent daily nest survival probability and 95% confidence intervals as estimated separately for each year. Dotted lines represent 95% confidence intervals of the regression curve. ....51
- Figure 4.** Model-averaged effects of current ( $t_0$ ) and previous year ( $t-1$ ) lemming density (presented on a log scale) on lapland longspur nest success (daily nest survival rate raised to the power of the average number of days of nesting, i.e. 21 days) between 1995 and 2013 on Bylot Island. In each figure, the value of the other covariate was set at the median. Dotted lines represent the unconditional 95% confidence intervals. Dots and bars represent annual nest success and 95% confidence intervals.....52
- Figure 5.** Model-averaged effects of previous ( $t-1$ ) and current ( $t_0$ ) summer lemming density (presented on a log scale) on greater snow goose nest success (daily nest survival rate raised to the power of 24, which is the average number of days of incubation). Predicted (large black dots) and observed (connected small grey dots)

annual estimates of nest success are also shown in the figure. Some overlapping dots were slightly displaced from one another to aid visual interpretation. .... 53

## LISTE DES APPENDICES

<b>Appendix S1.</b> Sample size of monitored nests used to estimate daily nest survival rates on Bylot Island, Nunavut, by year, species and study site. ....	54
<b>Appendix S2.</b> Post-hoc determination of the dominant habitat using a map of vegetation types and topographical features in Sirmilik National Park (Duclos et al. 2006) .....	55
<b>Appendix S3.</b> Bootstrap model selection for interspecific analysis with unbalanced sample size of the lemming density effect on nest survival .....	56
<b>Appendix S4.</b> Delta AICc ( $\Delta$ AICc), AICc weight ( $\omega$ AICc), number of estimated parameters (k) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density (log-transformed) and arctic fox abundance on daily nest survival probability of (A) lapland longspur, (B) greater snow goose, (C) american golden-plover and (D) sandpipers on Bylot Island from 2007 to 2013. All models include the effect of the year, the site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and the habitat (wetlands or not) as random effects. ....	57
<b>Appendix S5.</b> Estimation of spatial synchrony for arctic fox breeding productivity and abundance indices .....	58



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude de la dynamique des populations animales tente d'expliquer comment et pourquoi les abondances d'une population changent-elles dans le temps et dans l'espace (Turchin 2003). Les écologistes s'intéressant à la dynamique des populations doivent donc relever plusieurs défis interdépendants : décrire une population à un moment donné, documenter ses variations d'abondance et tenter de déterminer les mécanismes expliquant cette variation. Les connaissances acquises permettent alors de faire des prédictions sur les variations d'abondance à venir dans une population ou encore expliquer les déclin chez des espèces au statut préoccupant. La dynamique des populations animales est donc non seulement essentielle pour approfondir notre compréhension des processus écologiques et de la dynamique des écosystèmes, mais est également un outil essentiel en gestion de la faune, soit à des fins d'exploitation, de contrôle ou de conservation.

Une population animale peut être décrite par ses différentes propriétés : comme son abondance, bien sûr, mais aussi sa structure (p. ex. distribution d'âge, ratio mâle:femelle) ainsi que ses paramètres démographiques (capacité biotique, taux de survie, succès reproducteur). En influençant, entre autres, le recrutement des juvéniles et la distribution d'âge d'une population, le succès reproducteur annuel peut influencer sur sa dynamique de façon importante (Gaillard et al. 1998, Saether et al. 2004).

Chez les oiseaux, les conditions environnementales rencontrées par les adultes sur leur aire de reproduction peuvent être un déterminant important de leur succès de reproduction. Par exemple, les précipitations peuvent causer de la mortalité chez les oisillons directement exposés du faucon pèlerin (*Falco peregrinus*; Anctil et al. 2014). D'autres exemples montrent que les conditions environnementales peuvent aussi influencer le succès reproducteur de manière indirecte. Par exemple, le succès de reproduction de la sauvagine qui niche dans les Prairies nord-américaines dépend fortement des

précipitations : pendant les années de sécheresse, les canards sont moins nombreux à nicher et pondent moins d'œufs. De plus, ils sont plus exposés à la prédation (le couvert de nidification est plus limité que pendant les années humides) et sont moins nombreux à tenter une renidification (Rogers 1964, Krapu et al 1983).

Les relations qu'une population d'oiseaux entretient avec d'autres espèces peuvent influencer leur succès de reproduction. Par exemple, en Grande-Bretagne, le broutage exercé sur la végétation par des herbivores a un effet négatif sur le nombre de jeunes élevés par femelle chez deux espèces de téttras (Baines 1996). La consommation de la végétation au sol par les moutons et les cerfs a une influence négative sur l'abondance des arthropodes consommés par les juvéniles. Dans les sites de haute végétation, une réduction des déplacements des jeunes à des fins d'alimentation pourrait réduire leur exposition à la prédation et alors expliquer leur plus grande survie en présence d'une plus faible abondance de grands herbivores (Baines 1996).

Les variations des conditions environnementales, qu'elles soient biotiques ou abiotiques, influencent aussi fortement le succès de reproduction des oiseaux nichant dans l'Arctique. Par exemple, la reproduction de la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlanticus*), un important herbivore de l'Arctique, est influencée par des facteurs climatiques ainsi que des interactions trophiques indirectes (Morrissette et al. 2010). Les conditions climatiques rencontrées par les oies au début de la saison de reproduction auraient une influence déterminante sur leur productivité maximale par le biais de processus ascendants et, ensuite, les oscillations d'abondance en rongeurs influenceraient la proportion de cette productivité consommée par les prédateurs (Morrissette et al. 2010).

La prédation est la principale cause d'échec de nidification chez la plupart des oiseaux (Noland 1963, Ricklefs 1969, Martin 1992). La prédation semble également avoir un rôle prédominant dans le fonctionnement des écosystèmes toundriques de l'Arctique (Legagneux et al. 2014). Même si le risque de prédation sur les nids semble diminuer avec la latitude dans l'Arctique canadien (McKinnon et al. 2010), les variations de pression de prédation ont un effet important sur les populations d'oiseaux nichant dans l'Arctique (Bêty



et al. 2002). Par exemple, des incursions d'ours polaire dans des colonies d'oiseaux tel que l'oie des neiges (*Chen caerulescens*), le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*) ou l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) ont augmenté dans les dernières décennies avec la fonte des glaces de mer et semblent fortement affecter leur succès de nidification (Smith et al. 2010, Iverson et al. 2014).

La présence d'autres espèces de proies peut aussi contribuer à faire varier la pression de prédation. Par exemple, une compétition indirecte avec une autre espèce de proie peut avoir lieu par le biais d'un prédateur commun. Ce type d'interaction trophique indirecte se nomme compétition apparente (Holt 1977, Holt et Lawton 1993) et découlerait principalement de la réponse numérique d'un prédateur, c'est-à-dire comment son abondance varie en fonction de celle de ses proies (Holt 1977). Ainsi, l'augmentation de l'abondance d'une proie pourrait augmenter l'abondance de prédateurs, ce qui pourrait ensuite causer une augmentation de la pression de prédation sur une autre proie (Holt et Lawton 1994). Par exemple, le déclin du succès de nidification des eiders à duvet nichant le long de la côte sud-ouest de la baie d'Hudson (Manitoba) semble être lié à l'augmentation de l'abondance de la petite oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) par le biais d'une augmentation de la population d'un prédateur aviaire partagé par les deux espèces (Iles et al. 2013). La compétition apparente ne se retrouve bien sûr pas qu'en Arctique. Il s'agit d'un phénomène répandu dans différents écosystèmes, autant dans des systèmes terrestres que lacustres (voir Chaneton et Bonsall 2000). On retrouve plusieurs exemples touchant la prédation sur des nids d'oiseaux. Dans les roselières à phragmites, en Autriche, une expérience de nids artificiels a montré que la prédation sur des nids cachés au sol (tel que ceux de panure à moustaches, *Panurus biarmicus*) augmentait près des nids plus visibles, installés sur une tige de roseau (semblable aux nids de rousserolle effarvate, *Acrocephalus scirpaceus* ; Hoi et Winkler 1994). Schmidt et Whelan (1998) ont également rapporté que la prédation par les rats laveurs sur des nids artificiels dans les arbustes avait tendance à augmenter avec la densité des nids artificiels au sol dans la forêt décidue du Morton arboretum dans l'Illinois, aux États-Unis. Ils ont aussi observé que la prédation

sur les nids de grive des bois (*Hylocichla mustelina*) augmentait avec l'abondance combinée des grives et des merles d'Amérique (*Turdus migratorius*).

Les prédateurs peuvent toutefois avoir une proie préférée qu'ils consomment alors en plus grande proportion que les autres proies à abondance égale (Murdoch 1969). Selon la théorie de la recherche optimale de nourriture (*optimal foraging theory*), les prédateurs devraient en effet maximiser la consommation du type de proie qui leur permet de retirer le meilleur compromis entre les coûts énergétiques de la capture et la valeur nutritionnelle de la proie (Krebs et al. 1977). Le bilan net de ce compromis peut dépendre de la densité de la proie ou du temps de recherche et de manipulation de la proie par le prédateur. Lorsque la densité de la proie principale augmente, la proportion des proies alternatives sur l'ensemble des proies consommées par le prédateur devrait diminuer. Il s'agit de la réponse fonctionnelle, c'est-à-dire la façon dont le taux de consommation d'une proie par un prédateur varie *per capita* en fonction de l'abondance de ses proies. Ainsi, la pression de prédation sur des proies alternatives peut diminuer avec l'augmentation de l'abondance d'une proie principale par le biais de la réponse fonctionnelle des prédateurs. Lorsque la proie principale d'un prédateur suit des cycles d'abondance, la pression de prédation sur ses proies alternatives pourrait donc varier grandement en fonction de ces cycles. Par exemple, dans la steppe arbustive du sud-ouest de l'Idaho, la fréquence des proies alternatives dans l'alimentation de l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) est corrélée négativement à l'abondance de sa proie principale, le lièvre de Californie (*Lepus californicus*), qui fluctue de manière cyclique (Steenhof et Kochert 1988).

Dans l'Arctique, les rongeurs, tels que les lemmings, sont un bon exemple d'une proie principale dont la densité varie de manière cyclique. De façon similaire, le succès reproducteur des oiseaux nichant au sol dans l'Arctique circumpolaire semble généralement varier de façon importante d'une année à l'autre (Roselaar 1979, Summers et Underhill 1987, Spaans et al. 1998, Bêty et al. 2001, 2002, Blomqvist et al. 2002). À partir d'observations faites pendant l'automne à des haltes migratoires en l'Europe de l'Ouest, Roselaar (1979) a émis l'hypothèse que les fluctuations dans les nombres de bécasseau

cocorli (*Calidris ferruginea*) et de bernache cravant (*Branta bernicla bernicla*) sont liées aux cycles d'abondance de lemmings qui ont cours sur leur aire de reproduction. Des prédateurs communs aux oiseaux et aux lemmings, comme le renard arctique (*Vulpes lagopus*) et le labbe parasite (*Stercorarius parasiticus*) s'alimenteraient principalement de lemmings lorsque ceux-ci sont abondants, mais changeraient de régime alimentaire en faveur d'œufs ou d'oisillons, des proies alternatives, lors des années de faible abondance en lemmings. L'hypothèse a trouvé son premier appui lorsque Summers (1986) a comparé les proportions de juvéniles dans une population de bernache cravant hivernant en Grande-Bretagne et l'abondance relative de lemmings entre 1969 et 1982.

#### **L'HYPOTHESE ROSELAAR-SUMMERS POUR EXPLIQUER LES FLUCTUATIONS DU SUCCES REPRODUCTEUR DES OISEAUX NICHANT DANS L'ARCTIQUE**

Le changement de régime alimentaire des prédateurs en fonction de l'abondance de lemmings (réponse fonctionnelle) est la principale prémisse de l'hypothèse « Roselaar-Summers » pour expliquer le lien entre lemmings et succès reproducteur des oiseaux. Depuis lors, cette hypothèse a été discutée et débattue à plusieurs reprises (Dhondt 1987, Summers et Underhill 1987, Underhill et al. 1989, 1993, Spaans et al. 1998, Blomqvist et al. 2002). La réponse numérique des prédateurs face aux changements d'abondance de lemmings a alors aussi été évoquée comme faisant partie des mécanismes sous-jacents à l'hypothèse « Roselaar-Summers » (Summers et Underhill 1987, Underhill et al. 1989, Spaans et al. 1998). En plus de se tourner vers des proies alternatives telles que des œufs ou des oisillons, les prédateurs devraient être plus nombreux l'année suivant une forte abondance de lemmings via une augmentation de leur taux de reproduction. C'est donc par le biais des réponses fonctionnelle et numérique (Solomon 1949, Holling 1959, 1961, Holt 1977) des prédateurs que les cycles de lemmings pourraient avoir un effet indirect sur la pression de prédation exercée sur les nids et, incidemment, sur les variations interannuelles du succès de reproduction des oiseaux nichant au sol dans l'Arctique canadien.

## DES APPUIS EMPIRIQUES EQUIVOQUES DANS L'ARCTIQUE CANADIEN

L'hypothèse « Roselaar-Summers », aujourd'hui généralement désignée comme étant l'hypothèse des proies alternatives, est appuyée par quelques études rapportant des corrélations entre des indices d'abondance de lemmings et la proportion de juvéniles dans les populations d'automne ou d'hiver d'espèces d'oies (tribu *Anserini*) et de limicoles nichant en Sibérie (Robertson 1981, Underhill 1987, Summers et al. 1987, 1989, Underhill et al. 1989, Summers et al. 1998) et au Canada (Morrissette et al. 2010). D'autres études ont fourni davantage de preuves appuyant le lien entre lemmings et succès reproducteur des oiseaux en révélant des relations similaires en utilisant des mesures plus directes du succès reproducteur, telles que le succès de nidification ou le taux de prédation des nids, estimées sur les aires de nidification dans la forêt boréale fennoscandienne et dans la toundra sibérienne ou canadienne (p. ex. Angelstam et al. 1984, Underhill et al. 1993, Bêty et al. 2001). La plupart de ces études sont toutefois généralement issues de suivis à court terme (< 8 années) réalisés à des échelles spatiales restreintes, limitant considérablement notre compréhension de l'importance relative des mécanismes en cause. Malgré l'accumulation d'évidences d'effets indirects des cycles de lemmings sur le succès reproducteur de la grande oie des neiges et de deux espèces de bécasseaux sur l'île Bylot, au Nunavut (Bêty et al. 2001, 2002, Gauthier et al. 2004, McKinnon et al. 2014), les résultats d'autres études menées dans l'Arctique canadien sont beaucoup plus équivoques (Wilson et Bromley 2001, Smith et al. 2007a, Smith 2009, Reiter et Andersen 2011).

À Walker Bay, Nunavut, une étude menée sur trois ans documente la réponse fonctionnelle adoptée par le renard arctique face aux changements d'abondance en lemmings; pendant l'année de forte abondance en lemmings, les renards passent moins de temps à rechercher de la nourriture dans les principales zones de nidification des oies par rapport à l'année de déclin des lemmings (Wilson et Bromley 2001). En accord avec l'hypothèse des proies alternatives, la perte de nids de bernache de Hutchins (*Branta hutchinsii hutchinsii*) par prédation était plus faible pendant l'année de pic de lemmings. Toutefois, pour l'oie rieuse (*Anser albifrons frontalis*), la perte de nids par prédation n'a

que très peu varié entre l'année de pic et l'année de déclin. Wilson et Bromley (2001) ont suggéré que des facteurs altérant les réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs pourraient cacher la relation prédite par l'hypothèse des proies alternatives. Par exemple, la présence de labbes pomarins nicheurs (*Stercorarius pomarinus*) pourrait influencer la réponse comportementale des autres prédateurs de nids à cause de l'agressivité de cette espèce. Autrement, la mortalité hivernale des renards arctiques pourrait influencer leur réponse numérique aux densités de lemmings en écourtant la période de forte abondance en renards au cours de certains cycles de lemmings selon leur saisonnalité (Wilson et Bromley 2001).

À East Bay, encore au Nunavut, l'abondance relative en lemmings et en prédateurs a été calculée à partir du nombre d'observations par heure-personne. L'abondance relative en lemmings et le succès de nidification de plusieurs espèces de limicoles étaient reliés positivement entre 2000 et 2007 (Smith 2009). Toutefois, ces variations interannuelles étaient mieux expliquées par l'abondance relative des prédateurs qui n'était pas reliée, directement ou indirectement (c'est-à-dire avec un décalage d'un an), à l'abondance relative en lemmings.

Finalement, près du cap Churchill, au Manitoba, Reiter (2006) a calculé un indice relatif d'abondance en lemmings à partir de l'échantillonnage des cicatrices causées par les lemmings sur les saules (*Salix* spp.). Malgré une relation positive entre abondance de lemmings et succès de nidification pour la population de bernache du Canada de l'est des Prairies (*Branta canadensis interior*; Reiter 2006), les variations interannuelles du succès reproducteur étaient mieux expliquées par d'autres facteurs tels que la densité de nids et le taux d'occupation des tanières de renard arctique (Reiter 2006, Reiter et Andersen 2011).

#### **UNE COMPRÉHENSION LIMITÉE DES MÉCANISMES SOUS-JACENTS**

En dépit de l'importance de l'hypothèse des proies alternatives dans l'écosystème de la toundra arctique, les données empiriques appuyant cette hypothèse et démontrant l'importance relative des mécanismes en cause sont relativement limitées. L'un des

mécanismes souvent évoqués pour expliquer l'hypothèse des proies alternatives est la réponse numérique des prédateurs suite aux variations d'abondance de lemmings. L'hypothèse générale suggère qu'une réponse numérique avec délai contribuerait à augmenter la pression de prédation sur les proies alternatives les années suivant les pics d'abondance de lemmings (Summers et Underhill 1987, Underhill et al. 1989, Spaans et al. 1998).

Toutefois, la littérature présente des résultats mitigés quant à la présence d'un décalage temporel entre les fluctuations d'abondance du renard arctique et celles d'abondance en lemmings. Alors qu'un délai d'un an entre les pics d'abondance en renard et ceux de lemming a souvent été observé (Elton 1942, Macpherson 1969, Angerbjörn et al. 1999, Smith et al. 2007b), d'autres auteurs n'ont pas observé de tels délais (Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo et Angerbjörn 1995, Wilson et Bromley 2001, Smith 2009).

De plus, les études portant sur l'hypothèse des proies alternatives ont très rarement pu explorer le rôle de cette réponse numérique reportée dans la variation interannuelle de la pression de prédation sur les nids. L'une des prédictions qui découle de cette composante de l'hypothèse est le fait que l'abondance de lemmings devrait être corrélée négativement au succès de nidification de l'année suivante étant donné qu'une meilleure reproduction des prédateurs lorsqu'il y a beaucoup de lemmings devrait favoriser un plus grand recrutement l'année suivante. Une expérience menée en Norvège pendant un cycle de rongeurs à l'aide de nids artificiels (œufs de poule similaires aux œufs de sauvagine) suggère en effet que le risque de prédation est lié positivement à l'abondance en lemmings mesurée l'année précédente (Ims et al. 2013). Toutefois, pour l'instant, seule l'étude de Reiter et Andersen (2011) a testé cette prédiction pendant plusieurs cycles de lemmings, et ce, sur de véritables nids. Contrairement aux résultats attendus, le succès de nidification de la population de bernache du Canada de l'est des Prairies n'était pas influencé significativement par l'abondance en lemmings, avec ou sans délai d'un an. Toutefois, les auteurs suggèrent que le prédateur dominant – le renard arctique – pourrait avoir été attiré vers d'autres sources potentielles de nourriture les années de faible abondance en lemmings; tel qu'une autre

colonie d'oies à plus forte densité à moins de 20 km du site d'étude ou la ville de Churchill à moins de 60 km.

#### **DES PROIES ALTERNATIVES ADOPTANT DIFFÉRENTES STRATÉGIES ANTIPRÉDATEURS**

À l'île Bylot, au Nunavut, la pression de prédation exercée sur les nids de la grande oie des neiges par des prédateurs tels que le renard arctique augmente quand les lemmings, la principale proie, sont peu abondants (Bêty et al. 2002). L'oie des neiges défend son nid de façon relativement efficace et niche en colonies. Lorsque la densité de nids est suffisamment élevée, on peut alors retrouver un effet de dilution des prédateurs faisant en sorte que la proportion de nids détruits par un prédateur est inversement densité-dépendante (Bêty et al. 2001). La stratégie de reproduction de nicher en colonie chez l'oie des neiges a donc un effet sur la relation indirecte entre l'abondance de lemmings et son succès de nidification : la synchronie entre les cycles de lemmings et les fluctuations du succès de nidification est influencée par les variations interannuelles dans la densité de nids (Bêty et al. 2001). Ainsi, il est probable que les différentes stratégies de reproduction des espèces nichant dans la toundra puissent moduler différemment l'effet relatif qu'ont les cycles de lemmings sur le succès reproducteur des oiseaux (Bêty et al. 2001).

Plusieurs espèces d'oiseaux insectivores, telles que des passereaux et des limicoles, nichent aussi à l'île Bylot. Ceux-ci utilisent des stratégies de reproduction qui diffèrent de celles des oies. D'une part, le comportement antiprédateurs de ces espèces varie en complexité et en intensité. Chez le plectrophane lapon (*Calcarius lapponicus*), un passereau très abondant dans l'Arctique, la femelle s'envole simplement du nid lorsqu'un prédateur s'approche à moins de 5 m (Drury 1961a). De plus, le plectrophane lapon est une espèce nidicole et les oisillons restent au nid près de 9-10 jours après l'éclosion (Drury 1961a, Hussell et Montgomerie, 2002). Plusieurs fois par heure, les adultes effectuent alors des allées et venues au nid pour alimenter leurs progénitures (Drury 1961a). Contrairement au plectrophane lapon, les limicoles (pluviers et bécasseaux) sont des oiseaux nidifuges. Les oisillons quittent le nid généralement moins de 24 h après l'éclosion (Moskoff et

Montgomerie 2002). Chez le bécasseau de Baird (*Calidris bairdii*) et le bécasseau à croupion blanc (*C. fuscicollis*), lorsqu'un prédateur approche à moins de 10 m du nid, l'adulte peut tenter de le distraire et de l'éloigner en feignant parfois une blessure à l'aile ou à l'aide de cris de distraction (Drury 1961b, Reid et Montgomerie 1985, Smith 2009). En ce qui concerne le pluvier bronzé (*Pluvialis dominica*), il réagit à de plus grandes distances face à un prédateur (Drury 1961b, Gochfeld 1984) et montre plusieurs niveaux d'intensité de parade de distraction. Le pluvier bronzé adopte aussi des comportements plus agressifs comme des attaques aériennes (Johnson et Connors 2010). Étant donné ces différences interspécifiques, les nids de certaines espèces pourraient être plus vulnérables face à des fluctuations interannuelles de la pression de prédation causées par les changements d'abondance de lemmings. L'effet des cycles de lemmings sur le succès reproducteur des oiseaux nichant au sol pourrait alors différer selon l'espèce.

#### **OBJECTIFS DE L'ÉTUDE ET HYPOTHESES DE TRAVAIL**

L'objectif général de notre étude était d'étudier les effets indirects des cycles de population de lemmings sur la variation interannuelle du succès de nidification de différentes espèces d'oiseaux nichant dans la toundra de l'île Bylot, au Nunavut. Toutes les espèces à l'étude, la grande oie des neiges, le pluvier bronzé, le bécasseau à croupion blanc, le bécasseau de Baird et le plectrophane lapon, partagent des prédateurs avec les lemmings.

À l'île Bylot, le renard arctique a été identifié comme étant le prédateur dominant des nids de bécasseaux et de la grande oie des neiges (Bêty et al. 2002, Lecomte et al. 2008, McKinnon and Bêty 2009). Bien que ces résultats puissent être possiblement généralisés à d'autres oiseaux nichant au sol à l'île Bylot, cela n'a pas encore été démontré chez le plectrophane lapon et le pluvier bronzé. À l'aide de caméras à déclenchement automatique, notre premier objectif spécifique était donc d'identifier les principaux prédateurs des nids de ces deux espèces.

Notre deuxième objectif spécifique était de tester les principales prédictions de l'hypothèse des proies alternatives et de mieux comprendre les mécanismes impliqués.



Premièrement, nous avons évalué si l'effet de la densité de lemmings sur le taux de survie quotidien des nids variait entre les espèces d'oiseaux. Considérant les études précédentes appuyant l'hypothèse des proies alternatives dans la même aire d'étude (Bêty et al. 2002, Gauthier et al. 2004, McKinnon et al. 2014), nous prévoyions que la densité de lemmings aurait un effet positif sur le taux de survie des nids de toutes les espèces d'oiseaux. Toutefois, étant donné les différences de stratégies de reproduction entre les proies alternatives, nous nous attendions à ce que l'intensité de cet effet varie entre les espèces (c.-à-d. moins marqué chez les oies nichant en colonie et capable de défendre leur nid activement). Deuxièmement, selon l'hypothèse des proies alternatives, l'abondance de renards arctiques devrait suivre les cycles de population de rongeurs avec un décalage d'un an à cause d'une meilleure reproduction pendant les années de forte abondance en lemmings (réponse numérique avec délai; Macpherson 1969). Nous avons donc testé ce dernier postulat en analysant la relation entre la densité de lemmings et la productivité de la population de renards arctiques suivie de 1995 à 2013 sur une grande échelle spatiale (environ 520 km<sup>2</sup> à partir de 2007). Un plus grand effort d'échantillonnage et le marquage d'individus nous ont également permis d'estimer l'abondance de renards de 2007 à 2013 afin de mieux documenter leur réponse numérique. Troisièmement, s'il y a une réponse numérique avec délai des renards, le succès de nidification des oiseaux devrait non seulement être affecté par l'abondance de lemmings au temps  $t$  mais aussi par l'abondance au temps  $t-1$ . Nous avons alors testé l'effet de ces deux mesures d'abondance en lemmings sur le taux de survie quotidien des nids d'oie des neiges et de plectrophane lapon, deux espèces pour lesquelles nous disposions de presque 20 ans de suivi. En plus d'être corrélés positivement à la densité de lemmings, nous nous attendions donc à ce que les taux de survie des nids soient aussi corrélés négativement à la densité de lemmings mesurée un an auparavant.



**CHAPITRE 1**  
**EFFETS DES CYCLES DE LEMMINGS SUR LE SUCCÈS DE NIDIFICATION**  
**D'OISEAUX DIFFÉRANT PAR LEUR TAILLE CORPORELLE ET LEUR**  
**COMPORTEMENT**

**1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE**

Dans l'Arctique circumpolaire, le succès reproducteur des oiseaux nichant au sol varie généralement de façon importante entre les années. Selon l'hypothèse des proies alternatives, les fluctuations du succès reproducteur seraient liées indirectement aux cycles d'abondance de lemmings par le biais de changements dans le comportement et l'abondance des prédateurs partagés. Les démonstrations empiriques appuyant cette hypothèse et illustrant les mécanismes sous-jacents sont toutefois limitées, particulièrement dans l'Arctique canadien. De plus, les espèces d'oiseaux pourraient être affectées différemment par les cycles de lemmings en fonction de leur vulnérabilité. Grâce à un suivi écologique à long terme à l'île Bylot (Nunavut), nous avons étudié les effets des cycles de lemmings sur le succès de nidification d'oiseaux différant par leur taille corporelle et leur comportement (bécasseaux, pluviers bronzés, plectrophanes lapons et oies des neiges). À l'aide de caméras à déclenchement automatique, nous avons confirmé que la prédation par les renards arctiques représente la principale cause des échecs de nidification des plectrophanes et des pluviers, tel que rapporté précédemment pour les bécasseaux et les oies. Pour toutes les espèces d'oiseaux, le taux de survie quotidien des nids et la densité de lemmings étaient reliés positivement, mais la force de la relation variait significativement entre les espèces. Les plectrophanes et les oies paraissaient moins affectés par les changements de pression de prédation causés par les cycles de lemmings comparativement aux limicoles, surtout les pluviers. Nous avons également trouvé que le succès de nidification des plectrophanes et des oies était relié négativement à la densité de lemmings

mesurée l'année précédente. Considérant que la productivité des renards était liée positivement à la densité de lemmings, ce résultat reflète vraisemblablement l'effet d'une réponse numérique avec délai de la population de renards. Toutefois, cet effet avec délai était plutôt faible et disparaissait chez les oies lors des années de forte abondance de lemmings. Cela suggère que le principal mécanisme de l'hypothèse des proies alternatives n'était pas le changement dans l'abondance du renard arctique, mais plutôt son comportement de changement de proies des lemmings aux œufs d'oiseaux lorsque les lemmings étaient peu abondants. Nos résultats appuient donc l'hypothèse des proies alternatives tout en soulignant (1) des différences interspécifiques et (2) l'importance du comportement de changement de proies de prédateurs généralistes dans la toundra arctique.

Cet article, intitulé « *Effects of lemming cycles on nesting success of tundra birds differing in body size and behavior* », est destiné à être soumis pour publication en 2015 dans une revue scientifique. Les coauteurs sont les professeurs Joël Bêty (mon directeur), Dominique Berteaux et Gilles Gauthier. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la formulation des hypothèses, la récolte d'une partie des données sur le terrain de 2012 à 2014, la réalisation des analyses statistiques et la rédaction de l'article. Dominique Berteaux, deuxième auteur, est professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Il a fourni une partie des données et a révisé l'article. Gilles Gauthier, troisième auteur, est professeur au département de biologie de l'Université Laval. Il a fourni une partie des données et a révisé l'article. Joël Bêty, dernier auteur, est professeur au département de biologie, chimie et géographie de l'Université du Québec à Rimouski. Il a proposé le sujet de recherche et a été impliqué dans toutes les étapes du processus menant à cet article, incluant sa révision. Cet article a fait l'objet d'une présentation lors du 38e congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement tenu à Montréal en novembre 2013. Une affiche sur le sujet a ensuite été présentée lors du colloque annuel du Centre d'études nordiques tenu à Québec en février 2014. Le sujet de recherche de cet article a aussi été présenté dans le magazine « *Découvrir* » de l'Association francophone pour le savoir en septembre 2014. Finalement, cet article a également fait l'objet d'une présentation à la conférence internationale « *Arctic*

*Change 2014* » en décembre 2014 à Ottawa ainsi qu'au colloque annuel du Centre d'études nordiques tenu à Québec en février 2015.



## 1.2 EFFECTS OF LEMMING CYCLES ON NESTING SUCCESS OF TUNDRA BIRDS DIFFERING IN BODY SIZE AND BEHAVIOR

Pascal Royer-Boutin<sup>1\*</sup>, Dominique Berteaux<sup>1</sup>, Gilles Gauthier<sup>2</sup> et Joël Bêty<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Département de biologie, chimie et géographie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

<sup>2</sup> Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, 1045 avenue de la Médecine, Québec, QC, Canada, G1V 06V

\* Corresponding authors: pascal.royer-boutin@uqar.ca; joel\_bety@uqar.ca

### **Abstract**

In the circumpolar Arctic, ground-nesting birds usually exhibit great annual variation in reproductive success. The alternative prey hypothesis states that fluctuations in reproductive success are indirectly linked to cycles of small mammal abundance through changes in abundance and behavior of shared predators, such as the arctic fox. Empirical evidence supporting this hypothesis and illustrating the underlying mechanisms are nonetheless limited, especially in the Canadian Arctic. Moreover, various bird species may be affected differently by rodent cycles depending on their vulnerability. Using long-term ecological studies conducted on Bylot Island (Nunavut), we investigated the effects of lemming cycles on the nesting success of bird species differing in body size and behavior (sandpipers, american golden-plovers, lapland longspurs and greater snow geese). Using motion-triggered cameras, predation by arctic fox was identified as the main cause of nest failures for the lapland longspur and the american golden-plover, as previously reported for the snow goose and sandpipers. For all bird species, daily nest survival rate and lemming density were positively related but the strength of this relationship varied among species. Geese and longspurs appeared less affected by changes in predation pressure caused by lemming cycles compared to shorebirds, especially plovers. We also found that nest

success of longspurs and geese was negatively correlated to previous year lemming density. Considering that fox breeding productivity was positively correlated with lemming density, this result likely reflects the effect of a delayed numerical response in arctic foxes. However, this delayed effect was relatively weak and faded for snow geese in years of high lemming abundance. This suggests that the dominant mechanism of the alternative prey hypothesis was not the change in abundance of arctic fox, but rather its prey-switching behavior from lemmings to bird eggs when lemmings became scarce. Our results thus support the alternative prey hypothesis while (1) emphasizing interspecific differences and (2) highlighting the importance of prey-switching behavior of generalist predators in the arctic tundra.

## **INTRODUCTION**

Even though indirect trophic interactions are more difficult to detect than direct ones, they remain of the utmost importance to understand the structure and dynamics of animal communities (Wootton 1994, Abrams et al. 1998). Predator-Prey systems where the main prey is cyclic are useful natural ‘experiments’ to study indirect interactions between prey that share the same predators. Cycles of small mammal populations are common in the Arctic (Ims and Fuglei 2005) and marked changes in the density of these prey items have been hypothesized to affect predation pressure on alternative prey such as bird eggs and chicks (e.g. Dhondt 1987, Underhill et al. 1993). The alternative prey hypothesis (APH) states that fluctuations in reproductive success of arctic ground-nesting birds are linked to cycles of lemming abundance through changes in the abundance and behavior of shared predators.

Several studies reported correlations between lemming abundance and breeding productivity estimated in the fall or winter in geese and shorebirds nesting in Siberia (Robertson 1981, Underhill 1987, Summers et al. 1987, 1989, Underhill et al. 1989, Summers et al. 1998, Blomvisqt et al. 2002, Nolet et al. 2013) and in Canada (Morrissette et al. 2010). Other studies provided further evidence supporting APH by revealing similar



relationships using nest success measured on the breeding grounds in boreal Fennoscandia, and in Siberian and Canadian tundra (e.g. Angelstam et al. 1984, Underhill et al. 1993, Bêty et al. 2001). Still, most of these studies came from short-term monitoring (generally between two and five years) conducted at a small spatial scale (especially for predators) or are based on indirect proxies of lemming and predator abundance (e.g. Iles et al. 2013). This strongly limits our understanding of the relative importance of the numerical and functional responses of shared predators generating the lemming-bird indirect interaction. Furthermore, in Igloolik (Nunavut), Robinson et al. (2014) found in a 3-year study that the abundance of shorebirds declined with lemming abundance, but not the abundance of songbirds and geese. Although the mechanisms explaining these potential interspecific differences remain unknown, bird species may be affected differently by rodent cycles depending, for instance, on their body size and behavior.

On Bylot Island, Nunavut, predation pressure by arctic fox (*Vulpes lagopus*) on the eggs of large-bodied greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) increases when lemmings, the preferred prey, are scarce (Bêty et al. 2002). However, the colonial-nesting behavior of geese affects the relationship between lemming cycles and nest success fluctuations due to a dilution effect observed at high nest density (Bêty et al. 2001). Several insectivorous birds such as passerines and shorebirds also breed on Bylot Island. They have smaller body size and use different reproductive strategies. For instance, they nest in a dispersed fashion and they differ in their antipredator behavior, which varies in complexity and intensity among species. The lapland longspur (*Calcarius lapponicus*) is less conspicuous, simply flushing from the nest when a predator approaches within 5 m (Drury 1961a). On the other hand, Baird's sandpiper (*Calidris bairdii*) and white-rumped sandpiper (*C. fuscicollis*) can perform distraction displays to lead a predator away (Drury 1961b, Reid and Montgomerie 1985). The american golden-plover (*Pluvialis dominica*) responds to predators at a greater distance (up to 200 m; Drury 1961b, Gochfeld 1984, Byrkjedal 1989) and shows various levels of intensity of distraction display, as well as more aggressive behaviors such as aerial attacks (Johnson and Connors 2010). These differences might influence the relationship between lemming cycles and nest success

fluctuations. In this study, our main objectives were to examine the indirect effects of lemming cycles on the nesting success of various ground-nesting bird species breeding on Bylot Island (geese, passerines and shorebirds) and investigate the underlying mechanisms through long term monitoring of both predator and prey.

First, we tested for an effect of lemming density on daily nest survival and variation among bird species in the strength of this effect. Considering previous studies supporting APH in the same study area (Bêty et al. 2001, Gauthier et al. 2004, McKinnon et al. 2014), we predicted that lemming density would be positively related to the nest survival rate of all bird species. However, given the differences in body size and antipredator strategies among these bird species, we expected that the strength of this relationship would vary among species (e.g. less pronounced for large-bodied geese that nest in colonies and are able to defend their nest effectively). Second, according to APH, arctic fox abundance should follow rodent population cycles with a 1-year lag due to an increased breeding output in years of high lemming abundance (numerical response; Macpherson 1969). We thus anticipated a positive relationship between lemming density and fox breeding productivity as estimated over 19 years at a large spatial scale ( $> 500 \text{ km}^2$ ). Third, considering this assumed delayed numerical response of predators, bird nest success should also be affected by previous year lemming density, in addition to the effect of current year lemming density due to the predator's functional response. We tested this prediction in the greater snow goose and lapland longspur, species for which we had the longest time series. In addition to the positive effect of the current lemming density, we expected a negative relationship between previous year lemming density and nest survival.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Study area**

This study was conducted in the southwest plain of Bylot Island, which is located in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada (Fig. 1). The area consists mainly of mesic tundra in uplands fragmented by lowlands of both mesic tundra and wetlands (Massé et al. 2001,

Gauthier et al. 2013). The southwest plain of Bylot Island contains a large greater snow goose nesting colony (> 15,000 breeding pairs each year, Gauthier et al. 2013). Goose nests are mostly concentrated in a 50-70 km<sup>2</sup> area (see Fig. 1) and found both in wetlands and mesic tundra (Lecomte et al. 2008). Other migratory waterbirds are nesting in the study area although their density is low relative to greater snow geese (Lepage et al. 1998). Among insectivorous migratory birds, the lapland longspur is the most abundant passerine bird whereas the white-rumped sandpiper, the Baird's sandpiper and the american golden-plover are the most common shorebird species. These species breed at moderate to low densities: less than 10 shorebird nests and 20 longspur nests are generally found per km<sup>2</sup> in an intensive nest monitoring area since 2005, while the average snow goose nest density in the colony is about 420 nests per km<sup>2</sup> (Gauthier et al. 2013).

Two small mammal species are present in the study area: brown (*Lemmus trimucronatus*) and collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). Their populations show 3- to 4-year cycles of abundance. The amplitude of these cycles is larger for brown (up to 27.1 lemmings ha<sup>-1</sup>) than for collared lemmings (up to 2.0 lemmings ha<sup>-1</sup>; Gauthier and Fauteux, unpublished data). Arctic fox and ermine (*Mustela erminea*) are the main mammalian predators in the study system and are year-round residents. During the summer, the arctic fox mainly preys on lemmings and greater snow geese (mostly eggs and goslings; Bêty et al. 2002, Gauthier et al. 2004, Tarroux et al. 2012; Giroux et al. 2012). The ermine is considered a lemming specialist (Gilg et al. 2006). Red fox (*Vulpes vulpes*) is also present on Bylot Island in very low numbers (Gagnon and Berteaux 2009, Berteaux et al. 2015). In the summer, a number of avian predators are also present. The snowy owl (*Bubo scandiacus*), rough-legged hawk (*Buteo lagopus*) and long-tailed jaeger (*Stercorarius longicaudus*) are lemming specialists and their abundance fluctuates with lemming abundance (Therrien et al. 2014). Other more generalist avian predators are either present in low numbers such as the peregrine falcon (*Falco peregrinus*), sandhill crane (*Grus canadensis*) and parasitic jaeger (*Stercorarius parasiticus*) or relatively abundant such as the glaucous gull (*Larus hyperboreus*) and common raven (*Corvus corax*; Gauthier et al. 2015).

### **Nest predators identification**

The arctic fox has previously been identified as the main nest predator of sandpipers and snow geese on Bylot Island (Bêty et al. 2002, Lecomte et al. 2008, McKinnon and Bêty 2009). However, this was not thoroughly assessed for the lapland longspur and the american golden-plover. Using movement-triggered cameras (model PM35T25, Reconyx, La Crosse, Wisconsin, but also Reconyx Hyperfire PC800 since 2014), we monitored nests of the two latter species to identify their predators. Experiments conducted in the study area using the same cameras showed that placing them at shorebird nests does not bias estimates of nest survival (McKinnon and Bêty 2009). Cameras were assigned opportunistically to nests located in two sites within the study area: the Qarlikturvik Valley (*ca* 50 km<sup>2</sup>; 73°09'N, 79°58'W) and in the surroundings of the goose colony (*ca* 30 km<sup>2</sup>; 72°53'N, 79°54'W) (Fig. 1). A total of 80 american golden-plover nests were monitored by cameras between 2007 and 2014 (about half, 46%, were located in the vicinity of the goose colony). Of the 71 lapland longspur nests monitored by camera between 2008 and 2014, most were located in Qarlikturvik Valley (83%). Cameras were set directly on the ground 5 m from the nest as soon as possible after nests were found and remained there until fledging or nest failure (for more details about camera features see McKinnon and Bêty 2009). Cameras of the PM35T25 model were equipped with external triggers to increase the detection probability and all cameras were programmed to take several photos (5–25) as quickly as possible (up to 5 per second) after motion detection. In addition, from 2007 to 2009, one photo was taken every 10 seconds. Predator identification was confirmed by photos of the predator either with eggs or young in its mouth, or with its head situated just over the nest location (which happened in 85% of the confirmed cases). Predator identification was also considered confirmed when predators were photographed near depredated nests.

### **Lemmings**

From 2004 to 2013, lemming density was estimated in July of each year in the Qarlikturvik Valley using live trapping and capture-mark-recapture methods. Periods of live trapping lasted 3 or 4 days and were conducted using Longworth live traps. In each plot, one 11-ha trapping grid had 144 traps laid out every 30 m in a 12×12 Cartesian plane

(Fauteux et al. 2015). In 2004 and 2005, smaller grids were used (7.3 ha) and had 100 traps (Gruyer et al. 2010). We extended the time series of annual lemming density back to 1994 by using the relationship between annual lemming density estimated from live trapping (2004–2013) and an abundance index estimated from snap trapping over the period 2004–2014 ( $R^2_{adj} = 0.81$ ; Gauthier et al. 2013). The abundance index as estimated by snap trapping both in Qarlikturvik Valley and in the goose colony generally showed spatial synchrony in the fluctuation of lemming abundance at the regional scale (Bêty et al. 2001, Gruyer et al. 2008, Gauthier unpublished data).

### **Arctic fox**

We monitored fox dens opportunistically from 1993 to 2002 and systematically throughout the study area since 2003 (Szor et al. 2008). We visited each den at least twice during the summer (early May and late June) and monitored signs of activity (digging, hairs, tracks, prey remains, presence of adults and cubs) using direct visual observations. Since 2008, movement-triggered color cameras (Silent Image PM35C31 and RapidFire Professional PC85; Reconyx, Holmen, WI, USA) were also used on a number of dens (from 22 dens in 2008 to 65 in 2013) allowing detailed monitoring of breeding activity and observation of marked individuals. New dens were found each year (from 11 known dens in 1995 to 109 in 2013) since the arctic fox study area increased during the monitoring for a total monitored area of 520 km<sup>2</sup> since 2006 (Fig 1). From 2003 to 2013, 508 arctic foxes (191 adults and 317 juveniles) were captured and marked with colored ear tags (Cameron et al. 2011). From 2007 to 2013, 116 adults were also fitted with collars bearing satellite tracking device (Tarroux et al. 2010). Between 7 and 26 collars were fitted each year on new individuals.

Arctic fox breeding productivity was estimated from 1995 to 2013 as the proportion of monitored dens from which an arctic fox litter emerged during the summer. Arctic fox abundance was also estimated from 2007 to 2013 by assuming two adult arctic foxes per breeding den and adding marked adults known to be present in the study area (captured, observed or tracked by satellite) but that were not associated to a breeding den. This

estimate represents a minimum adult abundance since some individuals were not marked, but sampling effort was high enough to provide a representative index of fox abundance over the study area.

### **Nest monitoring**

*Greater snow goose.* We systematically searched goose nests in both Qarlikturvik Valley and the goose colony within the study area during egg laying and early incubation from 1995 to 2013 (Bêty et al. 2001). For each nest, we determined the nesting habitat (wetland or mesic tundra) and revisited them at least once during incubation and again at hatching to monitor their fate. Goslings generally leave the nest within 24 h of hatching and a nest was considered successful if at least one egg hatched. Although partial predation occurs, only about 2% of the nests surviving to hatch lost some eggs to predation (Gauthier, unpublished data). Estimates of nesting parameters are not biased by our visits (Bêty and Gauthier 2001).

*Lapland longspur and shorebirds.* We monitored longspur nests each summer in Qarlikturvik Valley (1995–2013) and in the goose colony (2008–2013; Fig 1). From 2005 onward, shorebird nests were monitored in both sites. Nests were found opportunistically or through systematic search conducted from early June to early July. Shorebird nests were marked with a wooden stick (medical tongue depressor) and a natural object (feather or rock) at 5 and 7 m respectively. Longspur nests were marked using a goose feather placed at 1 m. Nests were monitored every 4–6 days in early incubation period and every second day when approaching estimated hatch date and during nestling period for lapland longspur in order to maximize the probability of recording nest fate. Shorebird chicks generally leave the nest within 24 h of hatching (Moskoff and Montgomerie 2002) whereas longspur chicks stay in the nest for 9–10 days (Drury 1961a, Hussell and Montgomerie, 2002). A nest was considered successful if at least one young left the nest (shorebirds) or fledged (longspur). For shorebird nests found empty near the estimated hatch date, fate was determined as described by McKinnon and Bêty (2009).

For every bird species, nest check intervals for which the outcome could not be established with certainty were excluded so that nests with uncertain fate were right censored starting from the last active date (i.e. at least one warm egg or one live young). This minimized potential bias in nest survival estimates (see Manolis et al. 2000, Weidinger 2007). Abandoned nests (about 1% per species but up to 4% in white-rumped sandpiper) were included because they were also exposed to predation before being deserted. Abandoned nests were however right censored as explained earlier for nests with uncertain fate. The number of monitored nests varied among species, years and study site (see Appendix S1).

### **Data analysis**

Lemming density values went through a  $\log(x+1)$  transformation before all analyses to reduce right-skewness and the influence of a particularly high lemming density observed in 2000. The addition was used because of the presence of near-zero values and we chose this constant so that the transformed covariates started near zero ( $\log(0+1) = 0$ ), thus allowing interpretation of model intercepts. Results were similar with or without transformation (data not shown).

Daily nest survival rate was modeled using the logistic exposure method (Shaffer 2004). This was preferred over the nest survival module in program MARK (Dinsmore et al. 2002) since the former allows inclusion of random effects. MARK yielded similar point estimates but underestimated standard error because of non-independence of nest success probability within years (pseudo-replication). We assumed constant daily nest survival throughout the season since we were interested in interannual variability of nest success. Preliminary analyses showed similar parameter estimates when including time or nest age effects (data not shown). For all nest survival analyses, Site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and Year (classified as a categorical variable) were included as random effects in all models. We also included Habitat (wetland or mesic tundra) as a random effect since structural complexity of wetlands decreases predation risk (Lecomte et al. 2008) and we wanted to control the effect of this variable. Even if Site and Habitat variables may be

meaningful for nest survival, we did not consider them as fixed effect since spatial variation of nest survival was out of the scope of this study. For most goose nests, the dominant habitat within 10 m of the nest was noted in the field. For goose nests with missing information (9.5%,  $n=786$ ) and for insectivorous bird nests, we extracted the dominant habitat within 50 m of the nest from a map of the dominant vegetation types and topographical features in Sirmilik National Park (Duclos et al. 2006, Szor et al. 2008). The choice of spatial scale was restricted by the resolution of the map (30 m; see Appendix S2 for more details).

Proceeding in this manner for nest survival modelling, we conducted three sets of analyses (described below) in which candidate models were sorted by corrected Akaike's information criterion (AICc) in an information theoretic approach (Burnham and Anderson 2002). Models within 2 delta AICc units from the top model were considered competitive. A null model (random effects and intercept only) was included each model set. In tables showing the results of model selection procedures, models are ranked by their AICc values and the competitive models are bold typed. We estimated the relative importance of each covariate by summing the Akaike weights of all models in which it was included (Burnham and Anderson 2002). To take model-selection uncertainty into account, when two or more models were considered competitive, we model-averaged the estimates of their parameters using the Akaike weights according to the natural average of the estimate (Burnham and Anderson 2002). When the interaction was included in the competitive models, input variables were centered and standardized to allow biological interpretation of the main effects involved in the interaction (Schielzeth 2010).

In the first analysis of nest survival, using the time series from 1995 to 2013, we built a suite of models to test the effect of lemming density on daily nest survival rate and whether this effect differed between bird species. The four candidate models thus included the effects of (1) lemming density, (2) bird species, (3) both effects without interaction or (4) both effects with the interaction. Because of the small sample size for white-rumped sandpipers (sample size < 3 nests in 4 out of 9 years), we grouped the two sandpiper



species in the analyses although they differ in their incubation system: only the female provides parental care in white-rumped sandpipers (Parmelee 1992) while both parents incubate in the Baird's sandpiper (Drury 1961b, Reid and Montgomerie 1985). In our study area, nest survival is generally similar and varies in synchrony for both species (McKinnon et al. 2014) and excluding white-rumped did not change our conclusions (results not shown). Since a preliminary analysis showed that the habitat effect could differ between species (data not shown), its random effect on the intercept was allowed to differ between species. Post-hoc pairwise comparison tests were then performed for slopes and intercepts in which  $p$ -values were adjusted to correct for multiple comparisons according to Hothorn et al. (2008). In order to ensure that the unbalanced nest sample size for each species (e.g. many more goose nests, Appendix S1) did not bias the selection of the lemming density variable, we also conducted a bootstrap model selection (Appendix S3 for more details).

In the second nest survival analysis, we restricted the time series to 2007-2013, when the index of arctic fox abundance was available, to test if this variable (capturing foxes' numerical response) better explained bird nest survival than lemming density (capturing foxes' functional response). We built four suites of models, one for each species, to test in each case the effects of scaled fox abundance and lemming density on daily nest survival rate. Models included each main effect alone due to limited number of years in the time series.

In the third nest survival analysis, we focused on the longer time series available (1995–2013) for nesting greater snow goose and lapland longspur to further test the lagged effect of lemming density on daily nest survival, which might capture some variation in the foxes' numerical response. A suite of models explaining daily nest survival was built separately for each species and it included the effects of (1) current summer lemming density, (2) previous summer lemming density, (3) both covariates without interaction or (4) both covariates with the interaction. There was no multicollinearity as current lemming density was not correlated with previous year lemming density (Pearson's  $r = -0.17$ ,  $t_{17} = -0.69$ ,  $p = 0.50$ ).

For data visualization purpose, daily nest survival were estimated by fitting an individual logistic exposure model for each year and species (intercept only, without random effects). We plotted those estimates against model curves to compare predicted and observed annual survival rates, and hence illustrate the fit of the model. For graphical representation of models involving only one species, estimates of daily nest survival were converted into nest success to visualize more intuitively the effect of selected variables (Shaffer and Thompson 2007). This was done by raising daily nest survival to the power of the mean number of days between the first day of incubation and fledge date (lapland longspur: 21, sandpipers: 21, american golden-plover: 25, greater snow goose: 24). Given differences in nesting period duration among species, daily survival rate was however not converted for the graphical representation of the multispecific model.

To test the assumption that arctic fox number follows lemming population cycles, we calculated the Pearson's correlation coefficient ( $r$ ) between arctic fox indices (current year) and lemming density (during current or previous year), from 2007 to 2013 for minimum adult abundance and from 1995 to 2013 for fox breeding productivity.

All analyses were carried out using R software version 3.1.0 (R core team 2014) with "lme4" (1.1-6; Bates et al. 2014), "car" (2.0-20; Fox and Weisberg 2011), "multcomp" (1.3-3; Hothorn et al. 2008), "AICcmodavg" (1.35; Mazerolle 2013) and "MuMIn" (1.13.4; Barton 2015) packages.

## RESULTS

### Nest predator identification

The arctic fox was the dominant nest predator of both the american golden-plover and the lapland longspur (Table 1). Foxes depredated 82% (n=23) and 81% (n=25) of the failed golden-plover and lapland longspur nests that were monitored with cameras, respectively. Sandhill cranes were the only other nest predator detected for american golden-plover nests, while in lapland longspur, common raven and ermine were identified as nest predators in addition to sandhill cranes.

### **Lemming density effect on nest survival: comparison among bird species**

Between 1995 and 2013, lemming density ranged from 0.06 to 18.1 individuals per ha (Fig. 2). We monitored 7638 greater snow goose nests, 767 lapland longspur nests, 149 american golden-plover nests, 158 Baird's sandpiper nests and 84 white-rumped sandpiper nests. Shorebird nests were monitored only during the last 9 years of the study (Table A1). The annual daily nest survival rate observed over the entire study period was best explained by the lemming density of the current year, bird species, and the interaction between the two (Table 2). The second most parsimonious model, which only included the two main effects, was not considered competitive ( $\Delta \text{AICc} = 12$ ). The same results were obtained when restricting the analysis to the 2005–2013 time series, for which nest survival data was available for all species (results not shown). For all bird species, lemming density had a positive effect on daily nest survival rate (Fig. 3), but the strength of the effect varied among species, being stronger in american golden-plover and weaker in snow goose and lapland longspur (post-hoc pairwise comparison test: adjusted- $p < 0.01$ ; Table 2). Moreover, the intercept of the model varied among species and a post-hoc pairwise comparison test indicated that nest survival was significantly higher in geese at low lemming density compared to shorebirds ( $p < 0.05$ ), and tended to be higher than in lapland longspurs ( $p = 0.06$ ; Table 2).

For the lapland longspur, removing the nestling rearing period in analyses did not change the results but decreased the strength of the lemming effect (slope changing from 0.54 to 0.36, SE 0.09; non-significant difference,  $p = 0.17$ ).

### **Lemming density vs. arctic fox abundance**

Between 2007 and 2013, the period during which we closely monitored the number of adult foxes, bird nest survival rate was generally better explained by lemming density than by fox abundance, especially for snow geese ( $\Delta \text{AICc} = 3.8$ ; see Appendix S4 for complete results) but also for golden-plovers and longspurs (a difference of respectively 1.8 and 1.4 units AICc). However, fox abundance better explained nest survival rate of sandpipers (AICc = 2.2).

### **Lagged effect of lemming density**

We used the longest time-series (1995–2013) to test for a time-lagged effect of lemming density on nest survival of longspurs and geese. The model including additive effects of current and previous year lemming density was considered competitive in longspurs (Table 3). However, the relative importance of current year lemming density was twice that of previous year lemming density in terms of cumulative AICc weight across models (0.84 vs 0.41). The previous year's lemming density tended to have a negative effect on daily nest survival (model-averaged coefficient = -0.15, unconditional SE = 0.18; Fig. 4) while current year lemming density had a positive effect (model-averaged coefficient = 0.43, unconditional SE = 0.18).

Goose nest survival was best explained by the interacting effects of current and previous year lemming density (Table 3). Previous year lemming density had a negative effect on daily nest survival but this time-lagged effect weakened with increasing lemming density in current year (Fig. 5). Indeed, goose nest success remained relatively high in years of high lemming density independently of the previous year's lemming density (Fig. 5). However, other models including current year lemming density, either alone or with the additive effect of previous year lemming density, were also considered competitive ( $\Delta$  AICc < 2). Model-averaged parameter estimates indicate that previous year lemming density tended to have a negative effect on daily nest survival (coefficient = -0.17, unconditional SE = 0.14) while current year lemming density had a strong positive effect (coefficient = 0.50, unconditional SE = 0.15). Since these two main effects are involved in an interaction (model-averaged coefficient for the interaction = 0.35, unconditional SE = 0.17), input variables were standardized in this analysis so that reported main effect coefficients must be interpreted as the coefficient value when the other variable is set to its mean. The relative importance of current year lemming density was 43% greater than that of previous year lemming density in terms of cumulative AICc weight across models (0.97 vs. 0.68).

### **Arctic fox abundance and breeding productivity**

Arctic fox minimum adult abundance varied between 17 and 67 individuals between 2007 and 2013, while the proportion of non-breeders in the adult population varied from 6% to 88% (Fig. 2). The proportion of natal dens (breeding productivity) fluctuated between 0% and 27% between 1995 and 2013. Both indices were correlated with their counterparts estimated at the scale of Qarlikturvik Valley or over the whole fox study area (see Fig. 1), suggesting high spatial synchrony (Appendix S5). At the scale of the whole study area, arctic fox breeding productivity was significantly and positively correlated with lemming density ( $r = 0.76$ ,  $t_{17} = 4.79$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 2). Arctic fox abundance estimated over 7 years was not significantly related with lemming density of current or previous year, although the trends were both positive ( $r = 0.33$ ,  $t_5 = 0.79$ ,  $p = 0.46$  and  $r = 0.48$ ,  $t_5 = 1.21$ ,  $p = 0.28$ , respectively). For instance, lemming density was similarly high in 2010 and in 2011 while fox abundance increased by 60%, from 42 to 67 adults (Fig. 2). Lemming density then crashed in 2012, but fox abundance varied very little and only decreased the following year (by 25%, from 66 to 50; Fig. 2).

### **DISCUSSION**

As expected, we found that lemming density affected the nest survival of various ground-nesting birds but the strength of this relationship varied among species, potentially due to differences in body size and behavior (see below). As predicted, we also found evidence of a time-lagged effect of lemming density on bird nesting success but this delayed effect was relatively weak, especially for snow geese in years of high lemming density. Finally, nest survival tended to be better explained by lemming density than by arctic fox abundance. Overall, these results suggest that the numerical response of the fox population to lemming density partly contributed to the indirect lemming-bird relationship, but that prey-switching behavior of predators was the dominant mechanism explaining variation in nest predation rate on Bylot Island.

Despite previous evidence supporting the alternative prey hypothesis (e.g. Angelstam et al. 1984, Underhill et al. 1993, Bêty et al. 2001), the literature remains equivocal, especially in the Canadian Arctic where some field observations do not support the hypothesis (Smith 2009, Reiter and Andersen 2011), whereas others do so only partially (Smith et al. 2007, Wilson and Bromley 2001). To our knowledge, our study provides i) the first evidence of an effect of lemming density on nest predation that differs across families of tundra nesting birds, ii) the first demonstration of a lemming effect on arctic passerine breeding success (see Järvinen 1990 for an example in a sub-arctic, birch forest ecosystem) and iii) the first demonstration of a time-lagged effect of lemming density on bird nesting success. Our results, showing a positive effect of lemming density on bird nest survival are based on the longest time-series analysed so far on Bylot Island, and are consistent with those obtained previously at the same site (Goose: Bêty et al. 2001, Morissette et al. 2010; Sandpipers: McKinnon et al. 2014).

Several life history traits can affect the relative vulnerability of a species to predation. In our study system, only the large-bodied snow goose can actively defend and protect its nest against arctic foxes (Bêty et al. 2001). Hence, nests are especially vulnerable when parents are away from the nests (during laying and incubation recesses) and the effect of predation (and lemming cycle) is strongly reduced at high nest density due to a dilution effect (Bêty et al. 2001, Lecomte et al. 2008, Reiter and Andersen 2011). Nonetheless, at low nesting density, predation rate can be severe and goose nesting success can vary from 20% to 90% at our study site (Bêty et al. 2001, Gauthier et al. 2004), which is similar to the variation we observed for golden-plovers. Such a dilution effect at high nesting densities, which could likely be possible only for tundra species actively protecting their nests against foxes, could be the main factor explaining the apparent reduced effect of lemming cycles on goose nest survival compared to small-bodied species which nest at relatively low density.

Other interspecific differences in antipredator strategies could further explain the observed differences in the effect of lemming cycles on nest survival. Nest predation rate

was previously reported to be positively related to conspicuous incubation behaviors in shorebirds (Smith 2007a, Smith 2009). The conspicuous nesting behavior of the american golden-plover, combined with its inability to defend its nest against arctic foxes, could explain its higher vulnerability to changes in predation pressure. Unlike passerines, plovers typically adopt multiple active and conspicuous behaviors to distract and lead away a potential predator. They can react at great distances: an incubating bird can flush from its nest when a ground predator is more than 200 m away (Byrkjedal 1989, Lamarre and Bêty, unpublished data) and parents can start performing distraction displays when the intruder is within 50–100 m from the nest (Drury 1961b, Byrkjedal 1987, Byrkjedal 1989). Such antipredator strategies might be efficient in reducing predation risk due to incidental predator encounters in years of high lemming abundance. However, when lemmings are scarce and arctic foxes increase their foraging intensity on bird nests, conspicuous antipredator behaviors could signal the presence of a nest to a predator in search of alternative prey. Such signaling could potentially attract a predator from a distance and increase its motivation to search a specific nesting area. Thus, in years of low lemming density, plover nest depredation may not be incidental but rather the result of a targeted search so that conspicuous behavior might instead increase the likelihood of nest depredation.

The lapland longspur is the least conspicuous species in our study as the incubating female reacts to predators at small distances (5 m or less) by simply flushing from its nest (Drury 1961a). This antipredator strategy, by decreasing the likelihood that the incubating adult is detected by a predator, might ensure that nest depredation is mostly the result of incidental predator encounters. However, the nestling period is more conspicuous than the incubation period because the adults are going back and forth from the nest to feed juveniles (Drury 1961a), most likely increasing nest detectability by predators (see Skutch 1949). Indeed, when removing longspurs' nestling period from our analyses, the effect of lemming density on their nest survival tended to decrease. Hence, the higher nest detectability during the nestling period may increase the strength of the indirect effect of lemming density on the nest success of lapland longspurs. This is consistent with our suggestion above that more

conspicuous behavior, such as brood feeding or distraction displays, might increase a species' vulnerability to fluctuations in nest predation pressure. Finally, sandpipers, which are more reactive than longspurs but seemingly less than golden-plovers, are intermediate in terms of the strength of the lemming effect on nest survival. Overall, these observations suggest a gradient of vulnerability to changes in lemming density, potentially resulting from differences in visibility of antipredator behavior. Detailed behavioral studies are needed to test such a hypothesis.

Contrary to goose nests that are easy to detect and highly profitable (large eggs), the content of tundra passerine and sandpiper nests could be a more incidental than alternative prey for predators, i.e. not the focus of a directed search (Vickery et al. 1992; Legagneux et al. 2012, McKinnon et al. 2014). However, american golden-plover eggs are bigger than those of sandpipers or longspurs (about 20–30 g vs. respectively 10 g and < 3 g). Moreover, plover nesting sites are probably more detectable by predators because of the conspicuous anti-predator behavior of parents that is triggered at great distances (see above). This strategy is most likely efficient in avoiding nest predation in years of relatively high lemming density, but, in years of low lemming density, the profitability of searching and acquiring plover nest content could be high enough for foxes to make plovers an alternative prey alongside snow goose.

### **Proximate mechanisms: the functional and numerical responses**

We found evidence of a 1-year time lagged effect of lemming density on daily nest survival rates. A similar relationship was observed in a study using dummy bird nests (with hen eggs, similar in appearance to waterfowl eggs) and conducted during one lemming cycle in low-Arctic tundra (Ims et al. 2013). This most likely reflects the effect of a delayed numerical response of the arctic fox since its breeding productivity was positively correlated with lemming density (see also Bêty et al. 2002, Gauthier et al. 2004). However, since Braestrup (1941; Greenland) and Elton (1942; Ungava and coast of Labrador) first suggested that arctic fox abundance followed that of lemmings (from traders' records and diary extracts), empirical evidence of a delayed numerical response remained scarce (e.g.



Angerbjörn et al. 1999). In our study, abundance of arctic fox adults did seem to be positively related to previous year lemming density, but the relationship was not statistically significant, likely due to limited analytical power (time series of only 7 years). Moreover, our fox abundance estimate, which represent the minimum number of adults, could be particularly biased low when foxes are numerous.

In snow geese, the negative effect of the previous year's lemming density was especially strong when current lemming density was low and hence the worst case scenario regarding goose nest success was a lemming crash year following a lemming peak (Fig. 5). In such a case, the negative effects of the delayed numerical response of foxes to lemming density of the previous year combined with the strong functional response of foxes to current lemming density likely generate the highest predation pressure on the main alternative prey. On the other hand, the reduction in the strength of the delayed effect of lemmings observed during peak years suggests that foxes forage mostly on lemmings in those years (see also Bêty et al. 2002, Careau et al. 2008) and that variation in fox abundance generated by previous year lemming density is not strongly affecting goose success in those years.

Overall, our results suggest that the prey-switching behavior, which is driven by current lemming density, is the main driver of changes in nest predation pressure because current year lemming density (1) was more important than previous year lemming density in explaining longspurs and geese nest survival and (2) tended to better explain nest survival of most bird species, especially snow goose, compared to arctic fox abundance. For instance, despite an apparent increase in fox abundance of 60% in 2011, nest success was similar to previous year for longspurs, sandpipers and geese. Then, between 2011 and 2012 (a lemming peak followed by a lemming crash), a relatively abrupt decrease in nest success was observed for all birds although fox abundance seemed similar during both summers.

In conclusion, we showed that lemming cycles do have a strong effect on interannual variation in nesting success of ground-nesting birds . However, the strength of this link

varied among bird species and we suggest that this might reflect differences in bird behavior. Nest density, through a dilution effect on predation pressure, could partly explain variable lemming effect among species. Moreover, because of their more detectable anti-predator behavior, species like the american golden-plover could be a vulnerable alternative prey that is more strongly affected by variation in predation pressure than incidental prey, such as passerines and sandpipers. Despite evidence of a lagged effect of lemming density on nest success, the predominance of current year lemming density in explaining nest survival suggests that the arctic fox prey-switching behavior is a more determinant mechanism than its numerical response. Yet, by using an extensive time series of direct measurements of bird reproductive success and lemming density, our results supported the alternative prey hypothesis while (1) emphasizing interspecific differences in how lemmings affect bird reproductive success and (2) highlighting the importance of the prey-switching behavior of shared predators for arctic tundra birds.

### **Acknowledgements**

We are grateful to (alphabetical order): A. Beardsell, E. Bolduc, M.-C. Cadieux, C. Chevallier, C. Doucet, D. Fauteux, J.-F. Lamarre, F. Lapierre-Poulin, D.-J. Léandri-Breton, V. Marmillot, F. Senez-Gagnon and all the Bylot Island Teams since 1995 for their hard work in the field. Many thanks as well to A. Caron for his advice on statistics; to S. Lai and C. Chevallier for insight into the arctic fox monitoring program from Bylot Island. This study was supported by (alphabetical order): Aboriginal Affairs and Northern Development Canada, ArcticNet network of Centre of Excellence of Canada, Canadian Wildlife Service (Environment Canada), Centre d'Études Nordiques, International Polar Year Project ArcticWOLVES, Mittimatalik Hunters and Trappers Organization, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Northern Scientific Training Program (Aboriginal Affairs and Northern Development Canada), Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada), Université du Québec à Rimouski (UQAR) and Université Laval. Field techniques were approved by UQAR and Université Laval Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada. This study was partly funded by a Master's scholarship in research from Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies granted to Pascal Royer-Boutin.

## LITERATURE CITED

- Abrams, P.A., Holt, R.D. and Roth, J.D.** (1998). Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. *Ecology* **79**, 201–212.
- Angelstam, P., Lindström, E. and Widen, P.** (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* **62**, 199–208.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. and Erlinge, S.** (1999). Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* **68**, 34–49.
- Bartoń, K.** (2015). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.13.4. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. and Walker, S.** (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-6. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Braestrup, F.W.** (1941). A study on the arctic fox in Greenland. *Meddelelser om Grønland* **131**, 1–101.
- Berteaux, D., Gallant, D., Sacks, B.N. and Statham, M.J.** (2015). Red foxes (*Vulpes vulpes*) at their expanding front in the Canadian Arctic have indigenous maternal ancestry. *Polar Biology* **38**, 913–917.
- Bêty, J. and Gauthier, G.** (2001). Effects of nest visits on predator activity and predation rate in a greater snow goose colony. *Journal of Field Ornithology* **72**, 573–586.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J-F. and Korpimäki, E.** (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* **93**, 388–400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E. and Giroux, J-F.** (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* **71**, 88–98.
- Bilodeau, F., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2013). The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Oecologia* **172**, 1007–1016.

- Blomqvist, S., Holmgren, N., Akesson, S., Hedenstrom, A. and Pettersson, J.** (2002). Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* **133**, 146–158.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R.** (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New-York.
- Byrkjedal, I.** (1989). Nest defense behavior of Lesser Golden-Plovers. *Wilson Bulletin* **101**, 579–590.
- Byrkjedal, I.** (1987). Antipredator behavior and breeding success in greater golden-plover and eurasian dotterel. *The Condor* **89**, 40–47.
- Cameron, C., Berteaux, D. and Dufresne, F.** (2011). Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the Arctic fox. *Behavioral Ecology* **22**, 1364–1373.
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J-F., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience* **15**, 268–276.
- Dhondt, A.A.** (1987). Cycles of lemmings and Brent Geese *Branta b. bernicla*: a comment on the hypothesis of Roselaar and Summers. *Bird study* **34**, 151–154
- Dinsmore, S.J., White, G.C. and Knopf, F.L.** (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* **83**, 3476–3488.
- Duclos, I., Lévesque, E., Gratton, D. and Bordelau, P.A.** (2006). Vegetation mapping of Bylot Island and Sirmilik National Park: Final report. Unpublished report, Parks Canada, Iqaluit, Nunavut.
- Drury, W.H. Jr.** (1961a). Studies of the breeding biology of Horned Lark, Water Pipit, Lapland Longspur, and Snow Bunting on Bylot Island, Northwest territories, Canada. *Bird-banding* **32**, 1–46.
- Drury, W.H. Jr.** (1961b). The breeding biology of shorebirds on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *The Auk* **78**, 176–219.
- Elton, C.S.** (1942). Voles, mice and lemmings: problems in population dynamics. Clarendon Press, Oxford.

- Fauteux, D., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology* (in press) DOI: 10.1111/1365-2656.12385
- Fox, J. and Weisberg, S.** (2011). *An R Companion to Applied Regression*, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Gagnon, C.A. and Berteaux D.** (2009). Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: a question of scale. *Ecology and Society* **14**, 19.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. and Berteaux, D.** (2013). Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **368**, 20120482.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J-F. and Rochefort, L.** (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**, 119–129.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P. and Hanski, I.** (2006). Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* **113**, 193–216.
- Gauthier, G., Legagneux, P., Valiquette, M.A., Cadieux, M-C. and Therrien, J-F.** (2015). Diet and reproductive success of an Arctic generalist predator: Interplay between variations in prey abundance, nest site location and intraguild predation. *Auk* **132**, 735–747.
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G. and Bêty, J.** (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* **81**, 533–542.
- Gochfeld, M.** (1984). Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds, p. 289–377. *In* J. Burger and B.L. Olla (Eds.), *Behavior of marine animals*. Vol. 5. Shorebirds: breeding behavior and populations. Plenum Press, New York.
- Gruyer, N., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2010). Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology* **33**, 725–736.

- Gruyer, N., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2008). Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **86**, 910–917.
- Hothorn, T., Bretz, F. and Westfall, P.** (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**, 346–363.
- Hussell, D.J.T. and Montgomerie, R.** (2002). Lapland longspur (*Calcarius lapponicus*) (eds. Poole A, Gill F). *The Birds of North American Online*.
- Iles, D.T., Rockwell, R.F., Matulonis, P., Robertson, G.J., Abraham, K.F., Davies, J.C. and Koons, D.N.** (2013). Predators, alternative prey and climate influence annual breeding success of a long-lived sea duck. *Journal of Animal Ecology* **82**, 683–693.
- Ims, R.A. and Fuglei, E.** (2005). Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience* **55**, 311–322.
- Ims, R.A., Henden, J-A., Thingnes, A.V. and Killengreen, S.T.** (2013). Indirect food web interactions mediated by predator – rodent dynamics: relative roles of lemmings and voles. *Biology Letters* **9**, 20130802.
- Järvinen, A.** (1990). Changes in the abundance of birds in relation to small rodent density and predation rate in Finnish Lapland. *Bird Study* **37**, 36–39.
- Johnson, O.W. and Connors, P.G.** (2010). American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/201> doi:10.2173/bna.201
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., Giroux, J-F.** (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* **77**, 439–447.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M-C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, A., Therrien, J-F., Morissette, L. and Krebs, C.J.** (2012). Disentangling trophic relationships in a high arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology* **93**, 1707–1716.
- Lepage, D., Nettleship, D.N. and Reed, A.** (1998). Birds of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* **51**, 125–141.

- Macpherson, A.H.** (1969). The dynamics of Canadian arctic fox population. Canadian Wildlife Service Report Series **8**, 1–49.
- Massé, H., L. Rochefort, G. Gauthier.** (2001). Carrying capacity of wetland habitats used by breeding Greater snow geese. The Journal of Wildlife Management **65**, 271–281.
- Mazerolle, M.J.** (2013). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.35. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.
- Manolis, J.C., Andersen, D.E., Cuthbert, F.J.** (2000). Uncertain nest fates in songbird studies and variation in Mayfield estimation. The Auk **117**, 615–626.
- McKinnon, L. and Bêty, J.** (2009). Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. Journal of Field Ornithology **80**, 280–288.
- McKinnon, L., Berteaux, D. and Bêty, J.** (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. The Auk **131**, 619–628.
- Morrisette, M., Bêty, J., Gauthier, G. Reed, A. and Lefebvre, J.** (2010). Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. Oikos **119**, 1181–1191.
- Moskoff, W., and Montgomerie, R.** (2002). Baird's Sandpiper (*Calidris bairdii*) No. 661 *In* The Birds of North America. A. Poole et F. Gill. Philadelphia, U.S.A.: The birds of North America Inc.
- Nolet, B.A., Bauer, S., Feige, N., Kokorev, Y.I., Popov, I.Y. and Ebbinge, B.S.** (2013). Faltering lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species. Journal of Animal Ecology **82**, 804–813.
- Parmelee, D.F.** (1992). White-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*). *In* A. Poole and F. Gill (Eds.), The birds of North America, No. 29. The Academy of Natural Sciences, Pennsylvania, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- R Core Team** (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

- Reid, M. and Montgomerie, R.** (1985). Seasonal patterns of nest defence by Baird's sandpipers. *Canadian Journal of Zoology* **63**, 2207–2211.
- Reiter, M.E., and Andersen, D.E.** (2011). Arctic foxes, lemmings, and Canada Goose nest survival at Cape Churchill, Manitoba. *Wilson Journal of Ornithology* **123**, 266–276.
- Robertson, H.G.** (1981). Annual summer and winter fluctuations of Palaearctic and resident waders (Charadrii) at Langebaan Lagoon, South Africa, 1975-1979. *In* Cooper J (Ed) Proceedings of symposium on birds of the sea and shore, Cape Town 1979. African Seabird Group, Cape Town, South Africa, pp 335–345.
- Robinson, B.G., Franke, A. and Derocher, A.E.** (2014). The influence of weather and lemmings on spatiotemporal variation in the abundance of multiple avian guilds in the Arctic. *PloS ONE* **9**, e101495.
- Schielzeth, H.** (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* **1**, 103–113.
- Shaffer, T.L.** (2004). A unifying approach to analyzing nest success. *The Auk* **121**, 526–540.
- Shaffer, T.L. and Thompson, F.R., III** (2007). Making meaningful estimates of nest survival with model-based methods. *Studies in Avian Biology* **34**, 84–95.
- Skutch, A.F.** (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* **91**, 430–455.
- Smith, P.A.** (2009). Variation in shorebird nest survival: proximate pressures and ultimate constraints. Ph.D. Thesis, Carleton University, Ottawa.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G. and Smith, J.N.M.** (2007a). Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *The Condor* **109**, 15–31.
- Summers, R.W., Underhill, L.G., Clinning, C.F. and Nicoll, M.** (1989). Populations, migrations, biometrics and moult of the Turnstone *Arenaria i. interpres* on the east Atlantic coastline, with special reference to the Siberian population. *Ardea* **77**, 145–168.
- Summers, R.W., Underhill, L.S. and Syroechkovski, E.E. Jr.** (1998). The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* **21**, 573–580.



- Summers, R.W., Underhill, L.G., Waltner, M. and Whitelaw, D.A.** (1987). Population, biometrics and movements of the Sanderling *Calidris alba* in southern Africa. *Ostrich* **58**, 24–39.
- Szor, G., Berteaux, D. and Gauthier, G.** (2008). Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in Arctic foxes. *Polar Biology* **31**, 351–362.
- Tarroux, A., Bêty, J., Gauthier, G. and Berteaux, D.** (2012). The marine side of a terrestrial carnivore: Intra-population variation in use of allochthonous resources by Arctic foxes. *PLoS ONE* **7**, e42427.
- Tarroux, A., Berteaux, D. and Bêty, J.** (2010). Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology* **33**, 1021–1026.
- Therrien, J-F., Gauthier, G., Korpimäki, E. and Bêty, J.** (2014). Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* **95**, 56–67.
- Underhill, L.G.** (1987). Changes in the age structure of Curlew Sandpiper populations at Langebaan Lagoon, South Africa, in relation to lemming cycles in Siberia. *Transactions of the Royal Society of South Africa* **46**, 209–214.
- Underhill, L.G., PrysJones, R.P., Syroechkovski, E.E., Groen, N.M., Karpov, V., Lappo, H.G., Vanroomen, M.W.J., Rybkin, A., Schekkerman, H., Spiekman, H. and Summers, R.W.** (1993). Breeding of waders (Charadrii) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, Northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis* **135**, 277–292.
- Underhill, L.G., Waltner, M. and Summers, R.W.** (1989). Three-year cycles in breeding productivity of Knots *Calidris canutus* wintering in southern Africa suggest Taimyr Peninsula provenance. *Bird Study* **36**, 83–87.
- Vickery, P.D., Hunter, M.L. Jr. and Wells, J.V.** (1992). Evidence of incidental nest predation and its effects on nests of threatened grassland birds. *Oikos* **63**, 281–288.
- Weidinger, K.** (2007). Handling of uncertain nest fates and variation in nest survival. *Journal of Ornithology* **148**, 207–213.
- Wilson, D.J. and Bromley, G.** (2001). Functional and numerical responses of predators to cyclic lemming abundance: effects on loss of goose nests. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 525–532.

**Wootton, J.** (1994). The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual review of Ecology and Systematics* **25**, 443–466.

TABLES AND FIGURES

**Table 1.** Nest predators of the american golden-plover and lapland longspur as identified by camera monitoring on Bylot Island from 2007 to 2014.

Nest predators	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	Total
<i>American golden-plover</i>									
Arctic fox	1	2	-	0	2	6	4	8	23
Sandhill crane	0	0	-	1	0	0	0	2	3
Unidentified	0	0	-	0	0	0	1	1	2
<b>Total</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>-</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>11</b>	<b>28</b>
<i>Lapland longspur</i>									
Arctic fox	-	4	4	-	-	0	14	3	25
Common raven	-	0	0	-	-	0	1	0	1
Sandhill crane	-	0	0	-	-	0	1	1	2
Ermine	-	0	0	-	-	1	0	0	1
Unidentified	-	0	0	-	-	0	2	0	2
<b>Total</b>	<b>-</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>1</b>	<b>18</b>	<b>4</b>	<b>31</b>

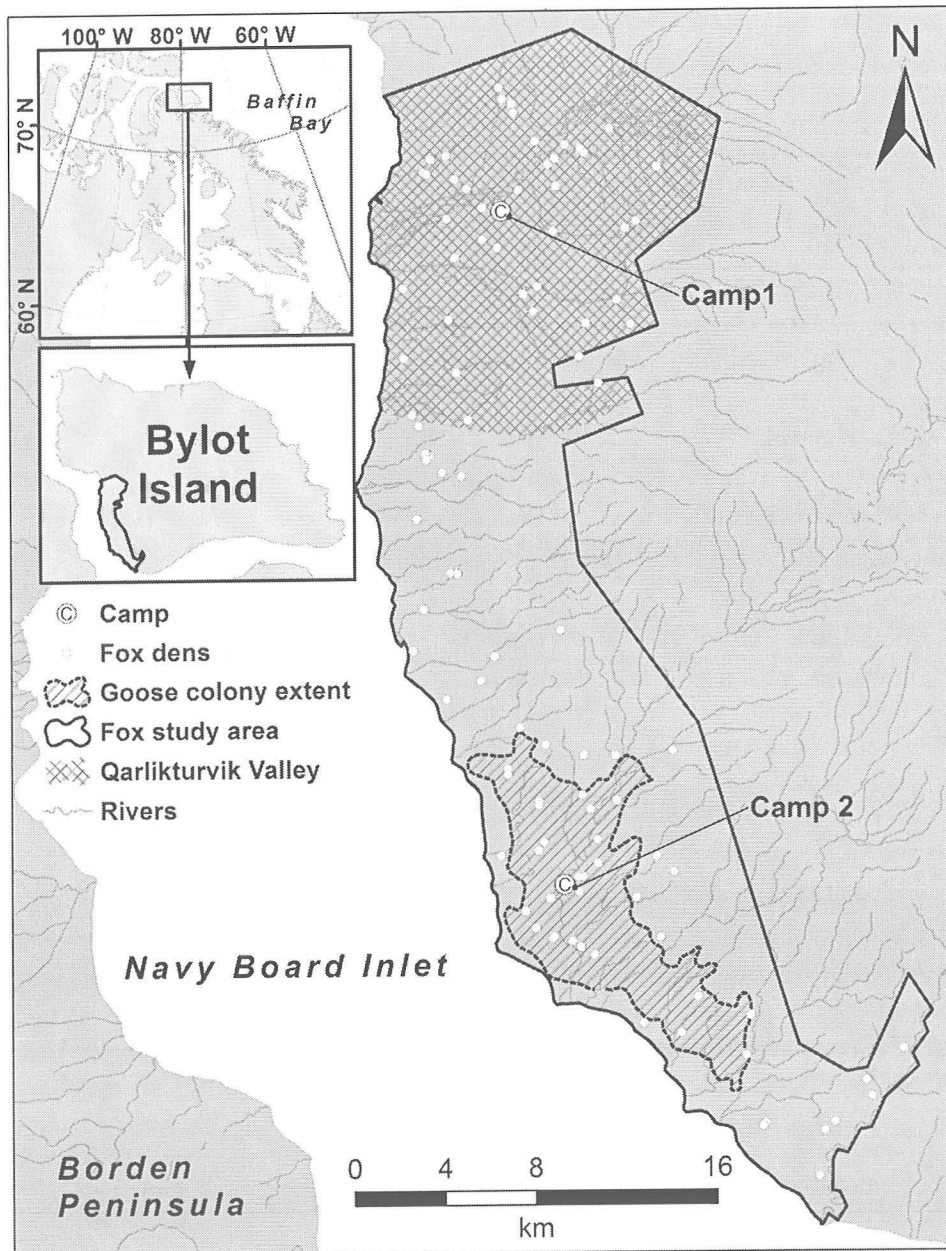
**Table 2.** (A) Delta AICc ( $\Delta$  AICc), AICc weight ( $\omega$  AICc), number of estimated parameters ( $k$ ) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density (log-transformed) on daily nest survival probability in greater snow goose, lapland longspur, american golden-plover and sandpipers (Baird's sandpiper and white-rumped sandpiper) on Bylot Island from 1995 to 2013. All models include the effect of year, site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and habitat (wetlands or not) as random effects. (B) Parameter estimates ( $\beta$ ) of the best model, lower (LCI) and upper 95% confidence intervals (UCI).

A. Candidate models	$k$	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	LL
<b>Lemming density x Species</b>	<b>11</b>	<b>0.00</b>	<b>1</b>	<b>-6906.35</b>
Lemming density + Species	8	12.34	0	-6915.52
Lemming density	5	13.28	0	-6919.00
Species	7	18.74	0	-6919.73
Null (intercept only)	4	19.63	0	-6923.17
B. Parameters	$\beta$	LCI	UCI	
Lemming density				
Greater snow goose	0.49	0.18	0.80	a*
Lapland longspur	0.54	0.20	0.88	a
Sandpipers	0.82	0.37	1.28	ab
American golden-plover	1.16	0.70	1.63	b
Intercept				
Greater snow goose	3.64	2.92	4.35	a
Lapland longspur	2.57	1.83	3.30	ab
Sandpipers	2.36	1.51	3.22	b
American golden-plover	1.85	0.93	2.76	b

\*Different lowercase letters represent significant differences among species

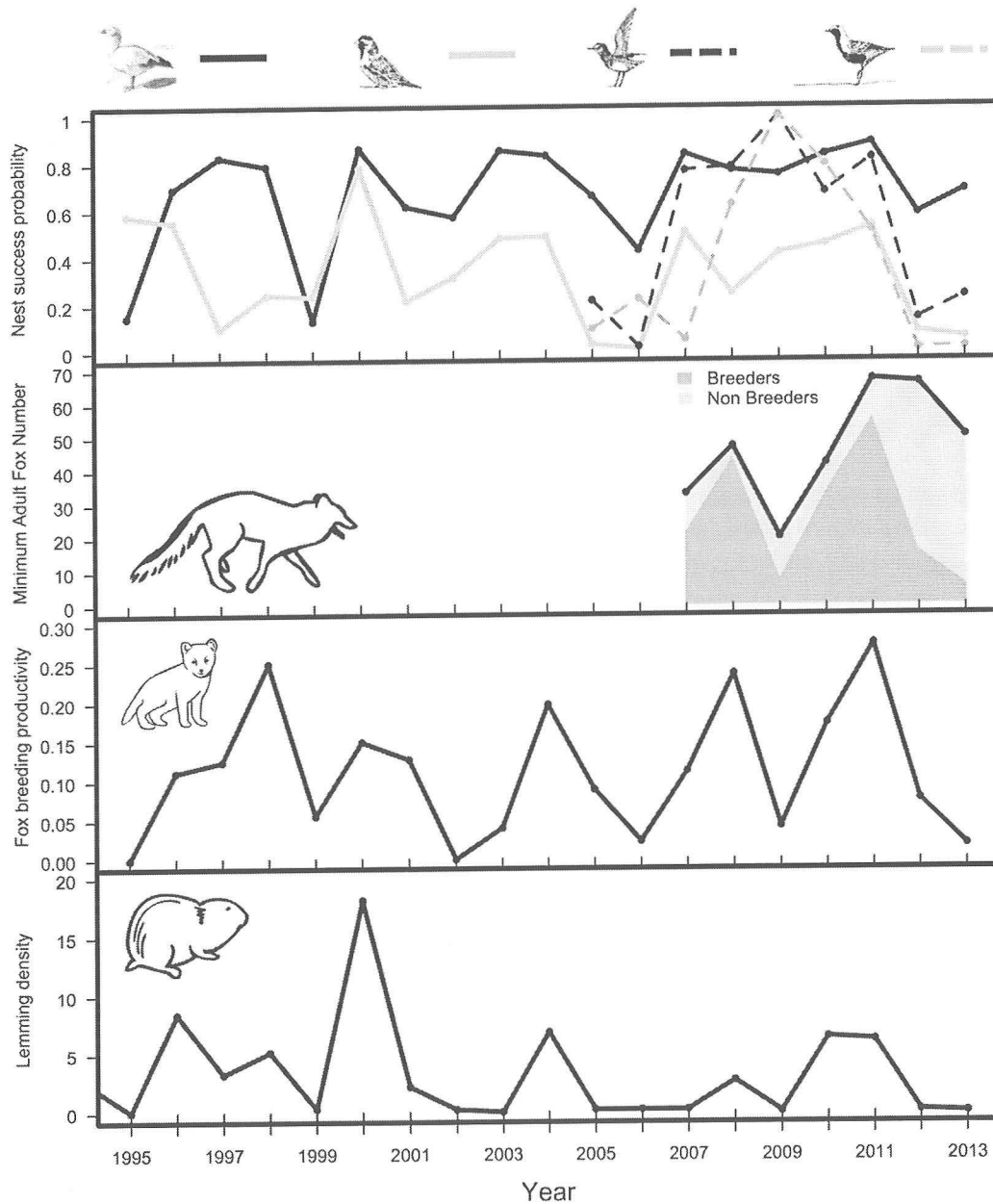
**Table 3.** Delta AICc ( $\Delta$  AICc), AICc weight ( $\omega$  AICc), number of estimated parameters ( $k$ ) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density cycles (log-transformed) on daily nest survival probability of (A) lapland longspur and (B) greater snow goose on Bylot Island from 1995 to 2013. All models include the effect of year, site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and habitat (wetlands or not) as random effects.

Candidate models	$k$	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	LL
A. Lapland longspur				
<b>Lemming density (t0)</b>	<b>5</b>	<b>0.00</b>	<b>0.49</b>	<b>-975.42</b>
<b>Lemming density (t0) + Lemming density (t-1)</b>	<b>6</b>	<b>1.35</b>	<b>0.25</b>	<b>-975.08</b>
Lemming density (t0) x Lemming density (t-1)	7	3.24	0.10	-975.01
Null (intercept only)	4	3.27	0.10	-978.06
Lemming density (t-1)	5	4.26	0.06	-977.55
B. Greater snow goose				
<b>Lemming density (t0) x Lemming density (t-1)</b>	<b>7</b>	<b>0.00</b>	<b>0.48</b>	<b>-5450.99</b>
<b>Lemming density (t0)</b>	<b>5</b>	<b>0.93</b>	<b>0.30</b>	<b>-5453.46</b>
<b>Lemming density (t0) + Lemming density (t-1)</b>	<b>6</b>	<b>1.94</b>	<b>0.18</b>	<b>-5452.96</b>
Null (intercept only)	4	6.84	0.02	-5457.41
Lemming density (t-1)	5	7.33	0.01	-5456.66



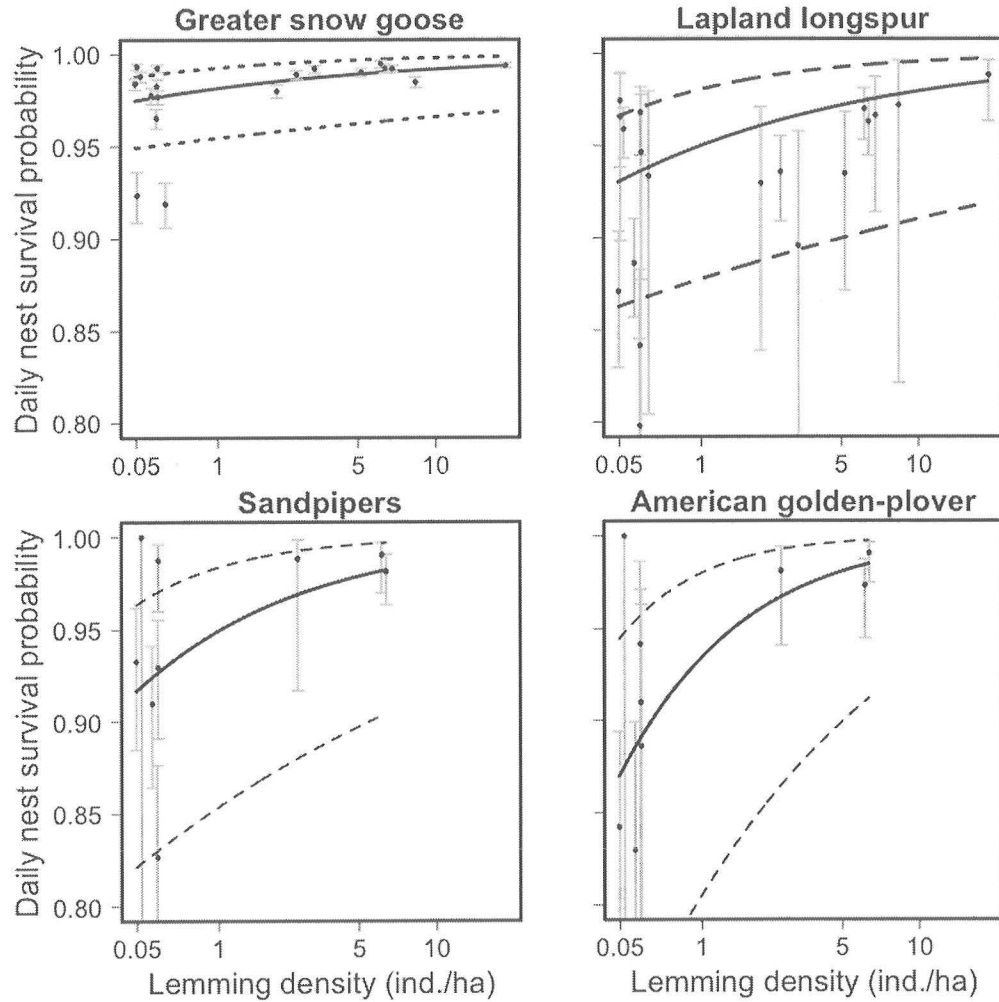
**Figure 1.** Map of the study area in the southwest plain of Bylot Island (Nunavut, Canada) with the locations of the two main sampling areas: Qarlikturvik Valley (gridded area represents this valley and its vicinity, i.e. a zone that extends up to 7 km around all the bird nests found in Qarlikturvik valley) and the surroundings of the goose colony (largest extent

since 2009 shown on the map). All monitored arctic fox dens are also represented on the map.

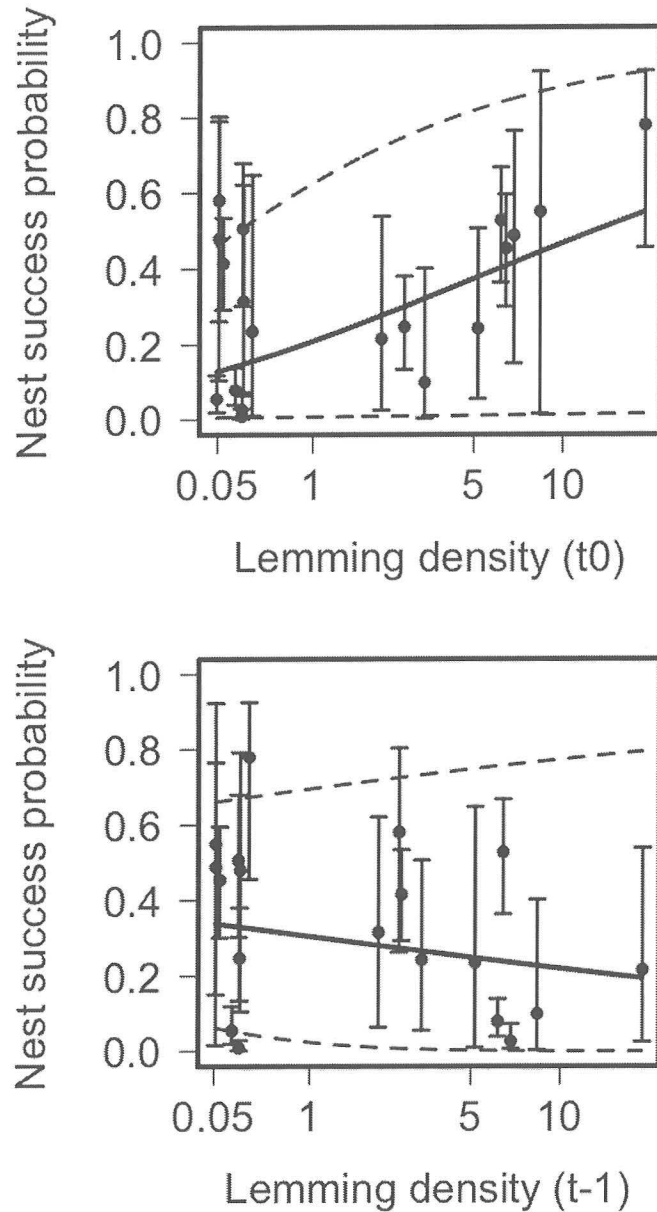


**Figure 2.** Nest success probability, index of arctic fox abundance, arctic fox breeding productivity (proportion of dens with litters), and lemming density (individuals per ha) on Bylot Island from summers 1995 to 2013. For nest success probabilities, the solid black line represents the greater snow goose, solid grey line represents the lapland longspur, dotted black line represents sandpipers and dotted grey line represents the american golden-plover.

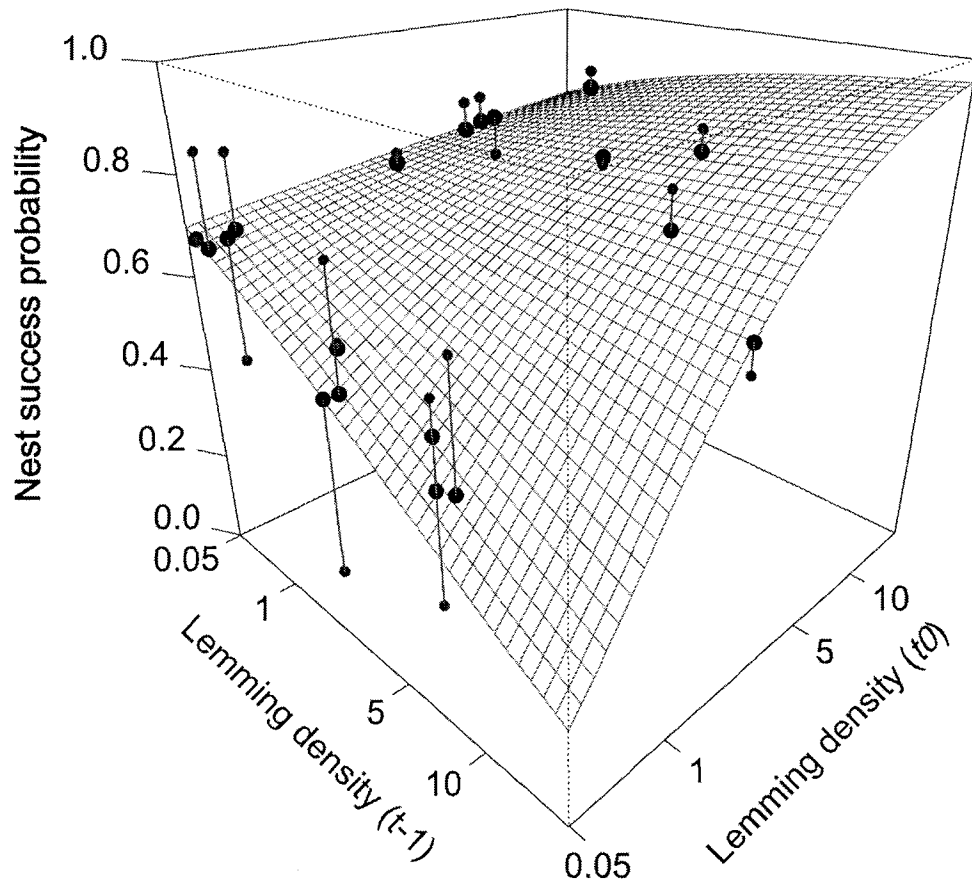




**Figure 3.** Effect of lemming density (presented on a log scale) on daily nest survival rate of bird species using differing antipredator strategies on Bylot Island. Dots and error bars represent daily nest survival probability and 95% confidence intervals as estimated separately for each year. Dotted lines represent 95% confidence intervals of the regression curve.



**Figure 4.** Model-averaged effects of current ( $t_0$ ) and previous year ( $t-1$ ) lemming density (presented on a log scale) on lapland longspur nest success (daily nest survival rate raised to the power of the average number of days of nesting, i.e. 21 days) between 1995 and 2013 on Bylot Island. In each figure, the value of the other covariate was set at the median. Dotted lines represent the unconditional 95% confidence intervals. Dots and bars represent annual nest success and 95% confidence intervals.



**Figure 5.** Model-averaged effects of previous ( $t-1$ ) and current ( $t_0$ ) summer lemming density (presented on a log scale) on greater snow goose nest success (daily nest survival rate raised to the power of 24, which is the average number of days of incubation). Predicted (large black dots) and observed (connected small grey dots) annual estimates of nest success are also shown in the figure. Some overlapping dots were slightly displaced from one another to aid visual interpretation.

**Appendix S1.** Sample size of monitored nests used to estimate daily nest survival rates on Bylot Island, Nunavut, by year, species and study site.

Year	Lapland longspur		Greater snow goose		American golden-plover		Baird's sandpiper		White-rumped sandpiper	
	QV	GC	QV	GC	QV	GC	QV	GC	QV	GC
1995	20	0	61	236	-	-	-	-	-	-
1996	3	0	109	252	-	-	-	-	-	-
1997	11	0	33	314	-	-	-	-	-	-
1998	16	0	18	379	-	-	-	-	-	-
1999	4	2	5	266	-	-	-	-	-	-
2000	20	0	139	405	-	-	-	-	-	-
2001	10	0	40	387	-	-	-	-	-	-
2002	12	0	0	449	-	-	-	-	-	-
2003	11	0	5	538	-	-	-	-	-	-
2004	13	0	158	468	-	-	-	-	-	-
2005	57	0	5	321	6	0	15	0	27	0
2006	68	0	0	364	5	0	31	1	15	2
2007	44	4	2	469	3	1	9	0	7	1
2008	41	26	21	433	4	10	7	0	2	0
2009	66	35	0	371	4	1	9	1	0	1
2010	53	14	66	282	14	12	17	0	18	0
2011	56	14	15	254	11	15	18	1	1	1
2012	100	2	0	360	6	21	32	0	2	0
2013	65	0	0	413	2	34	17	0	5	2
<b>TOTAL</b>	<b>670</b>	<b>97</b>	<b>677</b>	<b>6961</b>	<b>55</b>	<b>94</b>	<b>155</b>	<b>3</b>	<b>77</b>	<b>7</b>

Note. QV: Qarlikturvik Valley, GC: In the vicinity of the goose colony

**Appendix S2.** Post-hoc determination of the dominant habitat using a map of vegetation types and topographical features in Sirmilik National Park (Duclos et al. 2006)

We created two habitat categories: wetlands (which form intricate networks of water channels including ponds, graminoid wet meadow, stream edges and polygons), and moist-mesic tundra (which included moist meadows, moist shrub-tundra, grass mesic meadow and shrub heath-tundra; see Duclos et al. 2006 for more details on habitat classifications). Habitat was undetermined for some nests for which geographic coordinates were missing so that we considered an unknown habitat category (3% of all nests).

A sensitivity analysis showed that the attributed habitat type was similar when the spatial scale changed from 50 m to 30 m, or from 50 m to 100 m around the nest (concordance rate > 0.94). Comparing the habitat as attributed using the map and the habitat observed on the field in snow goose yielded a 0.73 concordance rate.

**Appendix S3.** Bootstrap model selection for interspecific analysis with unbalanced sample size of the lemming density effect on nest survival

In 1000 iterations, we subsampled nests to obtain a balanced sample size each year, for each species. We then calculated the relative frequency that each model was within 2 AICc units of the top model (i.e. competitive). The number of iterations was sufficient to stabilize relative frequencies. The null model and the model testing the effect of lemming density regardless of the species were never selected among the most parsimonious models. Models including both the effects of lemming density and bird species were considered competitive in most cases (87% and 53% of the iterations, respectively with and without interaction). The model including only the effect of bird species was rarely considered competitive (5%) so that the inclusion of the lemming density was a substantial model improvement, even with balanced nest sample size.

**Appendix S4.** Delta AICc ( $\Delta$  AICc), AICc weight ( $\omega$  AICc), number of estimated parameters ( $k$ ) and the log-likelihood (LL) of a set of candidate models testing the effects of lemming density (log-transformed) and arctic fox abundance on daily nest survival probability of (A) lapland longspur, (B) greater snow goose, (C) american golden-plover and (D) sandpipers on Bylot Island from 2007 to 2013. All models include the effect of the year, the site (Qarlikturvik Valley or goose colony) and the habitat (wetlands or not) as random effects.

Candidate models	$k$	$\Delta$ AICc	$\omega$ AICc	LL
A. Lapland longspur				
<b>Lemming density</b>	<b>5</b>	<b>0.00</b>	<b>0.42</b>	<b>-738.53</b>
<b>Null (intercept only)</b>	<b>4</b>	<b>0.23</b>	<b>0.37</b>	<b>-739.65</b>
<b>Arctic fox abundance</b>	<b>5</b>	<b>1.37</b>	<b>0.21</b>	<b>-739.21</b>
B. Greater snow goose				
<b>Lemming density</b>	<b>5</b>	<b>0.00</b>	<b>0.66</b>	<b>-1631.38</b>
Null (intercept only)	4	2.02	0.24	-1633.39
Arctic fox abundance	5	3.83	0.10	-1633.29
C. American golden-plover				
<b>Lemming density</b>	<b>5</b>	<b>0.00</b>	<b>0.53</b>	<b>-162.05</b>
<b>Null (intercept only)</b>	<b>4</b>	<b>1.47</b>	<b>0.26</b>	<b>-163.84</b>
<b>Arctic fox abundance</b>	<b>5</b>	<b>1.82</b>	<b>0.21</b>	<b>-162.96</b>
D. Sandpipers				
<b>Arctic fox abundance</b>	<b>5</b>	<b>0.00</b>	<b>0.51</b>	<b>-157.89</b>
<b>Null (intercept only)</b>	<b>4</b>	<b>0.94</b>	<b>0.32</b>	<b>-159.42</b>
Lemming density	5	2.18	0.17	-158.98

**Appendix S5.** Estimation of spatial synchrony for arctic fox breeding productivity and abundance indices

Proxies of arctic fox abundance and breeding productivity were estimated at two spatial scales to examine the spatial synchrony: the entire southwest plain of Bylot Island (520 km<sup>2</sup>) and a 202 km<sup>2</sup> area that extends up to 7 km around all the bird nests monitored in the Qarlikturvik Valley (Fig. 1). This arbitrary buffer distance is based on preliminary analyses indicating that fox movements in summer are generally within 7 km from their dens (McKinnon 2012). Indices of arctic fox abundance and breeding productivity (proportion of monitored dens from which a litter emerged during the breeding season) estimated on the whole southwest plain were positively correlated with their counterparts estimated at the scale of Qarlikturvik Valley (Pearson's  $r = 0.80$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$  years and  $r = 0.66$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 19$  years, respectively).



## CONCLUSION GÉNÉRALE

### CONTRIBUTIONS ET LIMITES DE L'ÉTUDE

Dans l'Arctique canadien, le succès reproducteur des oiseaux nichant au sol varie généralement de façon importante d'une année à l'autre. Pour en découvrir les mécanismes, nous avons testé l'hypothèse des proies alternatives qui suggère que les fluctuations du succès reproducteur seraient liées aux cycles d'abondance en lemmings qui auraient un impact sur le comportement et l'abondance des prédateurs partagés avec les oiseaux, comme le renard arctique (Roselaar 1979, Summers 1986, Bêty et al. 2002, Blomqvist et al. 2002). Nous avons étudié la nidification de quatre taxons d'oiseaux nichant au sol dans le Haut-Arctique, sur l'île Bylot au Nunavut, pendant une période de 19 ans pour la grande oie des neiges et le plectrophane lapon, et de 9 ans pour le pluvier bronzé et deux espèces de bécasseaux. Nous nous sommes alors intéressés à l'effet des cycles d'abondance de lemmings sur la variation interannuelle de leur succès de nidification. Ces oiseaux se différenciaient par leurs stratégies de reproduction, soit par la densité de leurs nids, soit par leurs comportements antiprédateurs. Nous avons donc également voulu vérifier si la relation « lemming-oiseaux » variait entre des taxons adoptant différentes stratégies de reproduction.

En premier lieu, nous voulions identifier les principaux prédateurs des nids des espèces d'oiseaux à l'étude à l'aide de caméras à déclenchement automatique. Le renard arctique s'est révélé être le prédateur dominant des nids de plectrophane lapon et de pluvier bronzé tel que rapporté aussi pour les nids d'oies et de bécasseaux à l'île Bylot (Bêty et al. 2002, McKinnon et Bêty 2009). Le renard arctique étant le principal prédateur de ses proies principales et alternatives, cela indique que c'est surtout par les changements de son abondance et de son comportement que peut s'expliquer l'effet indirect de l'abondance de

lemmings sur le succès de nidification des espèces à l'étude. Cette contribution était fondamentale afin de bien interpréter les résultats subséquents concernant le lien entre lemmings et succès de nidification. Certains prédateurs ne purent pas être identifiés à défaut d'avoir été photographiés par les caméras à déclenchement automatique. Il est donc possible que l'importance d'autres prédateurs ait été légèrement sous-estimée. Des labbes et goélands ont par exemple été identifiés comme prédateurs de nids de limicoles à d'autres sites dans l'Arctique (Cartar et Montgomerie 1985, Liebezeit et Zack 2008). La proportion de prédateurs non identifiés était toutefois faible (7 % chez le pluvier et 6 % chez le plectrophane). Nous pouvions donc quand même conclure que le renard arctique était le principal prédateur. De plus, les caméras utilisées ont pu détecter avec succès tous les prédateurs potentiels présents à l'île Bylot, incluant le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*) et le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*; McKinnon et Bêty 2009).

Nous avons également démontré que la densité de lemmings avait un effet positif sur la variation interannuelle du succès de nidification de toutes les espèces étudiées. Ce résultat corrobore de façon empirique d'autres études qui montraient une corrélation entre le succès reproducteur des oiseaux et les cycles de lemmings (Angelstam et al. 1984, Underhill et al. 1993, Bêty et al. 2001, 2002, McKinnon et al. 2014). La relation avait déjà été révélée dans notre site d'étude pour l'oie des neiges et les bécasseaux (Bêty et al. 2001, McKinnon et al. 2014), mais notre étude confirme ces relations sur une plus grande période de temps (19 vs 7 ans chez l'oie des neiges ; 9 vs 4 ans chez les bécasseaux). Étant donné la nature de la recherche dans l'Arctique et la difficulté d'y maintenir des programmes de suivis écologiques à long terme, des approximations doivent souvent être utilisées afin de représenter soit le succès reproducteur des oiseaux, soit l'abondance de lemmings. Lorsque des mesures directes du succès de nidification et de l'abondance de lemmings sont disponibles, la couverture temporelle est généralement beaucoup plus courte (2 à 3 ans; Underhill et al. 1993, Wilson et Bromley 2001). Cette étude est donc une contribution importante puisqu'elle bénéficie d'une longue série temporelle combinant des suivis de nidification de plusieurs espèces d'oiseaux et un suivi démographique détaillé des

populations de lemmings. De plus, en incluant l'année comme facteur aléatoire dans nos analyses, nous avons tenu compte de la pseudoréplication qui n'avait pu être prise en compte dans les méthodes statistiques précédentes. Cela a permis de limiter la sous-estimation de l'erreur-type et ainsi de ne pas gonfler artificiellement la puissance statistique de nos analyses. C'est également la première fois qu'un lien positif entre densité de lemmings et succès de nidification est montré chez le pluvier bronzé ainsi que pour un oiseau passériforme nichant dans l'Arctique tel que le plectrophane lapon.

Notre étude souligne également que la force de la relation positive entre la densité de lemmings et le succès de nidification varie de façon significative entre les taxons étudiés. Ce résultat indique que certaines espèces sont plus fortement affectées que d'autres aux variations interannuelles de la pression de prédation induites par les cycles d'abondance de lemmings. Dans cette étude, nous avons proposé l'hypothèse que ces différences interspécifiques sont le reflet des différentes stratégies de reproduction adoptées par les espèces. En influençant la vulnérabilité d'une espèce aux fluctuations de pression de prédation des nids, la densité de nids et les comportements antiprédateurs observés chez chaque espèce pourraient moduler l'effet apparent des lemmings sur le succès reproducteur. Smith (2009) avait déjà montré que l'effet de l'abondance de prédateurs (estimée à partir de taux d'observation) sur la survie des nids variait entre des espèces monoparentales et biparentales, mais il s'agit de la première fois qu'une différence interspécifique est montrée en ce qui concerne l'effet indirect de la densité de lemmings.

Les différentes espèces d'oiseaux à l'étude ne différaient toutefois pas seulement en fonction de leur stratégie de reproduction. Des distinctions d'ordre spatiales pourraient aussi potentiellement expliquer les différences observées entre les espèces en ce qui concerne l'effet de la densité de lemmings sur le succès de nidification. Nous avons tenté de mitiger cette possibilité en incluant dans les modèles mixtes des termes aléatoires pour (1) le type d'habitat et (2) le site. Premièrement, l'utilisation d'habitats comportant un risque de prédation plus faible pourrait se traduire par une atténuation de l'effet indirect de la densité de lemmings sur le succès de nidification. Ainsi, des différences interspécifiques

quant à l'utilisation d'habitats pourraient aussi se traduire par des différences interspécifiques de l'effet de la densité de lemmings sur le succès de nidification. Par exemple, chez l'oie des neiges, la complexité structurelle des milieux humides diminue le risque de prédation des nids d'oies des neiges (Lecomte et al. 2008). L'inclusion d'un terme indiquant si chaque nid est localisé dans un habitat dominé par les milieux humides à l'échelle de 50 m (prairie humide graminéoïde, bord de ruisseau, polygones humides) permettait de tenir compte de l'utilisation de l'habitat pour chaque espèce. Cette méthode était toutefois limitée puisque l'échantillonnage était fortement déséquilibré en termes de type d'habitat utilisé chez le pluvier bronzé. En effet, seulement 10 % des nids de pluvier se trouvaient en milieux humides. Il est donc difficile d'affirmer que la différence observée entre cette espèce et les autres n'est pas attribuable à son utilisation moins importante des milieux humides. En incluant seulement les nids de toutes les espèces qui n'étaient pas situés en milieux humides, l'analyse fournissait toutefois des résultats semblables. Les différences significatives observées étaient les mêmes et tous les patrons discutés demeuraient les mêmes (p. ex. effet des lemmings sur l'oie < plectrophane < bécasseaux < pluvier). Nous sommes donc d'avis que l'habitat de nidification n'est pas un facteur confondant déterminant pour expliquer les différences interspécifiques observées.

Deuxièmement, le site d'étude où se trouve le nid pourrait aussi être une variable confondante. Par exemple, les nids du site d'étude situé près de la colonie d'oies pourraient être plus exposés à la prédation par le renard arctique qui a une plus forte probabilité de se reproduire près de la colonie après un déclin dans l'abondance de lemmings (Giroux et al. 2012). En effet, le taux d'activité du renard arctique, de même que le risque de prédation (mesuré à l'aide de nids artificiels), augmente avec la densité de nids d'oies (McKinnon et al. 2013). Chez le pluvier bronzé, une proportion plus importante de nids (61 %) est située près de la colonie comparativement aux bécasseaux et au plectrophane lapon (4 et 13 % respectivement). En retirant les nids de pluvier bronzé situés près de la colonie d'oie, cette espèce ainsi que les bécasseaux étaient les plus affectées par les variations de densité en lemmings et les différences entre les pluviers, les oies et les plectrophanes n'étaient plus significatives. Une perte de puissance statistique associée à une forte réduction de la taille

d'échantillon explique probablement ce constat. Toutefois, nous ne pouvons écarter complètement la possibilité que l'effet plus important de la densité de lemmings sur le succès de nidification observé chez les pluviers, comparativement aux oies et aux plectrophanes, soit expliqué dans une moindre mesure par un risque de prédation plus élevé pour les nids situés près de la colonie d'oie.

Sur l'île Bylot, les oies nichant en association avec des harfangs des neiges (*Bubo scandiacus*) améliorent leur succès reproducteur (Bêty et al. 2001). Cette association de protection peut donc accroître la relation entre succès de nidification et cycles de lemmings puisque les harfangs nichent seulement les années de forte densité de lemmings dans notre aire d'étude (Therrien et al. 2014). L'impact sur la population pourrait toutefois être limité et Bêty et al. (2001) ont montré que l'hypothèse des proies alternatives était le principal mécanisme.

Les suivis de nidification des différentes espèces d'oiseaux ne couvraient malheureusement pas le même nombre d'années. Le suivi de nidification des plectrophanes et des oies a en effet débuté dix ans avant le suivi de nidification des limicoles. Toutefois, la différence détectée entre le pluvier bronzé et le plectrophane, et entre le pluvier et l'oie des neiges, ne devrait pas être causée par une différence de qualité des données recueillies avant et après le début du suivi des limicoles. Restreindre l'analyse à la période de temps où la nidification de toutes les espèces est suivie ne change pas les conclusions. Même si la valeur absolue des coefficients change pour chaque espèce, les différences et les patrons observés restent les mêmes. Inclure les dix années précédentes de suivi de nidification a toutefois l'avantage de réduire l'incertitude liée à l'estimation des paramètres.

Notre étude a également fourni des indices d'un effet négatif reporté dans le temps de la densité en lemmings sur le succès de nidification du plectrophane lapon et de la grande oie des neiges. Cet effet est l'une des prédictions de l'hypothèse des proies alternatives, mais c'est la première fois que cette prédiction est démontrée sur des nids réels. En effet, une expérience de nids artificiels avait déjà montré que des corvidés répondaient localement à une forte abondance en lemmings avec un décalage d'un an ce qui causait un

risque de prédation plus élevé l'année suivante (Ims et al. 2013). Toutefois, la seule autre étude ayant testé cette prédiction auparavant sur des nids réels a montré que le succès de nidification de la bernache du Canada n'était pas influencé par l'abondance en lemmings de l'année précédente telle qu'estimée à l'aide d'un indice de présence (échantillonnage des cicatrices sur les plants de saules; Reiter 2006, Reiter et Andersen 2011). La distribution spatiale des prédateurs semblait alors plus importante pour le succès de nidification. Sur l'île Bylot, cet effet négatif reporté reflète probablement l'effet du délai de la réponse numérique reproductive du renard arctique. En effet, comme prédit par l'hypothèse des proies alternatives, la densité de lemmings était corrélée positivement avec la productivité du renard arctique à l'échelle de l'aire d'étude de l'île Bylot. Une augmentation de la productivité des renards les années de forte densité de lemmings pourrait alors entraîner une augmentation de leur abondance l'année suivante à cause d'un meilleur recrutement. Cette dernière prédiction reste encore à tester, mais nos résultats s'accordent avec ceux d'une précédente étude indiquant un décalage d'un an entre l'abondance de renards et de lemmings (Angerbjörn et al. 1999) étant donné l'influence de l'abondance en lemmings sur la reproduction du renard arctique (Macpherson 1969, Tannerfeldt et Angerbjörn 1998, Angerbjörn et al. 1999, Wilson and Bromley 2001).

Malgré cet appui pour un effet négatif avec délai de la densité de lemmings sur le taux de survie des nids, la sélection de modèles suggérait que la variation interannuelle du succès de nidification du plectrophane et de l'oie était mieux expliquée par un effet sans délai de la densité de lemmings. La force de l'effet avec délai était moindre que celle de l'effet sans délai chez le plectrophane lapon. Chez l'oie des neiges, cet effet négatif avec délai s'estompait à des densités de lemmings plus élevées. De plus, nos résultats suggèrent que le succès de nidification de l'oie des neiges, mais aussi du pluvier bronzé et du plectrophane lapon, était mieux expliqué par la densité de lemmings que par l'abondance de renard arctique depuis qu'un indice de cette dernière variable peut être estimé. Étant donné qu'un effet positif de la densité de lemmings devrait refléter le fait que le renard arctique se tourne vers des proies alternatives lorsqu'elle diminue, nos résultats suggèrent que la réponse fonctionnelle du renard est le principal mécanisme pour expliquer l'interaction

indirecte entre cycles de population de lemmings et succès de nidification des oiseaux à l'île Bylot. La réponse numérique avec délai du renard semble aussi être un mécanisme impliqué dans cette interaction, mais dans une moindre mesure.

Finalement, notre étude a permis d'appuyer empiriquement la présence d'une interaction trophique indirecte entre proies principale et alternatives tel que prédit par l'hypothèse des proies alternatives, et ce, dans un contexte où les démonstrations empiriques détaillées de cette hypothèse sont limitées, surtout dans l'Arctique canadien. Grâce aux nombreux suivis écologiques à long terme réalisés à la station de recherche de l'île Bylot, cette étude a pu bénéficier de données de grande qualité afin de répondre à ces questions de recherche : densités de lemmings et succès de nidification sur de longues périodes de temps et indices de productivité et d'abondance de renards sur une grande échelle spatiale. Finalement, notre étude a mis en lumière deux points importants justifiant de plus amples recherches : (1) la force de ce lien indirect « lemmings-oiseaux » différerait entre des espèces adoptant des stratégies de reproduction différentes et (2) la réponse fonctionnelle du prédateur semble le mécanisme prédominant pour expliquer l'effet des cycles de lemmings sur le succès reproducteur des oiseaux nichant à l'île Bylot. Une meilleure connaissance des interactions trophiques indirectes entre les lemmings et les oiseaux migrateurs est fondamentale pour approfondir notre compréhension des écosystèmes arctiques, mais également des interactions indirectes entre différentes populations au sein d'une communauté animale.

#### **PERSPECTIVES FUTURES**

Malgré l'appui empirique que fournit notre étude à l'hypothèse d'une interaction indirecte entre cycles de population de petits mammifères et succès de reproduction chez les oiseaux nichant dans l'Arctique (hypothèse des proies alternatives), beaucoup de questions subsistent. La poursuite des suivis écologiques à long terme, tels que ceux qui sont réalisés à la station de recherche de l'île Bylot, s'avère essentielle afin d'explorer plus

amplement ces questions et pour approfondir nos connaissances sur les écosystèmes terrestres nordiques.

En dépit d'un effet de la densité de lemmings sur le succès de nidification des espèces d'oiseaux à l'étude, celui-ci semble aussi influencé par d'autres facteurs environnementaux. Par exemple, la densité de nids est connue pour avoir un effet important sur le succès de nidification chez l'oie des neiges (Bêty et al. 2001). Chez les échassiers, la densité de nids est souvent liée négativement au taux de prédation (Macdonald et Bolton 2008). Un effet de la densité de nids pourrait alors se manifester par le biais de prédation densité-dépendante (Tinbergen et al. 1967, Lack 1968) ou grâce à un effet de protection (Larsen et al. 1996). À l'île Bylot, des informations sur la variation interannuelle de la densité des nids des oiseaux insectivores, tels que le plectrophane lapon et les limicoles, permettraient de vérifier si la densité des nids peut expliquer la variation interannuelle du succès reproducteur qui n'est pas expliquée par les cycles de population de lemmings.

La question des comportements antiprédateurs devrait également être plus approfondie. Dans cette étude, nous avons soulevé l'hypothèse que les différences interspécifiques observées quant à l'effet des cycles de lemmings sur le succès de nidification seraient influencées par des différences au niveau de la taille corporelle et du comportement des adultes en influençant la détectabilité de leurs nids par les prédateurs. Les sites de nidification ne sont probablement pas limités dans la toundra arctique. Ainsi, le comportement des adultes au nid pourrait avoir un effet prépondérant sur le succès de nidification comparativement aux caractéristiques du site de nidification (Cresswell 1997, Ghalambor et Martin 2002). Par exemple, Byrkjedal (1987) a déjà montré que le fait qu'un adulte quitte son nid furtivement avait un effet positif sur la survie de son nid. Plus récemment, Smith (2009) a également montré que la prédation des nids de limicoles était liée positivement à la proportion de temps où aucun adulte n'était présent au nid, expliquant ainsi des différences interspécifiques et interindividuelles. Smith et Wilson (2010) ont cependant également montré qu'une augmentation du taux de survie des nids accompagnait une augmentation de l'intensité des comportements de défense du nid au cours de la saison



de reproduction chez des espèces biparentales de limicoles. Des observations focales des comportements antiprédateurs devraient être réalisées dans de futurs travaux de recherche afin de vérifier s'ils ont effectivement un effet sur le succès de nidification et s'ils peuvent aussi entraîner des différences entre les individus d'une même espèce. Il est également possible que les individus puissent moduler leurs comportements antiprédateurs en fonction de la pression de prédation. Par exemple, des changements cycliques du comportement antiprédateurs ont été observés chez le lagopède des saules (*Lagopus lagopus*) et ceux-ci semblaient correspondre aux cycles de rongeurs (Larsen et al. 1996). Coupler des observations comportementales avec le marquage des adultes permettrait d'explorer la plasticité comportementale intra-individuelle chez différentes espèces d'insectivores.

Dans un deuxième temps, les résultats de cette étude soulignent l'importance de la réponse fonctionnelle du renard arctique, comparativement à sa réponse numérique, en tant que mécanisme expliquant l'interaction indirecte entre lemmings et nids d'oiseaux. Toutefois, la poursuite du suivi démographique à grande échelle spatiale du renard arctique est absolument nécessaire afin de mieux comprendre le rôle relatif de chacun de ces mécanismes. Même si la productivité du renard était liée positivement à la densité de lemmings, nous ne disposons pas d'une série temporelle assez longue pour tester directement si l'abondance de renards suivait effectivement la densité de lemmings avec un délai d'un an. Cette réponse numérique de type reproductive du prédateur suivant le déclin de l'abondance de rongeurs est souvent évoquée pour expliquer l'hypothèse des proies alternatives, mais les preuves appuyant ce mécanisme sont plutôt limitées; un délai n'est pas toujours observé (Angerbjörn et al. 1995, Kaikusalo et Angerbjörn 1995, Wilson et Bromley 2001, Smith 2009, mais voir Elton 1942, Macpherson 1969, Angerbjörn et al. 1999, Smith et al. 2007b). De plus, il est également possible que l'abondance de renards puisse augmenter sans délai les années de forte abondance en lemmings par le biais d'une réponse numérique locale de type agrégative. Une plus longue série temporelle permettrait alors de mieux comprendre comment l'abondance de cet important prédateur varie vraiment en fonction de l'abondance de lemmings. C'est seulement ensuite que nous

pourrons tester empiriquement le rôle de la réponse numérique comme mécanisme de l'hypothèse des proies alternatives.

En ce qui concerne la réponse fonctionnelle du renard arctique, à l'île Bylot, le changement de régime alimentaire vers une plus forte proportion d'œufs et d'oisillons les années de faible abondance en lemmings n'a été démontré que pour la grande oie des neiges (Béty et al. 2002). Une prochaine étape serait de documenter la proportion de nids de chacune des autres espèces insectivores dans le régime alimentaire du renard et comment celle-ci varie en fonction des cycles d'abondance de lemmings. De telles études permettraient de révéler le rôle que représente chaque espèce en tant que proie pour le renard arctique. Faire la distinction plus fine entre proies alternatives et accidentelles pourrait alors permettre de comprendre les différences interspécifiques observées. Finalement, il est essentiel d'étudier la réponse fonctionnelle du renard afin de mieux comprendre son influence potentiellement déterminante sur la variation interannuelle de la pression de prédation exercée sur les nids d'oiseaux. Tant que les réponses fonctionnelle et numérique des principaux prédateurs ne seront mieux documentées, nous ne pourrons prétendre comprendre complètement les interactions indirectes entre les cycles de populations de lemmings et les oiseaux migrateurs nichant dans l'Arctique.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anctil, A., Franke, A. et Bêty, J.** (2014). Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator : experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* **174**, 1033–1043.
- Angelstam, P., Lindström, E. et Widen, P.** (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* **62**, 199–208.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjärvall, A., Ericson, M., From, J. et Norén, E.** (1995). Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici* **32**, 55–68.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M. et Erlinge, S.** (1999). Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology* **68**, 34–49.
- Baines, D.** (1996). The implications of grazing and predator management on the habitats and breeding success of black grouse *Tetrao tetrix*. *Journal of Applied Ecology* **33**, 54–62.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F. et Korpimäki, E.** (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos* **93**, 388–400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E. et Giroux, J.-F.** (2002). Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* **71**, 88–98.
- Blomqvist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A. et Pettersson, J.** (2002). Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* **133**, 146–158.
- Byrkjedal, I.** (1987). Antipredator behavior and breeding success in greater golden-plover and eurasian dotterel. *The Condor* **89**, 40–47.
- Cartar, R.V. et Montgomerie, R.D.** (1985). The influence of weather on incubation scheduling of the White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* **95**, 261–289.

- Chaneton, E.J. et Bonsall, M.B.** (2000). Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* **88**, 380–394.
- Cresswell, W.** (1997). Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour* **53**, 93–103.
- Dhondt, A.A.** (1987). Cycles of lemmings and Brent Geese *Branta b. bernicla*: a comment on the hypothesis of Roselaar and Summers. *Bird study* **34**, 151–154.
- Drury, W.H. Jr.** (1961a). Studies of the breeding biology of Horned Lark, Water Pipit, Lapland Longspur, and Snow Bunting on Bylot Island, Northwest territories, Canada. *Bird-banding* **32**, 1–46.
- Drury, W.H. Jr.** (1961b). The breeding biology of shorebirds on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *The Auk* **78**, 176–219.
- Elton, C.S.** (1942). *Voles, mice and lemmings: problems in population dynamics*. Clarendon Press, Oxford.
- Gaillard, J-M., Festa-Bianchet, M. et Yoccoz, N.G.** (1998). Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 58–63.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F. et Rochefort, L.** (2004). Trophic interactions in a high arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**, 119–129.
- Ghalambor, C.K. et Martin, T.E.** (2002). Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* **13**, 101–108.
- Giroux, M-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G. et Bêty, J.** (2012). Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* **81**, 533–542.
- Gochfeld, M.** (1984). Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds, p. 289–377. *Dans* J. Burger et B.L. Olla (éd.), *Behavior of marine animals*. Vol. 5. Shorebirds: breeding behavior and populations. Plenum Press, New York.
- Hoi, H. et Winkler, H.** (1994). Predation on nests: a case of apparent competition. *Oecologia* **98**, 436–440.

- Holling, C.S.** (1959). The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist* **91**, 293–320.
- Holling, C.S.** (1961). Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology* **6**, 163–182.
- Holt, R.D.** (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* **12**, 197–229.
- Holt, R.D. et Lawton, J.H.** (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **25**, 495–520.
- Holt, R.D. et Lawton, J.H.** (1993). Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *American naturalist* **142**, 623–645.
- Hussell, D.J.T. et Montgomerie, R.** (2002). Lapland longspur (*Calcarius lapponicus*) (éd. Poole A, Gill F). *The Birds of North American Online*.
- Iles, D.T., Rockwell, R.F., Matulonis, P., Robertson, G.J., Abraham, K.F., Davies, J.C. et Koons, D.N.** (2013). Predators, alternative prey and climate influence annual breeding success of a long-lived sea duck. *Journal of Animal Ecology* **82**, 683–693.
- Ims, R.A., Henden, J.-A., Thingnes, A.V. et Killengreen, S.T.** (2013). Indirect food web interactions mediated by predator – rodent dynamics: relative roles of lemmings and voles. *Biology Letters* **9**, 20130802.
- Iverson, S.A., Gilchrist, H.G., Smith, P.A., Gaston, A.J. et Forbes, M.R.** (2014). Longer ice-free seasons increase the risk of nest depredation by polar bears for colonial breeding birds in the Canadian Arctic. *Proceedings of the Royal Society B* **281**, 20133128.
- Johnson, O.W. et Connors, P.G.** (2010). American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), *The Birds of North America Online* (éd. A. Poole). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America Online*: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/201> doi:10.2173/bna.201
- Kaikusalo, A. et Angerbjörn, A.** (1995). The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964–93. *Annales Zoologici Fennici* **32**, 69–77.
- Krapu, G., Klett, A. et Jorde, D.** (1983). The effect of variable spring water conditions on Mallard reproduction. *The Auk* **100**, 689–698.

- Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I. et Charnov, E.L.** (1977). Optimal prey selection in the Great Tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* **25**, 30–38.
- Lack, D.** (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Larsen, T., Sordahl, T.A. et Byrkjedal, I.** (1996). Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**, 409–439.
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., et Giroux, J.-F.** (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology* **77**, 439–447.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Lecomte, N., Schmidt, N.M., Reid, D., Cadieux, M.-C., Berteaux, D., Bêty, J., Krebs, C.J., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Morrison, R.I.G., Leroux, S.J., Loreau, M. et Gravel, D.** (2014). Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change* **E2168**, 1–5.
- Liebezeit J.R. et Zack, S.** (2008). Point counts underestimate the importance of Arctic foxes as avian nest predators: Evidence from remote video cameras in Arctic Alaskan oil fields. *Arctic* **61**, 153–161.
- Macdonald, M.A. et Bolton, M.** (2008). Predation on wader nests in Europe. *Ibis* **150**, 54–73.
- Macpherson, A.H.** (1969). The dynamics of Canadian arctic fox population. *Canadian Wildlife Service Report Series* **8**, 1–49.
- Martin, T.E.** (1992). Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for measurement? p. 455–473. *In* J. M. Hagan III and D. W. Johnson (Eds.), *Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- McKinnon, L., Berteaux, D. et Bêty, J.** (2014). Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk* **131**, 619–628.
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G. et Bêty, J.** (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos* **122**, 1042–1048.

- McKinnon, L. et Bêty, J.** (2009). Effect of camera monitoring on survival rates of High-Arctic shorebird nests. *Journal of Field Ornithology* **80**, 280–288.
- McKinnon, L., Smith, P.A., Nol, E., Martin, J.L., Doyle, F.I., Abraham, K.F., Gilchrist, H.G., Morrison, R.I.G. et Bêty, J.** (2010). Lower predation risk for migratory birds at high latitudes. *Science* **327**, 326–327.
- Morrisette, M., Bêty, J., Gauthier, G. Reed, A. et Lefebvre, J.** (2010). Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos* **119**, 1181–1191.
- Moskoff, W. et Montgomerie, R.** (2002). Baird's Sandpiper (*Calidris bairdii*) No. 661 *Dans* A. Poole et F. Gill (éd.) *The Birds of North America*. Philadelphia, U.S.A.: The birds of North America Inc.
- Murdoch, W.W.** (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* **39**, 335–354.
- Nolan, V. Jr.** (1963). Reproductive success of birds in deciduous scrub habitat. *Ecology* **44**, 305–313.
- Reid, M. et Montgomerie, R.** (1985). Seasonal patterns of nest defence by Baird's sandpipers. *Canadian journal of zoology* **63**, 2207–2211.
- Reiter, M.E.** (2006). Historical trends in collared lemming (*Dicrostonyx richardsoni*) abundance and nest success of eastern prairie population (EPP) Canada geese (*Branta canadensis interior*) in northern Manitoba: evaluating the “bird-lemming” hypothesis. Mémoire de maîtrise. University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, USA. 80 p.
- Reiter, M.E., et Andersen, D. E.** (2011). Arctic foxes, lemmings, and Canada Goose nest survival at Cape Churchill, Manitoba. *Wilson Journal of Ornithology* **123**, 266–276.
- Ricklefs, R.E.** (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions in Zoology* **9**, 1–48.
- Robertson, H.G.** (1981). Annual summer and winter fluctuations of Palaearctic and resident waders (Charadrii) at Langebaan Lagoon, South Africa, 1975-1979. *Dans* J. Cooper (éd.) *Proceedings of symposium on birds of the sea and shore*, Cape Town 1979. African Seabird Group, Cape Town, South Africa, p. 335–345.

- Rogers, J.P.** (1964). Effect of drought on reproduction of the lesser scaup. *The Journal of Wildlife Management* **28**, 213–222.
- Roselaar, C.S.** (1979). Variation in numbers of curlew sandpiper (*Calidris ferruginea*) (in Dutch with English summary) *Watervogels* **4**, 202–210.
- Saether, B.-E., Sutherland, W.J. et Engen, S.** (2004). Climate influences on avian population dynamics. *Advances in Ecological Research* **35**, 185–209.
- Schmidt, K.A. et Whelan, C.J.** (1998). Predator-mediated interactions between and within guilds of nesting songbirds: experimental and observational evidence. *American Naturalist* **152**, 393–402.
- Smith, P.A.** (2009). Variation in shorebird nest survival: proximate pressures and ultimate constraints. Thèse de doctorat. Carleton University, Ottawa. 244 p.
- Smith, P.A., Elliott, K.H., Gaston, A.J. et Gilchrist, H.G.** (2010). Has early ice clearance increased predation on breeding birds by polar bears? *Polar Biology* **33**, 1149–1153.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G. et Smith, J.N.M.** (2007a). Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *The Condor* **109**, 15–31.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G., Smith, J.N.M. et Nol, E.** (2007b). Annual variation in the benefits of a nesting association between red phalaropes (*Phalaropus fulicarius*) and sabbins' gulls (*Xema sabini*). *The Auk* **124**, 276–290.
- Smith P.A. et Wilson, S.** (2010). Intra-seasonal patterns in shorebird nest survival are related to nest age and defence behaviour. *Oecologia* **163**, 613–624.
- Solomon, M.E.** (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* **18**, 1–35.
- Spaans, B., Blijleven, H.J., Popov, I.U., Rykhlikova, M.E. et Ebbinge, B.S.** (1998). Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* forego breeding when Arctic Foxes *Alopex lagopus* are present during nest initiation. *Ardea* **86**, 11–20.
- Steenhof, K. et Kochert, M.N.** (1988). Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment. *Journal of Animal Ecology* **57**, 37–48.
- Summers, R.W.** (1986). Breeding production of Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* in relation to lemming cycles. *Bird study* **33**, 105–108.



- Summers, R.W. et Underhill, L.G.** (1987). Factors related to breeding production of Brent Geese *Branta b. bernicla* and waders (Charadrii) on the Taimyr Peninsula. *Bird study* **34**, 161–171.
- Summers, R.W., Underhill, L.G., Clinning, C.F. et Nicoll, M.** (1989). Populations, migrations, biometrics and moult of the Turnstone *Arenaria i. interpres* on the east Atlantic coastline, with special reference to the Siberian population. *Ardea* **77**, 145–168.
- Summers, R.W., Underhill, L.S. et Syroechkovski, E.E. Jr.** (1998). The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Ecography* **21**, 573–580.
- Summers, R.W., Underhill, L.G., Waltner, M. et Whitelaw, D.A.** (1987). Population, biometrics and movements of the Sanderling *Calidris alba* in southern Africa. *Ostrich* **58**, 24–39.
- Tannerfeldt, M. et Angerbjörn, A.** (1998). Fluctuating resources and the evolution of litter size in the Arctic fox. *Oikos* **83**, 545–559.
- Therrien, J-F., Gauthier, G., Korpimäki, E. et Bêty, J.** (2014). Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. *Ecology* **95**, 56–67.
- Tinbergen, N., Impekoven, M. et Franck D.** (1967). An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour* **28**, 307–321.
- Turchin, P.** (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Underhill, L. G.** (1987). Changes in the age structure of Curlew Sandpiper populations at Langebaan Lagoon, South Africa, in relation to lemming cycles in Siberia. *Transactions of The Royal Society of South Africa* **46**, 209–214.
- Underhill, L. G., PrysJones, R. P., Syroechkovski, E. E., Groen, N. M., Karpov, V., Lappo, H. G., Vanroomen, M. W. J., Rybkin, A., Schekkerman, H., Spiekman, H. et Summers, R. W.** (1993). Breeding of waders (Charadrii) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, Northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis* **135**, 277–292.

- Underhill, L.G., Waltner, M. et Summers, R.W.** (1989). Three-year cycles in breeding productivity of Knots *Calidris canutus* wintering in southern Africa suggest Taimyr Peninsula provenance. *Bird Study* **36**, 83–87.
- Wilson, D.J. et Bromley, G.** (2001). Functional and numerical responses of predators to cyclic lemming abundance: effects on loss of goose nests. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 525–532.