

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

LE RENARD ROUX DANS L'ARCTIQUE CANADIEN : EXPANSION
GÉOGRAPHIQUE, CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET INTERACTIONS AVEC LE
RENARD ARCTIQUE

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR
DANIEL GALLANT

JANVIER 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens tout particulièrement à remercier mon directeur de recherche, Dominique Berteaux pour m'avoir soutenu, conseillé, et encouragé au cours de mon projet de recherche. C'est avec patience et lucidité qu'il a su me guider tout au long de mon parcours d'apprentissage et de découvertes. Grâce à ses efforts, j'ai eu le privilège de vivre une expérience de recherche hors pair dans l'Arctique. Je remercie Donald G. Reid pour son implication au niveau de la planification des expéditions dans le nord du Yukon, de même que pour les nombreux conseils prodigués au cours de la réalisation de ce projet de recherche. Mon projet de recherche a grandement bénéficié de son expérience de recherche dans l'Arctique. Je suis redevable à Brian G. Slough. Ce fut une expérience enrichissante que d'avoir collaboré avec une personne qui fut un pionnier au niveau des suivis fauniques dans le nord du Yukon. Je remercie Nicolas Lecomte pour ses encouragements, son aide, et la qualité de ses conseils critiques. Je remercie également Guillaume Szor et Arnaud Tarroux; le temps passé en leur compagnie fut très formateur, tant au niveau des méthodes employées pour étudier l'écologie des renards, qu'au niveau des aspects techniques qu'implique le travail scientifique en milieu isolé.

Que ce soit au niveau des travaux sur le terrain, ou au niveau de la recherche dans des documents d'archives, je suis redevable à beaucoup de personnes pour leurs efforts lors de la collecte de données, dont Brian G. Slough, Guillaume Szor, François Racine, Francis Taillefer, Marie-Hélène Truchon, Andrew Fehr, Helen Slama, Antoine Martineau-Rousseau, Alice Kenney, Elizabeth Hofer, Charles J. Krebs, et Scott Gilbert. Je remercie Richard Gordon, gardien en chef du parc territorial Qikiqtaruk (Île Herschel), et l'équipe de gardiens : Edward McLeod, Lee John Meyook, Jordan McLeod, Deon Arey, Sam McLeod, et Pierre Foisy. Leur assistance fut indispensable au niveau du support logistique et de la sécurité lors de notre expédition sur l'Île Herschel. Je remercie aussi le Parc national Ivvavik de nous avoir donné la permission de mener des activités de recherche sur son territoire, dans la plaine côtière du nord du Yukon.

Il fut possible de réaliser ce projet de recherche grâce au support financier de multiples programmes, ministères, et institutions, comme le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (Bourse d'études supérieures du Canada Alexander-Graham-Bell, BESC D), en plus de subventions à mon superviseur, Dominique Berteaux, accordées par le Programme canadien de l'Année polaire internationale (sous la direction d'Affaires indiennes et du Nord Canada), le Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, *Wildlife Conservation Society Canada*, le Programme du plateau continental polaire, Ressources naturelles Canada, le Programme de chaires de recherche du Canada, le *Aurora Research Institute*, la Fondation canadienne pour l'innovation, le Centre d'Études Nordiques, le Programme de formation scientifique dans le Nord (Affaires indiennes et du Nord Canada), et l'Université du Québec à Rimouski.

DÉDICACE

À mon épouse

Colombe

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	x	
LISTE DES TABLEAUX.....	xvi	
RÉSUMÉ	xviii	
ABSTRACT.....	xx	
INTRODUCTION	1	
0.1 Sujet et contexte d'étude.....	1	
0.1.1 Un nouveau prédateur dans la toundra de l'Arctique canadien.....	1	
0.1.2 Modèle d'étude : les renards.....	3	
0.1.3 L'importance des prédateurs dans les écosystèmes de l'Arctique.....	4	
0.1.4 La compétition interspécifique	6	
0.1.5 Les deux grandes forces transformatrices de l'Arctique canadien	8	
0.2 Problématique, objectifs et hypothèses.....	12	
0.2.1 Problématique : l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien.....	12	
0.2.2 Objectifs et hypothèses de recherche	13	
0.3 Méthodes et approches scientifiques	19	
0.3.1 Données de récoltes de fourrures	19	
0.3.2 Suivis de tanières dans le nord du Yukon.....	21	
0.3.3 Approches pour l'analyse des données.....	24	
0.4 Plan de la thèse	29	
CHAPITRE I		
LES SUBSIDES DE NOURRITURE PLUTÔT QUE LE RÉCHAUFFEMENT		
CLIMATIQUE POURRAIENT EXPLIQUER L'EXPANSION DU RENARD ROUX		
DANS L'ARCTIQUE CANADIEN AU COURS DU VINGTIÈME SIÈCLE		32
1.1 Résumé.....	32	
1.2 Food subsidies rather than climate warming may explain the twentieth century red fox expansion into the Canadian Arctic.....	34	
1.2.1 Abstract.....	34	
1.3 Introduction	35	

1.4	Methods.....	39
1.4.1	Fur harvest data	39
1.4.2	Climate data.....	42
1.4.3	Human presence data.....	42
1.4.4	Statistical analyses.....	43
1.5	Results.....	46
1.6	Discussion.....	55
1.6.1	Supporting a new probable cause for the red fox expansion in the Canadian Arctic.....	55
1.6.2	Scrutinising past support for the climate hypothesis.....	58
1.6.3	Conclusion.....	63
CHAPITRE II		
LE RENARD ARCTIQUE ET LE RENARD ROUX DANS L'ARCTIQUE DANS UN CONTEXTE DE RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE : ANALYSE DE SUIVIS DES TANIÈRES SUR QUATRE DÉCENNIES DANS LE NORD DU YUKON.....		
2.1	Résumé	65
2.2	Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon.....	67
2.2.1	Abstract	67
2.3	Introduction	67
2.4	Materials and methods.....	70
2.4.1	Study area.....	70
2.4.2	Den surveys	73
2.4.3	Statistical analyses.....	75
2.5	Results	76
2.6	Discussion.....	80
CHAPITRE III		
LA SÉLECTION DES TANIÈRES DE REPRODUCTION PAR LES RENARDS ROUX ET ARCTIQUE EN SITUATION SYMPATRIQUE SUR L'ÎLE HERSCHEL AU YUKON, CANADA.....		
3.1	Résumé	86
3.2	Natal den selection by sympatric arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada	88
3.2.1	Abstract	88

3.3	Introduction	89
3.4	Methods	91
3.4.1	Study area	91
3.4.2	Den surveys	93
3.4.3	Variables	94
3.4.4	Statistical analyses	98
3.5	Results	100
3.6	Discussion	105
	CONCLUSION	110
4.1	Rappel des objectifs de l'étude	110
4.2	Originalité et importance	114
4.2.1	Originalité et importance dues au contexte général de l'étude	114
4.2.2	Originalité et importance dues aux sujets précis abordés par l'étude	115
4.3	Discussion des principaux résultats	119
4.3.1	Les causes de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien	119
4.3.2	Le réchauffement climatique et l'occupation du nord du Yukon par les renards	122
4.3.3	La sélection des tanières de reproduction par les renards roux et arctique en situation sympatrique	124
4.4	Implications et perspectives	126
4.4.1	Les changements dans les écosystèmes de l'Arctique et l'expansion du renard roux	126
4.4.2	La compétition interspécifique entre les renards roux et arctique	131
4.4.3	Les études de cas et la problématique des changements climatiques	135
4.4.4	Limites de l'étude	137
4.4.5	Bilan	138
	APPENDIX A IMPUTATION AND INTERPOLATION OF CLIMATE DATA	139
	APPENDIX B NON-NATIVE PRESENCE AS FOCAL POINTS OF HUMAN ACTIVITY	140
	APPENDIX C RED FOX EXPANSION CHRONOLOGIES	141

APPENDIX D	
SCREENING OF FUR HARVEST TIME SERIES.....	143
APPENDIX E	
TREATMENT OF FUR PRICES AND TRAPPING EFFORT	144
APPENDIX F	
DETAILED GENERALISED LINEAR MODEL RESULTS	146
APPENDIX G	
LONG TERM CLIMATE AND ECOLOGICAL CHANGES.....	148
APPENDIX H	
PROCEDURE COMPARING PROPORTIONS IN OVERLAPPING SAMPLES (FROM BLAND AND BUTLAND, UNPUBLISHED)	150
APPENDIX I	
VALIDATION OF VARIABLES USED IN REGRESSION MODELS.....	152
BIBLIOGRAPHIE.....	161

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
0.1	L'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien (flèches et années). Les régions principalement visées par nos recherches sont : A) l'Île de Baffin, B) le Nunavut continental, et C) l'Île Herschel et la plaine côtière dans le nord du Yukon.....2
0.2	Relation entre les dépenses énergétiques de 14 espèces de prédateurs en fonction de leur taille corporelle, démontrant le seuil (14.5 kg) à partir duquel les prédateurs doivent passer à des proies plus grosses que leur propre taille corporelle pour subvenir à leurs besoins énergétiques (adapté de Carbone, Teacher et Rowcliffe, 2007). La relation est mise en contexte avec la taille corporelle des renards roux (en rose) (Cavallini, 1995; Davis, 1977) et arctiques (en bleu) (Audet, Robbins et Larivière, 2002)9
0.3	Cartographie illustrant le nord du Yukon. La zone ombragée, sous la ligne topographique désignant 150 mètres au-dessus du niveau de la mer, représente la plaine côtière du nord du Yukon et l'Île Herschel, et définit l'aire d'étude dans laquelle les suivis de tanières ont été effectués. (Adapté de Smits, Smith et Slough, 1988)22
0.4	Renardeaux sur une tanière de reproduction du renard roux sur l'Île Herschel24
1.1	Geographical origin of data from northern Canada used in this study. Circles indicate sites with fox-related data (first detections and fur harvest time series) and while triangles indicate climate data from weather stations. White shapes indicate sites used in the study of red fox expansion chronologies, black shapes indicate sites with time series analysed in generalised linear models and generalized additive models, and grey shapes indicate sites used in both approaches. Sites with fox data, labelled by numbers, are: Aklavik (1), Fort Good Hope (2), Fort Norman (3), Fort Resolution (4), Cambridge Bay (5), Padley (6), Baker Lake (7), Eskimo Point (8), Resolute Bay (9), Chesterfield Inlet (10), Repulse Bay (11), Arctic Bay (12), Grise Fiord (13), Coral Harbour (14), Igloolik (15), Pond Inlet (16), Cape Dorset (17), Wolstenholme (18), Clyde (19), Amadjuak (20), Lake Harbour (21), Frobisher Bay (22), and Pangnirtung (23). Letters represent two regions where red fox expanded its distribution range from the 1920s to the 1960s: a) Baffin Island, and b) continental Nunavut40

Figure	Page
1.2	<p>Temporal trends of the fur trade industry in the Northwest Territories (including present-day Nunavut) from 1900 to 1970. The black line shows the number of active company-owned trading posts (adapted from Usher, 1973). The full blue line and the dotted red line show arctic and red fox average fur prices (from Novak <i>et al.</i>, 1987) respectively, which were inflation-corrected based on the Canadian Consumer Price Index K8-18 series with 1971 as the reference year (Holmes 1983). Blue circles represent arctic fox fur harvests (four-year moving average) and red squares represent red fox fur harvests, both of them showing total figures for the Northwest Territories and present-day Nunavut, as compiled by Novak <i>et al.</i> (1987). Thick vertical hatched lines mark historical events affecting the fur trade industry in the Arctic: the stock market crash of 1929 (White, 1990), and the considerable Inuit migrations that started in the latter half of the 1950s and culminated in the 1960s (see text in Discussion). Arctic fox and red fox fur harvests mostly come from the tundra and taiga habitats, respectively.....41</p>
1.3	<p>Chronologies of the northward expansion of the red fox, with year of first reported detection in different human settlements plotted according to latitude, from Lake Harbour to Grise Fiord for Baffin Island and its region, and from Eskimo Point to Igloolik for continental Nunavut west of Hudson Bay. Mean July temperatures (symbols) and associated linear model polynomial regressions (lines) are shown for three climate stations for each region, for the Baffin Island region a): Nottingham Island (squares and dotted line, $y = 6.21 - 0.76\text{year} + 4.37\text{year}^2$, $F_{2,31} = 2.32$, $P = 0.12$, adjusted $R^2 = 0.07$), Pond Inlet (triangles and hatched line, $y = 5.19 + 2.39\text{year} - 0.25\text{year}^2 + 2.49\text{year}^3$, $F_{3,25} = 0.95$, $P = 0.43$, adjusted $R^2 = -0.01$), Resolution Island (circles and continuous line, $y = 3.48 - 2.28\text{year} + 1.92\text{year}^2$, $F_{2,26} = 0.86$, $P = 0.44$, adjusted $R^2 = -0.01$), and for the continental Nunavut region b): Coral Harbour (squares and dotted line, $y = 8.95 - 3.75\text{year} + 4.83\text{year}^2$, $F_{2,17} = 1.39$, $P = 0.28$, adjusted $R^2 = 0.04$), Chesterfield Inlet (triangles and hatched line, $y = 44.40 - 0.02\text{year}$, $F_{1,38} = 1.91$, $P = 0.18$, adjusted $R^2 = 0.05$), Churchill (circles and continuous line, $y = 12.44 - 1.31\text{year}$, $F_{1,27} = 0.28$, $P = 0.60$, adjusted $R^2 = -0.03$).....47</p>

Figure	Page
<p>1.4</p> <p>Chronologies of the northward expansion of the red fox, with year of first reported detection in different human settlements plotted according to latitude, from Lake Harbour to Grise Fiord for Baffin Island and its region, and from Eskimo Point to Igloodik for continental Nunavut west of Hudson Bay. Mean February temperatures (symbols) and associated linear model polynomial regressions (lines) are shown for three climate stations for each region, for the Baffin Island region a): Nottingham Island (squares and dotted line, $y = -184.44 + 0.08\text{year}$, $F_{1,32} = 1.71$, $P = 0.20$, adjusted $R^2 = 0.02$), Pond Inlet (triangles and hatched line, $y = -133.90 + 0.05\text{year}$, $F_{1,26} = 0.42$, $P = 0.52$, adjusted $R^2 = -0.02$), Resolution Island (circles and continuous line, $y = -184.14 + 0.09\text{year}$, $F_{1,27} = 1.13$, $P = 0.30$, adjusted $R^2 = 0.47\text{E-}02$), and for the continental Nunavut region b): Coral Harbour (squares and dotted line, $y = -141.70 + 0.06\text{year}$, $F_{1,17} = 0.16$, $P = 0.70$, adjusted $R^2 = -0.05$), Chesterfield Inlet (triangles and hatched line, $y = -29.49 - 0.13\text{E-}02\text{year}$, $F_{1,39} = 0.89\text{E-}03$, $P = 0.98$, adjusted $R^2 = -0.03$), Churchill (circles and continuous line, $y = -27.69 + 17.39\text{year} - 13.82\text{year}^2$, $F_{2,23} = 1.48$, $P = 0.25$, adjusted $R^2 = 0.04$).....</p>	48
<p>1.5</p> <p>Scatter plot a) of human settlements in the Canadian arctic tundra according to latitude and year of foundation by non-natives, with accompanying chronologies of the years of first red fox detections at various sites (latitude) in Baffin Island and its region (hatched line) and continental Nunavut west of Hudson Bay (continuous line). Scatter plot b) showing period of time (years) between foundation year of communities and year of first red fox detection according to latitude for 17 human settlements located in Baffin Island and its region (circles) and continental Nunavut (squares). Year of the foundation is labelled for each site. Outlying values for Resolute Bay (1947) and Grise Fiord (1956) were excluded from analyse because they correspond to the recent foundation of communities by translocation of people from northern Quebec, not from existing communities living in the area. Spearman's rank order correlation for the Baffin Island region ($r_s = 0.55$, $P = 0.16$, $n = 8$) and continental Nunavut ($r_s = 0.60$, $P = 0.16$, $n = 7$) both indicate positive but moderate correlation between latitude and period between foundation and first detection of red fox</p>	50

Figure	Page
1.6	Summary of parameter estimates and their standard-errors for predictor variables retained in the best-performing generalised linear models (beta-binomial regression) obtained for 14 trading post sites across northern Canada, which describe trends in the proportion of red fox in fox fur harvest time series. Model selection was based on AIC_c score comparisons for each trading post site analysed separately. Sites (columns) are listed left-to-right according to diminishing longitude and asterisks indicate sites located south of the tree line. The four candidate variables for building models were a) the cumulative number of human settlements founded within 100 km, b) mean July temperature, c) mean February temperature, and d) February snow accumulation. Missing bars in the four panels show where variables for the different sites were not retained in the best models. Contrary to the other sites, Aklavik and Cambridge Bay have declining proportions of red fox in fur harvests over time51
1.7	Fitted curves for univariate additive nonparametric regressions of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 trading posts in northern Canada, as a function of a) change in mean July temperature ($^{\circ}C$), b) change in mean February temperature, c) human settlement-years within a 100-km radius, and d) change in February snow accumulation (cm)54
2.1	The study area (shaded) located in the Yukon Coastal Plain, modified from Smits, Smith et Slough (1988). Circles represent dens used at least once by arctic foxes (<i>V. lagopus</i>), squares represent dens used at least once by red foxes (<i>V. vulpes</i>) and triangles represent dens used by both species over the surveyed years (1971–1972, 1984–1990, 2003, and 2008–2010). Small diamonds represent dens that were never occupied, while blackened shapes represent dens that have been used for reproduction at least once during the surveyed years. Years of red fox den usage are displayed71
2.2	Meteorological data from Komakuk Beach Environment Canada weather station in the Yukon Coastal Plain, showing mean monthly air temperatures (1970–2010) for a) spring (temperature = $0.08[\text{year}] - 174.67$, $F_{1,36} = 7.35$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.17$, $n = 38$), b) summer (temperature = $0.02[\text{year}] - 31.62$, $F_{1,36} = 1.53$, $P = 0.22$, $R^2 = 0.04$, $n = 38$), c) autumn (temperature = $0.05[\text{year}] - 113.81$, $F_{1,36} = 3.49$, $P = 0.07$, $R^2 = 0.09$, $n = 38$), d) winter (temperature = $0.09[\text{year}] - 195.86$, $F_{1,38} = 7.53$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.17$, $n = 40$), and e) percentages of days in February when average daily air temperature was $-30^{\circ}C$ or less (1970–2006), indicating a statistically significant decline (percentage = $1668.00 - 0.82[\text{year}]$, $F_{1,32} = 6.30$, $P = 0.02$, $R^2 = 0.17$, $n = 34$)72

Figure	Page
2.3	Status of fox dens visited during ten surveys in north Yukon from 1971 to 2010. Numbers above bars indicate sample sizes. Survey years 1988 (85 dens), 1989 (19 dens), and 1990 (13 dens) are not shown because little information was collected on fox activity: numbers of reproductive dens were 7, 1, and 6 for arctic fox and 2, 1, and 0 for red fox in 1988, 1989, and 1990, respectively78
2.4	Dynamics of den use by arctic fox and red fox in northern Yukon for 61 dens surveyed in ≥ 4 summers spread over a period of ≥ 18 years. Reproductive and nonreproductive dens are included in the analysis. Categories are mutually exclusive and include change from red fox to arctic fox use (RA), change from arctic fox to red fox use (AR), used by arctic fox once (A), used by red fox once (R), sporadically used by arctic fox (AA), sporadically used by red fox (RR), inactive (I), and used by unknown species (UU)79
2.5	Possible causal links between climate change, red fox density, and arctic fox density based on hypotheses from Hersteinsson and Macdonald (1992) and Bartoń and Zalewski (2007)80
3.1	Study area of Herschel Island in north Yukon, Canada, with positions of the 25 fox dens used to study natal den selection by arctic and red foxes. White symbols represent dens used once or more as natal dens by arctic foxes (circle, $n = 11$), red fox (triangle, $n = 1$) or both species (square, $n = 3$). Black circles ($n = 10$) represent dens never used as natal dens during the ten surveyed years92
3.2	Schematic representation of model performance in describing natal den selection on Herschel Island, where each circle represents a different model within three separately analysed contexts: 1) Red fox natal den selection, 2) Arctic fox natal den selection in the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were red fox natal dens on the island, and 3) Arctic fox natal den selection in the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. The size of circles is defined by the rescaled inverse logarithm of model likelihood ($1 / [1 - \log \{e^{-0.5 \Delta AICc}\}]$), with the largest circles in each subset representing the best-performing model. Details on variables retained in the two best-performing models for each analysed subset are found in Table 3.4.....102

Figure	Page
3.3	Percentage of burrows found to be open (unfrozen) in May of 2009 in relation to the number of burrows that are facing southward on each studied dens on Herschel Island. The linear regression is positive and statistically significant ($y = 10.53 + 0.66[\text{Number of southward burrows}]$, $F_{1,23} = 4.63$, $P = 0.04$, $R^2 = 0.13$, $n = 25$).....156
3.4	Variability in spring snow depth (cm) measured at 50 locations within each sampled quadrat (1 km ²) on Herschel Island as a function of respective Terrain Ruggedness Index (TRI) values (Nellemann and Thomsen, 1994) calculated for each quadrat. The linear regression is positive and statistically significant ($y = 12.59 + 16.68[\text{TRI}]$, $F_{1,13} = 8.17$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.34$, $n = 15$)156
3.5	Mean number of activity signs found per sampling unit in various habitats of Herschel Island for a) rodent winter nests found in 1.5 km linear transects, and b) rodent burrows, c) rodent scats, d) muskox scats, e) caribou scats, f) bird nests, g) ptarmigan scats, and h) goose scats found in 40 m by 2 m quadrats. Habitats considered are humid polygon (HUM-POL), smooth uplands (SMO-UPL), sloping gullied terrain (SLO-GUL), valley gullied terrain (VAL-GUL), sloping uplands (SLO-UPL), alluvial fans (ALL-FAN), valley failing terrain (VAL-FAI), and sloping gullied failing terrain (SLO-GUL-FAI).....157
3.6	Les chapitres de la thèse et les objectifs de recherche mis en contexte quant aux thèmes (causes et conséquences de l'expansion du renard roux dans l'Arctique), à l'origine des données (données historiques vs études de terrain), et à l'échelle spatiale des travaux de recherche (sous-continentale, régionale, locale)111

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1	Detailed results of generalised linear models (beta-binomial distribution) of the proportion of red fox in fox fur harvests as a function of the number of human settlement-years around sites (100 km radius), mean February temperature, mean July temperature, and total February snowfall. Only the best performing model (predictor variable combination with the lowest AIC _c score) is shown for each of the 14 fur trading post sites studied. Akaike weights shown represents proportion of score (maximum = 1) attributed to the best model relative to the other models compared for a given site (models not retained are not shown)146
1.2	Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in mean July temperature (°C).....52
1.3	Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in mean February temperature (°C)52
1.4	Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of the cumulative number of settlement-years within a 100-km radius53
1.5	Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in February snow accumulation (cm)53
2.1	Summary of fox dens observed in 2008–2010 in relation to historical observations (1971–1972, 1984–1990, 2003) in northern Yukon77
2.2	Representation of paired and unpaired data each divided into two datasets according to usage of dens by foxes150

Tableau	Page
3.1 Predictor variables considered in analyses of natal den selection by arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada. Each variable was assigned to one of five factors of potential biological relevance to reproducing foxes	94
3.2 Reproduction by red and arctic foxes at 25 dens on Herschel Island for ten years of survey data	101
3.3 Comparisons of two-part Hurdle models to analyse influences on fox natal den selection on Herschel Island in three contexts: 1) red fox natal den selection, 2) arctic fox natal den selection for the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were both arctic and red fox natal dens on the island, and 3) arctic fox natal den selection for the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. Model selection is based on Akaike's Information Criterion corrected for small sample bias (AIC_c). Data for all models come from ten years (1984-1990 and 2008-2010) of repeated survey of 25 fox dens on Herschel Island, Yukon, Canada. Detailed regression results for the two best-performing models for each context are shown in Table 3.4	101
3.4 Detailed regression results of two-part Hurdle models integrating den attributes and surrounding habitats to determine natal den selection by foxes on Herschel Island in three contexts: 1) red fox natal den selection, 2) arctic fox natal den selection for the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were both arctic and red fox natal dens on the island, and 3) arctic fox natal den selection for the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. The two best-performing models (see Table 3.3) are shown for each context	103
3.5 Rodent nest density estimates calculated for various habitat categories on Herschel Island based on line transect data and the distance sampling method....	158
3.6 Linear regression analyses for various animal signs found in quadrats on Herschel Island as a function of habitat categories set-up as dummy variables. Only regressions for signs showing statistically significant trends are shown	160

RÉSUMÉ

Au cours du vingtième siècle, le renard roux (*Vulpes vulpes*) a connu une expansion de son aire de répartition de plus d'un millier de kilomètres dans l'Arctique. Cette expansion spectaculaire fut associée au réchauffement du climat, mais le lien de cause à effet n'a pas été démontré. Les changements d'aire de répartition sont reconnus comme des réponses typiques de la faune et la flore face au réchauffement climatique qui caractérisa le dernier demi-siècle. Cependant, nous manquons d'études qui évaluent de façon critique le lien supposé entre le climat et les changements observés chez les espèces. La venue d'un nouveau prédateur peut avoir de multiples conséquences pour les écosystèmes de l'Arctique. Celles les plus immédiates concernent le renard arctique (*Vulpes lagopus*), un prédateur indigène à la toundra, avec lequel le renard roux entre en compétition pour les mêmes proies et les mêmes refuges (tanières). Notre recherche vise deux objectifs principaux, soit déterminer les causes et les conséquences de l'expansion nordique du renard roux. Nous avons combiné l'étude des données historiques de récolte des fourrures dans l'Arctique canadien à des études sur le terrain, dans le nord du Yukon, où le renard roux a une présence ancienne dans la toundra, et où il vit en sympatrie avec le renard arctique. Dans un premier chapitre, nous avons étudié l'expansion du renard roux dans le contexte des deux grandes forces transformatrices de l'Arctique canadien au cours du vingtième siècle : le réchauffement climatique et la création de points focaux d'activités humaines générées par l'expansion géographique, démographique et économique des occidentaux. Nous avons évalué trois hypothèses pour tenter d'expliquer l'expansion des renards roux. La première reposait sur le réchauffement des températures estivales et l'augmentation potentielle de la productivité écosystémique, la deuxième reposait sur le réchauffement des températures hivernales et la réduction du stress thermique subi par les renards, et la troisième reposait sur la présence humaine et la production de subsides de nourriture dans la toundra. Pour les deuxième et troisième chapitres, nous avons effectué des suivis de tanières dans le nord du Yukon et intégré les données des suivis historiques remontant aux années 1970s. Ceci nous a permis d'étudier les tendances de population des renards dans une région où le réchauffement climatique fut intense mais où les activités humaines furent négligeables. Nous avons testé l'hypothèse que le réchauffement climatique des quatre dernières décennies a accru la dominance du renard roux sur le renard arctique dans la plaine côtière du nord du Yukon. Nous avons étudié la dynamique de la sélection des tanières de reproduction par les renards sur l'Île Herschel pour déterminer les effets de la présence du renard roux sur le renard arctique. Nous avons testé l'hypothèse que le renard roux, qui est plus gros et qui a un plus grand fardeau énergétique, occupe les tanières situées dans les habitats plus riches en proies, aux dépens du renard arctique. Nos analyses des récoltes de fourrures démontrent qu'il n'existe pas de lien cohérent entre les tendances climatiques et l'expansion du renard roux. En revanche, elles démontrent des liens cohérents entre l'implantation des occidentaux dans l'Arctique et l'expansion de ce prédateur. L'hypothèse basée sur la présence humaine fut donc appuyée. L'abondance relative des renards roux et arctique dans le nord du Yukon n'a pas changé au

cours des quatre dernières décennies. La région demeure principalement occupée par le renard arctique. Il y eut autant de tanières autrefois occupées par le renard arctique qui le sont aujourd'hui par le renard roux, que celles qui connaissent la situation inverse. Notre hypothèse basée sur le climat fut donc encore rejetée. Sur l'Île Herschel, le renard roux sélectionnait les tanières situées dans les habitats riches en proies potentielles au printemps, alors que le renard arctique sélectionnait les tanières en fonction de leurs caractéristiques physiques, donc de leur capacité à servir de refuge. Lorsque le renard roux se reproduisait sur l'île, les renards arctiques sélectionnaient les tanières les plus accessibles au printemps, tôt dans la saison de reproduction. Notre hypothèse de recherche concernant la compétition par interférence subie par le renard arctique fut donc appuyée. Quant à la situation du renard roux dans la toundra, et donc quant à l'avenir du renard arctique dans diverses parties de l'Arctique à long terme, nos recherches démontrent que l'étude, la surveillance, et la gestion de l'influence des activités humaines dans la toundra méritent plus d'attention.

MOTS-CLÉS : renard, compétition, Arctique, climat, fourrures.

ABSTRACT

The red fox (*Vulpes vulpes*) expanded over thousands of kilometers of arctic tundra during the 20th century. This spectacular expansion has been associated with the warming climate but a causal link was never demonstrated. Changes in distribution ranges are seen as typical responses of animal and plant species to the warming climate which characterised the last half-century, but we lack critical studies on the assumed link between climate and observed changes in species. The arrival of a new predator can have various consequences for arctic ecosystems. The most immediate ones concern the arctic fox (*Vulpes lagopus*), a predator indigenous to the tundra, which competes with red fox for the same preys and shelters (dens). Our research had two main objectives: to determine 1) the causes, and 2) the consequences of the red fox expansion. We combined the study of historical fur harvest data from the Canadian Arctic, with field studies in northern Yukon, where red fox presence in the tundra is historic and where they are sympatric with the arctic fox. We studied the red fox expansion in the context of the two great transformative changes which occurred in the Canadian Arctic during the 20th century: climate warming and the creation of focal points of human activity linked to the geographic, demographic and economic expansion of non-natives. In the first chapter, we tested three hypotheses regarding the red fox expansion. The first one was based on warming summer temperatures and increasing ecosystem productivity, the second one was based on warming winter temperatures and reduction of thermal stress for foxes, and the third one was based on human presence and creation of food subsidies in the tundra. For the second and third chapters, we conducted den surveys in northern Yukon and integrated available historical data from historical surveys which go back to the 1970s. This permitted us to study fox population trends in a region where climate warming was intense but where human activity was negligible. We tested the hypothesis that climate warming during the last four decades increased dominance of the red fox relative to the arctic fox in the coastal plain of northern Yukon. We studied natal den selection dynamics of foxes on Herschel Island to determine the impact of red fox presence on arctic foxes. We tested the hypothesis that the red fox, which is larger and has a higher energy burden, occupies dens located in prey-rich habitats at the expense of the arctic fox. Our analyses of fur harvests did not reveal any coherent link between climate trends and the expansion of the red fox. In contrast, analyses show coherent links between non-native implantation in the Arctic and the expansion of this predator. The hypothesis based on human presence was supported. Relative abundance of red and arctic foxes in northern Yukon did not change during the last four decades. The region is still mainly occupied by arctic fox. There were as many dens formerly occupied by the arctic fox which are now occupied by red fox, than dens with the inverse situation. Our climate-based hypothesis was rejected. On Herschel Island, red foxes selected dens located in springtime prey-rich habitats, while arctic foxes selected dens based on their physical characteristics, thus their ability to provide shelter. When red foxes reproduced on the island, arctic foxes selected dens with good springtime access, early in the reproductive season. Our hypothesis about the competitive exclusion of the arctic fox was supported. Concerning the

situation of the red fox in tundra habitats and hence the long term future of the arctic fox in various parts of the Arctic, our research shows that more scrutiny is needed regarding study, monitoring, and management of the impact of human activities in the tundra.

KEYWORDS: fox, competition, Arctic, climate, furs.

INTRODUCTION

0.1 Sujet et contexte d'étude

0.1.1 Un nouveau prédateur dans la toundra de l'Arctique canadien

Au cours du vingtième siècle, le renard roux (*Vulpes vulpes*) connut une expansion remarquable de son aire de répartition dans l'Arctique canadien (Fig. 0.1). Alors qu'il fut posté à Arviat (anciennement appelé Eskimo Point), bordant la rive ouest de la Baie d'Hudson, le missionnaire anglican Donald Ben Marsh (1938) fut parmi les premiers à suggérer que cette montée nordique était plus qu'une simple excursion de quelques renards errants. Il observa que les prises de renards roux par les trappeurs dans la toundra furent régulières les années suivant les toutes premières captures dans la région, et rapporta que des portées de renardeaux de cette espèce furent découvertes annuellement de 1934 à 1936 près de Tavani, à une centaine de kilomètres d'Arviat. Du même coup, il nous communiquait aussi que les renards arctiques (*Vulpes lagopus*), prédateurs indigènes à la toundra, semblaient absents des régions où les renards roux occupaient des tanières, et qu'ils sont attaqués et le plus souvent tués par les renards roux lorsqu'ils sont pris dans les pièges tendus par les Inuit de la région (Marsh, 1938).

Le même phénomène d'expansion nordique se déroulait à partir de la toundra de la péninsule d'Ungava dans le nord du Québec, où le renard roux a une présence plus ancienne, car l'espèce y était observée au dix-neuvième siècle (Anonymous, 1913; Gordon, 1887) et des restes remontant à environ deux mille ans ont été trouvés (Monchot et Gendron, 2011). Les travaux de Butler (1951) démontrèrent que dans les années 1930, le cycle d'abondance des renards roux de la péninsule d'Ungava passait d'une périodicité de neuf ou dix ans typique de la forêt boréale (Krebs *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 1998), à une de quatre ans comme celle que connaissent habituellement les petits rongeurs (Gilg, Hanski et Sittler, 2003; Krebs *et al.*, 2002) et leurs prédateurs (Gilg, Hanski et Sittler, 2003; Ims et Fuglei, 2005) dans la toundra. Ce changement témoigne d'une véritable implantation du renard roux dans cette région de l'Arctique. Des années 1920 aux années 1960, le renard roux étendit sa présence dans l'est de l'archipel de l'Arctique canadien (Macpherson, 1964; Fig. 0.1).

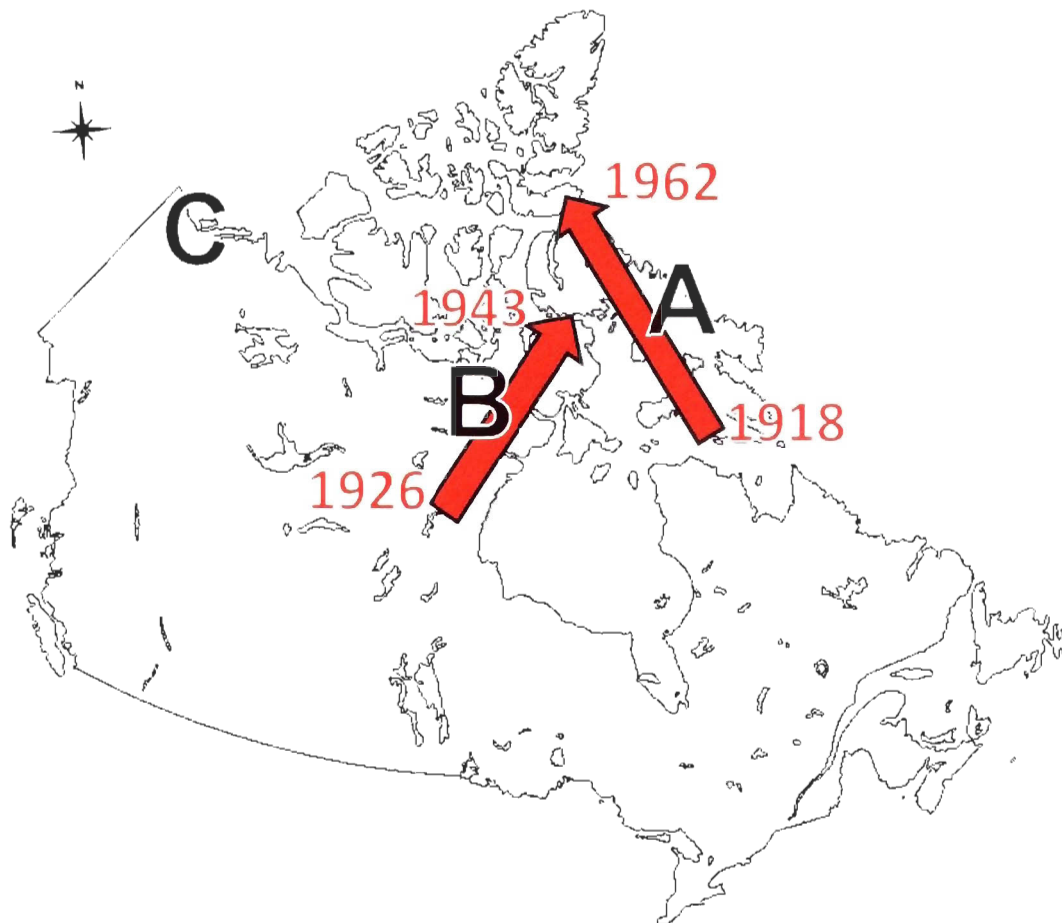


Figure 0.1 L'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien (flèches et années). Les régions principalement visées par nos recherches sont : A) l'Île de Baffin, B) le Nunavut continental, et C) l'Île Herschel et la plaine côtière dans le nord du Yukon.

De façon simultanée, d'Arviat jusqu'à Igloodik sur la côte ouest de la Baie d'Hudson, et de Lake Harbour dans le Sud de l'Île de Baffin jusqu'à Grise Fiord dans le Sud de l'Île d'Ellesmere, le renard roux connut donc un agrandissement de son aire de répartition de plus d'un millier de kilomètres, et cela en quelques décennies seulement (Macpherson, 1964; Marsh, 1938). Par ses commentaires et ses observations assidues, à l'aube d'un changement de répartition spectaculaire, Donald Ben Marsh (1938) posait déjà l'assise d'une problématique qui jusqu'à ce jour, reçut étonnamment peu d'attention de la part des

scientifiques : quelle est la cause de l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien, et quelles sont les conséquences potentiellement encourues par le renard arctique.

0.1.2 Modèle d'étude : les renards

Le renard roux et le renard arctique sont des mésoprédateurs de la famille des canidés, c'est-à-dire des consommateurs qui se situent à un niveau intermédiaire dans la chaîne alimentaire et qui se nourrissent principalement de rongeurs et d'autres proies de petite taille (Frafjord, 2000; Smits, Slough et Yasui, 1989). Ce sont aussi des prédateurs opportunistes. Ils peuvent tirer avantage de sources alternatives de nourriture, notamment dans les dépotoirs où ils peuvent se nourrir de détritiques (Contesse *et al.*, 2004; Eberhardt, Garrott et Hanson, 1983) et sur la glace où ils peuvent se nourrir de carcasses de phoques laissées par les ours polaires (Andriashek, Kiliaan et Taylor, 1985; Fay et Stephenson, 1989), les chasseurs inuits, ou de jeunes phoques qu'ils chassent eux-mêmes (Smith, 1976). Nonobstant cette adaptabilité, ils dépendent considérablement de proies spécifiques qui forment la base de la chaîne alimentaire, comme en témoignent d'ailleurs les fluctuations de leur abondance. Par exemple, les renards roux dans la forêt boréale connaissent un cycle d'abondance d'une périodicité de neuf à dix ans (Butler, 1951), tout comme le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) (Krebs *et al.*, 2001) qui constitue une source de nourriture importante pour les prédateurs des écosystèmes forestiers (Litvaitis, Sherburne et Bissonette, 1986; Theberge et Wedeles, 1989). Les renards roux et arctique dans plusieurs régions de l'Arctique connaissent un cycle d'abondance de trois ou quatre ans (Elmhagen *et al.*, 2011; Ims et Fuglei, 2005) à l'image de celui des lemmings (*Dicrostonyx* spp., *Lemmus* spp.) et des campagnols (*Microtus* spp.) (Brommer *et al.*, 2010; Gilg, Hanski et Sittler, 2003) qui forment la majeure partie de leur régime alimentaire (Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough et Yasui, 1989).

Le renard roux est le carnivore avec la plus grande aire de répartition connue sur le globe (Larivière et Pasitschniak-Arts, 1996), alors que le renard arctique a une répartition circumpolaire dans l'Arctique (Audet, Robbins et Larivière, 2002). La masse corporelle du renard roux peut varier entre 3 et 14 kg (Cavallini, 1995; Davis, 1977), tandis que celle du renard arctique se situe habituellement entre 2.5 et 4.9 kg (Audet, Robbins et Larivière,

2002). L'accouplement chez ces espèces a typiquement lieu vers la fin de l'hiver ou le début du printemps (Cavallini et Santini, 1995; Smith *et al.*, 1985) et les jeunes naissent à la fin du printemps (Macpherson, 1969; Uraguchi et Takahashi, 1998). La taille des portées peut varier de 1 à 12 pour le renard roux (Larivière et Pasitschniak-Arts, 1996), et de 3 à 25 pour le renard arctique (Audet, Robbins et Larivière, 2002). Les femelles des deux espèces atteignent la maturité sexuelle vers la fin de leur première année (Allen, 1984; Macpherson, 1969). Pour se protéger des éléments physiques (froids nocturnes, événements météo extrêmes, etc.) et des prédateurs, les renards adultes et leurs portées dépendent de tanières constituées de terriers et de galeries souterraines (Macpherson, 1969; Uraguchi et Takahashi, 1998). Les territoires des adultes peuvent s'étendre sur plusieurs kilomètres carrés (Angerbjörn, Ströman et Becker, 1997; Frafjord, 2004; Jones et Theberge, 1982) et tendent à être centrés sur une ou plusieurs tanières qu'ils utilisent (Angerbjörn, Ströman et Becker, 1997; Frafjord, 2004; Landa *et al.*, 1998).

0.1.3 L'importance des prédateurs dans les écosystèmes de l'Arctique

Hairston, Smith et Slobodkin (1960) proposa qu'en général, la dynamique et la composition des communautés végétales sont influencées par l'effet des prédateurs sur les herbivores. Il est connu que les prédateurs peuvent exercer une influence considérable sur la structure des communautés et donc des écosystèmes (Estes et Palmisano, 1974; Paine, 1966; Ripple et Beschta, 2004), ainsi que sur la dynamique des populations qui les constituent (Post *et al.*, 1999; Spiller et Schoener, 1990). Cependant, pour les écosystèmes de l'Arctique, certains considèrent que les prédateurs de ces écosystèmes relativement peu productifs n'ont pas d'effet de contrôle sur les herbivores et que ce sont les relations plantes-herbivores qui dominent le système trophique (Oksanen et Oksanen, 2000). Selon Turchin *et al.* (2000), la forme des cycles d'abondance de lemmings, typiquement en pente forte et en angle pointu avec une amplitude irrégulière, serait plutôt représentative des cycles de prédateurs. La forme du cycle suggérerait que les lemmings soient limités par la disponibilité de nourriture plutôt que contrôlés par la prédation (Turchin *et al.*, 2000).

Dans les écosystèmes plus au sud, de nombreux exemples démontrent que les prédateurs au sommet de la chaîne alimentaire peuvent exercer une influence majeure sur la

dynamique des populations de proies et que les effets se répercutent sur les niveaux trophiques inférieurs (Estes et Palmisano, 1974; Krebs *et al.*, 2001; Post *et al.*, 1999; Ripple et Beschta, 2004). Plusieurs recherches suggèrent que des mésoprédateurs comme les renards peuvent exercer, à tout le moins périodiquement, une influence considérable sur la dynamique de certaines populations de proies dans les écosystèmes de l'Arctique (Anthony, Flint et Sedinger, 1991; Bêty *et al.*, 2002; Blomqvist *et al.*, 2002; Larson, 1960; Reid, Krebs et Kenney, 1995; Spaans *et al.*, 1998). Dans certains cas, les effets indirects de la prédation exercée par ces mésoprédateurs peuvent avoir des répercussions sur l'ensemble de l'écosystème. Par exemple, l'introduction du renard arctique sur les Îles Aléoutiennes en Alaska a complètement changé la communauté végétale qui est passée d'une communauté de toundra dominée par des plantes herbacées à une communauté dominée par des buissons et des plantes non-herbacées. Ceci s'est produit car les renards ont fait diminuer la population d'oiseaux et ont limité, de fait, l'apport en nutriments au niveau du sol (Croll *et al.*, 2005).

Au niveau des écosystèmes de l'Arctique, pour lesquels les proies principales sont souvent les lemmings ou les campagnols, les données empiriques et les modèles de Gilg, Hanski et Sittler (2003) appuient la notion que le cycle d'abondance des lemmings peut être entièrement causé par la pression de prédation exercée par plusieurs prédateurs combinés, comme le harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*), le renard arctique, le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), et l'hermine (*Mustela erminea*). Le modèle de Gilg, Hanski et Sittler (2003) obtint le même type de cycle de lemmings décrit par Turchin *et al.* (2000) avec pour seul contrôle, la pression exercée par les prédateurs du système. Sur l'Île Bylot, dans le nord du Nunavut, il fut déterminé que les interactions prédateurs-proies étaient plus fortes que les interactions plantes-herbivores (Gauthier *et al.*, 2011; Legagneux *et al.*, 2012). Ces résultats suggèrent que l'influence des prédateurs de la toundra sur la dynamique des écosystèmes de l'Arctique est importante et que les effets descendants (des prédateurs vers le bas) ne doivent pas être sous-estimés au profit des effets ascendants (des plantes vers le haut) (Gauthier *et al.*, 2009; Krebs *et al.*, 2001; Schmitz *et al.*, 2003).

Un des grands principes de l'écologie est que la nature et la structure des communautés naturelles sont conditionnées par les interactions compétitives entre les taxons et les niveaux trophiques (Darwin, 1872; MacArthur, 1960, 1972). L'arrivée de nouvelles espèces dans les

écosystèmes nordiques aura potentiellement des impacts multiples et prononcés sur la dynamique et la structure des communautés animales et végétales constituant ces écosystèmes. D'après Menge et Sutherland (1987), les perturbations abiotiques auraient un plus grand impact sur les niveaux trophiques supérieurs, c'est-à-dire les prédateurs, et plusieurs auteurs soutiennent ou confirment cette idée (revue par Voigt *et al.*, 2003). Ce serait aussi le cas pour les changements écosystémiques provoqués par les changements climatiques (Schmitz *et al.*, 2003), ce qui fut confirmé pour les prédateurs invertébrés (Preisser et Strong, 2004; Voigt *et al.*, 2003) mais pas encore pour les vertébrés, bien que des effets importants du climat sur divers espèces de mammifères carnivores soient connus (par ex., Post *et al.*, 1999; Stenseth *et al.*, 1999, 2002; Stirling, Lunn et Iacozza, 1999). Des changements au niveau de la guildes des prédateurs dans l'Arctique pourraient potentiellement avoir des répercussions sur tout le reste de l'écosystème par le biais de cascades trophiques, comme ce fut observé dans des écosystèmes plus au sud (Post *et al.*, 1999; Stenseth *et al.*, 1999).

Compte tenu de leur impact sur la dynamique des écosystèmes de l'Arctique, la guildes des prédateurs est donc une composante qu'il est important d'étudier pour améliorer notre compréhension et notre gestion des écosystèmes de l'Arctique. L'arrivée d'un nouveau prédateur dans plusieurs régions de l'Arctique est un phénomène aux répercussions encore inconnues et il nous importe donc d'améliorer nos connaissances à ce sujet.

0.1.4 La compétition interspécifique

Deux types de compétition

La compétition interspécifique chez les animaux se manifeste sous deux principales formes (Smith et Smith, 2001). La compétition par exploitation a lieu lorsque les espèces exploitent les mêmes ressources et que l'espèce la plus efficace à les exploiter en sort vainqueur en réduisant la disponibilité de la ressource pour les autres espèces. Cette espèce croîtra plus rapidement en nombre pour éventuellement exclure les autres. L'autre forme de compétition est celle par interférence, où le résultat de la compétition pour les ressources communes, comme la nourriture ou les refuges, se règle par des interactions interspécifiques agressives entre les individus. L'espèce dominante peut ainsi exclure ses compétiteurs des habitats les

plus productifs ou monopoliser l'accès à certaines ressources. La compétition par exploitation serait surtout importante chez les herbivores (Heller et Gates, 1971; Merendino, Ankney et Dennis, 1993), alors que la compétition par interférence dominerait les niveaux trophiques supérieurs, c'est-à-dire les prédateurs, où les interactions directes entre les individus sont souvent intenses. Par exemple, les canidés comme les renards sont des espèces particulièrement territoriales, surtout durant la saison de reproduction (Angerbjörn, Ströman et Becker, 1997; Goszczyński, 1989; Hersteinsson et Macdonald, 1982; Strand *et al.*, 2000), ce qui implique souvent une exclusion spatiale au niveau intraspécifique mais aussi interspécifique (Fuller et Keith, 1981; Voigt et Earle, 1983). Chez les carnivores, le harcèlement, la perte de proies, et la prédation intra-gilde sont des phénomènes répandus (Linnell et Strand, 2000).

Le cas des renards

La compétition pour les ressources serait généralement plus élevée entre les prédateurs comparativement à ce que l'on peut observer pour les autres niveaux trophiques (Hairston, Smith et Slobodkin, 1960; Menge et Sutherland, 1976). De plus, les carnivores de taille et de morphologie similaires sont généralement en forte compétition entre eux (Darwin, 1872; Wilson, 1975), l'espèce de taille supérieure dominant celle de taille inférieure (Creel et Creel, 1996; Fuller et Keith, 1981; Rudzinski *et al.*, 1982; Sargeant et Allen, 1989; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002). Le renard roux peut faire plus de deux fois le poids du renard arctique, être jusqu'à 70% plus long (Audet, Robbins et Larivière, 2002; Hersteinsson et Macdonald, 1982; Larivière et Pasitschniak-Arts, 1996), et il est aussi plus gros dans le Nord (Cavallini, 1995; Davis, 1977). Ce prédateur est donc en position de dominance physique par rapport au renard arctique et peut agresser et tuer ce dernier (Frafjord, Becker et Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann et Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002). Malgré sa taille corporelle plus importante, le renard roux, comme le

renard arctique, demeure sous le seuil qui démarque le point où un prédateur doit passer de petites proies à celles de grande taille pour subvenir à ses besoins énergétiques efficacement (Carbone, Teacher et Rowcliffe, 2007). Ils sont tous deux des prédateurs relativement petits, qui se nourrissent principalement d'espèces plus petites que leur propre taille corporelle (Fig. 0.2). Ils sont donc des prédateurs similaires qui exploitent le même bassin de ressources.

Dans la toundra, le degré de chevauchement de la niche alimentaire de ces deux prédateurs est élevé (Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough et Yasui, 1989). Les différences potentielles au niveau de leurs niches alimentaires réalisées (Eberhardt, 1977; Frafjord, 1995; Smits, Slough et Yasui, 1989) résultent potentiellement de la compétition par interférence entre ces espèces, puisque le renard arctique peut être déplacé de régions productives par le renard roux, particulièrement lors de la période de reproduction (Dalén, Elmhagen et Angerbjörn, 2004; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002). Le renard roux s'installe également dans les tanières de renard arctique préexistantes lorsqu'il s'implante dans une région de la toundra (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Linnell, Strand et Landa, 1999). Ces deux prédateurs sont donc très similaires au niveau de leurs niches écologiques fondamentales et de leurs comportements (Hersteinsson et Macdonald, 1982), au point que certains considèrent que le renard arctique n'est qu'un «...*small red fox in white (or blue) clothing.*»¹ (Hersteinsson et Macdonald, 1992). Ils sont des compétiteurs directs pour les ressources alimentaires et les tanières.

0.1.5 Les deux grandes forces transformatrices de l'Arctique canadien

L'expansion nordique du renard roux eut lieu alors que deux grands changements historiques survinrent dans l'Arctique canadien au cours du vingtième siècle : le réchauffement du climat exacerbé par les émissions de gaz à effet de serre provenant des activités humaines, et l'implantation des occidentaux qui eut comme principal moteur l'expansion économique associée à la traite des fourrures.

¹ petit renard roux recouvert d'un manteau blanc (ou bleu)

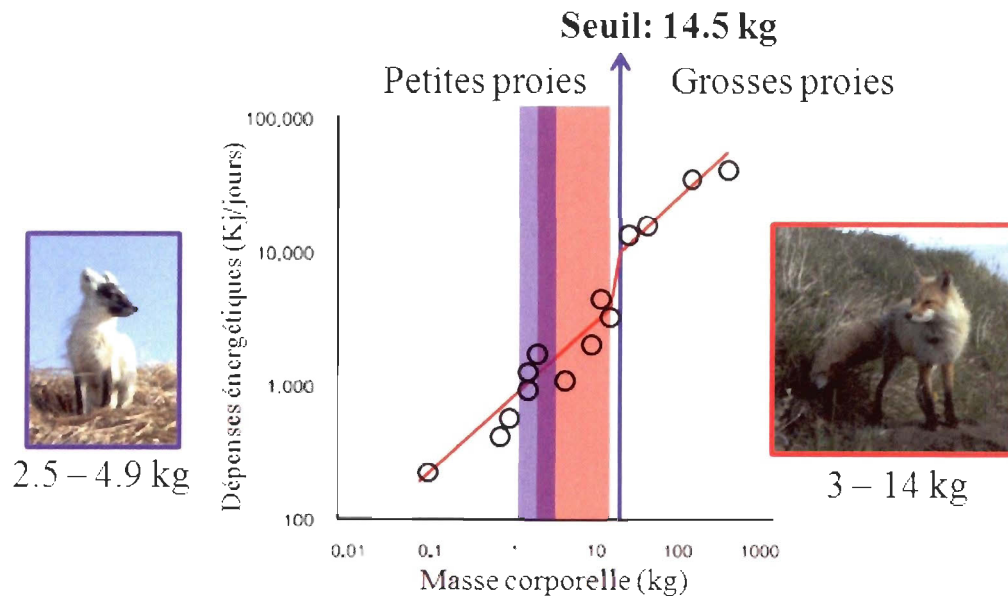


Figure 0.2 Relation entre les dépenses énergétiques de 14 espèces de prédateurs en fonction de leur taille corporelle, démontrant le seuil (14.5 kg) à partir duquel les prédateurs doivent passer à des proies plus grosses que leur propre taille corporelle pour subvenir à leurs besoins énergétiques (adapté de Carbone, Teacher et Rowcliffe, 2007). La relation est mise en contexte avec la taille corporelle des renards roux (en rose) (Cavallini, 1995; Davis, 1977) et arctiques (en bleu) (Audet, Robbins et Larivière, 2002).

Réchauffement climatique

La terre connaît un réchauffement climatique considérable au cours du dernier siècle. Les reconstructions historiques du climat de l'hémisphère nord, que ce soit par les carottes de glace (Fischer *et al.*, 1998; Mann, Bradley et Hughes, 1999; Mann, 2002) ou par l'inspection des anneaux de croissance des arbres (Mann, Bradley et Hughes, 1999; Mann *et al.*, 2008; Mann, 2002), démontrent que le vingtième siècle était considérablement plus chaud que les siècles précédents. À partir de la fin du vingtième siècle, les mesures de température de la surface terrestre dans l'hémisphère nord atteignent des températures qui sont les plus chaudes du dernier millénaire (Mann, Bradley et Hughes, 1999), voir plus (Mann et Jones, 2003; Mann *et al.*, 2008). La terre serait potentiellement à moins de 1°C d'avoir les températures de surface les plus chaudes au cours du dernier million d'années (Hansen *et al.*, 2006). Le climat du globe se réchauffe potentiellement plus rapidement que les prédictions

des modèles présentées dans le premier rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) de 1990 (Rahmstorf *et al.*, 2007). L'influence des émissions de gaz à effet de serre d'origine anthropique sur ce réchauffement climatique devint prépondérante au cours du vingtième siècle, plus spécifiquement depuis les années 1950 (Mann, Bradley et Hughes, 1998).

Les tendances climatiques peuvent se manifester de façon plus intense à de hautes latitudes (IPCC, 2007); c'est un phénomène appelé l'amplification polaire (Chylek *et al.*, 2009; Serreze et Barry, 2011). En Amérique du Nord, la région ayant connu le réchauffement récent le plus intense fut en effet une région de l'Arctique : l'Alaska et le nord du Yukon. Les températures de la surface terrestre pour cette région se sont réchauffées en moyenne de 1.6 à 2.1°C lorsque l'on compare le début du vingt-et-unième siècle (2001-2005) à la période 1951-1980 (Hansen *et al.*, 2006). Les réchauffements climatiques ont entraîné une augmentation de la productivité primaire dans l'Arctique (Myers-Smith *et al.*, 2011; Sturm, Racine et Tape, 2001), des suites de l'allongement de la saison estivale durant laquelle les plantes peuvent croître, et de la fonte du pergélisol qui peut entraîner un renforcement positif en augmentant le taux d'humidité, le taux de décomposition, et la part de nutriments disponibles aux plantes dans le sol (Mack *et al.*, 2004; Schuur *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2006). Les chronologies paléolimnologiques des sédiments de plusieurs lacs d'eau douce dans l'Arctique démontrent aussi que des changements considérables dans les assemblages d'espèces de diatomées et de diptères eurent lieu au cours des dernières décennies, et que ces changements sont les plus extrêmes observés au cours de plus d'un millénaire (Thomas, Axford et Briner, 2008; Wolfe, 2003). Ces exemples démontrent l'impact considérable des réchauffements climatiques actuels dans l'Arctique. Ces changements ébranlent la base même des chaînes alimentaires, ce qui laisse présager une multitude d'effets sur les écosystèmes de cette région.

Expansion occidentale

La traite des fourrures dans le Nord canadien remonte au moins jusqu'au dix-neuvième siècle. À cette époque, la trappe ou le troc des fourrures dans l'Arctique s'effectue lors d'expéditions maritimes par les occidentaux (Ross et Ross, 1835; Walker, 1900) ou par des

groupes inuit qui voyagent vers le Sud pour troquer avec les postes de traite ou avec d'autres groupes autochtones qui servent d'intermédiaire entre eux et les occidentaux (Anonymous, 1913; M'Clure, 1853; Ross et Ross, 1835). Contrairement aux régions plus au sud dans les biomes forestiers, l'implantation formelle de l'industrie de la traite des fourrures dans l'Arctique par la construction de postes de traite est donc un phénomène récent qui date de la première moitié du vingtième siècle, à quelques exceptions près (Usher, 1973).

L'expansion de cette industrie dans l'Arctique se situe dans un contexte où la demande en fourrures demeurait forte mais où l'offre en peau de castor, le produit prisé, fit chroniquement défaut en raison de sa quasi-extinction sur de vastes territoires (Colpitts, 1997; Ray, 1990). Par conséquent, les prix offerts pour les fourrures d'une multitude d'espèces ont connu une augmentation considérable au début du vingtième siècle, incluant celles de renard arctique, avec une valeur moyenne marchande qui atteignit le sommet de 127 dollars par pelte en 1928-1929 (basé sur la valeur du dollar canadien en 1971, Novak *et al.*, 1987; équivalence en dollars de 2013 = 737 \$). C'est donc durant cette période lucrative, reposant largement sur les prises de renards arctiques, que l'industrie de la traite des fourrures connut un développement accéléré dans l'Arctique canadien au début du vingtième siècle. Le grand krach boursier de 1929 (White, 1990) amorça le déclin de cette industrie, et en 1939 plusieurs compagnies la quittaient en vendant leurs actifs à la Compagnie de la Baie d'Hudson, l'entité dominante de l'industrie (Usher, 1973). La Compagnie de la Baie d'Hudson jeta à son tour l'éponge et se retira formellement de la traite des fourrures en 1991 (Newman, 1991), marquant ainsi la fin d'une épopée multi-centenaire en Amérique du Nord (Bryce, 1900).

À l'époque des stations baleinières du dix-neuvième siècle, la présence des occidentaux modifiait déjà les mœurs de certaines populations inuit en créant de nouveaux foyers d'attraction pour les habitants de l'Arctique (Alunik, Kolausok et Morrison, 2003; Hall, 1864). Au vingtième siècle, les Inuit ont connu une transition graduelle vers un mode de vie sédentaire. Le moteur de ce changement fut la présence grandissante des postes de traite des fourrures qui ont favorisé l'acquisition et la dépendance des Inuit envers des biens manufacturés, dont certains vinrent modifier la dynamique d'utilisation du territoire, comme par exemple les armes à feu et les filets de pêche (Damas, 2002). La politique du

gouvernement canadien avant les années 1960 consistait à favoriser le dispersement des populations inuit, par souci de préserver leur indépendance et donc leur capacité de subsistance (Damas, 2002). L'industrie de la traite des fourrures à cette époque entraîna un changement dans les mœurs des populations du Nord qui allait à l'encontre de la politique du gouvernement canadien. Les postes de traite et les autres sites avec des infrastructures initièrent un phénomène d'agglomération des populations humaines de l'Arctique. Durant la phase d'expansion de l'industrie de la traite des fourrures, la Compagnie de la Baie d'Hudson relocalisait aussi des familles dans les régions où de nouveaux postes de traite étaient construits et les sites étaient choisis en fonction de l'abondance perçue des espèces de valeur commerciale (Damas, 2002). L'expansion des occidentaux dans l'Arctique canadien a donc créé de multiples points de concentration des activités humaines dans la toundra au cours du vingtième siècle.

0.2 Problématique, objectifs et hypothèses

0.2.1 Problématique : l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien

La présente étude vise à améliorer notre compréhension de deux aspects de la présence du renard roux dans l'Arctique. Le premier aspect concerne l'étude des causes potentielles de l'expansion nordique de cette espèce dans l'Arctique canadien au cours du vingtième siècle. Pour se faire, l'étude comprend un travail de recherche basé sur l'analyse de données historiques de récoltes commerciales de fourrures (chapitre 1), mais aussi un travail de recherche sur le terrain, sur la plaine côtière du nord du Yukon (chapitre 2). Cette région de l'Arctique connut le réchauffement climatique récent le plus intense en Amérique du Nord (Hansen *et al.*, 2006).

Le deuxième aspect concerne l'étude des conséquences potentielles de la présence du renard roux sur le renard arctique dans la toundra (chapitre 3). Une étude de terrain fut menée sur l'Île Herschel dans le nord du Yukon, où les deux espèces existent en situation de sympatrie (Smits *et al.*, 1993), c'est-à-dire simultanément dans le même habitat et la même région. De telles situations de réelle sympatrie sont rares, car le renard roux exclut habituellement le renard arctique à l'échelle régionale, comme en témoigne la majorité des

études portant sur le sujet (Dalén, Elmhagen et Angerbjörn, 2004; Roth, 2003; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002). Le nord du Yukon représentait donc une opportunité exceptionnelle pour étudier les interactions compétitives entre ces deux prédateurs.

0.2.2 Objectifs et hypothèses de recherche

C'est donc sous les thèmes des causes et des conséquences de l'expansion nordique du renard roux que figurent les trois objectifs spécifiques cette étude, de même que les hypothèses de recherche qui ont été évaluées :

Objectif 1 – Identifier les facteurs impliqués dans l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien

Dans un travail pionnier portant sur l'étude de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien, Hersteinsson et Macdonald (1992) furent les premiers à formuler et à appuyer par diverses analyses une hypothèse basée sur le climat pour expliquer les changements dans la répartition de cette espèce au cours du vingtième siècle. La taille corporelle du renard roux étant supérieure à celle du renard arctique, la dominance physique du premier (Frafjord, Becker et Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann et Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002) implique que l'occupation de l'Arctique par le renard arctique, en tant que compétiteur écologiquement similaire, ne pose pas en soi une barrière à sa venue dans la toundra. Cependant, cette plus grande taille corporelle a pour conséquence des besoins énergétiques supérieurs à ceux du renard arctique (Carbone, Teacher et Rowcliffe, 2007). Hersteinsson et Macdonald (1992) proposèrent que la limite de l'aire de répartition du renard roux sur le globe soit limitée, au Nord, par la productivité des écosystèmes. Selon Hersteinsson et Macdonald (1992), le réchauffement de l'Arctique au cours du vingtième siècle (Chylek *et al.*, 2009, 2011) aurait favorisé l'implantation du renard roux dans la toundra en entraînant une augmentation de la productivité de l'écosystème; d'abord en favorisant la croissance des plantes par des saisons de croissance plus chaudes et plus longues, ainsi que par la libération de nutriments des suites de la fonte du pergélisol, ce qui aurait ensuite favorisé la croissance des populations d'herbivores. Les prédateurs seraient

ensuite favorisés par l'abondance accrue de proies. Cette hypothèse basée sur le climat pour expliquer l'expansion nodique du renard roux en Amérique du Nord n'a jamais été corroborée.

En Eurasie, Bartoń et Zalewski (2007) étudièrent la densité des populations de renards roux à l'échelle du continent, en modélisant les tendances spatiales. Ils conclurent que la sévérité des conditions hivernales, notamment les températures hivernales et le degré de saisonnalité dans les conditions environnementales, était plus importante que les températures estivales et les indicateurs de la productivité primaire pour expliquer la densité de population de cette espèce. Bien que le renard roux puisse endurer les conditions froides de l'hiver arctique (Irving, Krog et Monson, 1955; Scholander, 1950a), le stress thermique contribuerait à exacerber le fardeau énergétique du renard roux, lequel était déjà plus élevé que celui du renard arctique à cause de sa taille corporelle plus grande. Hypothétiquement, le réchauffement du climat réduit le stress thermique et viendrait donc alléger le fardeau énergétique de ces endothermes durant la saison hivernale, ce qui pourrait avoir facilité une plus grande implantation du renard roux dans l'Arctique.

Il est désirable, non seulement de tester l'hypothèse mise de l'avant par Hersteinsson et Macdonald (1992) (qui ne compte pour l'instant aucun autre appui), mais aussi de la confronter à des hypothèses alternatives. Le développement économique de l'Arctique par les occidentaux, par la création de points focaux d'activités humaines qui peuvent constituer des sources alternatives de nourriture (par ex., détritiques), représente une explication alternative à celles liées au climat. Cette autre grande force transformatrice de l'Arctique canadien au vingtième siècle n'a jamais été considérée dans l'étude de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien. Trois hypothèses concurrentes ont ainsi été évaluées :

- Notre première hypothèse de recherche est que le réchauffement des températures estivales favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse était une augmentation de la productivité primaire et secondaire de l'écosystème. Nous avons vérifié trois prédictions pour évaluer cette première hypothèse :

- 1) L'expansion nordique du renard roux s'est déroulée durant un réchauffement des températures estivales dans les régions concernées.
 - 2) Les températures estivales constituent le facteur le plus important pour expliquer les tendances dans la proportion de fourrures de renards roux (par rapport à celles de renards arctiques) dans les récoltes commerciales.
 - 3) Les sites avec la plus grande augmentation dans la proportion de fourrures de renards roux dans les récoltes commerciales correspondent à ceux qui ont connu les augmentations de températures estivales les plus intenses.
- Notre deuxième hypothèse de recherche est que le réchauffement des températures hivernales favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse est que le réchauffement réduit le stress thermique et donc le fardeau énergétique des renards durant l'hiver, réduisant ainsi la quantité de nourriture qu'ils requièrent. Nous avons vérifié trois prédictions pour évaluer cette deuxième hypothèse :
 - 1) L'expansion nordique du renard roux s'est déroulée durant un réchauffement des températures hivernales dans les régions concernées.
 - 2) Les températures hivernales constituent le facteur le plus important pour expliquer les tendances dans la proportion de fourrures de renards roux (par rapport à celles de renards arctiques) dans les récoltes commerciales.
 - 3) Les sites avec la plus grande augmentation dans la proportion de fourrures de renards roux dans les récoltes commerciales correspondent à ceux qui ont connu les augmentations de températures hivernales les plus intenses.
 - Notre troisième hypothèse est que l'implantation des occidentaux dans l'Arctique canadien favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse est que la présence humaine mène à la création de subsides de nourriture (détritus) dont peuvent bénéficier les renards. Nous avons vérifié trois prédictions pour évaluer cette troisième hypothèse :

- 1) L'expansion nordique du renard roux a été précédée de l'implantation des occidentaux dans l'Arctique pour les régions étudiées.
- 2) La présence humaine constitue le facteur le plus important pour expliquer les tendances dans la proportion de fourrures de renards roux (par rapport à celles de renards arctiques) dans les récoltes commerciales.
- 3) Les sites avec la plus grande augmentation dans la proportion de fourrures de renards roux dans les récoltes commerciales correspondent à ceux pour lesquels l'activité humaine fut la plus intense.

Objectif 2 – Évaluer l'effet du réchauffement climatique sur l'occupation de la plaine côtière du nord du Yukon par les populations de renards roux et arctique

Le nord du Yukon fit l'objet d'inventaires fauniques considérables à partir du début des années 1970. Des suivis de tanières de renard ont été effectués dans le cadre de ces inventaires (Ruttan, 1974; Ruttan et Wooley, 1974), et aussi plus tard, durant les années 1980 (Smits *et al.*, 1993). Depuis le démantèlement de la communauté de Pauline Cove sur l'Île Herschel au début des années 1970, le nord du Yukon ne compte aucune habitation humaine permanente (Alunik, Kolausok et Morrison, 2003). Graduellement, des années 1960 aux années 1990, les stations radar construites dans la région lors de la guerre froide ont été démantelées ou réduites à des systèmes automatisés (Neufeld, 2002). Les camps inuvialuit qui jonchaient la côte nord du Yukon jusque dans les années 1960 (Neufeld, 2002) ont disparu. L'influence de la présence humaine dans cette région connut un déclin et est aujourd'hui négligeable. Il en découle ainsi une opportunité unique dans l'Arctique canadien : celle d'étudier la dynamique d'occupation du territoire par ces deux espèces compétitrices pour une période s'étalant sur quatre décennies, à partir de données scientifiques, et dans une région ayant connu un réchauffement climatique particulièrement intense (Hansen *et al.*, 2006). Il fut donc possible de tester l'explication climatique développée et appuyée par Hersteinsson et Macdonald (1992) au sujet de l'expansion du renard roux par une étude sur le terrain et l'intégration des données des suivis historiques de tanières. Dans cette recherche, nous avons évalué l'hypothèse de recherche suivante :

- Le réchauffement climatique des quatre dernières décennies a accru la dominance du renard roux par rapport à celle du renard arctique dans la plaine côtière du nord du Yukon. Nous avons vérifié la prédiction suivante pour évaluer cette hypothèse :
 - 1) Le nombre de tanières occupées par le renard roux a augmenté et le nombre de tanières occupées par le renard arctique a diminué au cours des quatre dernières décennies.

Objectif 3 – Évaluer l'influence de la présence du renard roux sur le comportement de sélection des tanières de reproduction du renard arctique sur l'Île Herschel dans le nord du Yukon

L'ensemble des tanières sur un territoire constitue une composante critique de l'habitat pour les renards, à cause de leur dépendance quotidienne envers ces refuges, qui les protègent des éléments physiques (froids nocturnes, événements météo extrêmes, etc.) et de la prédation. Leur dépendance envers ces refuges est particulièrement évidente au printemps, lorsque les couples choisissent une tanière pour la mise-bas (Eberhardt, Garrott et Hanson, 1983; Macpherson, 1969). La sélection des tanières par les couples reproducteurs se fait donc lorsque le sol est encore gelé dans l'Arctique, alors que l'excavation des terriers n'est possible que plus tard, durant l'été, lorsque le sol est dégelé. Par conséquent, les renards dépendent de l'ensemble des tanières qui existent déjà lorsqu'ils en choisissent une pour la mise-bas au printemps. Le choix d'une tanière de reproduction définit aussi l'usage du territoire par les renards impliqués, compte tenu du fait que les couples reproducteurs effectuent leur quête alimentaire à partir d'un point central (Orians et Pearson, 1979), c'est-à-dire qu'ils doivent constamment retourner à la tanière pour apporter de la nourriture aux renardeaux (Lindström, 1994).

En se basant sur la littérature scientifique, nous avons identifié cinq facteurs qui influencent potentiellement le comportement de sélection des tanières de reproduction par les renards. Deux facteurs se rapportent aux caractéristiques physiques des tanières : l'accessibilité des tanières au printemps lorsque le territoire est encore glacé et enneigé, et la qualité du refuge, c'est-à-dire sa capacité à réduire les risques de prédation. Les trois autres

facteurs identifiés se rapportent aux types d'habitat qui les entourent et aux proies potentielles qui s'y trouvent : la quantité d'habitats riches en proies au printemps, la quantité d'habitats riches en proies l'été, et la proximité d'habitats côtiers, qui sont une source importante de nourriture d'origine maritime.

Les sites surélevés où la topographie se prête le mieux à l'excavation de terriers, où la couche active du pergélisol est suffisamment profonde et bien drainée (Chesemore, 1969; Smith, Smits et Slough, 1992; Smits, Smith et Slough, 1988) ne correspondent pas nécessairement à ceux qui sont les plus riches en proies potentielles, comme les habitats mésiques ou humides situés à des élévations plus basses (Krebs *et al.*, 2011; Szor, Berteaux et Gauthier, 2008). Les couples reproducteurs doivent donc potentiellement choisir entre les tanières qui minimisent les risques de prédation par l'accessibilité et la qualité du refuge, et celles qui maximisent l'accès à la nourriture par leur emplacement favorable. Ce contexte de sélection des tanières de reproduction, couplé aux données multi-annuelles détaillées provenant des suivis de tanière effectués sur l'Île Herschel, dans le nord du Yukon, nous permet d'étudier l'effet de la compétition par interférence entre ces deux espèces, c'est-à-dire l'influence de la présence du renard roux sur le comportement de sélection des tanières de reproduction par le renard arctique. Nous avons évalué l'hypothèse de recherche suivante pour cette étude de terrain :

- Le renard roux, qui est plus gros et qui a un plus grand fardeau énergétique, occupe les tanières situées dans les habitats plus riches en proies, au dépend du renard arctique. Nous avons vérifié trois prédictions pour évaluer cette hypothèse :

1) La proximité des tanières aux habitats riches en proies constitue le facteur le plus important pour décrire la sélection des tanières de reproduction par les renards roux sur l'Île Herschel.

2) La minimisation des risques de prédation constitue le facteur le plus important pour décrire la sélection des tanières de reproduction par les renards arctiques lorsque le renard roux se reproduit sur l'Île Herschel.

3) La proximité des tanières aux habitats riches en proies constitue le facteur le plus important pour décrire la sélection des tanières de reproduction par les renards arctiques lorsque le renard roux ne se reproduit pas sur l'Île Herschel.

0.3 Méthodes et approches scientifiques

0.3.1 Données de récoltes de fourrures

L'industrie de la traite des fourrures comme source de données

Le changement de distribution qu'a connu le renard roux durant le vingtième siècle constitue un événement écologique très particulier au niveau scientifique, non seulement à cause de l'ampleur du changement observé, mais aussi parce que l'implantation de l'espèce dans diverses régions de l'Arctique s'est déroulée à l'intérieur d'une fenêtre temporelle bien définie (Macpherson, 1964). L'étude de l'expansion nordique du renard roux passe ainsi par la recherche et la collecte de données historiques pour l'analyse de séries temporelles, plutôt que par la réalisation d'un dispositif expérimental. L'emploi de séries temporelles de récoltes de fourrures dans les études scientifiques est chose courante en écologie. Les exemples les plus célèbres sont ceux portant sur la dynamique des populations animales de la forêt boréale en Amérique du Nord, notamment les études portant sur les cycles d'abondance du lièvre d'Amérique et du lynx du Canada (*Lynx canadensis*) (par ex., Elton et Nicholson, 1942; Krebs *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 1998, 1999). Hormis quelques travaux pionniers (par ex., Hersteinsson et Macdonald, 1992), ce type de données n'a été que très peu exploité pour l'étude des prédateurs de l'Arctique nord-américain.

L'étude de l'expansion du renard roux par les données de la traite des fourrures

L'industrie de la traite des fourrures dans l'Arctique était principalement concentrée sur l'obtention de fourrures de renards (Damas, 2002). Le nombre considérable de fourrures de renards échangées chaque année aux postes de traite dans le Nord canadien durant la période d'expansion du renard roux (par ex., Butler, 1945, 1951) constitue un avantage considérable pour l'étude des tendances temporelles dans l'importance relative du renard roux et du renard arctique dans les récoltes aux différents postes de traite de l'Arctique canadien. En revanche,

l'utilisation de ce type de données peut s'avérer difficile à cause de la nature dynamique de l'industrie. En effet, les durées de service des postes de traite varient et ils sont le plus souvent éphémères (Usher, 1973). Comme nous l'avons vu, contrairement aux régions forestières, l'implantation formelle de cette industrie par la construction de postes de traite des fourrures s'est développée tardivement dans l'Arctique nord-américain. L'implantation dans ce biome ne se déroule qu'à partir du début du vingtième siècle (Usher, 1973) et par conséquent, elle est contemporaine à l'expansion nordique du renard roux (Macpherson, 1964; Marsh, 1938). Un important travail de recherche historique fut nécessaire pour identifier les postes qui ont été en service de façon soutenue au cours de l'expansion nordique du renard roux.

Les données que nous avons utilisées pour l'étude de l'expansion du renard roux proviennent des registres d'acquisition de fourrures, telles que répertoriées dans les documents internes de la Compagnie de la Baie d'Hudson, la compagnie dominante dans la traite des fourrures du dix-septième siècle jusqu'au vingtième siècle sur le territoire du Canada actuel (Bryce, 1900; Usher, 1973). Ces documents ont été consultés à partir de la collection sur microfilms détenue par les Archives de la Compagnie de la Baie d'Hudson à Winnipeg, au Manitoba.

Circonscrire la période d'étude de l'expansion du renard roux

Quand vient l'analyse de séries temporelles, il est important de circonscrire la période appropriée pour le phénomène étudié. Plus les séries temporelles de données analysées sont longues, plus elles risquent d'inclure des périodes où les données sont influencées par des événements historiques inconnus du chercheur (Pigliucci, 2002). Les récoltes de fourrures aux postes de traite représentent des données issues d'une activité économique; elles ne sont pas strictement de nature écologique. Par conséquent, elles peuvent être fortement influencées par des événements ou des perturbations d'origine socio-économique ou politique, dont les effets peuvent perdurer au fil du temps (Chang, Doh et Schorfheide, 2007; Schmitt-Grohé et Uribe, 2003). Par exemple, un événement charnière quant à la traite des fourrures dans l'Arctique au vingtième siècle survient durant les années 1960, lorsque le gouvernement canadien change de politique et commence à préconiser la concentration des

populations inuit dans un nombre restreint de communautés côtières où les services gouvernementaux, le logement social et les perspectives d'emploi sont concentrés (Damas, 2002; Suluk et Blackney, 2008). La période ciblée pour nos analyses fut celle s'étalant de 1926 à 1950, durant laquelle le renard roux étendit sa présence sur toute l'Île de Baffin (Macpherson, 1964) et tout le long de la côte ouest de la Baie d'Hudson (Marsh, 1938). Notre période d'étude évite ainsi l'effet des migrations humaines majeures qui perturbèrent la dynamique d'utilisation du territoire par les populations de l'Arctique canadien (Damas, 2002).

0.3.2 Suivis de tanières dans le nord du Yukon

Suivis historiques de tanières

Les premiers suivis de tanières de renard dans le nord du Yukon eurent lieu au début des années 1970 lors de travaux d'inventaires fauniques dans cette région (Fig. 0.3) et dans la vallée du fleuve Mackenzie (Territoires du Nord-Ouest), dans un contexte d'évaluation des conséquences de la construction potentielle d'un pipeline (Nolan, Goski et Wilde, 1973). Les premiers suivis dans le nord du Yukon furent commandités par *Canadian Arctic Gas Study Limited*, un consortium de compagnies privées promouvant le développement d'un pipeline dans la vallée du Mackenzie pour le transport du gaz naturel et du pétrole, de la Mer de Beaufort jusqu'en Alberta (Bregha, 1979). Le premier suivi d'août 1971 fut modeste et consistait en des recherches aériennes à bord d'un avion de type Cessna, suivi de visites par hélicoptère pour vérifier sur le terrain les 15 tanières trouvées (Ruttan et Wooley, 1974). De mai à septembre 1972, un suivi plus intensif par avion et par hélicoptère permit de trouver 50 tanières qui furent visitées sur le terrain par motoneige, par traîneau à chiens, ou à pied (Ruttan, 1974).

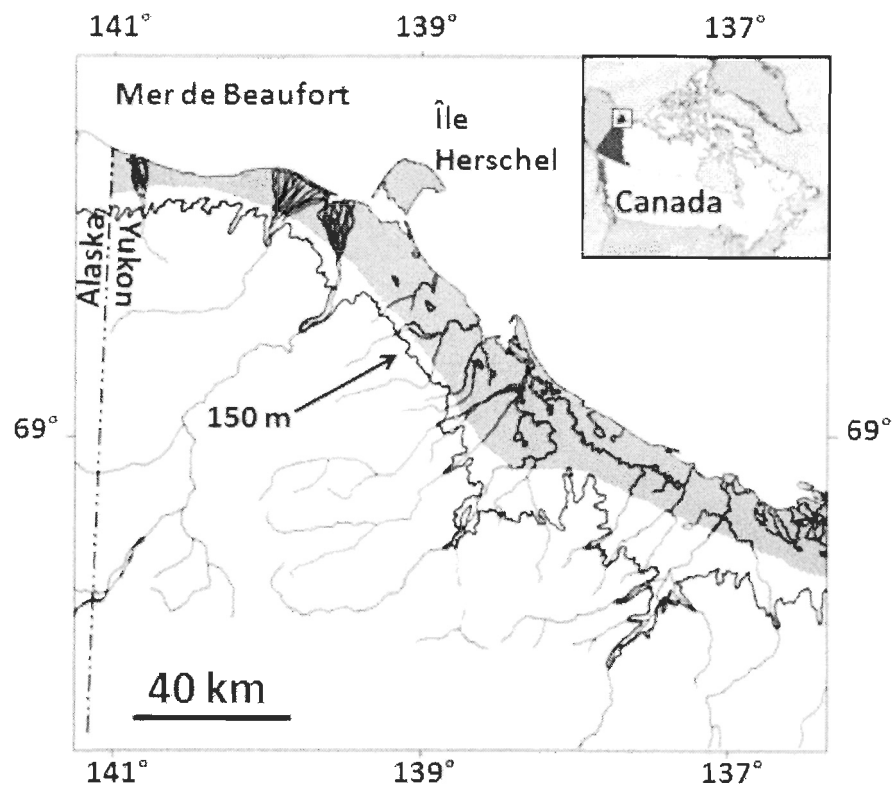


Figure 0.3 Cartographie illustrant le nord du Yukon. La zone ombragée, sous la ligne topographique désignant 150 mètres au-dessus du niveau de la mer, représente la plaine côtière du nord du Yukon et l'île Herschel, et définit l'aire d'étude dans laquelle les suivis de tanières ont été effectués. (Adapté de Smits, Smith et Slough, 1988)

À partir de 1984, le *Northern Oil and Gas Action Program* et le département des ressources naturelles du gouvernement territorial du Yukon financèrent une série de suivis de tanières dans la plaine côtière du nord du Yukon et sur l'île Herschel (Smits et Slough, 1993). En juillet 1984, une recherche systématique de tanières par hélicoptère fut entreprise en effectuant des transects linéaires de recherche à intervalles de 400 mètres, à une altitude de 60 à 90 mètres et à une vitesse de 100 à 130 kilomètres/heure (Smits et Jessup, 1985). Quarante-sept tanières furent trouvées et visitées sur place (Smits et Jessup, 1985). Durant les années suivantes, avec un support logistique variable, des visites ciblées aux tanières connues ont été effectuées durant le mois de juillet en 1985, 1986, 1988, 1989, et 1990 (Smits et Jessup, 1985; Smits, Slough et Angerbjörn, 1989; Smits et Slough, 1992). Les tanières connues pour

avoir hébergé des renards durant les suivis précédents furent priorisées lors de ces visites ciblées. En juillet 1987, un suivi par hélicoptère contenait aussi une recherche de nouvelles tanières, ce qui augmenta le nombre de tanières connues à 88 (Smits et Slough, 1987).

Suivis récents de tanières

Nous avons effectué de nouveaux suivis de tanières pour évaluer comment les populations de renards roux et arctique ont évolué au cours des quatre dernières décennies, dans un contexte de réchauffement climatique intense (Hansen *et al.*, 2006). En 2008, un suivi fut effectué en employant une méthodologie similaire à celle de 1984, c'est-à-dire en effectuant une recherche systématique, par des transects linéaires parallèles espacés d'environ 500 mètres. Sur la plaine côtière du Yukon, le suivi a été effectué par hélicoptère (altitude de 50-100 mètres à 100 kilomètres/heure) au début du mois de juillet, avec des inspections sur place des tanières. Sur l'Île Herschel, la recherche et les inspections de tanières furent effectuées à pied au cours du printemps et de l'été. Durant la recherche de tanières, des efforts ont été faits pour retrouver celles déjà connues grâce aux suivis historiques. Au total, 164 sites de tanières furent trouvés, dont 74 figuraient dans les suivis historiques. Nous avons aussi effectué des visites aux tanières connues en 2009 et en 2010.

Identification du statut des tanières

L'occupation des tanières par les renards fut caractérisée par plusieurs méthodes lors des visites aux tanières durant les différents suivis. L'observation directe de renards sur la tanière nous informe quant à l'espèce qui l'occupe (Fig. 0.4). Faute d'observation directe, l'inspection des poils laissés sur les parois des terriers ou l'installation d'appareils photo automatisés se sont avérées efficaces pour identifier l'espèce occupante. La détection de fèces fraîches datant du printemps ou de l'été durant les suivis a aussi servi à confirmer l'utilisation récente des tanières. Le statut reproducteur des couples de renard aux tanières a été le plus souvent déterminé par l'écoute aux terriers, qui permet d'entendre les jappements des jeunes renardeaux et de les identifier à cause de leur sonorité particulière. Alternativement, des empreintes de pas ou des fèces de petite taille fraîchement déposées à l'entrée des terriers aidait à identifier les tanières de reproduction. Certaines tanières de reproduction furent

également identifiées par l'observation de la présence de renardeaux, que ce soit lors des visites aux tanières ou par l'installation d'appareils photo automatisés.



Figure 0.4 Renardeaux sur une tanière de reproduction du renard roux sur l'Île Herschel.

0.3.3 Approches pour l'analyse des données

Les modèles de distribution de probabilité

Les données employées dans les différents chapitres de cette thèse consistent principalement en des énumérations d'événements, comme le nombre de fois qu'une tanière fut sélectionnée par les renards pour la reproduction, ou le nombre de fourrures acquises par un poste de traite des fourrures. Les données constituées d'énumérations sont le plus souvent surdispersées, c'est-à-dire que la variabilité dans les données est plus élevée que ce qui est prévu par les modèles de dispersion des données habituellement utilisés, comme par exemple celui de la distribution normale de Gauss. Même pour les échantillonnages caractérisés par de plus gros décomptes, il y aura toujours des cas de petits décomptes ou d'absence (valeur zéro) au sein

des échantillons. Cette situation crée beaucoup de variabilité dans les données et cette variance augmente en fonction de la moyenne (Gallant, Poulin et Tremblay, 2006; Zar, 1999).

Afin de minimiser les risques de biais dans les analyses statistiques, il est important d'utiliser des modèles de distribution capables de représenter adéquatement la structure des données analysées. Lorsqu'il y a surdispersion des données, il y a même une plus grande fréquence de valeurs basses et élevées que ce qui peut être représenté par la distribution de Poisson (Dobson et Barnett, 2008; Jongman, ter Braak et van Tongeren, 1995), qui est pourtant souvent utilisée pour modéliser les données d'énumération. La variance est alors plus grande que la moyenne dans les échantillons. Normalement, une condition de base pour une variable dépendante soumise à des analyses statistiques est que chaque valeur de cette variable provienne d'un échantillonnage aléatoire et que les échantillons soient indépendants les uns des autres (Zar, 1999). Les séries temporelles de données issues de points fixes où les mêmes entités ou populations animales sont échantillonnées périodiquement, comme les visites faites aux tanières de renard ou les acquisitions de fourrures par les postes de traite, constituent des données qui violent cette condition. Le manque d'indépendance entre les observations et les échantillons contribue aussi à la surdispersion des données (Dobson et Barnett, 2008).

L'analyse des données de récoltes de fourrures

Pour étudier l'expansion du renard roux dans l'Arctique à partir des données de récoltes de fourrures, l'analyse fut axée sur les tendances observées au niveau de l'abondance relative des fourrures de renards roux parmi les fourrures de renards en général. Dans le contexte d'une industrie axée sur la récolte de renards arctiques dans la toundra (Damas, 2002), le renard roux fut considéré comme une prise accidentelle d'intérêt, et la variable dépendante était donc binaire; chaque fourrure était classée comme étant du renard roux (un) ou du renard arctique (zéro), c'est-à-dire que chaque fourrure était traitée comme une épreuve de Bernoulli (un = succès, zéro = échec).

Des modèles linéaires généralisés ont été utilisés pour analyser les séries temporelles de données de récoltes de fourrures. Ce sont des méthodes d'analyses analogues aux régressions linéaires, où le modèle linéaire est relié à la variable dépendante par une fonction. Ces modèles sont plus souples et peuvent s'appliquer aux cas où la variable dépendante étudiée n'a pas une distribution normale, par exemple lorsque les valeurs sont discrètes (Dobson et Barnett, 2008), comme dans le cas d'énumérations. Il n'est pas non plus requis que la relation entre la variable dépendante et les variables indépendantes analysées soit linéaire (Dobson et Barnett, 2008).

Des régressions logistiques employant le modèle bêta-binomial de distribution de probabilité (Griffiths, 1973) ont été employées pour effectuer les analyses principales, c'est-à-dire pour modéliser le nombre de succès (fourrures de renards roux) parmi les prises de fourrures de renards. Ce modèle de distribution est flexible et peut représenter plus de comportement aléatoire au sein des probabilités de succès, c'est-à-dire qu'il peut mieux représenter les cas où il y a un très petit ou très grand nombre de succès parmi le nombre total d'épreuves de Bernoulli. Il s'agit donc d'un modèle de distribution utile pour l'analyse de données surdispersées et pour notre situation, où le nombre de fourrures de renards roux est petit comparativement aux prises de renard arctique aux postes de traite situés dans la toundra.

L'analyse de la sélection des tanières par les renards

L'étude de l'intensité d'utilisation des différentes tanières pour la reproduction, déterminée grâce au nombre de fois qu'elles sont sélectionnées par les renards pour cette activité au fil du temps, fournit des jeux de données aux propriétés particulières. Certaines tanières peuvent en effet être très souvent utilisées, alors que d'autres peuvent n'être utilisées qu'occasionnellement. Enfin, un sous-ensemble de tanières peut ne jamais être utilisé par les renards pour la reproduction. Cette variabilité dans le niveau d'utilisation des tanières fut constatée dans plusieurs études sur le renard arctique (Angerbjörn *et al.*, 1995; Anthony, 1996; Dalerum *et al.*, 2002) et le renard roux (Linnell, Strand et Landa, 1999; Uraguchi et Takahashi, 1998). Ainsi, l'effet pourtant bien réel d'un facteur étudié peut être masqué par la présence de nombreuses tanières sans événements de reproduction documentés.

L'approche choisie pour étudier la sélection des tanières de reproduction fut d'analyser conjointement deux aspects de la structure des données obtenues lors des visites aux tanières sur l'Île Herschel. En premier lieu, une variable dépendante binaire fut créée, départageant les tanières utilisées par les renards pour la reproduction de celles qui ne l'ont jamais été. L'étude des liens entre divers facteurs et cette variable dépendante binaire informe sur ce qui influence la sélection ou l'évitement de certaines tanières par les renards. L'autre aspect des données analysées était le nombre de fois qu'une tanière fut utilisée pour la reproduction, excluant les tanières sans aucune détection d'événement de reproduction. L'analyse du sous-ensemble de tanières qui ont été utilisées une fois ou plus pour la reproduction nous informe sur les facteurs qui influencent l'intensité d'utilisation de certaines tanières pour la reproduction des renards. Ces deux facettes des données d'occupation des tanières pour la reproduction chez les renards furent analysées conjointement au sein d'un modèle commun : le modèle Hurdle (Cameron et Trivedi, 2005; Hilbe, 2011).

Ce type de modèle linéaire généralisé intègre simultanément les deux facettes de la variable dépendante décrites ci-haut dans une analyse commune comme moyen de palier au problème que posent les données de décompte aux prises avec une saturation de valeurs zéro. Le modèle binomial de distribution de probabilité a été employé pour modéliser la partie binaire des données. Pour le sous-ensemble de données de décompte amputées des valeurs zéro, une version tronquée du modèle binomial négatif de distribution de probabilité a été utilisé (Sampford, 1955). La distribution binomiale négative est un modèle de distribution de probabilité du nombre de succès (valeurs un) obtenus lors d'une série d'épreuves de Bernoulli avant d'obtenir un nombre défini d'échecs (valeurs zéro), ce qui en fait un bon modèle pour représenter des données de décomptes. Les variables indépendantes étudiées peuvent apparaître simultanément dans les deux sections du modèle Hurdle, testant ainsi leur effet potentiel à la fois sur la sélection ou non des tanières et, dans le cas de celles qui furent sélectionnées au moins une fois, sur leur fréquence d'utilisation pour la reproduction.

Méthodes d'inférence

Les inférences faites dans les études en écologie viennent souvent des tests d'hypothèses falsifiables, c'est-à-dire des tests statistiques classiques de type Fisher. Ces tests statistiques

impliquent une formule dichotomique où une hypothèse nulle de non-différence est confrontée à l'hypothèse de recherche, dite alternative. Les tests d'hypothèses falsifiables permettent de déterminer la probabilité de pouvoir répliquer les résultats obtenus, avec une tendance similaire ou plus extrême dans les données, si on considère l'hypothèse nulle comme étant vraie (Germano, 1999). Lorsque cette probabilité est jugée suffisamment petite, la convention commune étant de $p < 0.05$, l'hypothèse nulle est rejetée et l'hypothèse alternative (de recherche) est adoptée. Paradoxalement, c'est donc sur la base de la rareté statistique que l'on accepte ou rejette, par ces tests, l'idée que le hasard ait pu produire les résultats obtenus (Carver, 1978). De plus, conceptuellement, l'hypothèse nulle de non-différence est toujours fautive en milieu naturel (Cohen, 1994; Schmidt, 1992) car le rejet de cette dernière est pratiquement assuré, moyennant une taille d'échantillon suffisante pour détecter une différence, si petite soit-elle (Bakan, 1966; Cohen, 1988; Neyman et Pearson, 1933). Des différences minimes et sans importance biologique peuvent ainsi s'avérer statistiquement significatives. De façon stricte, cette approche d'analyse ne permet pas d'appuyer une hypothèse de recherche, puisque c'est par défaut que cette dernière est adoptée, lorsque l'hypothèse nulle est jugée improbable.

Dans le cas des études en écologie, où des réplifications de traitements expérimentaux ne sont pas toujours possibles, il est important d'aller plus loin que la simple détection de différences ou de tendances dans les données analysées. Ces études doivent en effet pouvoir nous guider vers une meilleure compréhension des facteurs qui causent les changements ou les phénomènes étudiés, notamment en permettant de répondre à des questions comme « comment » et « pourquoi » (O'Connor, 2000; Swihart, Dunning et Waser, 2002). Ce que l'on veut véritablement déterminer lors d'un travail de recherche scientifique, c'est la probabilité qu'une hypothèse de recherche soit vraie, compte tenu des données obtenues (Cohen, 1994; Germano, 1999). Un moyen efficace d'accomplir ceci est de se détourner du système dichotomique axé sur le test d'une hypothèse nulle triviale (Cohen, 1994; Germano, 1999; O'Connor, 2000), et de faire des inférences en évaluant conjointement plusieurs hypothèses de recherche concurrentes qui sont susceptibles de pouvoir expliquer le phénomène étudié. L'utilité d'évaluer de multiples hypothèses de recherche au sein d'une même étude est reconnue depuis longtemps (Chamberlin, 1890) et les mérites de cette approche sont souvent rappelés (Cohen, 1994; Johnson et Omland, 2004; O'Connor, 2000).

Pour faire les principales inférences à partir des analyses statistiques dans cette thèse, nous avons évalué de multiples hypothèses de recherche, ou de multiples facteurs dans un contexte comparatif afin d'identifier ceux qui expliquent les résultats de façon plus probable. Une approche basée sur la comparaison de la performance de modèles concurrents (Burnham et Anderson, 2002) a été utilisée pour expliquer les tendances dans des variables dépendantes, comme par exemple la proportion de renards roux/arctiques dans les récoltes de fourrures, ou le nombre de fois que les tanières furent sélectionnées par les renards pour la reproduction. La performance de modèles de régressions fut comparée à l'aide de paramètres comme le Critère d'Information d'Akaike (abréviation anglaise : AIC). L'AIC est une mesure de l'information perdue par un modèle utilisé pour décrire les tendances dans une variable dépendante. Il sert à comparer plusieurs modèles entre eux (par ex., Mazerolle, 2006). Les scores des modèles reposent sur le principe de parcimonie, qui permet d'identifier le modèle décrivant le mieux les tendances dans la variable dépendante, tout en pénalisant pour le nombre de paramètres (par ex., variables indépendantes) utilisés par le modèle (Burnham et Anderson, 2002). Plus l'AIC est petit, plus le modèle est performant (Burnham et Anderson, 2002). Cette approche permet donc de classer une multitude d'hypothèses concurrentes dans une même étude, car chaque modèle proposé peut représenter une hypothèse de recherche ou une combinaison de plusieurs hypothèses; les variables qui constituent chaque modèle ayant été choisies au préalable (Franklin *et al.*, 2000). Cette approche permet de tirer des conclusions basées sur la force de la preuve, c'est-à-dire que l'on peut déterminer quel est le modèle le plus probable parmi ceux qui sont évalués, compte tenu des données à notre disposition pour l'analyse (Mazerolle, 2006). C'est le type de raisonnement que l'on veut normalement faire pour évaluer une hypothèse de recherche (Cohen, 1994; Germano, 1999).

0.4 Plan de la thèse

Les sections suivantes de la thèse comprennent trois chapitres, en plus d'une conclusion générale. Le corps de la thèse se décrit comme suit :

Le premier chapitre répond au premier objectif qui vise l'étude des causes potentielles de l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien au cours du vingtième siècle. Les résultats présentés dans ce chapitre mènent à une conclusion percutante, c'est-à-

dire le rejet d'hypothèses impliquant les tendances climatiques comme cause de l'expansion de l'aire de répartition du renard roux dans l'Arctique. Une hypothèse concurrente est appuyée par les résultats, soit celle selon laquelle les activités humaines, telles que représentées par l'expansion géographique, démographique et économique des occidentaux dans l'Arctique au cours du vingtième siècle, ont favorisé l'implantation des renards roux dans la toundra par la création de subsides de nourriture dans cet habitat relativement peu productif. Cette étude représente le tout premier retour sur la question de l'expansion nordique du renard roux en Amérique du Nord depuis l'étude pionnière de Hersteinsson et Macdonald (1992) qui développait et appuyait une hypothèse basée sur le climat pour expliquer l'expansion du renard roux. Ce chapitre développe des arguments à l'appui de nos résultats tout en discutant la validité des analyses et des interprétations présentées par Hersteinsson et Macdonald (1992). Il démontre aussi le niveau de rigueur et de précaution qu'il est nécessaire d'appliquer quant à l'utilisation des données historiques et commerciales que sont les récoltes des fourrures dans un contexte de recherche scientifique. Ce premier chapitre est un manuscrit en préparation en vue d'une soumission à la revue *Global Change Biology*.

Le deuxième chapitre répond au deuxième objectif visant à évaluer l'influence du réchauffement climatique récent sur l'importance relative de la présence des renards roux et arctique sur la plaine côtière du nord du Yukon et sur l'île Herschel, à partir de leur dynamique d'occupation des tanières. Les résultats obtenus démontrent que l'importance relative de la présence des deux espèces dans cette région est demeurée stable dans un contexte de réchauffement climatique intense et soutenu au cours des quatre dernières décennies. Cette étude de terrain démontre une fois de plus qu'il faut repenser l'hypothèse du climat, selon laquelle les changements apportés par le réchauffement du climat dans l'Arctique favorisent le renard roux aux dépens du renard arctique, qui lui est physiquement inférieur. Dans ce travail, nous expliquons comment le réchauffement climatique dans cette région semblent avoir eu jusqu'à aujourd'hui une influence négative sur plusieurs composantes de l'écosystème qui sont d'une importance critique pour ces prédateurs, notamment au niveau de la survie et de la productivité des proies telles que les petits rongeurs, et aussi au niveau de l'accessibilité aux sources alternatives de nourriture comme les carcasses de phoque sur la glace en hiver. De façon-contre intuitive, nous proposons que

le réchauffement climatique récent contribue à maintenir la situation de sympatrie observée chez ces deux espèces compétitrices dans le Nord-Ouest du continent, en limitant l'abondance et l'accessibilité de diverses sources de nourriture pour les prédateurs. Compte tenu du fait que la taille supérieure du renard roux se traduit par des besoins énergétiques plus élevés, les changements causés par le réchauffement climatique contrecarrent potentiellement les possibilités d'une dominance accrue de la population de renard roux sur celle du renard arctique dans la région. Ce deuxième chapitre est publié dans la revue *Polar Biology*.

Le troisième chapitre répond au troisième objectif qui vise à déterminer les conséquences de la présence du renard roux sur le renard arctique par l'étude des interactions compétitives entre ces deux espèces à travers la dynamique de sélection des tanières sur l'Île Herschel. Ce travail démontre que même dans les cas évoquant une coexistence entre ces deux espèces compétitrices, c'est-à-dire une situation de sympatrie observable à l'échelle locale, le renard arctique subit de l'exclusion par interférence de la part du renard roux qui est physiquement dominant. Il démontre que les couples reproducteurs de renard arctique sont exclus des habitats les plus riches en proies et que ces derniers sélectionnent les tanières de reproduction principalement en fonction de leurs caractéristiques physiques, indicatifs de la qualité du refuge, plutôt que de la qualité de l'habitat qui les entoure. Outre les rapports d'observations d'événements de prédation intra-guilde et les études fennoscandiennes, où la ségrégation régionale entre ces deux espèces et la rareté du renard arctique rendent leur étude difficile, nous avons très peu d'informations concrètes sur les interactions compétitives entre ces deux prédateurs. Ce chapitre apporte donc une contribution importante sur le sujet, compte tenu des changements variés et incertains que connaissent les écosystèmes de l'Arctique. Ce troisième chapitre est publié dans la revue *Polar Biology*.

CHAPITRE I

LES SUBSIDES DE NOURRITURE PLUTÔT QUE LE RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE POURRAIENT EXPLIQUER L'EXPANSION DU RENARD ROUX DANS L'ARCTIQUE CANADIEN AU COURS DU VINGTIÈME SIÈCLE

1.1 Résumé

Le renard roux (*Vulpes vulpes*) a connu une expansion de son aire de répartition de plus d'un millier de kilomètres dans la toundra arctique au cours du vingtième siècle. L'expansion a été associée au réchauffement climatique du vingtième siècle, même si peu d'études se sont intéressées aux causes potentielles de ce changement spectaculaire. L'étude de l'influence du climat sur les populations de prédateurs permet de déterminer si cette composante de l'environnement peut entraîner des changements biologiques considérables, atteignant le sommet de la chaîne alimentaire. Nous avons inspecté les données historiques de récoltes de fourrures de l'Arctique canadien pour évaluer diverses causes potentielles de l'expansion du renard roux dans cette région. Nous avons considéré trois mécanismes qui ne sont pas mutuellement exclusifs, et qui sont basés sur la disponibilité de la nourriture et les besoins énergétiques comme éléments favorisant l'implantation du renard roux dans la toundra : 1) le réchauffement des températures estivales et l'augmentation de la productivité écosystémique, 2) le réchauffement des températures hivernales et l'allègement du fardeau énergétique par la réduction du stress thermique, et 3) l'implantation des occientaux dans l'Arctique entraînant une augmentation des subsides de nourriture (i.e., détritux). Nous avons utilisé une approche d'analyse basée sur la théorie de l'information, en comparant la performance de modèles statistiques pour identifier les facteurs les plus importants pour décrire les tendances dans la proportion de renards roux (par rapport au renard arctique) dans les récoltes de fourrures à de multiples postes de traite. Les températures estivales et hivernales n'étaient pas utiles pour décrire les tendances au niveau de la proportion de renards roux dans les récoltes de fourrures, car les tendances climatiques étaient faibles et tendaient au refroidissement (été) ou

étaient absentes et remplacées par de fortes fluctuations (hiver) durant la phase d'expansion du renard roux. La variable la plus importante pour décrire les tendances dans la proportion de renards roux dans les récoltes de fourrures (retenue dans les modèles de 12 des 14 sites étudiés) était la présence humaine, telle que représentée par le nombre de communauté-années comptées autour des sites. L'expansion du renard roux s'est déroulée principalement durant la première moitié du vingtième siècle et n'est pas associée au réchauffement climatique soutenu qu'a connu l'Arctique au cours des quatre dernières décennies. Les changements de répartition des espèces sont considérés comme une réponse universelle de ces dernières aux changements climatiques, mais nos résultats démontrent qu'il est important de tester le lien entre le climat et les changements observés à grande échelle au niveau de la faune et la flore. Nous proposons un nouveau mécanisme comme étant la cause de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien : les subsides de nourriture créés par l'implantation des occidentaux dans la toundra.

MOTS-CLÉS : Renard roux, *Vulpes vulpes*, réchauffement climatique, subsides de nourriture, Arctique, Canada

Ce premier article, intitulé « *Food subsidies rather than climate warming may explain the twentieth century red fox expansion into the Canadian Arctic* », fut corédigé par moi-même ainsi que par Nicolas Lecomte et Dominique Berteaux. Il est présentement en préparation pour soumission à la revue *Global Change Biology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la recherche de littérature, la recherche et la collecte de données (incluant la coordination d'employés), la conception et l'exécution des analyses statistiques, et la rédaction de l'article. Nicolas Lecomte, second auteur, a aidé à l'analyse des données (interpolation des données climatiques par Kriging) et à la révision de l'article. Dominique Berteaux, troisième auteur, a fourni l'idée originale et contribué à la révision de l'article.

1.2 Food subsidies rather than climate warming may explain the twentieth century red fox expansion into the Canadian Arctic

1.2.1 Abstract

During the first part of the 20th century, the red fox (*Vulpes vulpes*) expanded its distribution range over thousands of kilometers of arctic tundra. The expansion has been associated with 20th century warming climate trends, but little research has been done to identify the cause of this spectacular range shift. Studying the effect of climate on predator populations is useful to determine whether it can cause major biological changes reaching the top of the food chain. We scrutinised historical fur harvest data from the Canadian Arctic to evaluate various potential causes behind the red fox expansion. We considered three competing processes which were not mutually exclusive and were based on food availability and energy requirements having favoured the implantation of the red fox in tundra habitats: 1) warming summers leading to increased ecosystem productivity, 2) warming winters alleviating thermal stress and thus energy requirements, and 3) the creation of focal points of human activity by non-natives leading to increased food subsidies (i.e., detritus) in the Arctic. We used an information-theoretic approach to compare the performance of various statistical models to indentify the most important factors describing temporal trends in the importance of red fox relative to arctic fox in commercial fur harvests at multiple trading posts. Both summer and winter climate variables performed poorly to describe trends in the proportion of red fox in fur harvests, as temperature trends were weak and were either cooling (summer) or fluctuating (winter) for most studied sites within the time frame of the red fox expansion. The most important factor in describing red fox fur harvest trends (retained in models for 12 of 14 studied sites) was human presence, as represented by the number of community-years counted around them. The red fox expansion, having occurred mostly during the first half of the 20th century, is not associated with the sustained warming trend observed in the Arctic over the last four decades. Changing species distributions are currently considered as universal effects of climate change, but our results show that it is important to test the links between climate and large scale changes in flora and fauna. We propose a new and simpler

mechanism as the cause of the red fox expansion in the Canadian Arctic: that of non-native implantation having increased food availability at multiple localities of the North.

KEYWORDS: Red fox, *Vulpes vulpes*, climate warming, food subsidies, Arctic, Canada

1.3 Introduction

We are undergoing a period of climatic change caused by anthropogenic activities. Greenhouse gases are largely responsible for these changes (Lashof and Ahuja, 1990). Such gases, like carbon dioxide, have continually increased to this day (Rahmstorf *et al.*, 2007). Past model predictions on climate warming are now confirmed by recent climate data (Rahmstorf *et al.*, 2007). Global surface temperatures have increased at a rate of 0.2 °C per decade during that last few decades, and the earth is now possibly less than 1 °C away from breaking record atmospheric temperatures for the last million years (Hansen *et al.*, 2006). Changes in the 20th century phenology and distribution range of a large number of plants and animals have been found to be consistent with expected outcomes under climate warming (e.g., Chen *et al.*, 2011; Lenoir *et al.*, 2008; Parmesan and Yohe, 2003). These numerous accounts of biological change suggest an ecosystem-wide impact of climate warming. Studying the effect of climate on predators is useful to determine whether this type of environmental change can cause trophic cascades reaching the top of the food chain.

During the first part of the 20th century, the red fox (*Vulpes vulpes*) expanded its range over considerable expanses of arctic tundra habitat in North America (Macpherson, 1964; Marsh, 1938) and Eurasia (Chirkova, 1968; Skrobov, 1960). It thus encroached on lands occupied by the arctic fox (*Vulpes lagopus*). These two predators have largely overlapping dietary niches (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Hersteinsson and Macdonald, 1982) and make use of the same dens for shelter (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Gallant *et al.*, 2012; Rodnikova *et al.*, 2011). They are direct competitors for food and shelter. Red foxes are larger and thus dominate altercations with arctic foxes, which can lead to death for the latter (Frafjord, Becker and Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann and Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). Through interference

competition, the smaller arctic fox can be excluded from entire areas where red foxes are present. This was shown in Scandinavia (Dalén, Elmhagen and Angerbjörn, 2004; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002) and on some Aleutian islands (Bailey *et al.*, 1992). Coexistence of the two species has been observed in the western Arctic in North America (Eberhardt, 1977; Gallant *et al.*, 2012) but the fate of the arctic fox, notably its distribution range, will probably depend on whether red fox presence increases in more regions of the Arctic (Angerbjörn *et al.*, 2013; Killengreen *et al.*, 2007).

This large-scale 20th century change in the red fox distribution range received surprisingly little attention in North America. One exception is the seminal article of Hersteinsson and Macdonald (1992), which implicated climate warming as its driving force. Despite the lack of information on the specific role potentially played by climate, scientific literature mentions red fox expansion in the Arctic as an example of the impact of climate change on tundra ecosystems (e.g., Angerbjörn *et al.*, 2013; Anisimov *et al.*, 2007; Parmesan and Yohe, 2003; Post *et al.*, 2009; Walther *et al.*, 2002). This example also permeated into the mainstream media (e.g., Anonymous, 2013; Davies, 2011). While range shifts are now viewed as a universal response of species to climate change, studies which test the link between these two aspects lag behind those describing past range changes and those making range projections based on climate trends. This is especially the case at the largest spatial and temporal scales. We studied the northward expansion of the red fox through historic fur harvest records in the context of the two major transformative forces that impacted Canada's Arctic in the 20th century: climate change influenced by anthropogenic aerosol emissions (Lashof and Ahuja, 1990; Rahmstorf *et al.*, 2007), and economic activity driven by the fur trading industry (Damas, 2002; Usher, 1973).

Hersteinsson and Macdonald (1992) postulated that the northern limit of red fox distribution in North America is defined by low ecosystem productivity. They also hypothesised that climate warming, namely warmer and longer summers, triggered a bottom-up increase in productivity which increased food availability and allowed red foxes to colonise the tundra. Contemporary climate-driven increases in productivity are particularly evident from marked vegetation changes in the warming Arctic (Anisimov *et al.*, 2007; Elmendorf *et al.*, 2012; Myers-Smith *et al.*, 2011; Schuur *et al.*, 2007). The notion that

ecosystem productivity may have constituted a barrier to the red fox but not to the ecologically similar arctic fox is supported by the larger body size of the red fox. A larger body size implies higher food requirements (Carbone, Teacher and Rowcliffe, 2007).

While arctic foxes are morphologically and physiologically adapted to cold temperatures (Prestrud, 1991; Scholander, 1950a, 1950b) and to travel in snow (Murray and Larivière, 2002), red foxes can endure very cold temperatures as well (Irving, Krog and Monson, 1955; Scholander, 1950a). Their winter fur is also longer and thicker in northern regions (Irving, Krog and Monson, 1955). The cold winter season is nonetheless a difficult period for endothermic animals like arctic and red foxes, which do not hibernate and do not migrate to warmer regions (Andriashek, Kiliaan and Taylor, 1985; Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Pamperin, Follmann and Person, 2008). The abiotic impact of cold temperatures on animals exacerbates energy requirements (Fuglei and Øritsland, 1999; Fuglestad *et al.*, 2006; Irving, Krog and Monson, 1955) at a time when important parts of the prey base for arctic predators are absent due to seasonal migration, or are less accessible due to snow accumulation (Halpin and Bissonette, 1988; Hansson and Henttonen, 1985; Jędrzejewski and Jędrzejewska, 1992). Foxes can thus be faced with considerable starvation periods during winter in the Arctic (Hiruki and Stirling, 1989; Macpherson, 1969; Prestrud and Nilssen, 1992), leading to a seasonally negative energy balance (see references in Prestrud, 1991). Winter conditions in the Arctic could have contributed to limit red fox distribution historically, given its higher energy burden. Bartoń and Zalewski (2007) found that winter severity (i.e., cold temperature, depth and duration of snow cover), were more important than summer temperature or primary productivity indicators in describing spatial variation of red fox density in its Eurasian range.

Gilg *et al.* (2012) noted that the impact of food subsidies created by human activities is often ignored and that it should be given proper consideration in studies on population dynamics of arctic vertebrates. During the 20th century, the appearance of sedentary sites in the Canadian Arctic led to the production of garbage dumps which contained discarded food and other organic waste (Gagnon, 1999; Qikiqtani Inuit Association, 2013). It is known that foxes exploit artificial food sources (e.g., detritus) created by human presence in the Arctic (Eberhardt, 1977; Garrott, Eberhardt and Hanson, 1983a; Kapel, 1999). Accounts of foxes

being attracted to human activities in the Arctic go back to explorers of the 19th century (Ross and Ross, 1835; Simmonds, 1860).

To study potential causes of the 20th century northward expansion of the red fox, we assessed three competing, but not mutually exclusive hypotheses based on energy requirements and ecosystem productivity restricting the northern limit of red fox distribution. We determined whether one of them was better supported by our analyses. Our first research hypothesis was that warming summer temperatures enabled the red fox to expand their range on the arctic tundra. This hypothesis is ultimately rooted in mechanisms linking summer climate to ecosystem productivity to red fox distribution and density. We made three predictions to test this hypothesis: 1a) The northern expansion of the red fox occurred during periods characterised by warming summer temperatures, 1b) Summer temperature is the most important of studied factors for describing temporal trends in the proportion of red fox in fur harvests, and 1c) Sites with the largest increase in the proportion of red fox in fur harvests correspond to those where summer temperature warming was the most intense. Our second research hypothesis was that warming winter temperatures enabled the red fox to expand its distribution on the arctic tundra. The underlying mechanism behind this hypothesis is that warming winters alleviate thermal stress, thus reducing the energy burden of red foxes and the quantity of food it requires during this limiting season. We verified three predictions to test this abiotic stress hypothesis: 2a) The northward expansion of the red fox occurred during warming winter temperatures, 2b) Winter temperature is the most important of studied factors for describing temporal trends in the proportion of red fox in fur harvests, and 2c) Sites with the largest increase in the proportion of red fox in fur harvests correspond to those where winter temperature warming was most intense.

We also considered human activities in the Arctic as a potential cause of the red fox range expansion. The third research hypothesis we tested was that the creation of focal points of human activity linked to geographic, demographic, and economic expansion by non-natives enabled the red fox to expand in the Canadian Arctic. The underlying mechanism behind this hypothesis is the production of detritus by human activity, which constitute food subsidies that can be consumed by predators. We verified three predictions to test this hypothesis: 3a) The implantation of non-natives in the Arctic preceded the expansion of the

red fox into new regions of the tundra, 3b) Human presence is the most important of studied factors for describing temporal trends in the proportion of red fox in fur harvests, and 3c) Sites with the largest increase in the proportion of red fox in fur harvests correspond to those where human activity has been more intense.

1.4 Methods

1.4.1 Fur harvest data

We collected red and arctic fox fur harvest data by consulting the Hudson's Bay Company Archives in Winnipeg, Manitoba, which hosts journals and ledgers for the Company's northern Canadian fur trading posts. We targeted 14 of these posts which operated continuously from 1926 to 1950, therefore covering the period when red fox expanded over thousands of kilometers in the Canadian arctic archipelago (Macpherson, 1964) and on the mainland to the west of the Hudson Bay (Marsh, 1938). We strived to cover as much of the Canadian North as possible in our selection of sites among the posts active during that time period (Fig. 1.1). We also considered state-wide fox fur harvests for the Northwest Territories (including present-day Nunavut), and inflation-adjusted market fur prices compiled by Novak *et al.* (1987). We used these coarser data to help put fox fur harvest trends in the context of important historical events relevant to the fur trade industry, for example, the stock market crash of 1929 (White, 1990), which initiated the decline of the industry (Fig. 1.2).

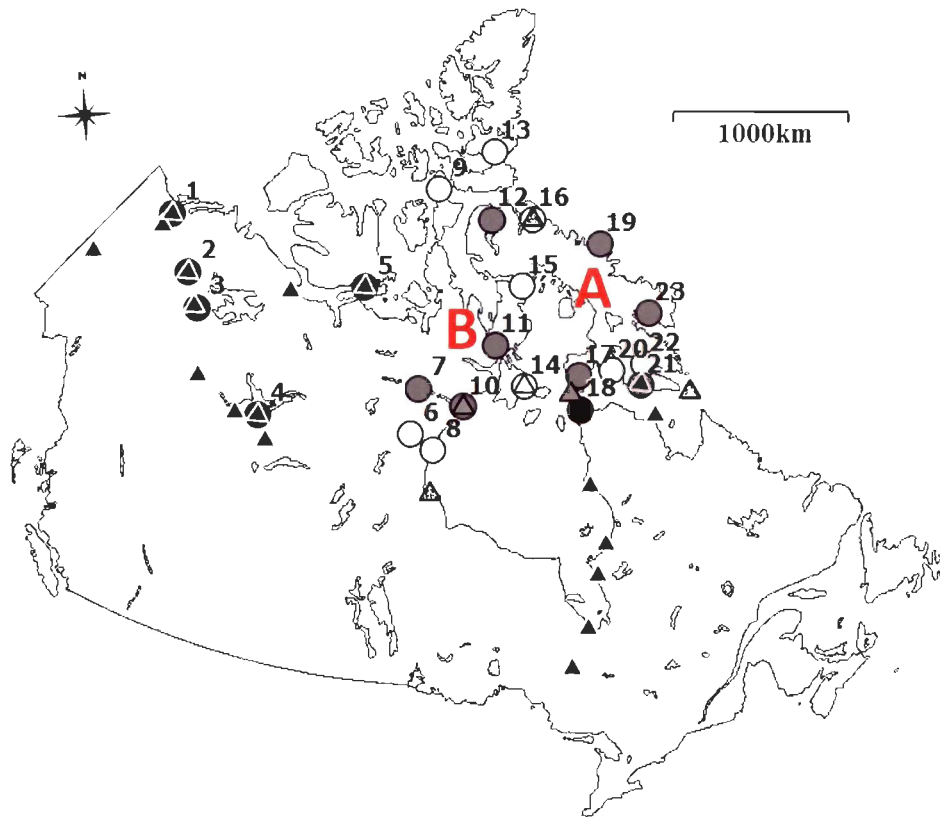


Figure 1.1 Geographical origin of data from northern Canada used in this study. Circles indicate sites with fox-related data (first detections and fur harvest time series) and white triangles indicate climate data from weather stations. White shapes indicate sites used in the study of red fox expansion chronologies, black shapes indicate sites with time series analysed in generalised linear models and generalized additive models, and grey shapes indicate sites used in both approaches. Sites with fox data, labelled by numbers, are: Aklavik (1), Fort Good Hope (2), Fort Norman (3), Fort Resolution (4), Cambridge Bay (5), Padley (6), Baker Lake (7), Eskimo Point (8), Resolute Bay (9), Chesterfield Inlet (10), Repulse Bay (11), Arctic Bay (12), Grise Fiord (13), Coral Harbour (14), Igloodik (15), Pond Inlet (16), Cape Dorset (17), Wolstenholme (18), Clyde (19), Amadjuak (20), Lake Harbour (21), Frobisher Bay (22), and Panguitung (23). Letters represent two regions where red fox expanded its distribution range from the 1920s to the 1960s: a) Baffin Island, and b) continental Nunavut.

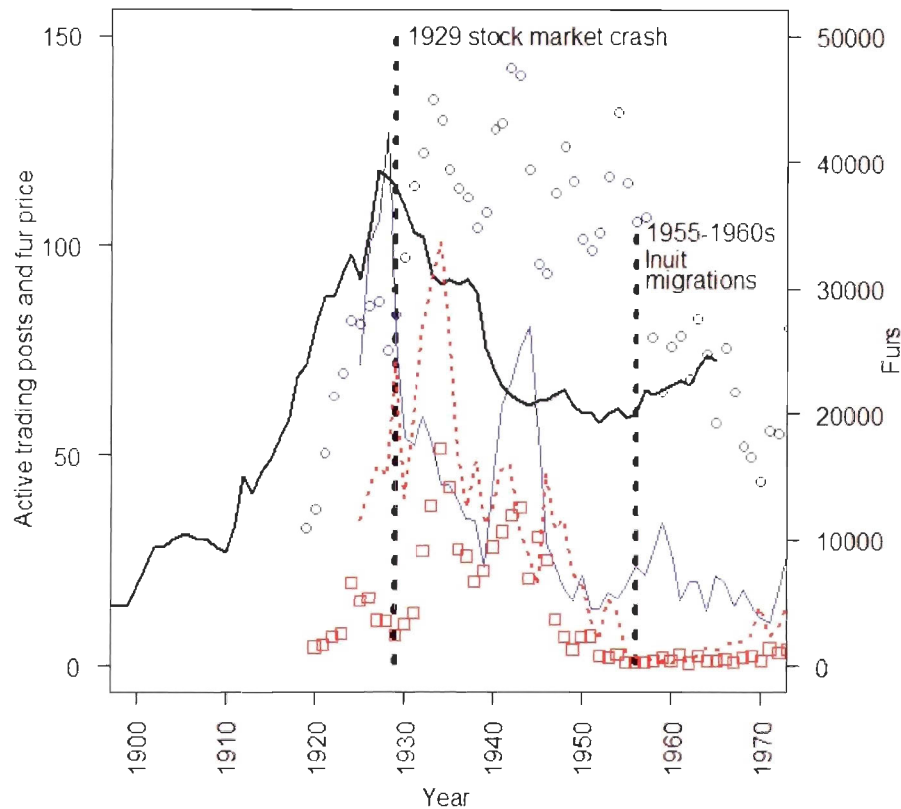


Figure 1.2 Temporal trends of the fur trade industry in the Northwest Territories (including present-day Nunavut) from 1900 to 1970. The black line shows the number of active company-owned trading posts (adapted from Usher, 1973). The full blue line and the dotted red line show arctic and red fox average fur prices (from Novak *et al.*, 1987) respectively, which were inflation-corrected based on the Canadian Consumer Price Index K8-18 series with 1971 as the reference year (Holmes, 1983). Blue circles represent arctic fox fur harvests (four-year moving average) and red squares represent red fox fur harvests, both of them showing total figures for the Northwest Territories and present-day Nunavut, as compiled by Novak *et al.* (1987). Thick vertical hatched lines mark historical events affecting the fur trade industry in the Arctic: the stock market crash of 1929 (White, 1990), and the considerable Inuit migrations that started in the latter half of the 1950s and culminated in the 1960s (see text in Discussion). Arctic fox and red fox fur harvests mostly come from the tundra and taiga habitats, respectively.

1.4.2 Climate data

We used July and February mean monthly temperature to represent summer and winter climate trends, and also considered total February snow accumulation because of snow depth's negative impact on prey accessibility to predators (Halpin and Bissonette, 1988; Hansson and Henttonen, 1985; Jędrzejewski and Jędrzejewska, 1992). Vascular plant growth is correlated with summer temperatures in the Arctic (Buchwal *et al.*, 2013; Jonasson *et al.*, 1999), and July is the warmest month (Rigor, Colony and Martin, 2000; Woo and Ohmura, 1997). February is the coldest month at higher latitudes in North America (Laidler *et al.*, 2009; Wendler and Eaton, 1990; Woo and Ohmura, 1997). We searched Environment Canada's climate database for weather stations having the most complete records from 1926 to 1950 in northern Canada. We identified 22 and 23 weather stations for July and February that had near-complete climate records. In Appendix A, we describe procedures used to impute missing values in climate time series and to spatially interpolate climate values for fur trading posts that did not have local weather stations.

1.4.3 Human presence data

Statistics Canada (formerly, the Dominion Bureau of Statistics) did not keep records of population size for the various small communities such as those found in northern Canada during the early 20th century. We thus relied on foundation dates of all sedentary sites in northern Canada up until 1950 to build variables representing human presence on the tundra. We used the cumulative number of human settlements founded inside a radius of 100 km around each studied fur trading post. We considered this to be the maximum radius we could integrate while minimising overlap between sites. The variable was additive, with the count being added yearly, such that the score over time indicated the total number of community-years within the radius. We also considered counting key facilities present in settlements to integrate community size (i.e., fur trading posts, religious missions, Royal Canadian Mounted Police posts, post offices, weather stations, and radar stations), but only kept the best performing version of the variable in analyses.

The data come from the settlement foundation years compiled in the Northern Settlements Map of the fourth edition of the National Atlas of Canada (Fremlin, 1974). We used communities initially founded as fur trading posts as a way to validate founding dates compiled in the map, comparing them to foundation dates found in the metadata of the holdings of the Hudson's Bay Company Archives for the various sites. We only detected a few one-year discrepancies and considered the archives as the original source in such cases, but this confirmed the Northern Settlements Map dates to be reliable. We further explain the effects of non-native implantation in northern localities on human activities in Appendix B.

1.4.4 Statistical analyses

We analysed the northward expansion of the red fox using two approaches. We first studied the chronology of the first detections of red fox in various localities of present-day Nunavut. We put the red fox expansion in context with climate trends of that period, as well as with the chronology of non-native implantation, to determine if the red fox expansion occurred during climate warming (predictions 1a and 2a), and if it occurred after an expansion of non-native presence in the area (prediction 3a). Secondly, we built generalized linear models to analyse fox fur harvests at fur trading posts to determine which of the proposed mechanisms (climate, predictions 1b and 2b, or human presence, prediction 3b), better explained temporal trends in the representation of red fox in fur harvests from 1926 to 1950. We also modelled the rate of change over time for variables at each site to determine if sites with the largest increase in red fox in fox fur harvests were those with the most intense warming (predictions 1c and 2c) or those with more human activity (prediction 3c). Unless otherwise stated, all analyses were done in R version 2.15.2 (R Development Core Team, 2012).

Red fox expansion chronologies

We scrutinised literature and fur harvest records from various fur trading posts in the eastern Canadian Arctic, where large-scale red fox expansion occurred during our study period, to identify years of first detection of the species in various localities. Our detailed revisions of past accounts (i.e., Macpherson, 1964; Marsh, 1938) are presented in Appendix C. The implication of our revisions is that the red fox northward expansion happened simultaneously

in two regions of the eastern Arctic: Baffin Island (and nearby islands) starting from Ungava in northern Quebec where red fox has a more historic presence (Anonymous, 1913; Gordon, 1887), and in the continental part of present-day Nunavut, west of the Hudson Bay, starting from the tree line northwest of Churchill, Manitoba (Fig. 1.1). This constituted a situation similar to a replication of treatment (i.e., same hypotheses, same study system) and offered the opportunity to replicate our test, whereas most climate change biology studies offer opportunities for quasi-replication (i.e., same hypotheses, different study systems). Consequently, comparing aspects of these two simultaneous expansions to identify potential similarities can help us reinforce our conclusion as to which of the proposed processes (i.e., climate warming or human development) is more probable as the cause of these distribution changes.

To determine whether the expansions occurred during a period of climate warming, we contextualised the two chronologies of red fox expansion with climate temporal trends by plotting summer (i.e., July) and winter (i.e., February) temperatures from the three weather stations having the most complete data for the study period in each region. These stations were Resolution Island, Pond Inlet, and Nottingham Island for the Baffin Island region, and Churchill, Chesterfield Inlet, and Coral Harbour for the continental Nunavut region. We applied linear regressions, thus using first, second, or third order polynomial equations to describe monthly mean temperature trends. Similarly, we contextualised the two red fox expansions with the implantation of non-natives by plotting dates of foundation of anthropogenic sites according to latitude based on the Northern Settlements Map of the fourth edition of the National Atlas of Canada (Fremlin, 1974). We verified the validity of our chronologies for the red fox expansions by applying Spearman's rank-order correlations on the time span (years) between the foundation of anthropogenic sites and their respective first red fox detection, as a function of the latitude of the sites. Finding a positive correlation would imply that the implantation of non-natives not only occurred prior to the red fox expansions, but that it also progressed faster than the red fox expansions. It would also imply that dates of first red fox detection at the various localities reflect red fox arrivals and are not an artifact of non-natives' own arrivals to these localities.

Regression models

Fur harvests in the North during our study period were increasingly concentrated at a diminishing number of fur trading posts due to the decline of the fur industry following the stock market crash of 1929 (Fig. 1.2). Consequently, fur harvests at individual trading posts cannot reliably reflect population trends for our study period. Thus, we did not study red fox fur harvest numbers directly but rather the relative importance of red fox in the harvests relative to arctic fox. We used generalised linear models to describe temporal trends in the proportion of red fox furs in yearly fox fur harvests from 1926 to 1950 at studied sites. The dependent variable was binary, for which we coded each arctic fox fur as “0” and each red fox fur as “1”, akin to a Bernoulli trial. The data consisted of time series that were temporally autocorrelated because samples were repetitively drawn from the same populations (fur harvests) and site-specific entities (counts of human settlements, weather station data) over time. We therefore used the beta-binomial distribution model (Griffiths, 1973) to conduct logistic regressions, to account for over-dispersion in the datasets, and conducted the analyses using the “aod” R package (Lesnoff and Lancelot, 2012). The studied sites exhibited considerable variability in the shape and steepness of trends in the time series and thus, we analysed the time series at each site separately because our main goal was to identify what was driving temporal trends rather than modelling geographical differences. We describe procedures used to screen the time series we analysed in Appendix D. For each site, we built a regression model, which included one or more of the four predictors (i.e., July mean temperature, February mean temperature, February snow precipitation, and number of human settlement-years). To decide which predictors explained enough of the variability in fox harvests to be included in final models, we compared outcomes of regression analyses involving different combinations of the four predictors. We used the version of the Akaike Information Criterion correcting for small sample size (AIC_c) to make the comparisons of model performances for each site separately (Anderson and Burnham, 2002; Burnham and Anderson, 2002). The final model for each site was obtained by first including the predictor that explained the most variability in the dependent variable, and the next best predictors were added one by one and retained if they improved the AIC_c score.

We used univariate generalised additive models (GAMs) to describe site-wise differences in the rate of change in the proportion of red fox furs in harvests, where analysed data are rates of change (i.e., linear slopes) for the dependent variable and the 4 predictor variables (July and February mean temperatures (°C), number of human settlement-years reached up to 1950 within a radius of 100 km around sites, and February snow accumulation (cm)). We used 11 sites for this analysis, excluding Aklavik, Fort Resolution and Fort Good Hope, as they each stood out as a clear outlier in relation to one or more of the four predictor variables. We used the “mgcv” R package (Wood, 2001) to conduct additive nonparametric regression models with the family distribution set to “quasi”, with an identity link function and constant variance. We used restricted maximum likelihood (REML) as the smoothing parameter estimation method (McCullagh and Nelder, 1989). We estimated parameters for each predictor variable in the models with a smoothing spline using the “gam” function of mgcv package (Wood, 2001).

For our study context, concerning the Arctic during the first half of the 20th century, we considered red fox as a bycatch in an industry focused on the arctic fox. Application of correction schemes based on relative fur prices of the two species (e.g., Hersteinsson and Macdonald, 1992) did not seem justified. We used the unaltered historical fur harvest figures in our analyses. We justify our analytical approach relative to fur price and trapping effort in Appendix E.

1.5 Results

The northern expansion of the red fox in the Canadian Arctic did not occur during a period of warming air temperatures. Mean July temperature showed non-significant negative trends (cooling) during most of the expansion period (1926-1960) for both Baffin Island (Fig. 1.3a) and continental Nunavut (Fig. 1.3b) regions. Mean February temperature were variable and showed only negligible non-significant positive trends during that period for both Baffin Island (Fig. 1.4a) and continental Nunavut (Fig. 1.4b) regions.

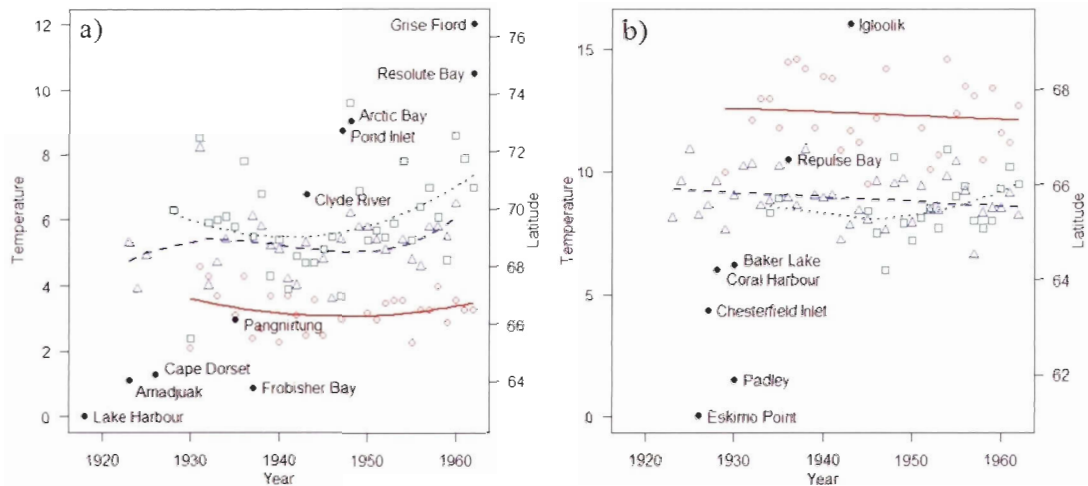


Figure 1.3 Chronologies of the northward expansion of the red fox, with year of first reported detection in different human settlements plotted according to latitude, from Lake Harbour to Grise Fiord for Baffin Island and its region, and from Eskimo Point to Igloolik for continental Nunavut west of Hudson Bay. Mean July temperatures (symbols) and associated linear model polynomial regressions (lines) are shown for three climate stations for each region, for the Baffin Island region a): Nottingham Island (squares and dotted line, $y = 6.21 - 0.76\text{year} + 4.37\text{year}^2$, $F_{2,31} = 2.32$, $P = 0.12$, adjusted $R^2 = 0.07$), Pond Inlet (triangles and hatched line, $y = 5.19 + 2.39\text{year} - 0.25\text{year}^2 + 2.49\text{year}^3$, $F_{3,25} = 0.95$, $P = 0.43$, adjusted $R^2 = -0.01$), Resolution Island (circles and continuous line, $y = 3.48 - 2.28\text{year} + 1.92\text{year}^2$, $F_{2,26} = 0.86$, $P = 0.44$, adjusted $R^2 = -0.01$), and for the continental Nunavut region b): Coral Harbour (squares and dotted line, $y = 8.95 - 3.75\text{year} + 4.83\text{year}^2$, $F_{2,17} = 1.39$, $P = 0.28$, adjusted $R^2 = 0.04$), Chesterfield Inlet (triangles and hatched line, $y = 44.40 - 0.02\text{year}$, $F_{1,38} = 1.91$, $P = 0.18$, adjusted $R^2 = 0.05$), Churchill (circles and continuous line, $y = 12.44 - 1.31\text{year}$, $F_{1,27} = 0.28$, $P = 0.60$, adjusted $R^2 = -0.03$).

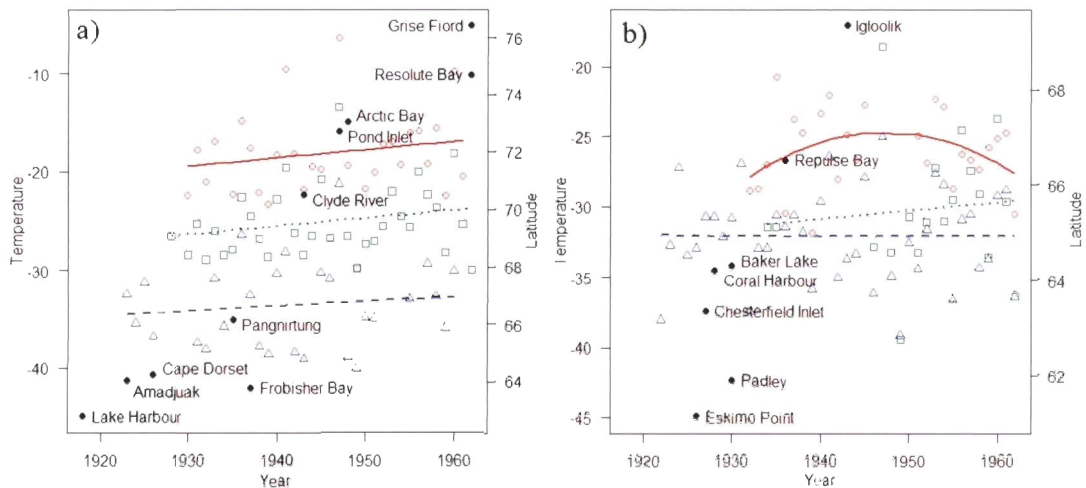


Figure 1.4 Chronologies of the northward expansion of the red fox, with year of first reported detection in different human settlements plotted according to latitude, from Lake Harbour to Grise Fiord for Baffin Island and its region, and from Eskimo Point to Igloolik for continental Nunavut west of Hudson Bay. Mean February temperatures (symbols) and associated linear model polynomial regressions (lines) are shown for three climate stations for each region, for the Baffin Island region a): Nottingham Island (squares and dotted line, $y = -184.44 + 0.08\text{year}$, $F_{1,32} = 1.71$, $P = 0.20$, adjusted $R^2 = 0.02$), Pond Inlet (triangles and hatched line, $y = -133.90 + 0.05\text{year}$, $F_{1,26} = 0.42$, $P = 0.52$, adjusted $R^2 = -0.02$), Resolution Island (circles and continuous line, $y = -184.14 + 0.09\text{year}$, $F_{1,27} = 1.13$, $P = 0.30$, adjusted $R^2 = 0.47E-02$), and for the continental Nunavut region b): Coral Harbour (squares and dotted line, $y = -141.70 + 0.06\text{year}$, $F_{1,17} = 0.16$, $P = 0.70$, adjusted $R^2 = -0.05$), Chesterfield Inlet (triangles and hatched line, $y = -29.49 - 0.13E-02\text{year}$, $F_{1,39} = 0.89E-03$, $P = 0.98$, adjusted $R^2 = -0.03$), Churchill (circles and continuous line, $y = -27.69 + 17.39\text{year} - 13.82\text{year}^2$, $F_{2,23} = 1.48$, $P = 0.25$, adjusted $R^2 = 0.04$).

The implantation of non-natives and associated societal changes (see Appendix B) in the Canadian Arctic occurred mostly between the 1910s and the 1930s (Fig. 1.5a), and predated red fox arrival by an average of 15.90 ± 3.02 ($n = 10$) years in the Baffin Island region and 9.86 ± 2.22 ($n = 7$) years in the continental Nunavut region (Fig. 1.5b). The chronologies of the northward expansion of the red fox show that it was occurring when non-native presence was still expanding with the foundation of new settlement sites (Fig. 1.5a). Time period between the year of foundation and year of first red fox detection at settlement sites tended to increase according to latitude, with an average increase of 2.55 ± 2.19 ($n = 7$) years per degree latitude for the Baffin Island region (excluding Resolute Bay and Grise Fiord, see Fig. 1.5b) and 1.92 ± 0.83 ($n = 6$) years per degree latitude for the continental Nunavut region (Fig. 1.5b). This indicated that the implantation of non-natives progressed northward at a faster pace than the red fox expansion. The dates of our two chronologies are thus valid because in addition to the years of first red fox detection showing a proper gradual northward progression for both regions (Fig. 1.5a), settlement sites existed for years (some over a decade) before trappers at these sites reported their first red fox (Fig. 1.5b).

Comparisons of generalised linear models using AICc to identify the best model for describing trends in the proportion of red fox in fox fur harvests in times series at 14 fur trading post sites showed that human presence (number of human settlement-years within 100 km) was most important and added first in most constructed models. The best generalised linear model retained for each of the 14 sites is shown in Table 1.1 in Appendix F. The human variable was retained in the best model for 12 sites and it was consistently positively correlated with the proportion of red fox in fox fur harvests (Fig. 1.6a). Aklavik and Cambridge Bay are exceptional cases for which the human variable was not retained and the proportion of red fox in fox fur harvests there did not increase but rather decline over time. According to Hudson's Bay Company documents, no red fox furs were traded at Pond Inlet prior to 1950, and thus it was not included in the 14 sites analysed. One or more of the climate variables, namely July mean temperature, February mean temperature, and February snow precipitation were retained in best models for seven sites and the directions of association were inconsistent, with negative correlations found in six cases and positive ones in two cases (Fig. 1.6b, c, d). Climate variables did not improve the performance of the models at seven sites, for which the best models included the human variable exclusively

(Fig. 1.6). Overall, climate variables performed weakly at most sites when compared against the human variable.

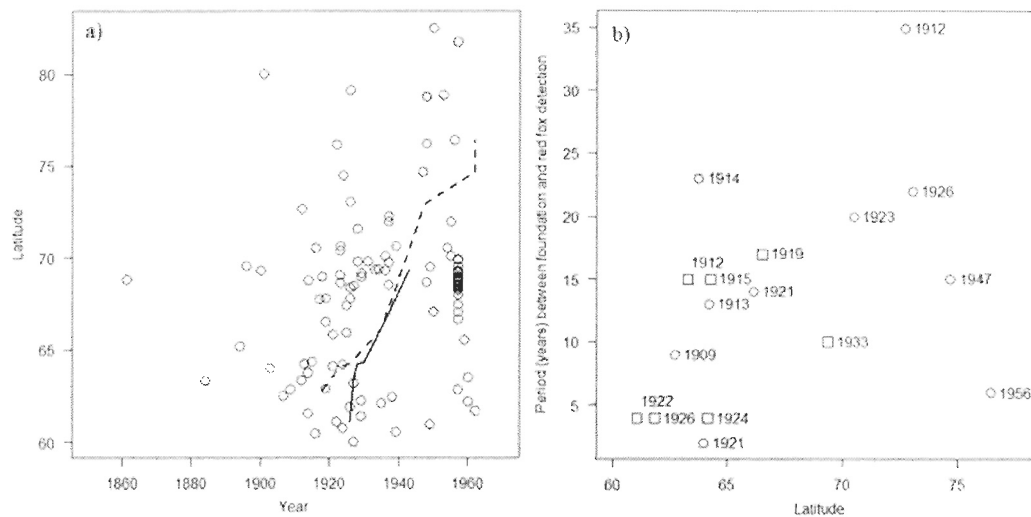


Figure 1.5 Scatter plot a) of human settlements in the Canadian arctic tundra according to latitude and year of foundation by non-natives, with accompanying chronologies of the years of first red fox detections at various sites (latitude) in Baffin Island and its region (hatched line) and continental Nunavut west of Hudson Bay (continuous line). Scatter plot b) showing period of time (years) between foundation year of communities and year of first red fox detection according to latitude for 17 human settlements located in Baffin Island and its region (circles) and continental Nunavut (squares). Year of the foundation is labelled for each site. Outlying values for Resolute Bay (1947) and Grise Fiord (1956) were excluded from analysis because they correspond to the recent foundation of communities by translocation of people from northern Quebec, not from existing communities living in the area. Spearman's rank order correlation for the Baffin Island region ($r_s = 0.55$, $P = 0.16$, $n = 8$) and continental Nunavut ($r_s = 0.60$, $P = 0.16$, $n = 7$) both indicate positive but moderate correlation between latitude and period between foundation and first detection of red fox.

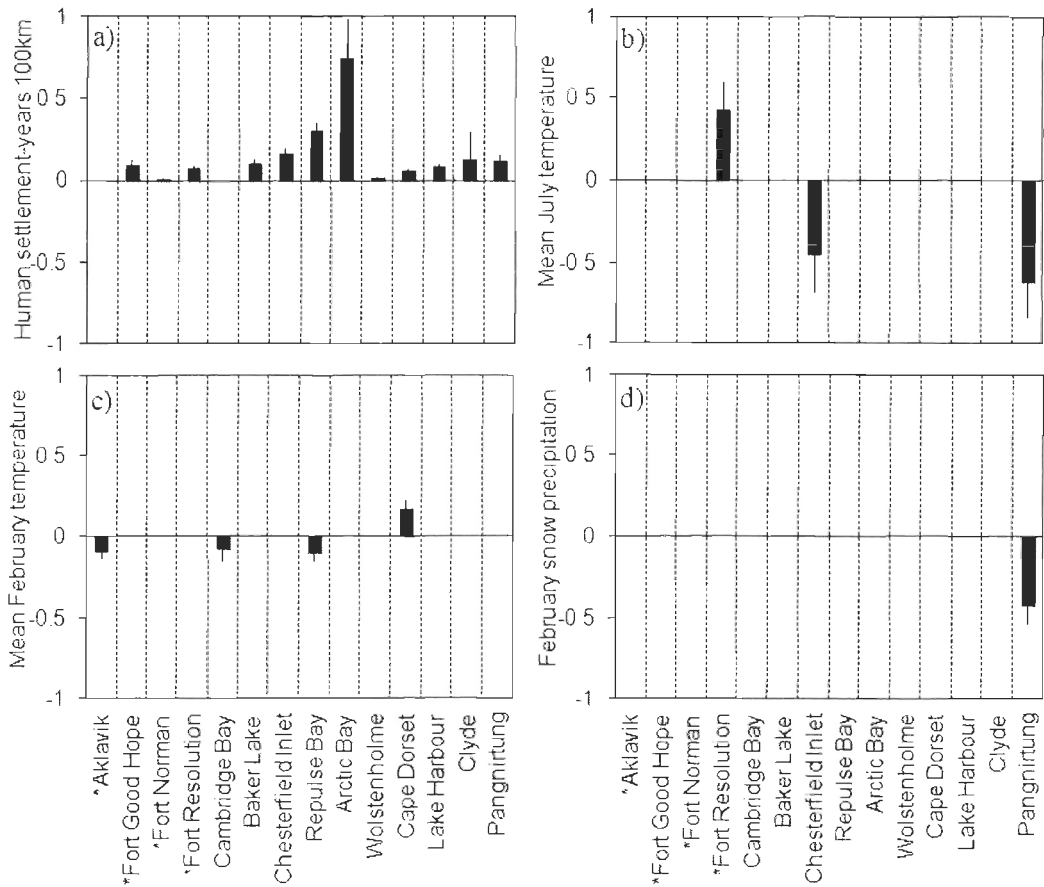


Figure 1.6 Summary of parameter estimates and their standard-errors for predictor variables retained in the best-performing generalised linear models (beta-binomial regression) obtained for 14 trading post sites across northern Canada, which describe trends in the proportion of red fox in fox fur harvest time series. Model selection was based on AIC_c score comparisons for each trading post site analysed separately. Sites (columns) are listed left-to-right according to diminishing longitude and asterisks indicate sites located south of the tree line. The four candidate variables for building models were a) the cumulative number of human settlements founded within 100 km, b) mean July temperature, c) mean February temperature, and d) February snow accumulation. Missing bars in the four panels show where variables for the different sites were not retained in the best models. Contrary to the other sites, Aklavik and Cambridge Bay have declining proportions of red fox in fur harvests over time.

In our modeling of the magnitude of temporal changes in red fox fur harvests at the different fur trading posts, change in mean July temperature performed best for explaining inter-site variability (Table 1.2). However, the fitted curve of the obtained model shows that red fox were expanding as summer temperatures were cooling, and that sites with the largest increase in relative abundance of red fox in fur harvests were those with little change in mean July temperatures (Fig. 1.7a). Sites with the largest increase in red fox also tended to have the smallest change in mean February temperature (Fig. 1.7b) but that trend was not statistically significant (Table 1.3). Sites with the largest increase in red fox had a non-significant association with more human activity (Table 1.4, Fig. 1.7c) and with decreases in February snow accumulation (Table 1.5, Fig. 1.7d).

Table 1.2

Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in mean July temperature (°C).

Parametric coefficients	Estimate	Standard error	t	P
Intercept	0.054	0.009	6.291	1.430E-04
smoothing terms (nonparametric coefficients)	Equivalent degree of freedom	Reference degree of freedom	F	P
Change in mean July temperature	1.000	1.000	9.420	0.013

Note: adjusted $R^2 = 0.457$, explained deviance = 51.1%, REML score = -27.03, Scale estimate = 8.007E-04.

Table 1.3

Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in mean February temperature (°C).

Parametric coefficients	Estimate	Standard error	t	P
Intercept	0.054	0.010	5.119	9.240E-04
smoothing terms (nonparametric coefficients)	Equivalent degree of freedom	Reference degree of freedom	F	P
Change in mean February temperature	2.047	2.526	0.961	0.438

Note: adjusted $R^2 = 0.180$, explained deviance = 34.8%, REML score = -24.37, Scale estimate = 1.209E-03.

Table 1.4

Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of the cumulative number of settlement-years within a 100-km radius.

Parametric coefficients	Estimate	Standard error	t	P
Intercept	0.054	0.011	5.037	7.020E-04
smoothing terms (nonparametric coefficients)	Equivalent degree of freedom	Reference degree of freedom	F	P
Human settlement-years 100km	1.000	1.000	2.812	0.128

Note: adjusted $R^2 = 0.153$, explained deviance = 23.8%, REML score = -25.03, Scale estimate = 1.249E-03.

Table 1.5

Additive nonparametric regression of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada as a function of change (linear slope) in February snow accumulation (cm).

Parametric coefficients	Estimate	Standard error	t	P
Intercept	0.054	0.010	5.487	4.070E-04
smoothing terms (nonparametric coefficients)	Equivalent degree of freedom	Reference degree of freedom	F	P
Change in February snow	1.131	1.249	3.517	0.086

Note: adjusted $R^2 = 0.286$, explained deviance = 36.7%, REML score = -25.73, Scale estimate = 1.053E-03.

The only predictions confirmed by our analyses were: 3a) Non-native implantation in the Arctic preceded the expansion of the red fox into new regions of the tundra (by 13.41 ± 2.08 years, $n = 17$), and 3b) Human presence was the most important factor describing temporal trends in the frequency of red fox in fox fur harvests (mean regression parameter estimates ranging between 0.01 and 0.74 for 12 out of 14 sites, Fig. 1.6a).

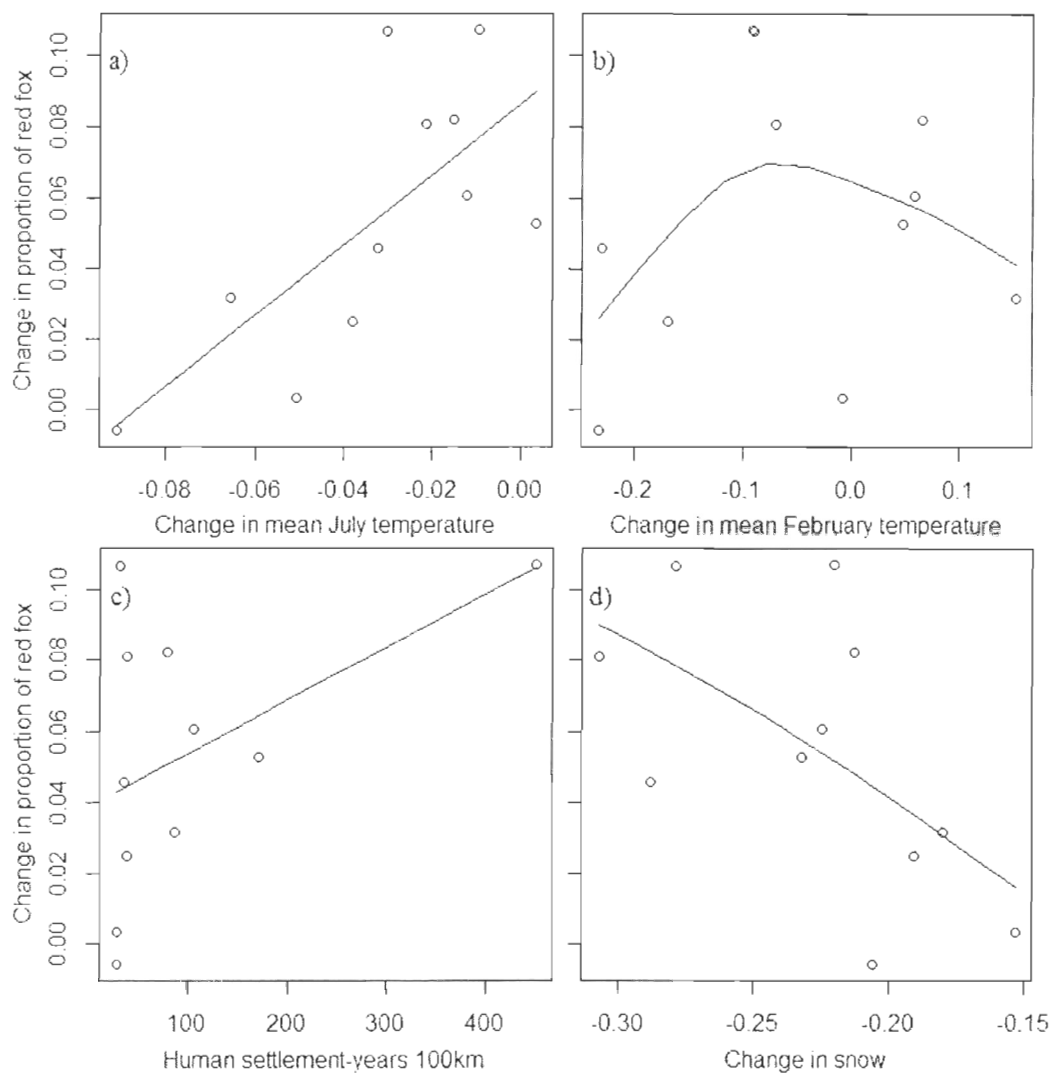


Figure 1.7 Fitted curves for univariate additive nonparametric regressions of change in the proportion of red fox in fox fur harvests between 1926 and 1950 at 11 fur trading posts in northern Canada, as a function of a) change in mean July temperature ($^{\circ}\text{C}$), b) change in mean February temperature, c) human settlement-years within a 100-km radius, and d) change in February snow accumulation (cm).

1.6 Discussion

1.6.1 Supporting a new probable cause for the red fox expansion in the Canadian Arctic

Our results did not support Hersteinsson and Macdonald's (1992) research hypothesis based on summer warming increasing ecosystemic productivity. There was no clear warming trend in summer temperatures for the time period and regions where red fox expanded (Figs. 1.3, 1.4, and 1.7a) and thus, mean July temperature performed poorly and inconsistently in regression models (Fig. 1.6). If there had been considerable warming during the northward expansion of the red fox in present-day Nunavut during the first part of the 20th century, the climate-productivity hypothesis could have remained unsupported. For example, in tundra habitats of northern Yukon, fox den surveys show no increase in red fox presence over the last 40 years (Gallant *et al.*, 2012) while this region has seen the most intense recent warming in North America (Hansen *et al.*, 2006). It is also not clear that foxes would have had a large numerical response to increased arvicoline production if it occurred, because there are specialist predators in arctic ecosystems, such as snowy owl (*Bubo scandiacus*) and least weasel (*Mustela nivalis*), which could potentially respond faster and consume the extra arvicoline production (Boxall and Lein, 1982; Feige *et al.*, 2012).

On Norway's Varanger peninsula, Killengreen *et al.* (2007) found that habitat productivity around dens without recent reproduction was higher than around those with recent reproduction by arctic fox. This spatial pattern was interpreted as supporting the hypothesis of Hersteinsson and Macdonald (1992), suggesting that arctic foxes were excluded from productive areas by the larger red fox as a result of a bottom-up trophic cascade driven by climate. Although they found differences in vegetation between sites, they could not determine differences in prey (i.e., herbivore) abundance, and no climate data were integrated in their analyses.

The concept that warming climate increases productivity in arctic ecosystems may not hold as an explanation for changes in some species. Research on the impact of recent climate warming on arctic ecosystems revealed that changes are complex and may not necessarily

lead to a bottom-up increase in productivity reaching some of the species in higher trophic levels. While there are clear signs that recent warming, with longer and warmer growing seasons, led to increases in primary productivity (Anisimov *et al.*, 2007; Elmendorf *et al.*, 2012; Myers-Smith *et al.*, 2011; Schuur *et al.*, 2007), primary consumers did not appear to respond with population increases, as the collapse of arvicoline abundance cycles were shown in some arctic regions (Ims, Henden and Killengreen, 2008; Schmidt *et al.*, 2012). This is potentially due to changing conditions during the critical winter season, such as unreliable snow cover (i.e., shorter winters) and increasing frequency of winter thaw-freeze events, which deteriorates snow cover can hinder access to plants through ice formation, thus impacting arvicoline survival (Aars and Ims, 2002; Korslund and Steen, 2006). These animals constitute the basis of the food chain in many arctic regions and foxes rely heavily on them (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Hersteinsson and Macdonald, 1982). Additionally, sea ice conditions in the Arctic are deteriorating (e.g., Barber *et al.*, 2009) and ice breakup is occurring earlier (Stirling, Lunn and Iacozza, 1999) with the advancement of spring (Høye *et al.*, 2007). This negatively affects survival of juvenile seals, which rely on sea ice and snow for shelter (Smith and Harwood, 2001; Stirling and Smith, 2004), as well as polar bears (*Ursus maritimus*), which face shorter time periods for accessing seals on seasonal ice. There are signs of stress in polar bear populations that have been associated with changing ice conditions (Regehr, Armstrup and Stirling, 2006; Stirling, Lunn and Iacozza, 1999). In coastal areas, seal carcasses left on the ice by hunting polar bears constitute an important alternative food source for foxes in winter (Roth, 2002, 2003). These examples show how complex and varied effects of climate warming in the last few decades may not have favoured the predator guild in the Arctic.

Our results did not support our competing research hypothesis based on abiotic stress. We had proposed that abiotic stress caused by winter temperatures exacerbates energy needs for the larger red fox and that warming would favour red fox implantation in the Arctic by alleviating this burden. We did not find evidence that winter temperatures, through this proposed mechanism, played any considerable role. We did not find important and consistent correlations with winter temperatures (Fig. 1.6c). In several regions, there was a weak cooling trend in winter temperatures but red foxes nonetheless increased in importance in the fur harvests (Fig. 1.7b). Archaeological evidence suggests that red foxes were present in the

western Canadian Arctic (Nagy, 1988) during the cooler periods of the past few centuries (Free and Robock, 1999; Mann, Bradley and Hughes, 1999; Mann, 2002). During the 19th century, which had much cooler temperatures for the northern hemisphere (Mann, Bradley and Hughes, 1999; Mann, 2002) and the Arctic (Fischer *et al.*, 1998) compared with the 20th century, it is clear that red foxes were present in tundra habitats along the continental coast of the western Canadian Arctic (Hooper, 1853; Ross, 1861) and the Ungava peninsula in northern Quebec (Anonymous, 1913; Gordon, 1887), even throughout the winter (Gordon, 1887; Mair and MacFarlane, 1908). These observations suggest that cold temperatures did not constitute a direct barrier to red fox. While winter thermal stress surely affects the energy budget of endotherms in the Arctic, factors affecting food abundance for these predators on the tundra may represent a more direct and influential mechanism by which conditions improved to favor implantation of the species.

The only research hypothesis supported by our results was the third one, implicating food subsidies created by human presence as the cause for the 20th century expansion of the red fox in the Canadian Arctic. We showed that economic expansion by non-natives preceded the red fox expansion (Fig. 1.5), and that positive correlations with human presence were dominant and consistent throughout northern Canada (Fig. 1.6a). Our results are in agreement with studies done in Fennoscandia, where human activity was also identified as a factor favouring red fox survival and implantation in northernmost regions (Elmhagen and Rushton, 2007; Killengreen *et al.*, 2011; Selås and Vik, 2007; Selås, Johnsen and Eide, 2010). Semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus*) herds grew larger in Fennoscandia due to human effort (e.g., Forbes *et al.*, 2009; Moen and Danell, 2003), and it has been demonstrated that reindeer carcasses constitute a critical part of red fox diet during the difficult winter season, or during years of low arvicoline density (Killengreen *et al.*, 2011). A negative association between presence of human infrastructure and arctic fox den usage was also found in Norway, where red fox are benefitting from food sources produced by human activities (i.e., garbage, road kills) (Selås, Johnsen and Eide, 2010).

Overall, while it is clear that recent climate trends are impacting flora and fauna in arctic ecosystems in considerable ways (Anisimov *et al.*, 2007; Post *et al.*, 2009; Schmidt *et al.*, 2012), there is currently no clear evidence that climate was the cause of early 20th century

expansion of the red fox in the Canadian Arctic, as was once proposed by Hersteinsson and Macdonald (1992). In the following paragraphs, we address evidence and arguments from their work, as well as historical aspects of the fur industry and climate in the Arctic, to explain why we come to such different conclusions and why we support our findings.

1.6.2 Scrutinising past support for the climate hypothesis

Hersteinsson and Macdonald (1992) presented the chronology of the red fox expansion on Baffin Island in a context of warming summer temperatures, but the climate data used came from a weather station situated in the vicinity of Toronto, thus in a temperate region of southern Canada. It was assumed that this trend would occur and even be amplified in the North (Hersteinsson and Macdonald 1992) based on the arctic amplification phenomenon (Chylek *et al.*, 2009; Serreze and Barry, 2011). Our contextualised chronologies of the red fox expansions on Baffin Island and the continental part of Nunavut showed that the expansion occurred when there were actually non-significant cooling trends in summer temperatures (mostly during 1930-1950) and non-significant warming trends in winter temperatures, as can be seen in data from weather stations located in those regions (Figs. 1.3, 1.4). Our modeling of the rate of change in the proportion of red fox in fox fur harvests at various sites across northern Canada also confirmed that they increased in importance even at sites with cooling summer and winter temperatures (Fig. 1.7a, b). Not only do climate variables poorly describe temporal trends in the relative importance for red fox in fur harvests (Fig. 1.6), but closer scrutiny revealed that climate trends during the expansion were generally modest and in the wrong direction with regard to what is implied by the summer climate-productivity hypothesis of Hersteinsson and Macdonald (1992).

Seasonal and regional climate trends do not necessarily mirror those of the hemisphere as a whole (Mann *et al.*, 2003) and the eastern Canadian Arctic during the 20th century, where the red fox expanded, was seen as a case in point (Maxwell, 1987). Data from weather stations show that while the climate was warming in the Arctic from the 1920s to the 1940s (Chylek *et al.*, 2009, 2011; Serreze and Barry, 2011), summers on Baffin Island were mostly cooling throughout that same period (Bradley, 1973). By the time summer temperatures warmed up again on Baffin Island from 1943 to 1950 (Bradley, 1973), red foxes had already

reached the area around Clyde River on the island's northern shore (Macpherson, 1964; our Fig. 1.3a). From then, until the 1960s, summers would once more cool to reach a forty-year minimum (Bradley, 1973) while red foxes continued expanding beyond Baffin Island (Macpherson, 1964; our Fig. 1.3a). Mean winter temperatures during that time fluctuated with several downward trends (Bradley, 1973) that were not in synchrony with general annual trends in the Arctic (Chylek *et al.*, 2009, 2011; Serreze and Barry, 2011), with warm but snowy winters characterising the 1960s (Bradley, 1973). These climate trends from Baffin Island put the northward expansion of the red fox during a mostly cooling trend for summer temperatures and a fluctuating trend for winter temperatures, which led into a situation akin to glaciation in the 1960s, with expanding permanent snow banks and glaciers, as well as growing perennial ice in lakes, with some of them frozen over year-round (Bradley and Miller, 1972). In fact, results of regressions by Hersteinsson and Macdonald (1992) that specifically analysed the temporal aspect of trends in fur harvests for the period 1931-1981 did not show any significant correlation with climate variables and this part of their analyses agrees with our findings. We further discuss our results with regard to longer term climate trends in Appendix G.

While Hersteinsson and Macdonald (1992) did not find statistically significant correlations in the climate and fox harvest time series they analysed for 1931-1981, they nonetheless noted that the arctic/red fox ratio varied substantially over time. They noted that perturbations in the red/arctic fox fur price ratio in the late 1950s to early 1960s (Fig. 1.2) at a time of low climatic variability could have caused the non significant results. Their argument is supported by the findings that arctic/red fox fur price ratios and the proportion of arctic fox in harvests correlated strongly in most Canadian provinces (Table 2 in Hersteinsson and Macdonald, 1992). This may hold true for part of the data they analysed, given that they included sites located well over 500 km south of the tree line in their analyses (Fig. 4 in Hersteinsson and Macdonald, 1992). However, the Arctic is the region of interest concerning the red fox expansion, and we have shown that the fur harvest dynamic there is more complex and does not follow market prices for several decades, contrary to southern regions (Fig. 1.2 and Appendix E).

Moreover, the strong correlations found in most Canadian provinces between the declining proportion of arctic fox in fox fur harvests and the plummeting prices may be little more than coincidental, with no causal link. Harvesting and trading for furs by non-natives in the Arctic goes back well into to the 19th century, either through expeditionary ships (Ross and Ross, 1835; Walker, 1900) or with Inuit traveling and trading with groups or with trading posts to the South (Anonymous, 1913; M'Clure, 1853; Ross and Ross, 1835). Formal implantation of non-natives in the Arctic with associated creation of fur trading posts mostly occurred in between 1910 and 1930 (Fig. 1.5a). While arctic foxes can disperse over long distances and be found in boreal forests (Wrigley and Hatch, 1976) or travel on sea ice and reach the Atlantic provinces (Northcott, 1975), their presence in such locations is sporadic (reviewed in Wrigley and Hatch, 1976), and highlighting changes there lends little support for Hersteinsson and Macdonald's (1992) climate hypothesis. Arctic fox furs traded in Canadian provinces could also have partially been an artifact of some trappers going north to harvest, or others going south to trade, and such phenomena would have gradually diminished as non-native presence increased in the Arctic (Fig. 1.5a), and also possibly as more non-resident white trappers left the arctic fur trade as a result of the decline of the industry (Ruttan, 2012). Fur price, given the dynamics of the northern fur trade (Fig. 1.2), does not satisfactorily explain why there would be considerable variation in the ratio of arctic/red fox fur harvests around the late 1950s to early 1960s period in the time series analysed by Hersteinsson and Macdonald (1992).

We propose an alternative cause for this variability in fox harvest ratios noticed by Hersteinsson and Macdonald (1992). The cause is probably the major shift in land use by humans that occurred in the Arctic in the late 1950s and into the 1960s, which follows two important historical events: the continued decline of the fox fur industry (Fig. 1.2), and probably more importantly, the displacements of part of the Inuit population from the interior of present day Nunavut (Fig. 1.2). From the mid-1950s to 1960, despite continuation of the policy of favouring dispersal of Inuit, recurrent hardships in various inland regions of continental Nunavut, whereas people had difficulty securing enough caribou (*Rangifer tarandus*) meat for subsistence and required aerial food drops, prompted displacements and aggregations of people in mostly coastal locations (e.g., Bathurst Inlet, Cambridge Bay, Eskimo Point, and Baker Lake) where corporate, government, and missionary services were

located (Damas, 2002). Other points of attraction for Inuit during that period were sites offering new and unparalleled prospects for wage employment, such as the nickel mine of Rankin Inlet which started extraction in 1955, and the numerous radar stations of the Distant Early Warning Line megaproject, which started construction in 1955 across the Canadian Arctic (Damas, 2002). Thus, before the change in policy favouring centralisation in the 1960s, displacements and aggregations on a considerable scale had already started in the mid-to-late 1950s and mostly involved voluntary migrations, but a few relocation projects were also instigated by the federal government in response to some of the famine events (e.g., Garry Lake, Ennadai Lake, and Henik Lake) (Damas, 2002). These important historical events were probably the cause of the severe region-wide drop in total arctic fox fur harvests that occurred at the same time (Fig. 1.2). Focusing analyses on arctic/red fox ratios would normally safeguard against such perturbations, but southern taiga sites included in analyses by Hersteinsson and Macdonald (1992) involved red fox furs from the taiga biome (local) and potentially some arctic fox furs from the Arctic (not local), such that these events in the Arctic would alter the ratios considerably by mostly affecting arctic fox in the traded furs at such sites. Interestingly, our time series focusing on the period of red fox expansion up to 1950 does not include these major historical events and we nonetheless found weak and inconsistent links with climate variables (Fig. 1.6).

Hersteinsson and Macdonald (1992) predicted that the eastern Arctic, where isotherms are well separated geographically (Fig. 3 in Hersteinsson and Macdonald, 1992), is where the largest expansion of red fox should occur (as was observed) because warming would lift-up the ecosystem productivity barrier over a large part of the territory with similar climate. Climate in the western Canadian Arctic varies steeply over a small geographical range from the British and Richardson mountains to the Beaufort Sea (Fig. 3 in Hersteinsson and Macdonald, 1992). We argue that the east-west comparison is invalid because red fox has a historical presence in the western mainland Arctic (Hooper, 1853; Nagy, 1988). Additionally, in the western part of the Canadian Arctic archipelago, isotherms are actually as geographically separated as those observed in the eastern Arctic (Fig. 3 in Hersteinsson and Macdonald, 1992) but the area implicates more barriers to reaching northernmost latitudes because islands are more dispersed and there are no land masses comparable to Baffin Island, with over 1 000 km of distance where year-round expansion could have occurred. Moreover,

non-native commercial presence (i.e., fur trading posts) at high latitudes in the western Arctic was not as widespread as in the East. There is a discrepancy when it comes to detection of red fox presence in the western Arctic at latitudes comparable to northern Baffin Island, Devon Island, and southern Ellesmere Island during the 20th century. Notwithstanding, the oldest report (two sightings) of red fox presence in the Canadian Arctic archipelago that we could find come from Mercy Bay on the northern coast of Banks Island (also named Baring Island) in 1851, in the western Arctic (Mair and MacFarlane, 1908). At the end of the 19th century and into the early 20th century, red foxes were reported to be common from Herschel Island to Cape Bathurst and on Baillie Island in the western Arctic (Mair and MacFarlane, 1908; Chitty, 1938), while first red fox detections at similar latitudes in the East (e.g., Clyde River, Pond Inlet, Arctic Bay) did not occur until the 1940s (Macpherson, 1964). Comparisons of the eastern and western Arctic regions are difficult to make because of the historical red fox presence in the West and the region-wise discrepancies in fur harvest data available for the 20th century.

Hersteinsson and Macdonald (1992) built additional regression models where they found considerable correlations between mean July temperature and the percentage of arctic fox furs in total fox fur harvests from 1931 to 1981 at 13 fur trading posts. In these spatial analyses which modeled cold *vs.* warm sites, some of them, which were not named, boasted percentages of arctic fox fur as low as 20 %, which indicates sites responsible for the significant correlation (Fig. 5 in Hersteinsson and Macdonald, 1992) are located far south of the tree line toward borders with British Columbia, Alberta, and Saskatchewan (Fig. 4 in Hersteinsson and Macdonald, 1992). Those spatial analyses are not valid for making inferences on the influence of temporal climatic trends on foxes as evidenced by fur harvests, because warm *vs.* cold sites are situated well within two different biomes. Warm sites of the forest will expectedly be associated with a predominance of red fox furs. It is also known that during the first half of the 20th century, some trappers in more southerly regions went north to get part of their catch (Butler, 1951), but the extent and effects of this phenomena on fox fur harvests of southern fur trading posts remain unclear.

1.6.3 Conclusion

Our study contributes significant evidence against a climate-based explanation for the 20th century expansion of the red fox in the Canadian Arctic and contributes considerable evidence supporting an alternative explanation involving a simpler construct: human presence and the creation of food subsidies on the tundra, which would have lifted the productivity barrier for red fox at multiple localities in the Arctic. This explanation upholds Hersteinsson and Macdonald's (1992) suggestion that ecosystem productivity defined the northern limit of the red fox's distribution range, and that the larger size of this species compared to the arctic fox means higher energy requirements for the former (Carbone, Teacher and Rowcliffe, 2007).

Our results highlight the importance of caution when using data originating from the fur industry in scientific studies, and also show the need for proper scrutiny with regard to historical events when using this type of data. Changes observed in individual species might not always implicate climatic factors as the driving force, even when the direction and general timing of those changes appear consistent with expected outcomes of a climate-related explanation (Parmesan and Yohe, 2003). Our study exemplifies why detailed research focusing on individual species are essential to strengthen our confidence regarding the role played by climate trends (or lack thereof) in population-level changes such as species' distribution ranges, productivity, and phenology. The case of the red fox expansion in new areas of the Arctic does not appear to be a credible example of the impact of climate warming (Angerbjörn *et al.*, 2013; Anisimov *et al.*, 2007; Parmesan and Yohe, 2003; Post *et al.*, 2009; Walther *et al.*, 2002). More research on historical and current changes in red and arctic fox populations in the Arctic is encouraged to potentially corroborate our findings.

Our results agree with research on recent climate warming showing it did not lead to considerable changes at the top of the food chain through a hypothetical bottom-up trophic cascade (Gallant *et al.*, 2012; Gauthier *et al.*, 2013). They also support the suggestion that human activity potentially had a dominant influence on observed biological changes in the 20th century (Parmesan and Yohe, 2003). Our findings demonstrate the importance of considering the influence of human activities, along with climate, in future studies on biological changes occurring in northern ecosystems (Gilg *et al.*, 2012).

Acknowledgments

We thank Marie-Hélène Truchon and Antoine Martineau-Rousseau for help with searching and transcribing fur harvest data from archive documents. Funding for this research comes from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (grants to D. Berteaux, Alexander Graham Bell CGS-D graduate scholarship to D. Gallant), the International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, the Network of Centers of Excellence of Canada, ArcticNet, the Wildlife Conservation Society Canada (D. Reid), the Polar Continental Shelf Program (PCSP), the Canada Research Chairs Program, the Aurora Research Institute, the Canadian Foundation for Innovation, the Centre d'Études Nordiques (CEN), the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), and the Université du Québec à Rimouski.

CHAPITRE II

LE RENARD ARCTIQUE ET LE RENARD ROUX DANS L'ARCTIQUE DANS UN CONTEXTE DE RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE : ANALYSE DE SUIVIS DES TANIÈRES SUR QUATRE DÉCENNIES DANS LE NORD DU YUKON

2.1 Résumé

Au cours du siècle dernier, le renard roux (*Vulpes vulpes*) a connu une expansion de son aire de répartition dans l'Arctique, où il entre en compétition avec le renard arctique (*Vulpes lagopus*), qui lui est écologiquement similaire. L'expansion du renard roux est corrélée au réchauffement climatique, et il est assumé que le résultat de la compétition entre ces deux espèces est déterminé par le climat. Nous avons effectué des suivis des tanières de renard dans le nord du Yukon (l'Île Herschel et la plaine côtière continentale) pour évaluer l'abondance relative des renards roux et arctique au cours des quatre dernières décennies. Cette région a connu le réchauffement climatique le plus intense en Amérique du Nord, et nous avons émis l'hypothèse que ce changement climatique a causé une dominance accrue du renard roux sur le renard arctique. Les résultats des suivis récents sont comparables aux suivis historiques effectués dans la région, ce qui indique peu de changement dans l'abondance relative des deux espèces. Les tanières dans le nord du Yukon sont surtout occupées par le renard arctique, avec des occupations de tanière par le renard roux qui surviennent de façon sympatrique. Des changements dans la croissance des plantes ont été observés dans cette région, mais il n'y a aucune indication que ceci ait augmenté l'abondance des populations d'herbivores, et donc l'abondance de la nourriture pour les renards. Notre étude démontre que dans l'Arctique de l'Ouest, en Amérique du Nord, où le réchauffement climatique fut intense, l'équilibre entre les renards roux et arctique n'a pas changé en

quatre décennies. Nos résultats défont les hypothèses qui font le lien entre l'expansion du renard roux et le climat. Nous discutons comment le réchauffement climatique a potentiellement eu des effets négatifs sur les prédateurs, et domine potentiellement les effets positifs apportés par des températures plus clémentes et des étés plus longs.

MOTS-CLÉS : Île Herschel, tendances de population, *Vulpes lagopus*, *Vulpes vulpes*, réchauffement climatique, Yukon

Ce deuxième article, intitulé « *Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon* », fut corédigé par moi-même et par Brian G. Slough, Donald G. Reid, et Dominique Berteaux. Cet article a été publié dans la revue *Polar Biology* (2012, 35(9) : 1421-1431). En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la recherche de littérature, la recherche de données historiques, la collecte de données sur le terrain, la conception et l'exécution des analyses statistiques, et la rédaction de l'article. Brian G. Slough, second auteur, a participé à la récolte des données sur le terrain et à la révision de l'article. De plus, la méthode de suivi aérien des tanières employée dans cet article fut dérivée de ses travaux dans la région durant les années 1980s, et nous employons aussi les données de ces suivis historiques. Donald G. Reid, troisième auteur, a participé à la logistique de terrain pour l'expédition menée dans le nord du Yukon et a aussi contribué à la révision de l'article. L'idée de faire cette recherche vient aussi de lui. Dominique Berteaux, quatrième auteur, a participé à la logistique de terrain pour l'expédition menée dans le nord du Yukon, en plus de participer à la révision de l'article et à la définition initiale de l'orientation de la recherche.

2.2 Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon

2.2.1 Abstract

During the last century, the red fox (*Vulpes vulpes*) has expanded its distribution into the Arctic, where it competes with the arctic fox (*Vulpes lagopus*), an ecologically similar tundra predator. The red fox expansion correlates with climate warming, and the ultimate determinant of the outcome of the competition between the two species is hypothesized to be climate. We conducted aerial and ground fox den surveys in the northern Yukon (Herschel Island and the coastal mainland) to investigate the relative abundance of red and arctic foxes over the last four decades. This region has undergone the most intense warming observed in North America, and we hypothesized that this climate change led to increasing dominance of red fox over arctic fox. Results of recent surveys fall within the range of previous ones, indicating little change in the relative abundance of the two species. North Yukon fox dens are mostly occupied by arctic fox, with active red fox dens occurring sympatrically. While vegetation changes have been reported, there is no indication that secondary productivity and food abundance for foxes have increased. Our study shows that in the western Arctic of North America, where climate warming was intense, the competitive balance between red and arctic foxes changed little in 40 years. Our results challenge the hypotheses linking climate to red fox expansion, and we discuss how climate warming's negative effects on predators may be overriding positive effects of milder temperatures and longer growing seasons.

KEYWORDS: Herschel Island, population trends, *Vulpes lagopus*, *Vulpes vulpes*, climate warming, Yukon

2.3 Introduction

According to the competitive exclusion principle, species with similar habitat requirements (complete competitors) cannot coexist (Hardin, 1960). One compelling case of competition is that of the red fox (*V. vulpes*) and the arctic fox (*V. lagopus*) in the Arctic, where the red fox occupies habitats of the arctic fox, an ecologically similar mesopredator indigenous to the tundra. Both species have largely overlapping ecological niches (Elmhagen, Tannerfeldt and

Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Hersteinsson and Macdonald, 1982) suggesting strong competitive interactions (Hersteinsson *et al.*, 1989). They both largely rely on microtine rodents for food (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough and Yasui, 1989) and use similar strategies to subsist in the harsh arctic environment, like food caching (Careau *et al.*, 2008; Sklepkovych and Montevecchi, 1996) and foraging on the sea ice for alternative foods such as seal carcasses in winter (Andriashek, Kiliaan and Taylor, 1985; Fay and Stephenson, 1989).

Red foxes use preexisting arctic fox dens (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Rodnikova *et al.*, 2011). They can weigh twice as much as arctic foxes and can be up to 70% longer (Audet, Robbins and Larivière, 2002; Hersteinsson and Macdonald, 1982; Larivière and Pasitschniak-Arts, 1996). They tend to be larger at higher latitudes (Cavallini, 1995; Davis, 1977). The red fox is thus physically dominant and can kill the smaller arctic fox (Frafjord, Becker and Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann and Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). The difference found in their overlapping realized food niches (Eberhardt, 1977; Frafjord, 1995; Smits, Slough and Yasui, 1989) potentially results from interference competition. While they seem to coexist in some parts of the Arctic (Eberhardt, 1977; Smits and Slough, 1993), spatial segregation was observed in Fennoscandia, suggesting that the red fox excludes its smaller competitor (Dalén, Elmhagen and Angerbjörn, 2004; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). The segregation is altitudinal (Dalén, Elmhagen and Angerbjörn, 2004; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002), with arctic foxes being relegated to presumably less productive inland areas at higher altitude.

The arctic fox is highly adapted to arctic conditions (Prestrud, 1991). It has better insulation (Scholander *et al.*, 1950b) and a lower critical temperature than the red fox (Irving, Krog and Monson, 1955; Scholander *et al.*, 1950a, 1950b). It is better adapted to travel in snow, with a lower footload than the red fox (Murray and Larivière, 2002). The red fox has a higher resting metabolic rate than the arctic fox (Klir and Heath, 1992), and the arctic fox can decrease its basal metabolic rate in winter (Fuglestad *et al.*, 2006). Thus, the larger red fox requires more food and a larger territory to sustain itself compared to its smaller competitor. Coexistence between the two species thus likely depends on a harsh environment or low

ecosystem productivity to prevent the dominant red fox, which has a higher energetic burden, from occupying all of the landscape and completely excluding the arctic fox, through interference competition for food and dens.

The Earth's climate is changing (Hansen *et al.*, 2006), especially at high latitudes (IPCC, 2007). During the 20th century, red fox expanded its distribution into arctic tundra in Eurasia (Skrobov 1960) and North America (Marsh, 1938), reaching Ellesmere Island in the Canadian Arctic during the 1960s (Macpherson, 1964). The ratio of red fox to arctic fox pelts harvested in the Northwest Territories (Canada) during the 20th century was positively correlated with summer temperatures (Hersteinsson and Macdonald, 1992), leading to the hypothesis that the northern limit of the red fox's geographic range is determined directly by resource availability and thus ultimately by climate. A warming Arctic could thus benefit red fox by reducing thermal stress and increasing prey availability through a bottom-up effect starting with increased primary production (Mack *et al.*, 2004; Schuur *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2006).

Repeated field surveys of fox dens were performed in the Yukon coastal plain over four decades (Ruttan, 1974; Ruttan and Wooley, 1974; Smits, Smith and Slough, 1988; Smits and Slough, 1993), providing a rare opportunity for a detailed study of trends in a region occupied by both species for centuries (Nagy, 1988). Climate warming has been most intense in the western part of arctic North America, with annual mean surface air temperature anomalies of 1.6–2.1 °C in 2001–2005 compared with 1951–1980 (Fig. 1b in Hansen *et al.*, 2006). We hypothesized that this climate warming led to increasing dominance of red fox over arctic fox in north Yukon. We conducted fox den surveys in the Yukon Coastal Plain Ecoregion (Smith, Meikle and Roots, 2004) from 2008 to 2010, to test the prediction that the number of active red fox dens increased and the number of active arctic fox dens decreased during the preceding four decades.

2.4 Materials and methods

2.4.1 Study area

Our study area was on the Yukon Coastal Plain (Yukon, Canada) between the Yukon-Alaska border and a location (69° 0' 3.46" N, 137° 31' 49.42" W) between the Babbage and Blow rivers (Fig. 2.1), totaling approximately 2 550 km² (Smits and Slough, 1993) and mostly located within Ivvavik National Park. The southern inland limit was the point where terrain reached 100–150 m above sea level as in past surveys (Ruttan, 1974; Ruttan and Wooley, 1974; Smith, Smits and Slough, 1992; Smits, Smith and Slough, 1988; Smits, Slough and Yasui, 1989; Smits and Slough, 1993), and it included Herschel Island Territorial Park (110 km², Fig. 2.1). The region has an arctic climate with annual mean temperatures of -10 to -12 °C and annual precipitation of 125–200 mm (Smith, Meikle and Roots, 2004). Coldest and warmest months are February and July, with mean monthly low and high temperatures of -32 and -24 °C in February, and 8 and 10 °C in July, respectively (Smith, Meikle and Roots, 2004). The region cooled from the mid-1940s to mid-1970s (Kittel *et al.*, 2010) but has since undergone intense warming until the present day (Kittel *et al.*, 2010, this study Fig. 2.2a–d), with a concurrent decline in the number of days with extreme cold in winter (Fig. 2.2e).

Soils in the area are mostly Cryosol (Smith, Meikle and Roots, 2004). West of the Firth River, the plain was unglaciated during the Wisconsin Glaciation (Dyke and Prest, 1987; Mackay, 1959) and has large alluvial deltas in sandy Regosol (Smith, Meikle and Roots, 2004), while the East has undulating relief with hummocks created by ice movements (Rampton, 1982). Thermokarst lakes, landslides, pingos, ice wedges, and polygons are common (Rampton, 1982; Smith, Meikle and Roots, 2004). Moraines are found east of Firth River (Rampton, 1982). Herschel Island is hilly (mostly 60–185 m above sea level) and made of benthos sediments accumulated by the terminal moraine of a lobe of the continental ice sheet (Mackay, 1959). Its soils are dominated by silt rich in ice and clay, with sand and gravel crests (Rampton, 1982). Higher elevations of Herschel Island are mostly Cryosol Orthic Turbic (Smith *et al.*, 1989). Elevated geological features such as moraines, pingos and crests attract denning foxes because of good drainage, protection from spring floods, higher irradiation by the sun which accelerates spring thaw, and good visibility for detecting predators.

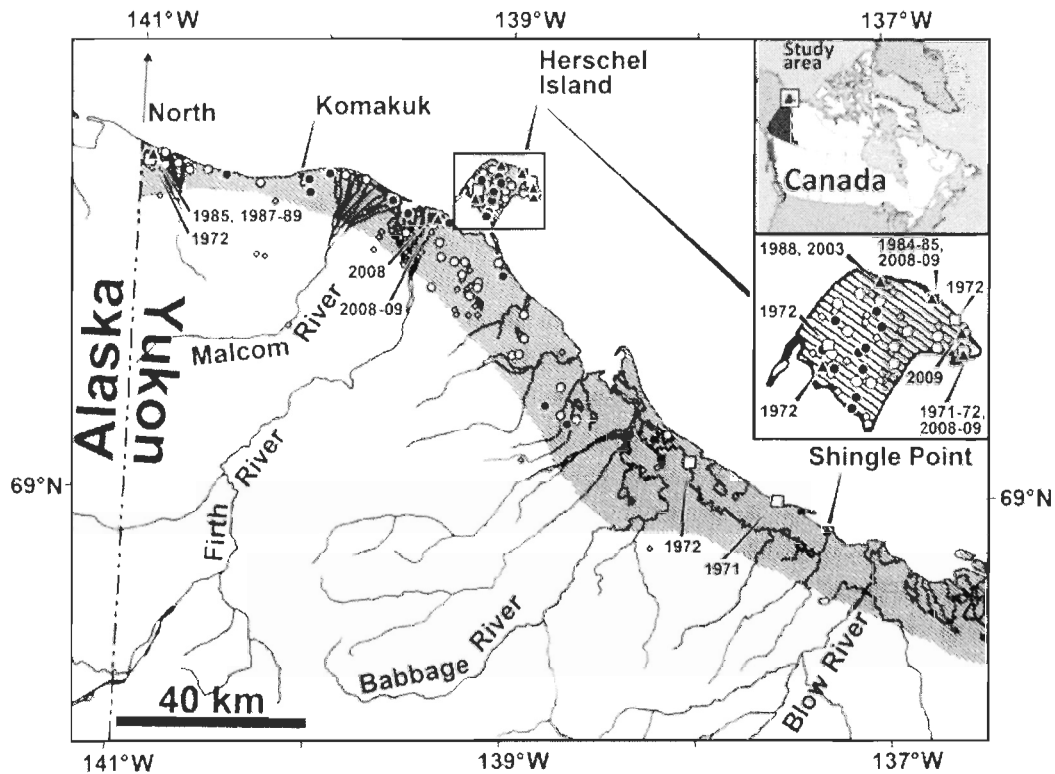


Figure 2.1 The study area (shaded) located in the Yukon Coastal Plain, modified from Smits, Smith and Slough (1988). Circles represent dens used at least once by arctic foxes (*V. lagopus*), squares represent dens used at least once by red foxes (*V. vulpes*) and triangles represent dens used by both species over the surveyed years (1971–1972, 1984–1990, 2003, and 2008–2010). Small diamonds represent dens that were never occupied, while blackened shapes represent dens that have been used for reproduction at least once during the surveyed years. Years of red fox den usage are displayed.

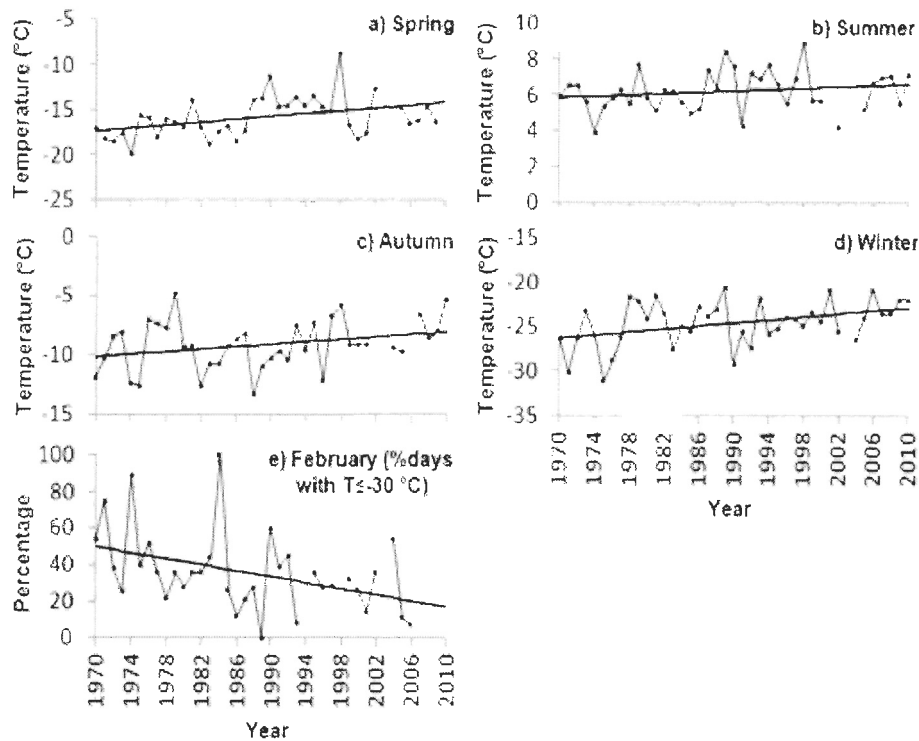


Figure 2.2 Meteorological data from Komakuk Beach Environment Canada weather station in the Yukon Coastal Plain, showing mean monthly air temperatures (1970–2010) for a) spring (temperature = $0.08[\text{year}] - 174.67$, $F_{1,36} = 7.35$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.17$, $n = 38$), b) summer (temperature = $0.02[\text{year}] - 31.62$, $F_{1,36} = 1.53$, $P = 0.22$, $R^2 = 0.04$, $n = 38$), c) autumn (temperature = $0.05[\text{year}] - 113.81$, $F_{1,36} = 3.49$, $P = 0.07$, $R^2 = 0.09$, $n = 38$), d) winter (temperature = $0.09[\text{year}] - 195.86$, $F_{1,38} = 7.53$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.17$, $n = 40$), and e) percentages of days in February when average daily air temperature was -30°C or less (1970–2006), indicating a statistically significant decline (percentage = $1668.00 - 0.82[\text{year}]$, $F_{1,32} = 6.30$, $P = 0.02$, $R^2 = 0.17$, $n = 34$).

The vegetation in the area is changing. For example, wideleaf polargrass (*Arctagrostis latifolia*) and arctic lupine (*Lupinus arcticus*) have increased in sloping highlands of Herschel Island in the last 20 years (Kennedy, Smith and Cooley, 2001; Myers-Smith *et al.*, 2011). Current photographs, compared to historical ones, through the 20th century show increased willow (*Salix* spp.) cover on eastern Herschel Island (Myers-Smith *et al.*, 2011), and on mainland fox dens south and southeast of the island (Ruttan and Wooley, 1974; D. Gallant and B.G. Slough, unpublished data).

The porcupine caribou (*Rangifer tarandus granti*) herd migrates to the British Mountains and the Yukon Coastal Plain to breed (Fancy, Whitten and Russell, 1994). Muskoxen (*Ovibos moschatus*) were reintroduced in Alaska in the late 1960s and have expanded through the northern Yukon (Smith, Meikle and Roots, 2004). Small herds of caribou (200–250) and muskoxen (<45) resided year-round on Herschel Island during the study. There are no large seabird or goose breeding colonies. The main small mammal species are collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), brown lemming (*Lemmus trimucronatus*), and tundra vole (*Microtus oeconomus*) (Krebs *et al.*, 2011). There are concentrations of arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*) colonies on the mainland, mostly south and southeast of Herschel Island (D. Gallant, unpublished data) but they are absent from the island.

2.4.2 Den surveys

Our study compares data from den surveys performed during 13 summers: 1971–1972 (Ruttan, 1974; Ruttan and Wooley, 1974), 1984–1990 (Smits and Slough, 1993), 2003 (D. Cooley, unpublished data), and 2008–2010 (this study). We conducted an aerial den survey on the Yukon Coastal Plain between 1 and 6 July 2008. We used a Bell206B helicopter to conduct north–south parallel search transects at 500-m intervals, flying at a speed of 100 km/h at an altitude of 50–100 m. We used two observers, one on each side of the helicopter. Near den locations found during past surveys, we searched more intensively in order to relocate the dens. We landed at all observed den sites and documented signs of fox activity that could help determine den status (winter fur, scats, direct sightings, fox vocalizations, fresh diggings, prey remains). We considered dens with all burrows destroyed as “collapsed,” dens with functional burrows but without signs of recent fox activity as “inactive,” and dens with signs of activity dating from the current spring and summer as “active.” We identified reproductive dens by direct sighting of pups, characteristic juvenile barks, or small tracks. We determined species occupancy by identifying winter fur in burrows or by direct sightings. We surveyed Herschel Island in 2008 by foot, walking 500 m-spaced transects intermittently (2–21 June) over the whole island. We visited all island dens a second time in July. In 2009, we visited all Herschel Island dens monthly from 7 May to 4 August,

and on the mainland, we visited as many known dens as possible by helicopter on 2 and 3 July. In 2010, volunteers visited some of the dens on Herschel Island while conducting other fieldwork.

We extracted historical data on fox den occupancy from the past den surveys. Den surveying in north Yukon was initiated by Ruttan and Wolley (1974) in 1971 and 1972. The August 1971 survey consisted of aerial searches using fixed-wing aircraft followed by helicopter access for intensive ground checks (Ruttan and Wooley, 1974). From May to September 1972 (mostly in July), fixed-wing and helicopter surveys were coupled with extensive ground checks using dog teams, snowmobiles, or by foot, with multiple ground visits at most dens (Ruttan, 1974). Another series of surveys was conducted from 1984 to 1990 (Smits and Slough, 1993). In the 1980s, the methods and intensity of the surveys varied according to funding and logistical capabilities. In July 1984, a systematic aerial survey by helicopter used the same methods we used in 2008, with all detected dens being ground-checked (Smits and Slough, 1993). In July of 1985, 1986, 1988, 1989, and 1990, opportunistic ground checks were undertaken at known dens during the course of other fieldwork (Smits and Slough, 1993). Ground checks were limited to Herschel Island in 1986 and 1990. In July 1987, a helicopter survey was undertaken following a stratified random block design in search of new dens, along with ground checks at all known dens (Smits and Slough, 1993). In July 2003, a multispecies helicopter survey was done on Herschel Island along its drainage basins at a speed of approximately 110 km/h and altitudes of 91–153 m, with sighted dens and foxes being documented without ground checks (D. Cooley, unpublished data).

During the 1984–1990 surveys, den locations were annotated on 1:250 000 scale maps for the mainland and a 1:50 000 scale map for Herschel Island (Smits and Slough, 1993). We derived GPS coordinates from these maps and used both the coordinates and the maps during the 2008 survey to relocate previously known dens. We inspected maps and descriptions of den locations from Ruttan (1974) and Ruttan and Wooley (1974) to identify dens unique to the 1971–1972 surveys and those in common with other surveys. Most past surveys consist of single visits mostly in July, and it was thus not possible to distinguish between natal dens (where pups are born) and rearing dens (where broods can be relocated); our “reproductive

den'' category therefore included both natal and rearing dens. Relocation of broods are likely infrequent because we failed to observe any relocations during intensive fieldwork on Herschel Island in 2008 and 2009 (D. Gallant, unpublished data).

2.4.3 Statistical analyses

Data from the 13 surveys constitute partially replicated samples with dens being surveyed an unequal number of years. The data thus constitute incomplete samples or partially paired data. We used all data, since restricting statistical testing to dens common to compared years produces less powerful statistical results (Tang and Tang, 2004). We worked in two steps.

Firstly, most statistical procedures integrating incompletely paired datasets rely on the assumption that the so called missing data are independent of treatment and outcome (Choi and Stablein, 1982; Ekbohm, 1982; Tang and Tang, 2004). Our dataset violates this assumption; dens known to have been used by foxes in the past tended to be the focus of ground visits during years when it was impossible to visit all dens. Another common assumption of statistical testing integrating incompletely paired datasets is that both subgroups (paired and unpaired) in the dataset have the same proportion (Ekbohm, 1982; Thomson, 1995). Our dataset also violates this assumption, because the paired subgroup (dens often inspected) includes more active dens than the unpaired subgroup (dens less often inspected). We thus tested whether the proportion of surveyed dens used by red foxes and arctic foxes changed over time, using a procedure by Bland and Butland (unpublished, see description in Appendix H), which incorporates both paired and unpaired survey data and does not rely on the two assumptions described above.

Secondly, we analysed a specific subset of frequently surveyed dens to determine how species occupation of individual fox dens changed through time. We analysed only dens visited on at least 4 years over a minimum span of 18 years. Based on available survey information, we classified each of these dens in one of the following categories: changed from red to arctic fox, changed from arctic to red fox, used by arctic fox once, used by red fox once, used by arctic fox several times, used by red fox several times, inactive, and used by unknown species. We made comparisons among combinations of these categories using

the Scott and Seber (1983) test (\hat{p}) for comparing two proportions within the same survey. The method applies the multivariate central-limit theorem to the multinomial distribution to approximate 95 % confidence intervals for the difference between two proportions (Scott and Seber, 1983). Comparing dens changing from arctic fox to red fox to dens changing from red fox to arctic fox was particularly valuable to answer our overall objective, and we used a nonparametric sign test (P) (Zar, 1999) to do so. We assumed sampling without replacement for both the Scott and Seber (1983) and Zar (1999) tests, thus relying on the binomial distribution as an approximation of the true distribution because we assumed that the number of dens included in a given test was a small subset of dens present in the northern Yukon.

2.5 Results

We visited 164 different den sites in 2008–2010. We were successful in finding 74 of the 136 dens known from past surveys of 1971–1972 and 1984–1990 while 90 new sites were found (Table 2.1). Limited time in 2009 precluded revisiting all dens visited in 2008 on the mainland (51 of 102 locations visited), so we prioritized dens based on past occupation by foxes because our main goal was documenting dens most likely to be used by foxes for making interspecific comparisons. We did not consider mainland dens as collapsed when not found, due to time constraints during the aerial survey. On the mainland, 26 of the 55 new sites visited were active or inactive ground squirrel colonies that had signs of past fox occupation, with some of the burrows apparently large enough for foxes. Such locations probably existed during past aerial surveys but may have been identified from a distance as ground squirrel colonies and thus skipped. On Herschel Island, our extensive ground searches led us to consider all unfound historical dens as collapsed by 2008. Den density is high on the island and both fox species reproduced over the last four decades (Fig. 2.1). On the island, where all or most dens important to reproduction are known, the shortest distances between natal red and arctic fox dens were 8.64, 4.81, 3.97, and 8.41 km in 1984, 1985, 1988, and 2009, respectively. In 2008 and 2009, red fox presence was only detected on Herschel Island and its vicinity (Fig. 2.1), suggesting a decrease in the spatial extent of red fox den usage.

Table 2.1

Summary of fox dens observed in 2008–2010 in relation to historical observations (1971–1972, 1984–1990, 2003) in northern Yukon

Dens	Herschel	Mainland	Total
Known historical dens	45	91	136
Historical dens found (not collapsed)	26	38	64
Historical dens found collapsed	1	9	10
Historical dens not found ^a	18	44	62
New dens found (not collapsed)	35	41	76
New dens found collapsed	0	14	14
All den sites visited in 2008-10 ^b	62	102	164

^a The 18 historical dens not found on Herschel Island were considered collapsed (see text for details).

^b Includes dens found collapsed.

Occupation and reproduction of the two fox species for monitored dens (Fig. 2.3) indicate that the relative abundance of red and arctic foxes changed little over four decades, with recent survey results falling within the range of past ones. There was a higher proportion of dens with signs of arctic fox usage in 1984–1990 compared to 2003–2010, and this difference was statistically significant with the range of the 95 % confidence interval falling outside the zero value ($d_{1984-1990 \text{ vs } 2003-2010} = 0.18 \pm 0.11$, $n = 171$). However, there was no difference for the subset of paired data (i.e., dens visited in each of the two time periods), with 29 out of 60 dens (not the exact same ones) active in both periods. The subset of unpaired data was thus the sole contributor to the difference, with a proportion of 0.50 ($n = 30$) used by arctic fox for the period of 1984–1990 compared with a proportion of 0.09 ($n = 81$) for 2003–2010. The large number of previously unknown sites found on the mainland in 2008 is the cause of the lower proportion obtained for that period. Many of these newly found sites seemed to have been inactive for a long time and were occupied by ground squirrels. There was a slightly lower proportion of dens with signs of red fox usage in 1984–1990 compared with 2003–2010 but the difference was not statistically significant ($d_{1984-1990 \text{ vs } 2003-2010} = -0.02 \pm 0.04$, $n = 171$).

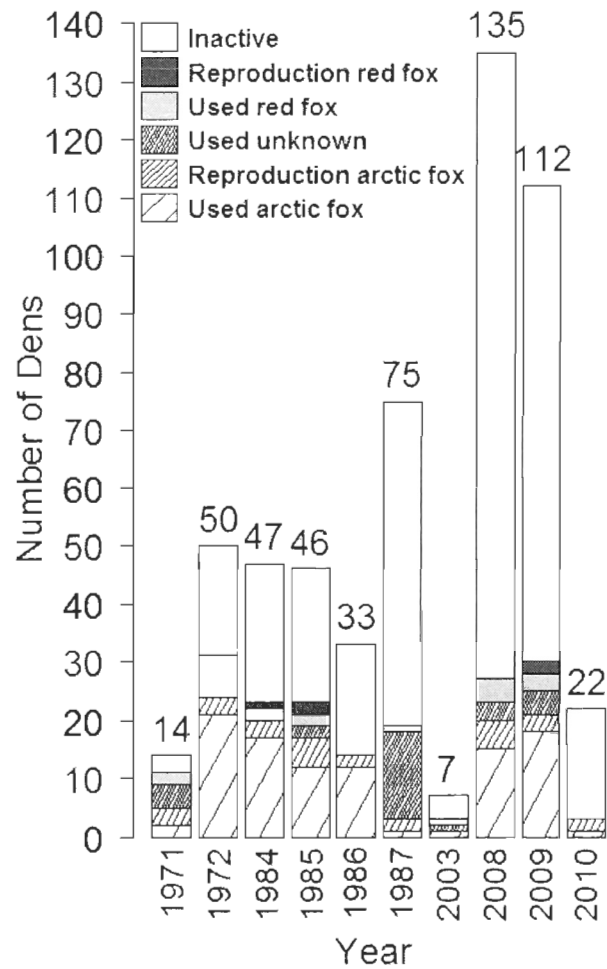


Figure 2.3 Status of fox dens visited during ten surveys in north Yukon from 1971 to 2010. Numbers above bars indicate sample sizes. Survey years 1988 (85 dens), 1989 (19 dens), and 1990 (13 dens) are not shown because little information was collected on fox activity: numbers of reproductive dens were 7, 1, and 6 for arctic fox and 2, 1, and 0 for red fox in 1988, 1989, and 1990, respectively.

The dynamics of den occupation by foxes also showed stability with regard to the presence of both species in the north Yukon (Fig. 2.4). A total of 62.3 % of dens for which we have ≥ 4 years of data spanning ≥ 18 years ($n = 61$) have been occupied by arctic foxes at least once without any detection of red fox usage (Fig. 2.4). This value is statistically different from that of all other categories combined ($p_{\text{arctic fox}} - p_{\text{other}} = 0.49 \pm 0.17$, $n = 61$). The percentage of dens that changed from arctic fox to red fox occupation (8.2 %, 5 dens) was similar to that of dens that changed from red fox to arctic fox occupation (9.8 %, 6 dens) ($P[x \leq 5 \text{ or } x \geq 6] \geq 0.99$, $n = 11$). All dens used by red foxes in this subset were also used at least once by arctic foxes (Fig. 2.4).

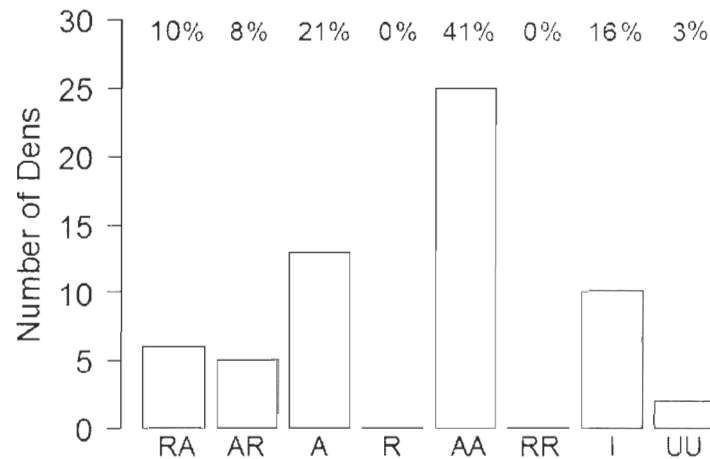


Figure 2.4 Dynamics of den use by arctic fox and red fox in northern Yukon for 61 dens surveyed in ≥ 4 summers spread over a period of ≥ 18 years. Reproductive and nonreproductive dens are included in the analysis. Categories are mutually exclusive and include change from red fox to arctic fox use (RA), change from arctic fox to red fox use (AR), used by arctic fox once (A), used by red fox once (R), sporadically used by arctic fox (AA), sporadically used by red fox (RR), inactive (I), and used by unknown species (UU).

2.6 Discussion

We reject our hypothesis that climate warming has led to increasing dominance of red fox over arctic fox in tundra habitats of the north Yukon during the last four decades. Yet there has been a significant warming (Hansen *et al.*, 2006; Wendler, Shulski and Moore, 2010; Fig. 2.2 this study) and an increase in primary productivity (Kennedy, Smith and Cooley, 2001; Schuur *et al.*, 2007; Sturm, Racine and Tape, 2001) in this geographic area. Hersteinsson and Macdonald (1992) suggested that climate-driven primary productivity controls food abundance which in turn limits red fox distribution and thus abundance. Bartoń and Zalewski (2007) rather suggested that climate directly limits red foxes through winter thermal stress that increases energetic (i.e., food) requirements and through duration of snow cover that impedes access to prey (Fig. 2.5).

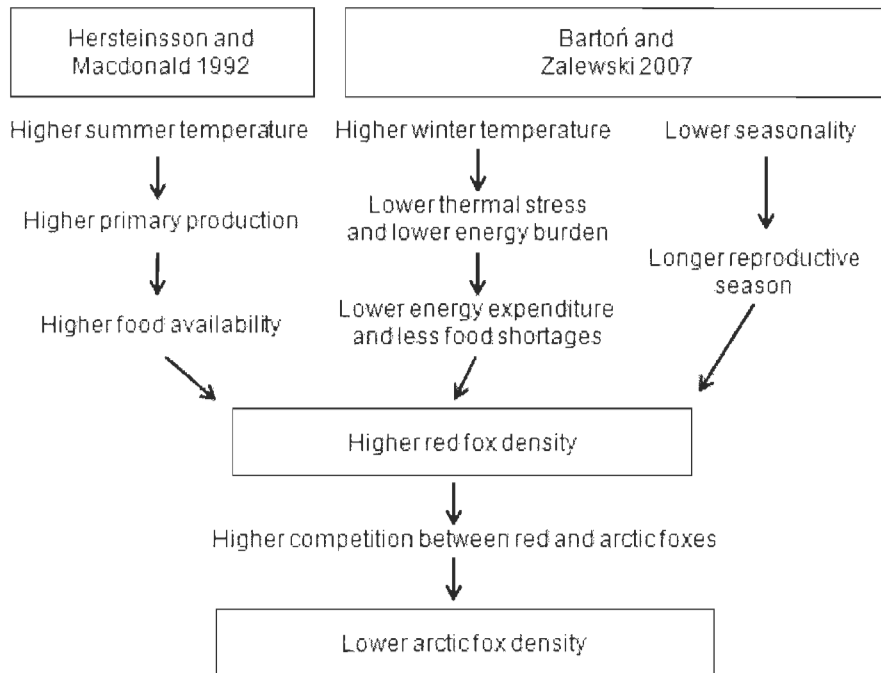


Figure 2.5 Possible causal links between climate change, red fox density, and arctic fox density based on hypotheses from Hersteinsson and Macdonald (1992) and Bartoń and Zalewski (2007).

Our results spanning four decades of climate warming do not support Hersteinsson and Macdonald's (1992) proposition that climate warming triggers a bottom-up chain of increased productivity leading to increased abundance of the larger red fox. Also, we observed unchanged red fox abundance as winters became warmer (Fig. 2.2d, e), so neither the processes proposed by Hersteinsson and Macdonald (1992), nor those by Bartoń and Zalewski (2007), have resulted in expansion of red fox in north Yukon. We formulate the hypothesis that climate warming in the Arctic also had several negative effects on red foxes, and that these negative effects overrode the positive effects potentially arising from longer growing seasons and milder winters. We now explore this hypothesis in details and explore its consequences for our understanding of the anticipated effects of climate change on the tundra ecosystem.

In Norway, Killengreen *et al.* (2007) proposed that the dampening of small rodent cycles under climate warming was the cause of declines in arctic fox, while in Sweden Elmhagen and Rushton (2007) showed that ecosystem productivity was a limiting factor on increases in red fox abundance. Our survey data showed that where red foxes lived and reproduced on the Yukon Coastal Plain, they have not been able to do so consistently over time (Figs. 2.1 and 2.3) and arctic foxes could occupy locations vacated by red foxes (Fig. 2.4). This suggests that food availability is still a limiting factor in northern Yukon that is having more impact on the larger red fox and is maintaining the competitive balance between the two species.

Arctic foxes rely heavily on microtine rodents, especially lemmings, regardless of the availability of other food items (Angerbjörn, Tannerfeldt and Erlinge, 1999; Frafjord, 2000; Roth, 2002). Their reproduction and population size fluctuate according to microtine abundance (Angerbjörn, Tannerfeldt and Erlinge, 1999; Spaans *et al.*, 1998; Tannerfeldt and Angerbjörn, 1998). Microtines are also important to red foxes in the Arctic (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Reid, Krebs and Kenney, 1997). In several parts of the North American Arctic, lemmings undergo cyclic population fluctuations with abundance peaks every three to 4 years (Gruyer *et al.*, 2008; Spaans *et al.*, 1998; Wilson, Krebs and Sinclair, 1999). Brown and collared lemmings on the Yukon Coastal Plain

appear not to be cyclic and persist at a relatively low density (1–4/ha) (Krebs *et al.*, 2002, 2011) but undergo fairly low amplitude abundance fluctuations on Herschel Island (1–60/ha) (Krebs *et al.*, 2011). The island has a high density of fox dens and had 2 years of high densities of reproductive dens in the 1980s (Smits and Slough, 1993). Currently, both fox species are found on the island and red foxes possibly had an important presence there. Nolan, Goski and Wilde (1973) stated that it was dominated by red fox but did not provide data. The island's den entrances are larger (Smits, Smith and Slough, 1988), suggesting more activity of the larger red fox compared with the mainland. Recent den surveys show concentration of red fox activity on Herschel Island and its vicinity (Fig. 2.1), indicating that it might provide more food.

Long-term data on small rodent abundance is lacking for the region, and the net effect of ongoing climate change on microtines requires investigation. Negative effects may be considerable and include reduced duration of snow cover affecting thermal and predation cover, and increased frequency of winter thaw events limiting access to food through ice cover. Even with potential positive effects of warming on microtines, food limitation for foxes may remain periodically significant. For example, any demographic response by microtines due to increased summer primary production would probably be consumed by the diverse predator assemblage (many raptors, least weasels and foxes) before the subsequent winter in this primarily top-down food web (Krebs *et al.*, 2003).

Despite the periodic high densities of microtines on Herschel Island, red foxes have not excluded arctic foxes from the island, nor have they excluded arctic foxes from the coastal plain. On the mainland, the reason may be the limited distribution and abundance of alternative prey, such as arctic ground squirrels, which are much larger than microtines and can sustain red foxes during summers with low microtine density (Reid, Krebs and Kenney, 1997). Ground squirrels have not successfully colonized Herschel Island and are absent over large areas on the coastal plain, probably because of poor burrowing opportunities. Red fox dens on the mainland in 2008–2009 coincided with areas where we observed active ground squirrel colonies and landscapes with good burrowing substrates (e.g., alluvial deposits, eroded river banks), such as the alluvial fan at the mouth of the Firth River (Fig. 2.1). The current red fox distribution appears to be associated with two areas of higher food abundance:

one linked to ground squirrels and the other to a fluctuating lemming population. When compared with the wider arctic fox distribution, this further indicates that food is a limiting factor that has a bigger impact on the larger red fox and is favouring coexistence between these competitors in northern Yukon.

Seal carcasses left by hunting Polar bears (*Ursus maritimus*) are an important seasonal food source for foxes (Roth, 2002, 2003) and there are signs that seal accessibility is decreasing due to changing ice conditions. Duration of the ice-free season in the southern Beaufort Sea has increased during the current warming period (Wendler, Shulski and Moore, 2010). Patterns of seasonal ice flow in the eastern Beaufort Sea have changed drastically (Macdonald *et al.*, 1999; Stirling, 2002), and the perennial ice is now considerably degraded (Barber *et al.*, 2009). The polar bear population in the region is under stress (Regehr, Armstrup and Stirling, 2006), suggesting fewer seal kills and thus fewer carcasses.

Anthropogenic food subsidies, which are capitalized upon by both fox species (Eberhardt, 1977; Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Hersteinsson and Macdonald, 1982; Jędrzejewski and Jędrzejewska, 1992), have diminished in north Yukon. The three Distant Early Warning stations (DEW line) in the Yukon were decommissioned and scaled down to automated North Warning System sites from 1963 to 1993. Inuvialuit activity has diminished, as family camps are now rare along the coast (L. J. Meyook, personal communication) and a permanent settlement on Herschel Island was dismantled in the early 1970s (Alunik, Kolausok and Morrison, 2003). The north Yukon could be considered as a control site, because it has red fox presence but few locations constituting anthropogenic sources of food.

Continued food scarcity appears to be the most likely factor explaining the ongoing coexistence between red and arctic foxes for the last four decades despite the climate warming in the north Yukon. The situation in northern Yukon shows that climate change to date has not overcome the food limitation put on foxes and might have had a negative impact on food abundance for predators. We hypothesize that where red foxes have expanded in the arctic, this limitation has been lifted due to allochthonous food subsidies. For example, recent increase in red fox presence in Alaska was observed in Prudhoe Bay, a locality with considerable human activity (Sanzone *et al.*, 2010). Red fox expansion in Scandinavia could

have benefitted from an increase in ungulate abundance due to wolf (*Canis lupus*) extirpation (Selås and Vik, 2006, but see Elmhagen and Rushton, 2007). In northern Norway, Killengreen *et al.* (2011) determined that semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus* L.) constituted the main food source helping to sustain red foxes during the critical winter season, especially during the low phase of the small rodent abundance cycle. The arctic fox could still face competitive exclusion by red foxes in parts of north Yukon if food abundance increases in the future. Models by Henden *et al.* (2010) showed the biggest negative impact on arctic foxes in situations when an area receives food subsidies and the dominant red fox monopolizes the resource. Oil and gas exploration is increasing in the region and bring risks of anthropogenic food supplementation.

Further investigation about the historical presence of red foxes in the Yukon Coastal Plain ecoregion is also needed because this species may have been present in this ecosystem for half a millennium (Nagy, 1988). Currently, it is reasonable to consider red foxes as an integral part of the north Yukon tundra ecosystem, rather than as an invasive species whose presence has been enabled by climate change.

Acknowledgments

We thank Guillaume Szor, François Racine, Francis Taillefer, Andrew Fehr, Helen Slama, Alice Kenney, Elizabeth Hofer, Charles J. Krebs, and Scott Gilbert for field assistance. We thank Richard Gordon, Edward McLeod, Lee John Meyook, Jordan McLeod, Deon Arey, Sam McLeod, and Pierre Foisly for helping with field logistics. We thank helicopter pilots Florian Koch and Robert Ungar. We are grateful to Parks Canada for permission to work in Ivvavik National Park. We thank Bob Sagar for gathering climate data from the Komakuk Beach Environment Canada weather station database. Three reviewers made comments that improved this paper. Funding and support for this research come from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (grants to Dominique Berteaux, Alexander Graham Bell CGS-D graduate scholarship to Daniel Gallant), the International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, the ArcticNet Network of Centers of Excellence of Canada, the Wildlife Conservation Society Canada (Don Reid), the Polar Continental Shelf Program (PCSP), Natural Resources Canada, the Canada Research Chairs

Program, the Aurora Research Institute, the Canadian Foundation for Innovation, the Centre d'Études Nordiques (CEN), the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), and the Université du Québec à Rimouski. We thank J. Martin Bland at the University of York (York, United Kingdom) and Barbara K. Butland of St George's Hospital Medical School (London, United Kingdom) for sharing their unpublished statistical procedure.

CHAPITRE III

LA SÉLECTION DES TANIÈRES DE REPRODUCTION PAR LES RENARDS ROUX ET ARCTIQUE EN SITUATION SYMPATRIQUE SUR L'ÎLE HERSCHEL AU YUKON, CANADA

3.1 Résumé

Les renards dépendent de tanières pour se protéger des intempéries et des prédateurs. La répartition géographique des tanières constitue un aspect critique de la sélection de l'habitat par les renards dans l'Arctique. Durant la première moitié du vingtième siècle, le renard roux (*Vulpes vulpes*) a connu une expansion de son aire de répartition dans l'Arctique, où il entre en compétition avec le renard arctique (*Vulpes lagopus*) pour la nourriture et les tanières. Nous avons étudié la sélection des tanières de reproduction par les renards sur l'Île Herschel, dans le nord du Yukon, où les deux espèces existent en situation sympatrique. Cette situation constitue une rare opportunité pour étudier les interactions compétitives entre ces espèces. Nous avons identifié les facteurs importants dans la sélection des tanières de reproduction par les renards en utilisant une approche basée sur la théorie de l'information, par la comparaison de la performance de différents modèles linéaires généralisés. Nous avons comparé comment le choix des tanières de reproduction différait entre les deux espèces, de même que comment la sélection faite par le renard arctique change lorsqu'il y a présence/absence de reproduction par les renards roux sur l'île. Les analyses furent basées sur dix années de données. Pour le renard roux, qui est physiquement dominant, la proximité aux habitats riches en proies au printemps était le facteur le plus important dans la description du choix des tanières de reproduction. Lorsque le renard roux se reproduisait sur l'île, le renard arctique choisissait des tanières de reproduction qui avaient une meilleure accessibilité au printemps. Quand le renard roux ne se reproduisait pas sur l'île, le renard arctique choisissait les tanières qui offraient le meilleur refuge. Nos résultats démontrent que même en situation de coexistence, la présence du renard roux avait un impact négatif sur le renard arctique, puisque ce premier occupait les habitats les plus riches en proies. Les renards contraints d'occuper des habitats

de moindre qualité peuvent avoir un succès reproducteur inférieur des suites d'un succès diminué lors de la quête alimentaire, ce qui pourrait avoir des conséquences négatives au niveau de la population. Nous concluons que l'avenir du renard arctique dépendra de la distribution et de l'abondance du renard roux dans la toundra.

MOTS-CLÉS : compétition, tanière, reproduction, sélection de l'habitat, Île Herschel, *Vulpes lagopus*, *Vulpes vulpes*, Yukon

Ce troisième article, intitulé « *Natal den selection by sympatric arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada* », fut corédigé par moi-même et Donald G. Reid, Brian G. Slough, et Dominique Berteaux. Cet article est publié dans la revue *Polar Biology* (publié en ligne, DOI 10.1007/s00300-013-1434-1). En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la recherche de littérature, la conception des protocoles d'échantillonnage, la collecte de données sur le terrain, la conception et l'exécution des analyses statistiques, et la rédaction de l'article. Don G. Reid, second auteur, a participé à la logistique de terrain pour l'expédition menée dans le nord du Yukon et a aussi contribué à la révision de l'article. Brian G. Slough, troisième auteur, a participé à la révision de l'article et nous repons aussi sur des données qu'il a récoltées dans la région durant les années 1980s. Dominique Berteaux, quatrième auteur, a participé à la logistique de terrain pour l'expédition menée dans le nord du Yukon, en plus de participer à la révision de l'article et à la définition initiale de l'orientation de la recherche.

3.2 Natal den selection by sympatric arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada

3.2.1 Abstract

Foxes rely on dens for shelter from both harsh weather conditions and predation risk. The distribution of pre-existing dens on the landscape constitutes a critical component of habitat selection for foxes in the Arctic. In the first part of the 20th century, red fox (*Vulpes vulpes*) expanded into large parts of the Arctic, where it competes with the smaller arctic fox (*Vulpes lagopus*) for food and shelter. We studied natal den selection by foxes on Herschel Island in northern Yukon where both species exist in sympatry and provide a rare natural setting to study their competitive interactions. We identified important factors in natal den selection by foxes by using an information-theoretic approach based on comparisons of the performance of generalized linear models. Using ten years of den survey data, we compared how natal den selection differed between the two species, as well as how the arctic fox's selection of natal dens changed according to presence/absence of reproducing red foxes. For the dominant red fox, proximity to springtime prey-rich habitats was the most important factor describing natal den selection. When red foxes reproduced on the island, arctic foxes selected natal dens having characteristics associated with springtime accessibility. When red foxes did not reproduce on the island, arctic foxes selected natal dens based on characteristics indicative of shelter quality. Our results showed that even in situations of coexistence, the arctic fox is negatively impacted by red fox presence, as the latter occupied dens in prey-rich habitats. Arctic fox reproducing pairs constrained to suboptimal habitats potentially have lower reproductive success due to reduced foraging success, with predicted negative consequences at the population level. We conclude that the fate of arctic fox populations will depend on the distribution and abundance of red foxes in tundra habitats.

KEYWORDS: competition, den, reproduction, habitat selection, Herschel Island, *Vulpes lagopus*, *Vulpes vulpes*, Yukon

3.3 Introduction

Arctic (*Vulpes lagopus*) and red (*V. vulpes*) foxes are viewed as ecological equivalents and thus direct competitors for food and shelter. For example, the arctic fox has been described as a small red fox under a white coat (Hersteinsson and Macdonald, 1992). Their respective food niches overlap greatly (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough and Yasui, 1989), and red foxes dominate physical interactions with the smaller arctic fox (Frafjord, Becker and Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann and Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). Differences in their realised food niches (Eberhardt, 1977; Frafjord, 1995; Smits, Slough and Yasui, 1989) are potentially caused by competitive exclusion (Dalén, Elmhagen and Angerbjörn, 2004; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). However, in north Yukon (Gallant *et al.*, 2012; Smits and Slough, 1993) and Alaska (Sanzone *et al.*, 2010), there are cases of coexistence at the local and regional scales, although it is not known if arctic foxes incur negative consequences.

For reproduction, foxes depend on dens to shelter pups from the elements and predators. Digging burrows represent an energetic cost and in the Arctic, climate, soil type, and permafrost limit the places and times suitable for excavation of dens (Smits and Jessup, 1985; Smits, Smith and Slough, 1988; Tannerfeldt, Moehrensclager and Angerbjörn, 2003). The distribution of existing dens thus represents one of the most important aspects of reproductive habitat selection for foxes. Arctic foxes clearly do not choose reproductive dens randomly (Angerbjörn *et al.*, 1995; Anthony, 1996; Dalerum *et al.*, 2002; Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Linnell, Strand and Landa, 1999; Prestrud, 1992a). Den choice by red fox is also documented (Linnell, Strand and Landa, 1999; Smits and Slough, 1993; Uraguchi and Takahashi, 1998), although studies on natal den selection in the Arctic have mainly focused on the arctic fox (e.g., Anthony, 1996; Dalerum *et al.*, 2002; Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Macpherson, 1969; Prestrud, 1992a; Szor, Berteaux and Gauthier, 2008). We now have a good understanding of the attributes associated with dens selected by foxes for reproduction, but we still have poor knowledge of the relative importance of the main factors involved. We also lack insight into how presence of the dominant red fox might alter natal den selection by sympatric arctic fox.

Red foxes can use existing arctic fox dens when they move into the tundra (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Linnell, Strand and Landa, 1999; Rodnikova *et al.*, 2011). However, because of their larger body size and higher resting metabolic rate (Klir and Heath, 1992), red foxes need more food than arctic foxes, suggesting that they may have more stringent denning requirements, especially concerning potential prey abundance around dens. Yet we do not know whether red fox in the Arctic selects natal dens based on the same criteria as the well-studied arctic fox.

We studied den selection by red and arctic foxes on Herschel Island in northern Yukon, using ten years of repeated observations of a set of 25 dens. This offered a rare occasion to study the ecology of these two predators in sympatry. We investigated the relative importance of various factors known to influence natal den selection by arctic and red foxes. During surveyed years, arctic foxes bred yearly on the island, whereas red foxes only bred in four out of ten years. This provided us with a unique natural experiment to study the effects of intra-guild competition on natal den selection, a key determinant of fitness in these two predators.

Suitable sites for den creation are mostly on elevated topographical features (e.g., ridges, banks, mounds, moraines) with coarse sediments, good drainage, and greater irradiation by the sun, thus with a deeper layer of unfrozen soil that can be excavated (Smith, Smits and Slough, 1992; Smits, Smith and Slough, 1988; Szor, Berteaux and Gauthier, 2008). As for food-rich habitats on the tundra, they are often located in stream valleys, humid, and mesic habitats, which usually offer higher secondary productivity than elevated topographical features (Krebs *et al.*, 2011; Szor, Berteaux and Gauthier, 2008). Therefore, dens created on the most suitable sites for excavation are not necessarily close to prey-rich habitats. This means that foxes, in their selection of natal dens, have to make choices in the relative emphasis they place on minimising predation risk (i.e., selecting dens offering good refuge) or maximising access to food (i.e., selecting dens located close to prey-rich habitat). Foxes also need shelter for other reasons such as protection from the elements and pests, but these needs are more easily met by any den. We tested an interference competition hypothesis within the framework of these two critical aspects of natal den selection: the larger red fox, which is dominant over the arctic fox but has a higher energetic burden, occupies dens in prey-rich habitats at the expense of the arctic fox. We tested three predictions derived from

this hypothesis: 1) reproducing red foxes on Herschel selected dens offering the best proximity to prey-rich habitats rather than dens providing the best shelter, 2) in the presence of reproducing red foxes on Herschel, arctic foxes selected dens providing the best shelter rather than dens offering the best proximity to prey-rich habitats, and 3) in the absence of reproducing red foxes on Herschel, arctic foxes selected dens offering the best proximity to prey-rich habitats rather than dens providing the best shelter.

3.4 Methods

3.4.1 Study area

We conducted the study in Herschel Island Territorial Park (110 km²), in northern Yukon, Canada (Fig. 3.1; see detailed description in Gallant *et al.*, 2012). The terrain is hilly and up to 185 m above sea level (Rampton, 1982), with entrenched streams in valleys and gorges up to 46 m deep (Mackay, 1959). Annual mean temperature ranges between -10 and -12 °C and annual precipitation ranges between 125 and 200 mm (Smith, Meikle and Roots, 2004). Important arvicoline prey are collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*), brown lemming (*Lemmus trimucronatus*), and tundra vole (*Microtus oeconomus*) (Krebs *et al.*, 2011; Smith, Meikle and Roots, 2004). Both collared and brown lemmings undergo abundance fluctuations (1-60/ha) on the island (Krebs *et al.*, 2011). Arctic ground squirrels (*Spermophilus parryii*), a considerable food source for foxes in some arctic regions (Reid, Krebs and Kenney, 1997), are absent from the island. There are no large seabird or goose colonies, but small herds of caribou (*Rangifer tarandus*) (200-250) and muskoxen (*Ovibos moschatus*) (<45) are on the island, which provide carrion when killed by grizzly bears (*Ursus arctos*) or gray wolves (*Canis lupus*). Other predators in the region include polar bear (*Ursus maritimus*), wolverine (*Gulo gulo*), least weasel (*Mustela nivalis*), peregrine falcon (*Falco peregrinus*), rough-legged hawk (*Buteo lagopus*), and snowy owl (*Bubo scandiacus*).

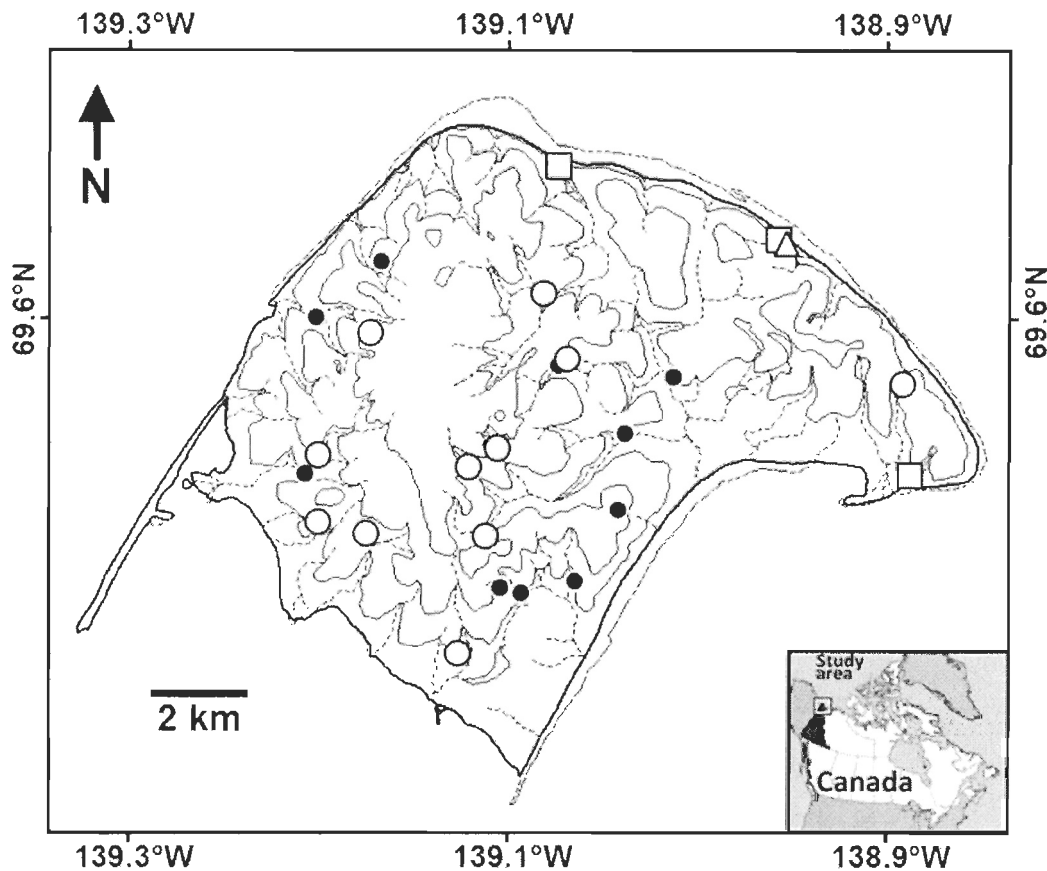


Figure 3.1 Study area of Herschel Island in north Yukon, Canada, with positions of the 25 fox dens used to study natal den selection by arctic and red foxes. White symbols represent dens used once or more as natal dens by arctic foxes (circle, $n = 11$), red fox (triangle, $n = 1$) or both species (square, $n = 3$). Black circles ($n = 10$) represent dens never used as natal dens during the ten surveyed years.

The red fox, a newcomer to most arctic tundra regions (Macpherson, 1964; Marsh, 1938; Skrobov, 1960), has been present on Herschel Island and the northern Yukon coast for more than a century (Hooper, 1853), but potentially several centuries (Nagy, 1988). Red fox reproduction on the island is not recorded every year but is recurrent (Smits and Slough, 1993). The island probably constitutes relatively food-rich habitat because red fox presence was more sustained than elsewhere in the region (Gallant *et al.*, 2012), and high densities of natal arctic fox dens were recorded there in 1988 and 1990 (Smits and Slough, 1993). The

majority of dens were located on moderately eroded terrain, which only covers approximately 20 % of the island and includes many erosional features (e.g., mounds, moraines) suitable for burrowing (Smith, Smits and Slough, 1992). This suggests a limitation of suitable areas for creating dens.

3.4.2 Den surveys

To summarize information on occupation history of Herschel Island dens by foxes, we used data on den usage by arctic and red foxes collected during historical (1984-1990) and recent (2008-2010) den surveying. The historical surveys either consisted of systematic searches of northern Yukon for dens (1984, 1987) or a series of visits to known dens (1985, 1986, 1988-1990). Methods used in those surveys are described in Smits and Slough (1993). From 2 June to 21 June 2008, we conducted an extensive ground survey in search of dens and walked linear transects spaced at 500 m intervals over the entire island. We made detours whenever topography hindered visibility and made efforts to relocate historic dens known from past surveys. Found dens were revisited in July to confirm fox activity. In 2009, we revisited all dens monthly from 7 May to 4 August, and in 2010 volunteers revisited some of the dens once in June during the course of other fieldwork.

To determine the status of each den, we used signs of activity (fresh scats, winter fur, fresh diggings, and fresh prey remains), direct sightings, and fox vocalisations, as documented in both historic and recent surveys. We assigned species occupancy based on fur found at the dens or by direct sightings. We considered dens found in 2008 with all burrows destroyed as having collapsed since the earlier sampling period, and excluded them from analyses. We considered dens without signs of fox activity as “inactive”, dens with signs attributable to the current spring or summer as “active”, and dens with signs of reproduction (sighting of pups, fresh small scats and tracks, hearing juvenile barks) as “natal”. Most den surveys in 1984-1990 were single summertime visits. Summer was the best period to detect pups but, with single visits to dens, it was not possible to determine if some natal dens were in fact rearing dens (i.e., pups relocated there). We did not detect any litter relocation during the intensive fieldwork of 2008 and 2009, during which we visited all dens monthly from early May to early August. This suggests that such events are infrequent in the study area.

3.4.3 Variables

We measured 18 variables potentially indicative of den selection by arctic and red foxes (Table 3.1). Each variable describes dens or habitats around dens, and we classified each of them according to their relevance to one of the five aspects potentially important to reproducing foxes (Table 3.1). We use the term “factor” to refer to these mutually exclusive sets of variables. There were two types of factors: those related to “refuge quality” (two factors: springtime shelter access and shelter quality) and those related to “food proximity” (three factors: spring food, summer food, and coastal food). We describe in Appendix I the sampling procedures and analyses that support the use of seven of these variables as proxies of the above-mentioned factors.

The number of other dens within a circular area around each individual den increased sharply at radius greater than 1.5 km. To keep measures of habitat types associated with dens as independent as possible, we thus considered a maximum radius of 1.5 km for measurements of surface area of each habitat type around dens (Table 3.1). Adult foxes with pups behave as central place foragers because they have to bring food back to pups at the den (Zapata, Travaini and Delibes, 1998). Consequently, habitats nearest to dens are easier to access and could be more influential in den choice. Thus, we also considered versions of the habitat variables at smaller radii of 500 m and 1 km. We now explain the rationale for each studied factor.

Table 3.1

Predictor variables considered in analyses of natal den selection by arctic and red foxes on Herschel Island, Yukon, Canada. Each variable was assigned to one of five factors of potential biological relevance to reproducing foxes

Variable abbreviation	Variable description and values	Factor
EXP-DEN-S	Extent of southward exposure of den surface area (180° = 100%, 0° = 0%) ^a	Shelter access
BURR-S	Number of burrows facing southward ^a	Shelter access
EXP-TERR-S	Extent of southward exposure of terrain around den (180° = 100%, 0° = 0%) ^a	Shelter access
DEN-HEIGHT	Visual estimation of den height (m) relative to surroundings ^a	Shelter access

continued on next page...

...Table 3.1 (continued)

Variable abbreviation	Variable description and values	Factor
DEN-AREA	Area (m ²) covered by den burrows ^a	Shelter quality
DIST-DEN	Distance (m) to nearest other den ^b	Shelter quality
N-DENS ^c	Number of other dens within radius ^b	Shelter quality
TRI ^d	Terrain Ruggedness Index score of topographic variability ^b	Spring food
VALLEY ^{c,e}	Area (ha) of valley stream habitat around den (stream length by 10 m wide) ^b	Spring food
EVENNESS ^c	Simpson's measure of evenness applied to the various habitat types ^{f,g}	Spring food
SLO-GUL-FAI ^{c,h}	Area (ha) covered by sloping gullied failing terrain around den ^g	Spring food
DIST-STREAM	Distance (m) between den and closest stream ^b	Spring food
POL-ALL-FAN ^{c,i}	Area (ha) of wet habitats (polygon and alluvial fans) around den ^g	Summer food
SMO-UPL ^{c,j}	Area (ha) of smooth upland habitat around den ^g	Summer food
SLO-GUL ^{c,k}	Area (ha) of sloping gullied terrain around den ^g	Summer food
SHORELINE ^c	Length (m) of shoreline habitat near den ^b	Coastal food
WATER ^c	Area (ha) around den covered by ocean ^b	Coastal food
DIST-SHORE	Distance (m) between den and shoreline ^b	Coastal food

^a Measured on site in spring and summer 2009, using tape measure for area and compass for orientation of exposure.

^b Measured using den coordinates and georeferenced topographical maps from Natural Resources Canada (117D12E, scale 1:50 000) in a GIS system (Quantum GIS version 1.7.1).

^c Documented as three variables with different scales (radius): 500 m, 1 km, and 1.5 km.

^d Terrain Ruggedness Index (Nellemann and Thomsen, 1994) measured in a quadrat centered around each den (corrected for areas falling in the ocean) on two spatial scales: 1 km² and 4 km².

^e Where lemming activity is high in winter and spring, based on winter nests (see Appendix I).

^f High index value means that the various habitats have similar representation (ocean area not considered), with rare habitats considered on equal footing to common ones (Krebs, 1999; Smith and Wilson, 1996). Values were rescaled with the smallest score set at 0. See the Appendix I for more information on the various habitat types considered.

^g Measured using a georeferenced version of the topography and vegetation map developed by Smith *et al.* (1989) in a GIS system (Quantum GIS version 1.7.1).

^h Terrain with steep relief undergoing considerable erosion, where ptarmigan activity is highest in mid to late winter, based on scats (see Appendix I).

ⁱ Where geese and other bird activity is concentrated in summer, based on scats and casual observations (see Appendix I).

^j Where lemming and geese activity is high in summer, based on burrows and scats, respectively (see Appendix I).

^k Where lemming activity is high in summer, based on burrows (see Appendix I).

Shelter access

In spring, the frozen soil cannot be excavated, and some burrows are blocked by ice. Some dens selected by foxes appear to have low snow accumulation in winter and good sunlight exposure in spring (Macpherson, 1969). Eide, Nellemann and Prestrud (2001) found that dens were preferentially created in areas with intermediate relief and mild snow accumulation. They tend to be situated on south-facing slopes with many burrows facing southward (Chesemore, 1969; Dalerum *et al.*, 2002; Danilov, 1961; Eberhardt, 1977; Garrott, Eberhardt and Hanson, 1983b; Prestrud, 1992b; Smits, Smith and Slough, 1988; Szor, Berteaux and Gauthier, 2008), which may favour exposure to sunlight and speed-up thawing of snow and ice (Dalerum *et al.*, 2002; Danilov, 1961). Dens also tend to be located on elevated topographical features with warmer soil and better drainage (Chesemore, 1969; Danilov, 1961; Macpherson, 1969; Smits, Smith and Slough, 1988). While physical aspects of dens were mostly studied to determine where foxes create dens, (e.g., Eide, Nellemann and Prestrud, 2001; Smits, Smith and Slough, 1988; Szor, Berteaux and Gauthier, 2008) they could have an influence in which dens are used for reproduction.

Shelter quality

Arctic fox reproductive dens tend to be large, with many burrows (Anthony, 1996; Dalerum *et al.*, 2002). It is often hypothesised that abundant burrows reduce predation risk, especially for pups (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Tannerfeldt, Moehrensclager and Angerbjörn, 2003), and can facilitate escape from attacks. Another anti-predation strategy observed both for arctic fox (Anthony, 1996; Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Garrott and Eberhardt, 1982; Prestrud, 1992a) and red fox (Sargeant, Pfeifer and Allen, 1975; Storm *et al.*, 1976; Voigt and Earle, 1983) is the relocation of litters to another den. Den relocations for both species seem to occur over short distances of 1 km or less, inside the territory of adults (Frafjord, 1993; Uraguchi and Takahashi, 1998). Larger mammalian predators in our study area, such as grizzly bears and wolves, constitute a potential threat to foxes, through intra-guild predation and excavation for their own denning (D. Gallant and B. G. Slough, personal observation). Den sizes and locations relative to each other may influence den choice by reproducing pairs.

Spring food

Spring distribution of prey could have a major influence on natal den choice. Lemming activity in winter is concentrated in valley bottoms and slopes where snow cover is deeper, providing protection against thermal stress and predators (Batzli, Pitelka and Cameron, 1983; Duchesne, 2009; Reid *et al.*, 2012). However, arvicoline rodents often migrate away from lowlands during spring thaw to avoid flooding (Batzli, Pitelka and Cameron, 1983; Speller, 1972). Arvicoline vulnerability to predation increases when they move into unfamiliar terrain (Ambrose, 1972; Metzgar, 1967), and foxes have been observed to capitalise on them when they are displaced during spring floods (Hobgood, 1984; Speller, 1972). Thus, landscapes with varied topography potentially constitute profitable hunting grounds for foxes in spring.

Summer food

Den choice could be influenced by prey distribution in summer because arctic foxes forage close to dens they occupy while lactating (Frafjord, 1993). When abundance of primary prey (e.g., lemmings) is low, reproductive pairs are found denning near alternative food sources, like bird colonies (Giroux *et al.*, 2012) and garbage dumps (Eberhardt *et al.*, 1983). Szor *et al.* (2008) demonstrated an association between summer prey distribution and natal den selection by arctic fox. In Sweden and Norway, red foxes occupy dens in lowlands near the treeline, areas presumed to be richer in potential prey than neighbouring mountainous areas (Dalén, Elmhagen and Angerbjörn, 2004; Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Linnell, Strand and Landa, 1999).

Coastal food

Both arctic (Fay and Stephenson, 1989) and red (Andriashek *et al.*, 1985) foxes go on the sea ice to access seal carcasses left behind by hunting polar bears. Marine resources can constitute a seasonally important food source for foxes in coastal arctic regions (Roth, 2002, 2003; Tarrowx *et al.*, 2012). In summer, carrion may get washed ashore. Thus, we included the coastal habitat as a potentially important factor in natal den selection.

3.4.4 Statistical analyses

We built several generalised linear models, each representing the influence of a given factor on fox den selection. We then compared the performance of these models in explaining natal den selection by red fox, and by arctic fox with and without red fox present.

To determine whether red foxes excluded arctic foxes from prey-rich habitats, we studied natal den selection by analysing three aspects of the data. First, we studied red fox natal den selection (1984, 1985, 1988, and 2009). According to our first prediction, the best-performing model for this analysis should reflect the presence of prey-rich habitats around dens (i.e., Spring food, Summer food, and Coastal food). Second, we studied arctic fox natal den selection when there were also reproducing red foxes (1984, 1985, 1988, and 2009). According to our second prediction, the best-performing model for this situation should reflect dens as refuges (i.e., Shelter access and Shelter quality). Third, we studied arctic fox natal den selection when there were no reproducing red foxes (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, and 2010). According to our third prediction, the best-performing model for this situation should reflect prey-rich habitats around dens. We use the term data subset, to refer to these three separate analyses involving different portions of the data.

The dependent variable in our models was the number of times that a den was used for reproduction over the years by either red or arctic fox. We do not know the number of foxes that stayed on the island more than a year. Such situations violate the assumption of independence in statistics, but foxes can nonetheless choose to revise their den choice yearly. We considered all dens ($n=25$) for which we had both recent (2008-2010) and historic (1984-1990) information on den usage by foxes (Fig. 3.1), and considered them as potential natal dens. All dens used for reproduction were inspected often (7 to 10 years), while those without detection of reproduction varied the most with respect to how often they were inspected (4 to 10 years). We used the number of years a den was inspected as a weighting factor, because the less often a den was inspected, the less certainty there is about its true frequency of use for reproduction.

Some of the dens studied were never used for reproduction by foxes. There were accordingly many zero values in our dependent variable, which could not be accounted for by

conventional distribution models (Zeileis, Kleiber and Jackman, 2008). We therefore used a Hurdle model (Cameron and Trivedi, 2005; Hilbe, 2011) for analyses and used the “pscl” R package (Jackman, 2011; Zeileis, Kleiber and Jackman, 2008). This model contains two parts, one which addresses the number of times a den was used for reproduction among dens selected by foxes (the frequency-of-use part) and the other which accounts for whether dens were used or not (the binary part). The Hurdle model can handle higher levels of zero-saturation than alternatives such as zero-inflated models (Cameron and Trivedi, 2005). A given predictor variable can be present in both portions of the Hurdle model structure if it explains some of the variability in both den frequency of use and den usage-avoidance (Zeileis, Kleiber and Jackman, 2008). We used the zero-truncated negative binomial distribution (Sampford, 1955) with log-link for the frequency-of-use part of the model and the binomial distribution for its binary part.

For each of the five factors proposed as potentially important in natal den selection, we built the best possible model out of the mutually exclusive sets of variables (Table 3.1). We did not include inter-correlated predictor variables (Spearman’s $\rho > 0.7$) together in the same portion of the model but rather kept only the one explaining the most variability. Inter-correlation was especially frequent among the three versions of the same variable calculated at different spatial scales (see note c in Table 3.1). For each of the nine variables that this concerns, we only included the best-performing of the three versions in the frequency-of-use and the binary parts of the hurdle model. We adopted an information-theoretic approach and used Akaike’s Information Criterion (AIC) values to compare the performance of competing models for describing natal den selection within each of the three analysed data subsets (Anderson and Burnham, 2002; Burnham and Anderson, 2002). We applied the correction for small samples (AIC_c) by Hurvich and Tsai (1989) to adjust scores in case of over-fitting in the models, and calculated Akaike weights (w_i) to help visualise the level of support for each model (Burnham and Anderson, 2002). Direct comparison of AIC_c scores with Akaike weights were made within each data subset only. To build models for each factor category in each data subset, we first tested each predictor variable alone with the dependent variable to evaluate its explanatory potential. For each model part, we started with the best performing variable and then added the next best performing ones, one by one, keeping them in the model if they lowered the AIC_c score.

Unless otherwise stated, all analyses were done in R version 2.14.1 (R Development Core Team, 2011). Means are reported with standard errors, and test outcomes of $p \leq 0.05$ were considered to be statistically significant in the analyses performed to validate variables (see Appendix I).

3.5 Results

During surveyed years, 4 and 14 of the 25 dens were used for reproduction by red and arctic foxes, respectively (Fig. 3.1, Table 3.2). One model clearly stood out in each of the three sets of analyses, with large differences between the performances of best and second-best models (see Akaike weights, Table 3.3). The best-performing model for describing natal den selection varied according to fox species and context.

Red foxes selected natal dens primarily on the basis of proximity to habitats rich in spring prey, with proximity to the coastal food resources having secondary importance (Table 3.3, Fig. 3.2). Shelter-related models had negligible strength for describing natal den selection by red foxes. This result supports our first prediction that red fox natal den selection should be driven more by proximity to prey-rich habitats than by the dens' quality as shelter. According to the Spring food model, dens most frequently used had less sloping gullied failing terrain (terrain with steep relief undergoing considerable erosion) within 500 m than dens used only once (Table 3.4). Used dens, compared to unused ones, had higher terrain ruggedness values at the 1-km² scale, but less valley habitat within 1.5 km (Table 3.4). According to the Coastal food model, dens most frequently used were closer to shore than dens used only once (Table 3.4). Dens used by red foxes also had more shoreline habitat within 1.5 km than unused dens (Table 3.4).

Table 3.2
Reproduction by red and arctic foxes at 25 dens on Herschel Island for ten years of survey data.

Times used for reproduction	Red fox	Arctic fox
0	21	11
1	2	5
2	2	6
3	0	1
4	0	1
5	0	1

Table 3.3
Comparisons of two-part Hurdle models to analyse influences on fox natal den selection on Herschel Island in three contexts: 1) red fox natal den selection, 2) arctic fox natal den selection for the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were both arctic and red fox natal dens on the island, and 3) arctic fox natal den selection for the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. Model selection is based on Akaike's Information Criterion corrected for small sample bias (AIC_c). Data for all models come from ten years (1984-1990 and 2008-2010) of repeated survey of 25 fox dens on Herschel Island, Yukon, Canada. Detailed regression results for the two best-performing models for each context are shown in Table 3.4

Context	Model	-2(loglikelihood)	Parameters (k) ^a	AIC_c	ΔAIC_c (Δ_i)	Akaike weight (w_i)
Red fox	Spring food	86.3	6	103.01	0.00	0.99
	Coastal food	98.56	5	111.72	8.72	0.01
	Shelter quality	126.5	6	143.16	40.16	0.00
	Summer food	131.2	7	151.75	48.74	0.00
	Shelter access	209.2	6	225.80	122.79	0.00
Arctic fox ^b	Shelter access	88.4	8	113.40	0.00	0.97
	Spring food	99.9	7	120.50	7.10	0.03
	Summer food	122.6	5	135.76	22.36	0.00
	Shelter quality	120.5	6	137.18	23.78	0.00
	Coastal food	124.5	6	141.15	27.75	0.00
Arctic fox ^c	Shelter quality	189.3	7	209.92	0.00	0.99
	Spring food	189.4	9	219.47	9.54	0.01
	Coastal food	230.4	5	243.47	33.55	0.00
	Shelter access	231.0	6	247.64	37.71	0.00
	Summer food	247.0	5	260.21	50.29	0.00

^a Number of parameters, including two intercepts (one in each part of the Hurdle model) and the theta parameter for the truncated negative binomial distribution in the part of the model addressing frequency of use (see methods).

^b When red fox was reproducing on the island.

^c When red fox was not reproducing on the island.

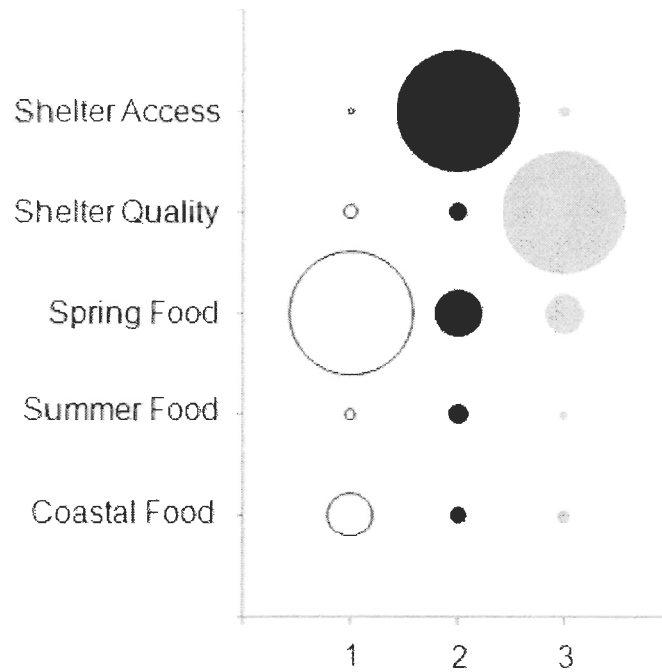


Figure 3.2 Schematic representation of model performance in describing natal den selection on Herschel Island, where each circle represents a different model within three separately analysed contexts: 1) Red fox natal den selection, 2) Arctic fox natal den selection in the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were red fox natal dens on the island, and 3) Arctic fox natal den selection in the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. The size of circles is defined by the rescaled inverse logarithm of model likelihood ($1 / [1 - \log \{e^{-0.5 \Delta AIC_c}\}]$), with the largest circles in each subset representing the best-performing model. Details on variables retained in the two best-performing models for each analysed subset are found in Table 3.4.

Table 3.4

Detailed regression results of two-part Hurdle models integrating den attributes and surrounding habitats to determine natal den selection by foxes on Herschel Island in three contexts: 1) red fox natal den selection, 2) arctic fox natal den selection for the subset of four years (1984, 1985, 1988, 2009) when there were both arctic and red fox natal dens on the island, and 3) arctic fox natal den selection for the subset of six years (1986, 1987, 1989, 1990, 2008, 2010) when there were no natal red fox dens on the island. The two best-performing models (see Table 3.3) are shown for each context

Context	Model	Model part ^a	Factor	Coefficient estimate	Std-error	Z	P
Red fox	Spring food	Frequency	Intercept	4.41	1.64	2.69	0.01
		Frequency	SLO-GUL-FAI-500M	-0.41	0.17	-2.49	0.01
		Frequency	Log(theta)	11.62	61.56	0.19	0.85
		Binary	Intercept	6.52	1.93	3.37	0.00
		Binary	TRI-1KM ²	1.75	0.99	1.77	0.08
		Binary	VALLEY-1.5KM	-1.91	0.39	-4.86	0.00
	Coastal food	Frequency	Intercept	9.80	4.15	2.36	0.02
		Frequency	DIST-SHORE	-0.08	0.03	-2.27	0.02
		Frequency	Log(theta)	10.43	16.36	0.64	0.52
		Binary	Intercept	-22.61	6.13	-3.69	0.00
		Binary	SHORELINE-1.5KM	15.26	4.10	3.73	0.00
		Arctic fox ^b	Shelter access	Frequency	Intercept	-39.17	21.48
Frequency	DEN-HEIGHT			1.65	1.07	1.55	0.12
Frequency	EXP-DEN-S			0.29	0.18	1.61	0.11
Frequency	Log(theta)			5.10	0.02	284.95	0.00
Binary	Intercept			0.81	0.74	1.10	0.27
Binary	BURR-S			0.13	0.04	3.06	0.00
Binary	EXP-TERR-S			-0.02	0.01	-2.09	0.04
Binary	DEN-HEIGHT			-0.24	0.12	-2.07	0.04
Spring food	Frequency		Intercept	-5.03	78.75	-0.06	0.95
	Frequency		TRI-4KM ²	-6.06	1.36	-4.45	0.00
	Frequency		SLO-GUL-FAI-1KM	0.30	0.62	0.47	0.64
	Frequency		Log(theta)	6.11	0.00	10781.00	0.00
	Binary		Intercept	3.46	1.00	3.48	0.00
	Binary		VALLEY-500M	-1.63	0.59	-2.75	0.01
	Binary		EVENNESS-1.5KM	-5.94	2.66	-2.24	0.03

continued on next page...

...Table 3.4 (continued)

Context	Model	Model part ^a	Factor	Coefficient estimate	Std-error	Z	P
Arctic fox ^c	Shelter quality	Frequency	Intercept	1.17	0.25	4.73	0.00
		Frequency	N-DENS-1KM	-1.31	29.00	-4.49	0.00
		Frequency	Log(theta)	12.17	50.62	0.24	0.81
		Binary	Intercept	-1.18	0.83	-1.42	0.16
		Binary	N-DENS-1.5KM	-0.54	0.16	-3.44	0.00
		Binary	DEN-AREA	0.01	0.00	4.42	0.00
		Binary	DIST-DEN	0.00	0.00	3.05	0.00
		Spring food	Frequency	Intercept	0.73	1.53	0.48
	Frequency	EVENNESS-500M	-2.71	1.23	-2.20	0.03	
	Frequency	VALLEY-1.5KM	0.26	0.13	2.06	0.04	
	Frequency	TRI-4KM ²	-0.61	0.30	-2.07	0.04	
	Frequency	Log(theta)	11.22	85.17	0.13	0.90	
	Binary	Intercept	-0.39	1.00	-0.39	0.69	
	Binary	TRI-1KM ²	2.03	0.43	4.72	0.00	
Binary	VALLEY-500M	-2.08	0.56	-3.72	0.00		
Binary	SLO-GUL-FAI-1.5KM	-0.02	0.01	-3.18	0.00		

^a The models have two parts: One modeling the number of times dens were used for reproduction (frequency), and the other modeling whether dens were used or avoided for reproduction (binary).

^b When red fox was reproducing on the island.

^c When red fox was not reproducing on the island.

In years when red foxes reproduced on Herschel Island, springtime access to dens was the most important factor in arctic fox natal den selection, and proximity to spring prey was of secondary importance (Table 3.3, Fig. 3.2). This result supports our second prediction, that arctic foxes should select dens based on good refuge rather than on proximity to prey-rich habitats when faced with sympatric red foxes. According to the Shelter access model, dens most frequently used had a higher profile and were better oriented toward the south relative to those used only once (Table 3.4). Relative to dens never used, used dens had more southward facing burrows but had lower den height, and terrain around them tended to face northward (Table 3.4). According to the Spring food model, dens most frequently used had lower terrain ruggedness values at the 4-km² scale and had more sloping gullied failing terrain within 1 km than those used once (Table 3.4). Dens selected by arctic foxes had less valley habitat within 500 m and lower habitat evenness within 1.5 km than those that were not selected (Table 3.4).

When red foxes did not reproduce on the island, arctic foxes selected natal dens primarily for their capacity to provide shelter, whereas proximity to spring prey habitat had secondary importance (Table 3.3, Fig. 3.2). This result does not fit our third prediction that arctic foxes should select dens offering the best proximity to prey-rich habitats when red foxes do not reproduce on the island. According to the Shelter quality model, dens that were most frequently used had fewer other dens within 1 km than dens used only once for reproduction (Table 3.4). Compared to dens never used, selected dens also had a larger area covered with burrows and fewer dens located within 1.5 km, along with a larger distance to the closest den (Table 3.4). According to the Spring food model, dens most frequently used had lower habitat evenness within 500 m, lower terrain ruggedness values at the 4-km² scale, but more valley habitat within 1.5 km than dens used only once. Dens used for reproduction, compared to those never used, had higher terrain ruggedness values at the 1-km² scale, less valley habitat within 500 m, and less sloping gullied failing terrain within 1.5 km (Table 3.4). The Spring food model better described arctic fox natal den selection than the other food-related models (i.e., Summer food, Coastal food) in all cases (Table 3.3), but never came close to be the best model, even when there was no red fox reproduction.

3.6 Discussion

This study presents rare results on interactions between truly sympatric red and arctic foxes, where they occupy not only the same habitat, but the same den locations. We found sufficient evidence to support our hypothesis that the larger red fox, which is dominant but has a higher energetic burden, occupies dens in prey-rich habitats at the expense of the smaller arctic fox. Availability of food is often suggested to be the most important factor in habitat selection by foxes (e.g., Halpin and Bissonette, 1988; Jepsen *et al.*, 2002; Jones and Theberge, 1982). Our results on natal den selection by red foxes support this. Our results for arctic foxes, however, show that shelter can take precedence over proximity to good hunting grounds and that the need for early springtime access to shelter is increased when arctic foxes share the landscape with their dominant competitor.

Szor, Berteaux and Gauthier (2008), demonstrated on Bylot Island (Nunavut) that food resources, namely proximity to a large colony of greater snow geese (*Chen caerulescens*

atlantica) and to high-quality summer lemming habitat, constituted the dominant factor influencing natal den choice by arctic foxes, along with territorial behaviour. In contrast, our results suggest that refuge was more important to arctic foxes than proximity to prey-rich habitats when they selected natal dens. This contrast can be attributed to the virtual absence of red foxes on Bylot (D. Gallant and D. Berteaux, pers. obs.). Additionally, Bylot has a large centralised food source, one of the largest greater snow geese colonies known (Reed and Chagnon, 1987), whereas Herschel Island has not. Finally, foxes on Herschel Island and its surrounding region have to cope with large predators that are absent or rare on Bylot, namely grizzly bears (McLellan, Servheen and Huber, 2012) and wolverines (Slough, 2007), which may add to the predation risk. Red foxes prioritised proximity to prey-rich habitats. Like arctic foxes, they also face predation risk by larger predators, but higher energy requirements could have limited their choice of natal dens to locations with sufficient food.

The Spring food model, which performed best for describing red fox natal den selection, included terrain ruggedness (TRI, Table 3.4) which describes the mix of relatively low and high elevation lands, both of which are needed to accommodate arvicoline in spring when flooding would prompt seasonal displacement (Batzli, Pitelka and Cameron, 1983). Diet studies on the island showed that red foxes consumed less collared lemmings but more brown lemmings than arctic foxes (Smits, Slough and Yasui, 1989). Also, brown lemming density is highest in lowland wet habitats, such as the Pauline Cove area in the easternmost part of the island (Krebs *et al.*, 2011), which is adjacent to higher ground where one of the dens frequently selected by red foxes is situated (Fig. 3.1). For arctic foxes, when there were no reproducing red foxes, Spring food was still only the second-best model for describing natal den selection, but Spring food did include positive associations with valleys at the 1.5 km radius, and with terrain ruggedness at the scale of 1 km² around dens (Table 3.4). Arctic foxes have been found to favour landscapes with variable topography for denning, and one proposed explanation is that valleys have higher vegetation production, which would support higher density of prey (Eide, Nellemann and Prestrud, 2001). However, we propose that it is not only the valleys where rodents are abundant that are important, but also the nearby high-ground habitats where lemmings move to avoid seasonal flooding and to acquire early spring plant growth, and which are more typical habitats for collared lemmings, even in winter if snow covered (Duchesne, Gauthier and Berteaux, 2011). Further studies on spring

movements of arvicolines, and on their vulnerability to predation during a period of habitat shift, are needed to confirm that tundra foxes are attracted to such locations because of higher foraging success.

Our study shows for the first time that red and arctic fox natal den selection is more influenced by proximity to good springtime hunting grounds than by proximity to good summer feeding habitats (Table 3.3). Szor, Berteaux and Gauthier (2008) explored the role of terrain ruggedness in selection of sites for den excavation, but did not explore its potential role in natal den selection by reproducing foxes. Their model assessing natal den choice had high discriminatory power based on aspects of summer prey (i.e., lemming habitat use, proximity to goose colony) and territoriality. However, valleys and terrain variability, representing areas of spring rodent availability, might perform better than summer lemming habitat quality as predictors of natal den choice, especially in regions without highly concentrated food sources such as breeding bird colonies. Corroboration of our results on the relative strength of spring prey and summer prey in natal den selection is needed for other arctic regions.

Some studies found that dens used for reproduction were more spaced-out than expected from random choice (Dalerum *et al.*, 2002; Macpherson, 1969; Prestrud, 1992a), which suggests an influence of territoriality in den choice (Angerbjörn, Ströman and Becker, 1997; Hersteinsson and Macdonald, 1982; Strand *et al.*, 2000). Others, however, did not support this finding (Anthony, 1996; Fine, 1980). Natal den selection on Herschel Island appeared to be partly influenced by territorial behaviour. Natal dens were spaced-out over the island, and this was particularly evident in 1988 and 1990, which were peak years with eight and six natal dens, respectively. We treated other dens, near to those used for reproduction, as shelter opportunities (part of an anti-predation strategy). However, arctic fox natal dens tended to have few nearby dens (Table 3.4, negative coefficients for N-DENS and positive coefficients for DIST-DEN) and Szor, Berteaux and Gauthier (2008) obtained the same negative association. We interpret the relative lack of neighbouring dens as an effect of territorial behaviour, showing a tendency to avoid locations with numerous nearby dens, which may attract activity by rival foxes of either species.

The importance of territoriality in den choice is poorly understood. Foxes probably have to make a choice based on desirable physical aspects of dens and their surroundings, while also minimising direct competition with other foxes. In the case of sympatric red and arctic foxes, we found signs of a displacement effect by red foxes on arctic foxes. When reproductive red foxes were present, arctic foxes chose dens primarily based on spring access. In addition, when reproductive red foxes were absent, arctic foxes occupied some of the dens previously used by red foxes (Fig. 3.1). With competition relaxed, arctic foxes could express their attraction to dens associated with good spring hunting grounds. These patterns fit with Scandinavian studies showing that arctic foxes are excluded from areas used by red foxes (Elmhagen, Tannerfeldt and Angerbjörn, 2002; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002). One of the four dens used by reproducing red foxes on the island has also been used by arctic fox for reproduction the following year. This suggests that there is no deterrence effect of past red fox activity. Den fidelity is observed for arctic foxes in many parts of the Arctic (Eberhardt, Garrott and Hanson, 1983; Ehrich, Carmichael and Fuglei, 2012), and it might explain why we were not able to see a strong change during the relatively short periods when red foxes were not reproducing on the island.

The exclusion of arctic foxes from prey-rich environments by red foxes could have negative demographic consequences for the dominated species. This could contribute, with predation from red fox (Frafjord, Becker and Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann and Petersen, 2006; Tannerfeldt, Elmhagen and Angerbjörn, 2002), to declines in arctic fox populations in the regions where red foxes are established. This still has to be demonstrated in Canada, however (Gallant *et al.*, 2012).

More studies involving contrasting situations with differing risks from large predators (e.g., red fox, wolverine, grey wolf, grizzly bear) would help explore the relative influence of optimal shelter *versus* proximity to prey-rich habitats in arctic fox natal den selection. Future studies also need to confirm the relative roles of prey vulnerability in spring, close to pupping, compared to the period of lactation and pup rearing in summer. Consequently, den relocations may need to be assessed both in terms of predation risk and summer food availability. Lastly, documented reproductive success (weaned young) from dens of each

species, in sympatry and in the absence of the competitor, would help us understand the potential demographic effects of the ongoing inter-specific competition.

Acknowledgments

We thank G. Szor, F. Racine, F. Taillefer, A. Fehr, H. Slama, A. Kenney, E. Hofer, C. J. Krebs, and B. S. Gilbert for assistance in the field. We thank park rangers (E. McLeod, L. J. Meyook, J. McLeod, D. Arey, S. McLeod, P. Foisy) and chief ranger R. Gordon for logistical support in the field. Funding for this research comes from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (grants to D. Berteaux, Alexander Graham Bell CGS-D graduate scholarship to D. Gallant), the International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, the Network of Centers of Excellence of Canada, ArcticNet, the Wildlife Conservation Society Canada (D. Reid), the Polar Continental Shelf Program (PCSP), the Canada Research Chairs Program, the Aurora Research Institute, the Canadian Foundation for Innovation, the Centre d'Études Nordiques (CEN), the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada), and the Université du Québec à Rimouski.

CONCLUSION

4.1 Rappel des objectifs de l'étude

Les objectifs de cette étude de doctorat étaient d'améliorer nos connaissances sur les causes et les conséquences de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien. Pour atteindre ces objectifs, nous avons exploité deux types d'information : des données commerciales historiques et des données récoltées lors d'études de terrain (Fig. 3.6).

Dans un premier temps, nous avons étudié les tendances temporelles dans l'abondance relative des fourrures de renard roux dans les récoltes commerciales de fourrures de renard à de multiples postes de traite dans le nord du Canada. Les données historiques utilisées ciblaient la période de 1926 à 1950, ce qui correspond de façon générale à la phase d'expansion de cette espèce sur de vastes superficies de l'Arctique, notamment la partie continentale du Nunavut actuel (Marsh, 1938), de même que l'est de l'archipel de l'Arctique canadien (Macpherson, 1964). Ces données ont été analysées, interprétées, et discutées en tenant compte des contraintes qu'implique l'utilisation de données de nature commerciale dans un contexte de recherche scientifique en écologie. Une attention particulière fut attribuée aux grands événements d'ordre socio-économique qui exercèrent une influence sur l'industrie de la traite des fourrures dans l'Arctique canadien, comme le déclin de cette industrie suivant le grand krash boursier de 1929 (White, 1990; Fig. 1.2), ainsi que l'évolution des conditions socio-économiques des populations inuit et la politique du gouvernement du Canada envers ces dernières (Damas, 2002).

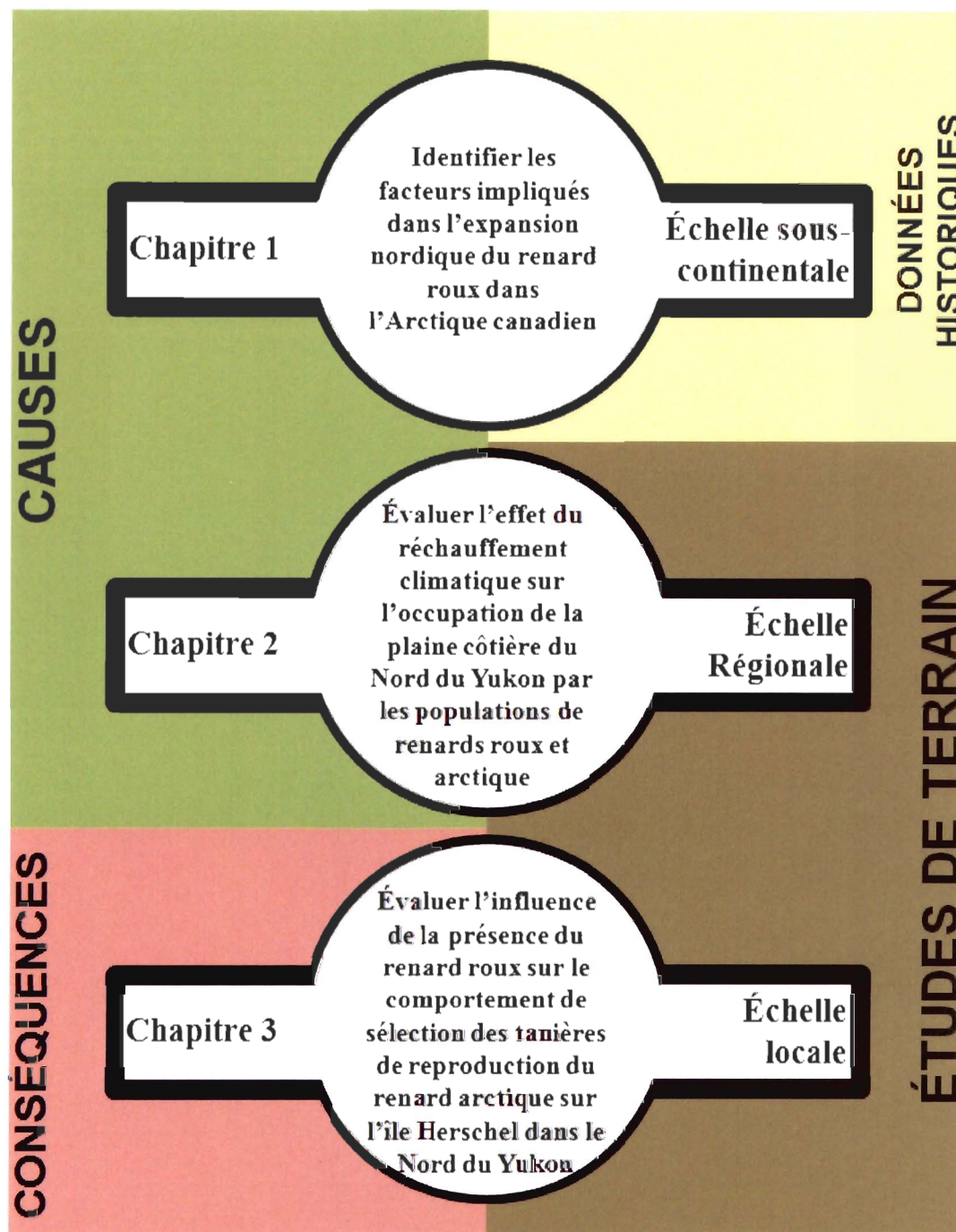


Figure 3.6 Les chapitres de la thèse et les objectifs de recherche mis en contexte quant aux thèmes (causes et conséquences de l'expansion du renard roux dans l'Arctique), à l'origine des données (données historiques vs études de terrain), et à l'échelle spatiale des travaux de recherche (sous-continentale, régionale, locale).

Nous avons aussi mené des études de terrain dans le nord du Yukon, où le renard roux est bien implanté dans la toundra, comme en témoigne sa présence ancienne qui remonte potentiellement à plusieurs siècles (Nagy, 1988), et où il existe en sympatrie avec le renard arctique (Smits et Slough, 1993). Nous avons étudié la dynamique d'occupation des tanières du nord du Yukon par les renards au cours des quatre dernières décennies pour déterminer si le réchauffement du climat a influencé l'importance de la présence du renard roux dans la région. Nous avons aussi effectué un travail de terrain plus intensif sur l'Île Herschel (Fig. 3.1), dans le nord du Yukon (Fig. 0.3). Par l'étude des facteurs qui influencent la sélection des tanières utilisées pour la reproduction par les renards sur l'Île Herschel, nous avons cherché à comprendre comment la présence/absence de reproduction par le renard roux sur l'île influence le comportement de sélection des tanières de reproduction du renard arctique. Les objectifs précis de cette recherche furent les suivant :

Objectif 1 – Identifier les facteurs impliqués dans l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien

Dans notre travail de recherche basé sur l'analyse des données de récoltes commerciales de fourrures dans l'Arctique canadien, nous avons évalué trois hypothèses de recherche concurrentes, sans être mutuellement exclusives, pour évaluer les causes potentielles de l'expansion nordique du renard roux. Notre première hypothèse de recherche était que le réchauffement des températures estivales favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse était une augmentation de la productivité primaire et secondaire de l'écosystème. Notre deuxième hypothèse de recherche était que le réchauffement des températures hivernales favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse était que le réchauffement réduit le stress thermique et donc le fardeau énergétique des renards durant l'hiver, réduisant ainsi la quantité de nourriture qu'ils requièrent. Notre troisième hypothèse était que l'implantation des occidentaux dans l'Arctique canadien favorisa l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Le mécanisme sous-jacent à cette hypothèse est que la présence humaine mène à la création de subsides de nourriture (détritus) dont peuvent bénéficier les renards.

Objectif 2 – Évaluer l'effet du réchauffement climatique sur l'occupation de la plaine côtière du nord du Yukon par les populations de renards roux et arctique

Les suivis des tanières que nous avons effectués dans le nord du Yukon de 2008 à 2010, analysés avec les données des suivis historiques effectués durant les années 1970s (Ruttan, 1974; Ruttan et Wooley, 1974) et 1980s (Smits et Jessup, 1985; Smits et Slough, 1987, 1992, 1993; Smits, Slough et Angerbjörn, 1989), permirent de tester l'hypothèse que le réchauffement climatique des quatre dernières décennies dans l'Arctique (Chylek *et al.*, 2011; Wendler, Shulski et Moore, 2010) a accru la dominance du renard roux par rapport au renard arctique dans la plaine côtière du nord du Yukon.

Objectif 3 – Évaluer l'influence de la présence du renard roux sur le comportement de sélection des tanières de reproduction du renard arctique sur l'Île Herschel dans le nord du Yukon

La deuxième recherche sur le terrain que nous avons menée impliquait l'étude de la dynamique d'occupation des tanières de reproduction par les renards roux et arctique sur l'Île Herschel, telle que révélée par les suivis récents et historiques des tanières de l'île. Des données ont été récoltées sur le terrain en 2009 pour mesurer diverses caractéristiques physiques des tanières et aussi pour documenter les habitats qui les entourent et leurs richesses potentielles en nourriture pour les renards. Nous avons évalué cinq facteurs potentiellement influents sur la sélection des tanières de reproduction par les renards: l'accessibilité des tanières au printemps, la qualité du refuge, la proximité des tanières aux habitats riches en proies au printemps, la proximité des tanières aux habitats riches en proies l'été, et la proximité des tanières à l'habitat côtier. En comparant la performance de différents modèles de type Hurdle (Cameron et Trivedi, 2005; Hilbe, 2011) représentant ces facteurs, nous avons déterminé ce qui gouverne le choix des tanières de reproduction chez le renard roux, de même que pour le renard arctique lorsque les renards roux se reproduisent sur l'île ou non. Ces comparaisons ont permis de tester l'hypothèse que le renard roux, qui est plus gros et qui a donc un fardeau énergétique plus élevé que le renard arctique (Carbone, Teacher et Rowcliffe, 2007), occupe les tanières situées dans les habitats les plus riches en proies aux dépens de ce dernier.

4.2 Originalité et importance

4.2.1 Originalité et importance dues au contexte général de l'étude

L'Arctique a connu un réchauffement climatique intense et soutenu au cours du dernier demi-siècle (Chylek *et al.*, 2009; Hansen *et al.*, 2006; Rahmstorf *et al.*, 2007). Un déplacement vers les pôles de l'aire de répartition d'un grand nombre d'espèces végétales et animales a été constaté au cours du vingtième siècle, ce qui fut interprété comme étant en accord avec les effets attendus des changements climatiques (Chen *et al.*, 2011; Lenoir *et al.*, 2008; Parmesan et Yohe, 2003). Le cas de l'expansion du renard roux dans la toundra qui s'amorçait au cours du vingtième siècle (Macpherson, 1964; Marsh, 1938) fut popularisé par les médias, qui jusqu'à aujourd'hui le citent comme un exemple marquant de l'impact du réchauffement climatique sur la faune des écosystèmes de l'Arctique (par ex., Anonymous, 2013; Davies, 2011). Les synthèses de la littérature scientifique de premier plan font de même (par ex., Angerbjörn *et al.*, 2013; Anisimov *et al.*, 2007; Parmesan et Yohe, 2003; Post *et al.*, 2009; Walther *et al.*, 2002) en dépit du fait qu'il existe très peu de recherches portant sur le lien entre les tendances climatiques et l'expansion de l'aire de répartition que connût le renard roux au cours du vingtième siècle (Hersteinsson et Macdonald, 1992; Killengreen *et al.*, 2007).

Le renard roux et le renard arctique sont en compétition directe pour la nourriture (Dalén, Elmhagen et Angerbjörn, 2004; Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough et Yasui, 1989) et les tanières (Dalerum *et al.*, 2002; Frafjord, 2003; Rodnikova *et al.*, 2011) dans la toundra. Compte tenu de la dominance physique du renard roux (Frafjord, Becker et Angerbjörn, 1989; Pamperin, Follmann et Petersen, 2006; Rodnikova *et al.*, 2011), l'avenir du renard arctique dans diverses régions de l'Arctique dépend potentiellement de celui du renard roux, en particulier de la poursuite de son implantation dans la toundra. Les recherches portant sur les causes potentielles des changements observés au niveau de l'aire de répartition et de l'abondance de ce prédateur dans l'Arctique sont donc importantes.

La première originalité de cette thèse tient donc à l'examen approfondi d'un sujet très présent dans la littérature spécialisée mais qui n'a presque jamais été abordé de façon

critique. Nous avons étudié les causes et les conséquences de l'expansion du renard roux dans l'Arctique par une combinaison d'études qui exploitent diverse sources de données, et qui furent réalisées à différentes échelles spatiales (Fig. 3.6). La combinaison d'études historiques et d'études de terrain n'est pas nouvelle en écologie animale, mais elle demeure une approche originale car peu de sujets se prêtent bien à cette double approche.

4.2.2 Originalité et importance dues aux sujets précis abordés par l'étude

L'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique

Dans leur travail pionnier sur l'expansion du renard roux dans l'Arctique, Hersteinsson et Macdonald (1992) ont utilisé les données historiques de récoltes de fourrures de renards aux postes de traite de l'Arctique canadien pour appuyer l'hypothèse qu'ils ont développée pour expliquer ce phénomène : le réchauffement des températures estivales permit au renard roux d'étendre sa distribution dans l'Arctique en causant une augmentation de la productivité de l'écosystème partant du niveau de la production primaire (plantes) vers le haut (herbivores) dans la chaîne alimentaire, augmentant ainsi la disponibilité de nourriture dans la toundra. Exception faite de cette toute première étude sur la question, cette explication climatique ne bénéficie d'aucun autre appui substantiel.

Killengreen *et al.* (2007) ont testé l'hypothèse selon laquelle le retrait du renard arctique dans le nord de la Norvège est une conséquence de l'implantation du renard roux, rendue possible par l'augmentation de la productivité de l'écosystème causée par le réchauffement climatique. Se faisant, ils auraient pu être les premiers à évaluer et appuyer l'hypothèse proposée par Hersteinsson et Macdonald (1992) qui implique l'effet ascendant du climat sur la productivité des écosystèmes de l'Arctique. L'étude consistait en un échantillonnage de la faune et de la flore d'une multitude de sites dans le nord de la Norvège en 2004, reposant ainsi sur l'analyse de différences au niveau spatial. Ils ont trouvé une relation négative entre la productivité primaire des plantes et l'historique d'occupation des tanières de reproduction par le renard arctique au cours des cinq dernières années dans une de leurs cinq régions d'étude. Les sites avec la plus grande biomasse de plantes correspondaient à ceux où il n'y avait pas d'occupation récente des tanières par le renard arctique, ce qui

suggère une exclusion par les renards roux occupant les sites les plus productifs. Cependant, l'étude n'intègre aucune donnée climatique, et aucune information sur l'occupation des tanières par le renard roux, l'espèce qui constitue pourtant le point d'intérêt principal en ce qui concerne les changements dans la dynamique d'occupation des tanières par le renard arctique. De plus, l'année d'étude correspondait à une phase basse du cycle d'abondance des petits rongeurs dans la région, de sorte qu'il ne fut pas possible de trouver des différences spatiales dans l'abondance relative de ces proies importantes pour les renards (Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Killengreen *et al.*, 2007; Smits, Slough et Yasui, 1989). Cette étude n'a donc pas été en mesure de nous informer sur la plausibilité du mécanisme proposé par Hersteinsson et Macdonald (1992).

Notre étude constitue ainsi la toute première recherche qui évalue l'hypothèse du climat proposée par Hersteinsson et Macdonald (1992). Elle le fait, de plus, dans le même contexte d'étude, c'est-à-dire en employant comme modèle le scénario nord-américain de l'expansion du renard roux dans l'Arctique. Elle est aussi la première recherche à l'évaluer en la confrontant à des hypothèses de recherche alternatives, en considérant aussi un autre changement majeur survenu dans l'ensemble de l'Arctique canadien et qui implique un mécanisme plus simple : l'influence de la présence humaine dans la toundra par la création de subsides de nourriture (par ex., détritiques) dont peuvent bénéficier les prédateurs de l'Arctique (Eberhardt *et al.*, 1982; Eberhardt, Garrott et Hanson, 1983; Peirce et van Daele, 2006; Thomas et Macdonald, 1987).

Notre étude met aussi à contribution de nouvelles données dans l'étude du sujet. Les données de récolte des fourrures analysées par Hersteinsson et Macdonald (1992) sont de source gouvernementale et dérivées des déclarations de revenu sur les exportations de fourrures. Les données que nous avons analysées proviennent des registres d'acquisition de fourrures, telles qu'elles furent inventoriées dans les documents internes de la Compagnie de la Baie d'Hudson, aux Archives de la Compagnie de la Baie d'Hudson (Winnipeg, Manitoba).

Le nord du Yukon constitue une des rares régions de l'Arctique où des données historiques de suivis des tanières de renards sont disponibles. Ces données permettent l'étude des tendances dans l'abondance relative des renards à l'échelle régionale sur plusieurs

décennies à partir de données scientifiques, plutôt qu'à partir d'informations indirectes, comme c'est habituellement le cas à cette échelle spatio-temporelle (par ex., les données de récoltes de fourrures). De plus, cette région a connu un réchauffement climatique considérable (Hansen *et al.*, 2006; Wendler, Shulski et Moore, 2010) tout en ayant subi une influence négligeable des activités humaines au cours des quatre dernières décennies, car la présence humaine dans cette région a connu une diminution importante. Les études sur l'écologie des renards dans l'Arctique ont souvent été réalisées dans des régions où surviennent des subsides de nourriture liés aux activités humaines, comme dans le nord de l'Alaska où il existe des champs pétrolifères développés (Eberhardt *et al.*, 1982; Fine, 1980; Garrott, Eberhardt et Hanson, 1983a), en Fennoscandie où vivent des troupeaux de rennes (*Rangifer tarandus*) semi-domestiqués (Killengreen *et al.*, 2011; Selås et Vik, 2007), ou dans d'autres régions du Nord canadien, comme sur l'Île Bylot (Gauthier *et al.*, 2011; Giroux *et al.*, 2012), où il existe une grosse colonie de grandes oies des neiges (*Anser caerulescens atlanticus*) qui bénéficient des activités humaines agricoles dans leur aire d'hivernage. Cette situation particulière dans le nord du Yukon, qui est peut-être même unique, a créé une opportunité intéressante : celle d'étudier les tendances dans les populations de renards roux et arctique par une étude de terrain à grande échelle dans un contexte de réchauffement climatique, mais sans l'influence des subsides de nourriture qu'une activité humaine considérable et soutenue engendrerait.

Étude des interactions compétitives entre les renards roux et arctique

La question de la compétition entre ces deux mésoprédateurs reçut beaucoup d'attention en Scandinavie, où suite à la surexploitation commerciale, le renard arctique a un statut protégé depuis plus d'un demi-siècle (Hersteinsson *et al.*, 1989) et où le renard roux s'est depuis implanté dans l'aire de répartition historique du renard arctique (Kaikusalo et Angerbjörn, 1995; Linnell, Strand et Landa, 1999). Cependant, cette région est caractérisée par la rareté du renard arctique (Angerbjörn *et al.*, 1995; Kaikusalo et Angerbjörn, 1995; Linnell, Strand et Landa, 1999), de même que par une ségrégation géographique entre ces deux espèces, particulièrement durant la saison de reproduction, où le renard arctique est relégué aux habitats de haute altitude moins productifs (Dalén, Elmhagen et Angerbjörn, 2004;

Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Linnell, Strand et Landa, 1999). Cette situation rend l'étude directe de la compétition entre ces deux espèces difficile (Frafjord, 2003; Killengreen *et al.*, 2007; Linnell, Strand et Landa, 1999), compte tenu de l'absence d'une situation de sympatrie à fine échelle spatiale.

Même à la limite sud de l'aire de répartition du renard arctique en Amérique du Nord, notamment dans la Région de Churchill au Manitoba, les tanières occupées par ces deux espèces connaissent une séparation géographique (Roth, 2003). Le seul autre travail de recherche sur ces deux compétiteurs en situation de sympatrie que nous avons identifié remonte à Eberhardt (1977), près des champs pétrolifères de Prudhoe Bay dans le nord de l'Alaska, où l'écologie de ces espèces fut fortement influencée par les activités humaines. Pour l'Arctique en général, la rareté relative du renard roux dans la toundra (par ex., Rodnikova, 2011; Szor, 2006) complique la collecte d'une quantité suffisante de données par des études de terrain. Notre étude de la dynamique d'occupation des tanières de l'Île Herschel représente un travail unique car pour la première fois, l'étude de la compétition entre ces deux espèces fut réalisée dans une véritable situation de sympatrie où les deux espèces coexistent localement, dans le même habitat, et dans un contexte où l'influence des activités humaines est négligeable.

La création et la sélection des tanières par les renards sont sans doute les aspects de leur écologie qui furent les plus souvent étudiés dans l'Arctique (par ex., Eide, Nellemann et Prestrud, 2001; Nielsen, Pedersen et Klitgaard, 1994; Prestrud, 1992; Smith, Smits et Slough, 1992; Smits, Smith et Slough, 1988; Szor, Berteaux et Gauthier, 2008). Dans notre travail de recherche sur la sélection des tanières de reproduction par ces deux espèces, en plus de l'aspect de compétition en véritable situation sympatrique, nous apportons aussi des perspectives nouvelles dans notre approche d'étude de cet aspect de l'écologie des renards. Notre étude de la sélection des tanières se base sur les facteurs déjà connus pour influencer le choix des renards et s'intéresse à l'étape suivante, en étudiant leur importance relative dans ce choix, par l'application d'une approche d'analyse basée sur la comparaison de modèles statistiques impliquant différentes combinaisons de variables. De plus, dans notre étude, tant au niveau des caractéristiques physiques des tanières que des habitats qui les entourent, nous avons fait la discrimination entre les aspects printaniers (période de parturition) et estivaux

(période d'allaitement) dans notre approche d'analyse pour évaluer l'importance du rôle joué par différents facteurs dans la sélection des tanières de reproduction par les renards. Notre étude de la sélection des tanières de reproduction par les renards roux et arctique est donc novatrice à plusieurs égards.

4.3 Discussion des principaux résultats

4.3.1 Les causes de l'expansion du renard roux dans l'Arctique canadien

Notre travail de recherche démontre que l'expansion nordique du renard roux s'est déroulée à une période durant laquelle le climat ne connaissait pas une phase de réchauffement significatif des températures (Figs. 1.3, 1.4, 1.6, et 1.7). De façon générale, pour les données des 14 postes de traite des fourrures du Nord canadien que nous avons analysées par la comparaison de la performance de modèles linéaires généralisés, les variables climatiques représentant les températures estivales et hivernales n'ont été retenues dans les meilleurs modèles que pour une minorité de sites (Fig. 1.6). De surcroît, la direction des corrélations trouvées entre la proportion de renards roux dans les récoltes de fourrures et les variables climatiques n'était pas homogène, et n'était pas celle attendue selon nos hypothèses de recherche dans les cas où ces variables furent retenues dans les meilleurs modèles aux différents postes. Ainsi, le renard roux augmentait en importance dans les récoltes de fourrures, alors que le climat subissait plutôt un léger refroidissement ou des fluctuations durant la période 1926-1950. Les modèles additifs généralisés que nous avons analysés révélèrent que les sites où l'importance du renard roux a le plus augmenté dans les récoltes de fourrures correspondaient à ceux qui ont connu le moins de changement au niveau du climat durant la même période (Fig. 1.7a, b). Le renard roux augmentait aussi en importance pour des sites où le climat se refroidissait (Fig. 1.7a, b). Les résultats de nos analyses, sous différentes perspectives, font tous état d'un lien faible et hétérogène entre les tendances climatiques et la représentation du renard roux dans les données de récoltes commerciales de fourrures dans le nord du Canada.

La comparaison de la chronologie de l'expansion nordique du renard roux et de celle de l'implantation des occidentaux dans l'Arctique canadien a révélé que la fondation de sites

sédentaires précède la venue de cette espèce à toutes les latitudes dans l'Arctique canadien (Fig. 1.5). Cet aspect fut observé tant pour l'Île de Baffin et sa région, que pour la partie continentale du territoire du Nunavut. L'analyse des données de récoltes des fourrures par la comparaison de la performance de modèles linéaires généralisés a démontré la dominance de la variable représentant la présence humaine pour décrire les tendances observées dans la proportion de fourrures de renards roux dans les récoltes de fourrures (Fig. 1.6). La variable humaine (nombre de communautés-années) fut retenue dans les meilleurs modèles pour 12 des 14 sites analysés, et la direction de la corrélation était homogène et positive pour la grande majorité des sites. Les résultats de nos analyses, sous différentes perspectives, témoignent de l'existence d'un lien entre le développement de la présence occidentale dans l'Arctique canadien et l'expansion du renard roux pour la période 1926-1950.

Contrairement au travail pionnier de Hersteinsson et Macdonald (1992), aucun de nos résultats ne permet d'appuyer une explication d'origine climatique comme cause de l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien. La seule hypothèse de recherche appuyée par nos résultats est celle selon laquelle le développement de multiples sites sédentaires par les occidentaux dans l'Arctique canadien, en créant des subsides de nourriture d'origine anthropique (détritiques), permit au renard roux d'étendre sa distribution dans la toundra. Parmi les analyses de Hersteinsson et Macdonald (1992), celles qui concernaient spécifiquement les tendances temporelles dans les récoltes de fourrures ont produit des résultats qui sont pourtant en accord avec nos résultats, car aucune corrélation statistiquement significative ne fut trouvée entre les variables climatiques et les séries temporelles de récoltes de fourrures qu'ils ont analysées.

Les séries temporelles analysées par Hersteinsson et Macdonald (1992) étaient longues et couvraient la période de 1931 à 1981. L'analyse d'aussi longues séries temporelles pour ces données de nature économique peut poser problème, compte tenu du fait que des événements perturbateurs imprévus ou même inconnus peuvent entrer en jeu et expliquer l'absence de corrélation avec les facteurs étudiés (Pigliucci, 2002). Outre le déclin de l'industrie de la traite de fourrures qui s'amorçait suite au krach boursier de 1929 (Usher, 1973; White, 1990), il y eut un phénomène perturbateur considérable au cours du milieu du vingtième siècle chez les populations humaines de l'Arctique qui vint modifier leur

dynamique d'utilisation du territoire. Des migrations inuit s'amorçaient durant la fin des années 1950s. en réponse à une situation socio-économique difficile dans l'Arctique canadien, où plusieurs localités connurent des famines (Damas, 2002). Ce changement culmina dans les années soixante, quand le gouvernement canadien arrêta de favoriser le dispersement des populations inuit dans la toundra, et se mit à préconiser la concentration des populations et des services dans un nombre restreint de communautés côtières (Damas, 2002). Nous avons démontré qu'au niveau des prises de fourrures, la dynamique de l'industrie de la traite des fourrures dans l'Arctique canadien n'a pas suivi la demande des marchés telle que reflétée par la valeur moyenne annuelle des fourrures, et que les migrations humaines durant cette période vinrent perturber l'industrie, comme en témoigne l'effondrement du volume des prises de renard arctique dans les Territoires du Nord-Ouest et le Nunavut actuel (Fig. 1.2). En revanche, les résultats de nos analyses, qui furent circonscrites à la phase d'expansion de l'aire de répartition du renard roux dans l'Arctique (1926-1950), n'ont pas non plus révélé de corrélations fortes et en bon accord avec les tendances climatiques. Nos résultats appuient notre conclusion que l'expansion du renard roux dans l'Arctique, telle que reflétée dans les données de récoltes commerciales de fourrures de renard, n'est pas associée à un réchauffement du climat.

Les études corrélatives qui font état de transitions au niveau de l'aire de répartition et de la phénologie d'un grand nombre d'espèces végétales et animales en réponse aux réchauffements climatiques concernent le plus souvent les changements récents des dernières décennies (par ex., Chen *et al.*, 2011; Lenoir *et al.*, 2008). C'est également le cas pour les études de cas particuliers qui déterminent des liens de causes à effet entre les tendances climatiques récentes et de multiples changements dans l'écologie des prédateurs, tant dans les écosystèmes tempérés (par ex., Post *et al.*, 1999), que ceux de l'Arctique (par ex., Stirling, Lunn et Iacozza, 1999). L'expansion de l'aire de répartition du renard roux dans la toundra s'accomplit en fait avant le réchauffement intense et soutenu que connût l'Arctique au cours du dernier demi-siècle, des années 1970s jusqu'à aujourd'hui (Chylek *et al.*, 2009, 2011). Nos résultats suggèrent que le climat ne connaissait aucun réchauffement considérable durant l'expansion du renard roux. Les travaux de Bradley (1973) qui détaillent les tendances climatiques sur l'Île de Baffin au cours de la majeure partie du vingtième siècle appuient notre constat. De 1930 à 1970, les températures estivales dans la région ont surtout connu une

tendance au refroidissement, alors que les températures hivernales ont fluctué tout au long de cette période (Bradley et Miller, 1972; Bradley, 1973). Une toute petite période glaciaire existait dans les années 1960s sur l'Île de Baffin, comme en témoigne la croissance des petits glaciers et des bancs de neige permanents (Bradley et Miller, 1972).

En plus de notre démonstration que l'implantation des occidentaux représente un mécanisme qui a un plus grand pouvoir d'explication des tendances observées au niveau des fourrures de renard roux dans les récoltes commerciales de fourrures comparativement au climat, notre recherche révèle aussi que l'hypothèse du climat proposée par Hersteinsson et Macdonald (1992) repose sur une prémisse vraisemblablement erronée. En effet, la prémisse selon laquelle l'Arctique connaissait un réchauffement du climat durant la période d'expansion de l'aire de répartition du renard roux nous paraît fautive, plus précisément en ce qui concerne l'est de l'Arctique canadien qui fut la région principalement concernée par l'expansion du renard roux (Bradley et Miller, 1972; Bradley, 1973). Notre révision de la chronologie de l'expansion nordique du renard roux, initialement relatée par Marsh (1938) et Macpherson (1964), permet de constater que l'expansion du renard roux s'est déroulée de façon indépendante et simultanée dans deux régions de l'Arctique canadien : sur l'Île de Baffin et les îles environnantes, et la partie continentale du Nunavut à l'ouest de la Baie d'Hudson. Nous démontrons que pour les deux régions, l'implantation des occidentaux dans la toundra devance la venue du renard roux à toutes les latitudes et qu'il n'y a pas de tendances appréciables au niveau du climat durant la période d'expansion de cette espèce. Cette situation, qui par analogie, peut être interprétée non seulement comme une réplique d'échantillonnage, mais aussi comme une réplique de traitement, vient renforcer notre proposition que la prémisse sur laquelle reposait l'hypothèse de Hersteinsson et Macdonald (1992) est erronée.

4.3.2 Le réchauffement climatique et l'occupation du nord du Yukon par les renards

Nos analyses des tendances au niveau de l'occupation des tanières du nord du Yukon par les renards roux et arctique ont démontré une stabilité (Figs. 2.3 et 2.4) face au réchauffement climatique que connaît la région au cours des quatre dernières décennies (Fig. 2.2). Le renard

roux n'a pas augmenté sa dominance sur le renard arctique et les suivis de tanières récents que nous avons effectués témoignent même d'une réduction potentielle de la présence du renard roux sur la plaine côtière du nord du Yukon, avec les tanières récemment occupées par les renards roux étant toutes situées sur l'Île Herschel ou près de celle-ci (Fig. 2.1). L'analyse des tanières les plus souvent inspectées au cours des suivis de tanières récents (2008-2010) et historiques (1971-1972, 1984-1990) révèle peu de changement, la plupart des tanières n'ayant que des occupations par le renard arctique documentées lors des suivis (Fig. 2.4). Il y eut presque autant de tanières anciennement occupées par le renard arctique qui sont aujourd'hui occupées par le renard roux, que de tanières qui connurent la situation inverse (Fig. 2.4). Les résultats de nos analyses des tendances dans la présence de ces prédateurs dans le nord du Yukon n'appuient pas notre hypothèse de recherche selon laquelle le réchauffement climatique des quatre dernières décennies aurait accru la dominance du renard roux par rapport au renard arctique dans la région. La présence du renard roux n'était pas constante temporellement et les renards arctiques dans certains cas occupaient des tanières qui étaient autrefois occupées par le renard roux, ce qui suggère que la disponibilité de la nourriture demeure un facteur limitant dans la région.

Une augmentation de la productivité primaire fut documentée dans cette partie de l'Arctique nord-américain (Kennedy, Smith et Cooley, 2001; Schuur *et al.*, 2007; Sturm, Racine et Tape, 2001), ce qui suggère une réponse positive de la croissance des plantes au réchauffement climatique (Hansen *et al.*, 2006; Wendler, Shulski et Moore, 2010). Cependant, les lemmings, qui constituent les principales proies des renards dans la région (Smits, Slough et Yasui, 1989), ne connaissent qu'une faible amplitude dans leur cycle d'abondance sur l'Île Herschel (Krebs *et al.*, 2011), et ils existent à faible densité (1 à 4 individus par hectare) sur la plaine côtière du nord du Yukon, sans signes d'éruptions cycliques au niveau de leur abondance (Krebs *et al.*, 2002; Krebs *et al.*, 2011). Les tailles de portées de renard arctique observées sur l'Île Herschel figurent parmi les plus petites connues dans l'Arctique (Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998; Smits, Slough et Angerbjörn, 1989), ce qui constitue une indication additionnelle que l'abondance de nourriture dans cette région est relativement faible. Nous disposons toutefois de peu d'information au sujet des populations de petits rongeurs à l'échelle de la plaine côtière du Yukon, ni même sur l'impact potentiel du réchauffement climatique sur les populations de petits rongeurs de cette région.

Les autres changements survenus dans le nord du Yukon se traduisent eux aussi par une diminution potentielle de la disponibilité de la nourriture pour les renards. La Mer de Beaufort connut une dégradation des glaces saisonnières et périannuelles au cours des dernières décennies (Barber *et al.*, 2009; Macdonald *et al.*, 1999; Stirling, 2002). La population d'ours polaires (*Ursus maritimus*) de la région démontre des signes de stress (Regehr, Armstrup et Stirling, 2006), ce qui suggère qu'ils ont de la difficulté à capturer suffisamment de phoques durant la période des glaces pour reconstituer leurs réserves énergétiques. Les carcasses de phoque laissées par les ours qui chassent sur la banquise constituent une source de nourriture saisonnière considérable pour les populations de renards près des régions côtières (Killengreen *et al.*, 2011; Roth, 2002, 2003). L'accessibilité de cette source de nourriture pour les renards de cette région semble donc diminuer à cause du réchauffement climatique. Suivant le démantèlement de la communauté de Pauline Cove sur l'île Herschel au début des années soixante-dix (Alunik, Kolausok et Morrison, 2003), de même que le démantèlement et l'automatisation des stations radars de la région (Neufeld, 2002), les subsides de nourriture que constituent la production de détritiques auraient aussi diminué au cours des dernières décennies dans le nord du Yukon, car il n'y existe aujourd'hui aucune présence humaine permanente.

4.3.3 La sélection des tanières de reproduction par les renards roux et arctique en situation sympatrique

Le modèle représentant la disponibilité des proies au printemps autour des tanières était de loin celui qui fut le plus performant pour décrire la sélection des tanières de reproduction par le renard roux (Fig. 3.2). Un autre modèle lié à la nourriture, représentant la proximité de l'habitat côtier, fut second en importance. Lorsqu'il y avait présence de reproduction par le renard roux sur l'île, le modèle représentant l'accessibilité des tanières au printemps était le plus performant pour décrire la sélection des tanières de reproduction par le renard arctique, alors que le modèle basé sur la disponibilité des proies au printemps avait une performance marginale, quoique deuxième en importance (Fig. 3.2). Lorsqu'il y avait absence de reproduction par le renard roux sur l'île Herschel, le modèle représentant la qualité du refuge fut le plus performant pour décrire la sélection des tanières de reproduction par le renard

arctique, et le modèle basé sur la disponibilité des proies au printemps fut second en importance (Fig. 3.2).

Notre étude de la sélection des tanières de reproduction par les renards sur l'île Herschel a démontré que le renard roux, lorsqu'il se reproduisait sur l'île, sélectionnait les tanières sur la base de leur proximité aux habitats riches en proies potentielles, alors que le renard arctique effectuait sa sélection principalement sur la base des caractéristiques physiques des tanières lorsqu'en situation sympatrique avec le renard roux. Bien que le renard arctique sélectionnait toujours les tanières en fonction de leurs caractéristiques physiques, peu importe la présence ou l'absence de reproduction par le renard roux, la présence de ce dernier sur l'île eut quand même une influence marquée sur le comportement de sélection des tanières de reproduction du premier. Lorsque le renard roux se reproduisait sur l'île, le besoin pour une tanière offrant un bon refuge très tôt dans la saison de reproduction devint prioritaire, comme en témoigne la performance du modèle basé sur l'accessibilité des tanières au printemps (Fig. 3.2).

Étant donné que la disponibilité de la nourriture est habituellement le facteur le plus important dans la sélection de l'habitat chez les renards (Halpin et Bissonette, 1988; Jepsen *et al.*, 2002; Jones et Theberge, 1982), il n'est pas surprenant que la sélection des tanières de reproduction par les renards arctiques fut associée à la disponibilité de la nourriture dans la toundra (Giroux *et al.*, 2012; Szor, Berteaux et Gauthier, 2008). Par compte, dans notre aire d'étude, l'importance de la disponibilité de nourriture autour des tanières avait un impact négligeable sur la sélection des tanières de reproduction par cette espèce. Nos résultats pour le cas particulier de l'île Herschel démontrent que le renard arctique subit les effets de la compétition par interférence et appuient notre hypothèse que le renard roux, étant de plus grande taille corporelle, occupe les tanières de reproduction situées dans les habitats plus productifs aux dépens du renard arctique.

4.4 Implications et perspectives

4.4.1 Les changements dans les écosystèmes de l'Arctique et l'expansion du renard roux

L'effet du réchauffement climatique sur la chaîne alimentaire

Les écosystèmes de l'Arctique sont relativement simples dans leur structure. Dans la plupart des régions, les petits rongeurs comme les lemmings et les campagnols forment la base de la chaîne alimentaire et une multitude de prédateurs terrestres en dépendent (par ex., Schmidt *et al.*, 2012). L'abondance et la reproduction des renards dans plusieurs régions de l'Arctique fluctuent au rythme des cycles d'abondance de ces petits rongeurs (Angerbjörn, Tannerfeldt et Erlinge, 1999; Macpherson, 1969; Spaans *et al.*, 1998; Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998). Il n'est pas clair que l'augmentation de la productivité primaire associée au réchauffement climatique (par ex., Mack *et al.*, 2004; Schuur *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2006) ait mené à un effet de cascade trophique en se répercutant sur les populations d'herbivores, et de surcroît celles des prédateurs qui s'en nourrissent. L'effet des changements climatiques sur les herbivores semble avoir été généralement négatif, de sorte qu'ils ne bénéficient pas nécessairement de la croissance accrue des plantes. Dans les régions où des changements considérables ont été détectés dans les populations de petits rongeurs, les tendances climatiques ont mené à une diminution de la productivité secondaire dans les écosystèmes du Nord, en détruisant, ou à tout le moins en atténuant considérablement l'amplitude du cycle d'abondance de ces petits rongeurs (Bierman *et al.*, 2006; Gilg, Sittler et Hanski, 2009; Ims, Henden et Killengreen, 2008; Schmidt *et al.*, 2012).

Les lemmings et les campagnols sélectionnent des parcelles d'habitat ayant un couvert de neige considérable en hiver (Reid *et al.*, 2012). La neige fournit un environnement avec des températures plus chaudes et plus stables au niveau du sol et protège ces petits rongeurs du stress thermique (Duchesne, Gauthier et Berteaux, 2011; Reid et Krebs, 1996; Reid *et al.*, 2012). Elle contribue aussi à réduire les risques de prédation par les renards (Duchesne, Gauthier et Berteaux, 2011; Halpin et Bissonette, 1988). Sous cette couche protectrice isolante, ces herbivores se reproduisent et peuvent ainsi reconstituer leurs effectifs (Fuller *et al.*, 1975; Gruyer *et al.*, 2008; Krebs, Boonstra et Kenney, 1995; Scott, 1993). Les

événements de pluie et de fonte que peuvent entraîner des hivers plus chauds diminuent les propriétés isolantes de la neige lorsqu'elle devient plus dense, et l'accès à la nourriture pour les petits rongeurs peut être diminué lorsque l'eau de la fonte gèle à nouveau, formant ainsi une couche de glace au ras du sol (Kausrud *et al.*, 2008; Korslund et Steen, 2006; Reid *et al.*, 2012).

La disponibilité de la nourriture semble toujours limiter le renard roux dans la situation particulière qui survient dans le nord du Yukon, ce qui est en accord avec une des propositions de Hersteinsson et Macdonald (1992), que la productivité écosystémique définit la limite nord de l'aire de répartition du renard roux. Cependant, nos résultats n'appuient pas le mécanisme sous-jacent à l'hypothèse proposée par Hersteinsson et Macdonald (1992), selon lequel un réchauffement du climat entraînerait une augmentation ascendante de la productivité écosystémique, à commencer par les plantes et se répercutant sur les herbivores qui constituent les proies des renards. Nos recherches dans le nord du Yukon n'appuient pas non plus le mécanisme proposé par Bartoń et Zalewski (2007), selon lequel les conditions hivernales, notamment le stress thermique qui exacerbe les demandes énergétiques des renards et la durée de l'hiver, avec le couvert de neige limitant l'accès aux proies, limiteraient la densité du renard roux sur le territoire. Les conditions hivernales se sont aussi réchauffées dans le nord du Yukon au cours des dernières décennies (Fig. 2.2d, e) sans qu'il n'y ait eut d'augmentation de la présence du renard roux comparativement à celle du renard arctique. Ceci suggère que l'effet direct du climat sur la physiologie et l'écologie des renards n'était pas en cause dans la limitation de la population de renards roux. Les changements apportés par le climat, spécifiquement ceux qui concernent la disponibilité de la nourriture pour les prédateurs de l'Arctique, contribuent potentiellement à maintenir la situation de sympatrie plutôt que de l'altérer, compte tenu du fait que la taille supérieure du renard roux se traduit par un fardeau énergétique plus élevé. Le renard roux serait donc affecté davantage que le renard arctique par toute précarité persistante ou même grandissante de la disponibilité de nourriture pour les prédateurs dans l'Arctique.

L'Arctique est un environnement relativement hostile, où les renards arctiques, par exemple, connaissent des risques de famine récurrents (Macpherson, 1969; Prestrud, 1991). C'est donc durant les années d'abondance de nourriture, comme lorsque les petits rongeurs

sont au plus haut de leur cycle d'abondance, que les renards (Angerbjörn *et al.*, 1991, 1995; Tannerfeldt, Angerbjörn et Arvidson, 1994) mais aussi d'autres prédateurs comme le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*) et l'hermine (*Mustela erminea*) (Schmidt *et al.*, 2012) ont un succès reproducteur élevé qui leur permet de maintenir leurs populations. Les renards arctiques ont évolué dans un contexte où les ressources alimentaires fluctuent et sont imprévisibles (Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998). Par conséquent, ils ont les plus grandes tailles de portée observées chez les carnivores (Audet, Robbins et Larivière, 2002; Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998), ce qui leur permet de prendre pleinement avantage des années durant lesquelles les proies sont abondantes. En principe, les renards arctiques peuvent plus facilement reconstituer leurs nombres suivant les perturbations ou les périodes difficiles, car la taille de leurs portées est plus grande que celles des renards roux (Macpherson, 1969; Larivière et Pasitschniak-Arts, 1996; Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998). Le réchauffement du climat dans l'Arctique, en augmentant la fréquence des événements qui affectent le couvert de neige et par conséquent la survie et la reproduction des petits rongeurs en hiver, affecterait donc le renard roux plus sévèrement, non seulement au niveau ses demandes énergétiques, mais aussi parce que sa capacité de croissance de population est inférieure à celle du renard arctique.

Hardin (1960) postulait que des compétiteurs complets, qui ont les mêmes besoins, donc la même écologie, ne peuvent occuper le même espace. Cependant, Menge et Sutherland (1987) établirent dans un modèle théorique le concept selon lequel la variabilité environnementale, par son impact négatif sur la survie et le succès reproducteur des animaux et des plantes, a pour effet d'influencer l'intensité des relations compétitives entre les espèces. Donc en théorie, une augmentation des perturbations environnementales viendrait réduire l'intensité de la compétition entre les espèces concernées en augmentant le taux de mortalité et en réduisant le succès reproducteur chez les espèces, ce qui favoriserait la coexistence. Les effets perturbateurs du réchauffement climatique sur les écosystèmes de l'Arctique, en affectant le couvert de neige en hiver, diminuent la survie et la reproduction des populations de petits rongeurs, ce qui en retour, affecte négativement la survie et la reproduction des multiples prédateurs qui en dépendent (Angerbjörn *et al.*, 1995; Schmidt *et al.*, 2012).

Nous proposons que le réchauffement climatique de ces dernières décennies réduit l'intensité de la compétition entre le renard roux et le renard arctique dans les écosystèmes de l'Arctique plutôt que de l'intensifier, comme le sous-entendait l'hypothèse de Hersteinsson et Macdonald (1992) portant sur un effet positif ascendant du climat sur la productivité écosystémique. Le mécanisme qu'ils proposaient ne semble pas s'être matérialisé, ou a été bloqué par l'impact négatif du climat sur la survie et la reproduction hivernale des espèces clés que sont les petits rongeurs de la toundra.

Les subsides de nourriture : la cause la plus probable de l'expansion du renard roux

Nous avons pourtant été témoins d'une expansion spectaculaire de l'aire de répartition du renard roux au cours de la première moitié du vingtième siècle. La biodiversité et la complexité des écosystèmes tendent à être positivement corrélées à leur productivité (Fretwell, 1977; Oksanen *et al.*, 1981; Oksanen et Oksanen, 2000). L'augmentation de la biodiversité dans l'Arctique, dont l'arrivée de nouveaux prédateurs comme le renard roux, témoigne d'une augmentation des ressources dans les régions concernées. Que le climat n'ait pas mené à une augmentation de la productivité observable à travers les niveaux trophiques suggère qu'un autre mécanisme, une autre force de changement, fut impliquée dans l'expansion du renard roux dans de nouvelles parties de l'Arctique. Nos résultats démontrent que l'expansion nordique du renard roux durant la première moitié du vingtième siècle est corrélée à l'expansion des occidentaux dans l'Arctique canadien plutôt qu'au climat, et les suivis des tanières dans le nord du Yukon ont démontré la stabilité de la communauté de renards dans un contexte de réchauffement climatique intense au cours des quatre dernières décennies.

En Amérique du Nord, nous comptons au moins un autre exemple considérable d'expansion nordique d'un prédateur en association aux subsides de nourriture créés par l'augmentation des activités humaines dans le Nord : celle de la montée du Coyote (*Canis latrans*) jusqu'en Alaska. À la fin du dix-neuvième siècle, dans le Nord-Ouest de la Colombie Britannique, près de la frontière avec l'Alaska, les toutes premières observations de coyotes dans cette partie du continent ont été associées aux centaines de cadavres de chevaux qui jonchaient les sentiers lors de la migration de dizaines de milliers de personnes provoquée par

la ruée vers l'or de 1896 à 1899 au Yukon et en Alaska (Goldman, 1930). À notre connaissance, cette autre expansion nordique d'un prédateur en Amérique du Nord n'a jamais été formellement étudiée. Cette expansion constitue un exemple important, puisqu'elle est encore plus ancienne que celle du renard roux et précède le réchauffement climatique du vingtième siècle (Chylek *et al.*, 2009; Rahmstorf *et al.*, 2007), auquel est associée une multitude d'effets sur les populations animales, particulièrement au niveau du réchauffement des dernières décennies (Gilg *et al.*, 2012; Parmesan, 2006; Post *et al.*, 2009; Walther *et al.*, 2002).

Plusieurs exemples démontrent que les renards, dans les habitats relativement peu productifs de la toundra, bénéficient de subsides de nourriture qui sont externes aux écosystèmes terrestres de l'Arctique. Il fut démontré pour plusieurs régions côtières que les renards dépendent des subsides de nourriture apportés par l'écosystème marin voisin, notamment les carcasses de phoque trouvées sur la glace en hiver (Killengreen *et al.*, 2011; Roth, 2002, 2003). Comme nous l'avons vu, sur l'Île Bylot dans le nord du Nunavut, il fut démontré que les renards bénéficient d'un subside de nourriture associé aux activités humaines en la colonie de grandes oies des neiges qui s'y reproduisent l'été (Bêty *et al.*, 2002; Giroux *et al.*, 2012), lesquelles sont favorisées par les activités agricoles dans les habitats tempérés où elles hivernent (Gauthier *et al.*, 2005). En Scandinavie, il fut démontré que les renards roux à l'intérieur des terres dépendent de la population de rennes semi-domestiqués pour une partie considérable de leur régime alimentaire (Killengreen *et al.*, 2011). Plus précisément, ils dépendent des carcasses provenant de la mortalité que subissent les populations de rennes durant l'hiver. La croissance de la population de rennes dans cette région découle des activités de gestion de cette ressource (Forbes *et al.*, 2009; Moen et Danell, 2003). L'augmentation de la présence du renard roux dans cette région est corrélée à la croissance du cheptel de rennes semi-domestiqués observée durant la première moitié du vingtième siècle (Selås et Vik, 2007). Tous ces exemples sont en accord avec nos résultats et témoignent d'un rôle considérable joué par les subsides de nourriture dans le maintien de populations de prédateurs dans l'Arctique, et aussi dans les changements qu'ils peuvent subir au niveau de leur aire de répartition et de leur densité de population.

Nous proposons que des subsides de nourriture associés aux activités humaines sont en cause dans les différentes régions de l'Arctique où le renard roux connut une expansion de son aire de distribution ou une augmentation de son abondance dans la toundra. Nos résultats devraient ainsi pouvoir être reproduits dans d'autres régions de l'Arctique, comme par exemple sur le continent asiatique.

4.4.2 La compétition interspécifique entre les renards roux et arctique

L'avenir du renard arctique dépend de celui du renard roux dans la toundra

Nos recherches sur les interactions compétitives entre le renard roux et le renard arctique démontrent que même dans les situations de coexistence, telles qu'on peut en observer à long terme dans le nord du Yukon (Ruttan, 1974; Ruttan et Wooley, 1974; Smits et Slough, 1993), le renard arctique subit de l'exclusion par compétition d'interférence des suites de la présence du renard roux dans la toundra. Les recherches sur la compétition entre le renard roux et le renard arctique se sont jusqu'alors intéressées à la dynamique d'occupation des tanières (Dalén, Elmhagen et Angerbjörn, 2004; Frafjord, 2003; Tannerfeldt, Elmhagen et Angerbjörn, 2002) et à la comparaison du régime alimentaire de ces deux espèces (Elmhagen, Tannerfeldt et Angerbjörn, 2002; Frafjord, 2000; Smits, Slough et Yasui, 1989). Notre étude fait la démonstration plus explicite du phénomène d'exclusion subi par le renard arctique par l'étude d'un système où les deux espèces occupaient les mêmes habitats et les mêmes tanières de façon dynamique sur une base interannuelle.

Étant donné qu'il fut démontré que l'abondance de nourriture influence fortement le nombre de portées produites, leur taille, et la survie des juvéniles chez les renards dans la toundra (Angerbjörn *et al.*, 2013; Giroux *et al.*, 2012; Tannerfeldt, Angerbjörn et Arvidson, 1994), l'exclusion du renard arctique par le renard roux des habitats les plus productifs entraîne potentiellement une diminution de la survie et du succès reproducteur du renard arctique. Cette diminution hypothétique du succès reproducteur constituerait potentiellement le mécanisme par lequel le renard arctique pourrait connaître une diminution au niveau de sa densité de population, voire une extinction à l'échelle régionale dans certaines parties de l'Arctique. Ce mécanisme dépendrait de la croissance des populations de renards roux dans

ce biome. Les recherches futures devraient s'intéresser à l'étude de l'effet de cette exclusion compétitive sur la productivité des renards, c'est-à-dire étudier, pour la première fois, le succès reproducteur du renard arctique dans un contexte de compétition avec le renard roux en situation de sympatrie, pour ainsi élargir nos connaissances sur l'effet de la présence du renard roux dans les écosystèmes de l'Arctique.

Les interactions prédateurs-proies au printemps

Ce ne fut que récemment que des chercheurs ont démontré clairement l'influence importante de la proximité d'habitats riches en nourriture durant l'été sur le choix des tanières de reproduction par les renards dans la toundra (Giroux *et al.*, 2012; Szor, Berteaux et Gauthier, 2008). Notre recherche démontre pour la première fois que la proximité d'habitats riches en proies potentielles au printemps joue un rôle plus important que les habitats riches en proies plus tard en été. Les habitats avec des dénivellations, où des vallées sont en proximité de localités au profil topographique élevé, constituent des habitats potentiellement riches en proies, où ces dernières deviennent vulnérables à la prédation au printemps. Le couvert de neige plus profond dans les vallées constitue une composante de l'habitat sélectionnée par les petits rongeurs durant l'hiver (Batzli, Pitelka et Cameron, 1983; Duchesne, 2009; Reid *et al.*, 2012). Lors de la fonte de printemps, les inondations, ou à tout le moins la saturation du sol en eau dans les vallées, contraignent les petits rongeurs à quitter temporairement ces sites pour des lieux plus élevés (Batzli, Pitelka et Cameron, 1983; Speller, 1972), où ils sont à découvert et s'exposent davantage à la prédation. Il fut démontré que les petits rongeurs sont plus vulnérables aux prédateurs lorsqu'ils se trouvent dans des territoires avec lesquels ils ne sont pas familiers (Ambrose, 1972; Metzgar, 1967).

Certains chercheurs ont relaté des observations selon lesquelles les mésoprédateurs semblaient adapter leur comportement de chasse pour tirer avantage de l'impact des inondations printanières sur les petits rongeurs (Hobgood, 1984; Speller, 1972), mais cet aspect de l'écologie des renards et des autres prédateurs de l'Arctique n'a jamais été formellement étudié. Il est critique que nous améliorions notre compréhension de l'importance que semble avoir la répartition et la vulnérabilité des petits rongeurs au printemps pour les renards dans l'Arctique. Les études futures devraient étudier le lien

potentiel entre le succès de chasse des renards, en terme d'acquisition de petits rongeurs au printemps dans divers habitats durant la période de fonte et de mise bas des femelles, et le succès reproducteur des adultes aux tanières qu'ils ont sélectionnées. En plus d'améliorer nos connaissances sur les interactions prédateurs-proies dans l'Arctique, une telle étude nous permettrait de mieux comprendre ce qui caractérise les habitats d'importance critique au début de la saison de reproduction pour les renards. Elle améliorerait aussi notre compréhension des conséquences du phénomène d'exclusion subi par le renard arctique lorsque confronté à la présence du renard roux dans la toundra.

Implications pour la conservation du renard arctique

En Fennoscandie, où le renard arctique est en danger d'extinction à l'échelle régionale et où le renard roux domine maintenant des régions qu'il occupait autrefois, Angerbjörn *et al.* (2013) ont démontré que le fait de fournir des subsides de nourriture aux tanières de renards arctiques favorisait sa reproduction lorsque l'opération était couplée au contrôle de la population de renards roux par la chasse. Les résultats de notre travail de recherche sur le scénario nord-américain de l'expansion du renard roux nous mènent à remettre en question cette approche pour la conservation du renard arctique préconisée par Angerbjörn *et al.* (2013).

Nos recherches identifient les subsides de nourriture créés par les activités humaines comme principale cause de l'implantation du renard roux à grande échelle sur la toundra. Des études démontrent que les subsides de nourriture sont aussi une composante importante du régime alimentaire du renard roux dans l'Arctique fennoscandien (par ex., Killengreen *et al.*, 2011). Nos résultats sur la dynamique d'occupation des tanières dans le nord du Yukon suggèrent que la faible disponibilité de nourriture contribue à maintenir une situation de sympatrie à fine échelle spatiale. La pratique d'augmenter la disponibilité de la nourriture dans l'environnement favorise le renard roux au même titre que le renard arctique. Bien que les actions de suppression de la population de renard roux puissent alléger la pression de compétition subie par le renard arctique, ceci constitue une solution coûteuse à appliquer efficacement à grande échelle et à long terme. Le rétablissement de l'abondance du renard arctique en Fennoscandie a seulement été observé aux sites où les activités de conservation

furent les plus intenses (Angerbjörn *et al.*, 2013). De plus, la connectivité entre les biomes de la taïga et de la toundra fait en sorte qu'un programme de suppression du renard roux ne représente pas une solution à long terme, puisque la recolonisation de cette espèce dans les régions de l'Arctique où il trouve suffisamment de nourriture sera récurrente.

Comme nous l'avons vu, le renard arctique serait mieux adapté que le renard roux aux situations où l'abondance de nourriture est imprévisible, comme lorsque la source principale de nourriture consiste en une population cyclique de petits rongeurs. En revanche, les sources de nourriture temporellement stables, comme les subsides de nourriture créés par les activités humaines, constituent des ressources dont le renard roux pourrait profiter plus facilement, et qu'il pourrait même monopoliser par l'exclusion du renard arctique physiquement inférieur. Des modèles développés par Henden *et al.* (2010) appuient cette idée, et suggèrent qu'une population de renards arctiques sera moins perturbée par la présence du renard roux lorsque confrontée à une source de nourriture fluctuante, comparativement au contexte où une source stable de nourriture (subside) est présente et monopolisée par le renard roux.

Étant donné que les subsides de nourriture liés aux activités humaines sur la toundra constituent la source du problème, comme le suggèrent nos recherches, ce sont donc des mesures de contrôle pour leur réduction qui seraient de mise. Ensuite, la viabilité à long terme de la population de renards arctiques de cette région dépendra probablement du sort que connaîtra le cycle d'abondance des petits rongeurs. Le cycle d'abondance des lemmings est revenu dans certaines parties du nord de la Fennoscandie (Elmhagen *et al.*, 2011; Ims, Yoccoz et Killengreen, 2011), et un certain rétablissement de l'abondance du renard arctique s'ensuivit (Angerbjörn *et al.*, 2013). Les résultats d'Angerbjörn *et al.* (2013) appuient en partie notre point de vue, étant donné qu'ils ont trouvé que la dynamique d'abondance des petits rongeurs eut une plus grande influence sur la reproduction du renard arctique que l'ajout de nourriture ou les mesures de contrôle de la population de renard roux. Nous proposons que pour avoir une population de renard arctique florissante à long terme dans cette région, il faut potentiellement un environnement aux ressources alimentaires périodiquement abondantes, donc instable temporellement, de manière à préserver ou reconstituer le contexte pour lequel le renard arctique détient un avantage face à son compétiteur, le renard roux. L'intégration d'études sur le terrain, comparant la situation des

renards roux et arctiques dans diverses localités de l'Arctique aux contextes variées, pourrait confirmer que le renard arctique domine les régions qui ne sont pas perturbées par les activités humaines et où la chaîne alimentaire est essentiellement basée sur des populations cycliques de petits rongeurs, alors que le renard roux est présent, voir même dominant, dans les régions caractérisées par des sources alternatives de nourriture qui sont plus prévisibles, comme les subsides de nourriture créés par les activités humaines, ou encore des populations de proies alternatives, comme celles de spermophiles arctiques (*Spermophilus parryii*) (Reid, Krebs et Kenney, 1997).

4.4.3 Les études de cas et la problématique des changements climatiques

Une multitude de facteurs peuvent influencer différentes espèces et empêcher l'identification d'une corrélation entre les tendances climatiques et le changement étudié. Les études menées à l'échelle sous-continentale, voir même continentale, qui établissent des corrélations entre les tendances climatiques et les changements dans la distribution d'un grand nombre d'espèces, reposent sur la concordance de la direction d'un grand nombre de ces corrélations dans la direction attendue pour supporter la conclusion que le réchauffement climatique eut un impact important sur la faune et la flore. Cette conclusion est faite même si les mécanismes par lesquels le climat cause les changements observés restent souvent indéfinis (par ex., Chen *et al.*, 2011; Lenoir *et al.*, 2008; Parmesan et Yohe, 2003). Paradoxalement, il fut allégué que l'analyse d'un grand nombre d'espèces et de systèmes viendrait diminuer l'effet d'autres facteurs qui ne sont pas liés au climat sur les résultats obtenus (Lenoir *et al.*, 2008; Parmesan et Yohe, 2003). En pratique, il est vrai que l'effet d'un facteur dominant ne peut pas être masqué par l'influence plus faible d'autres facteurs qui n'ont pas été étudiés. Cependant, cette affirmation est problématique au niveau conceptuel, car elle présuppose la découverte de tendances communes à l'ensemble des espèces analysées, avec la direction des corrélations étant dans la direction attendue des prédictions de l'étude. La découverte de généralités au niveau des corrélations avec le climat peut mener à conclure que ce facteur constitue la force principale derrière les changements dans la répartition de tout un ensemble d'espèces étudiées (Lenoir *et al.*, 2008). Cependant, cela ne constitue pas une preuve de l'implication du climat pour les espèces impliquées.

Chen *et al.* (2011) ont suggéré que des données plus détaillées sur l'écologie et la physiologie des espèces, de même que sur les conditions environnementales, sont requises pour perfectionner les prédictions de l'effet des changements climatiques sur les espèces. Cependant, nos recherches démontrent qu'avant tout, il est toujours important d'évaluer la validité de liens supposés entre le climat et les changements que connaissent les espèces, et ensuite d'étendre notre compréhension au delà de la découverte de corrélations. Ceci est d'autant plus important, compte tenu du fait que les espèces ne sont pas des entités indépendantes; elles sont reliées par les places qu'elles occupent dans la chaîne alimentaire, et certaines d'entre elles peuvent jouer un rôle prépondérant dans la dynamique de tout un écosystème. Comme nous l'avons vu, l'exemple le plus révélateur est l'impact négatif considérable que peut avoir le réchauffement climatique sur les populations de petits rongeurs dans l'Arctique, et les répercussions négatives que cela peut avoir sur tout un ensemble de prédateurs qui en dépendent (Schmidt *et al.*, 2012).

Les résultats que nous avons obtenus dans l'étude des causes de l'expansion nordique du renard roux, en évaluant plusieurs hypothèses de recherches (Chamberlin, 1890; Cohen, 1994; Johnson et Omland, 2004), ont mené à une conclusion très différente des premiers travaux sur le sujet, qui étaient axés sur la découverte de corrélations pour potentiellement appuyer une hypothèse de recherche spécifique (Hersteinsson et Macdonald, 1992). Notre étude plus approfondie de ce cas particulier démontre que la question du lien avec le climat n'est pas toujours fondé, et que des explications alternatives sont plus plausibles, notamment l'impact direct des activités humaines dans la toundra par la création de subsides de nourriture (Eberhardt *et al.*, 1982; Killengreen *et al.*, 2011). Parmesan et Yohe (2003) reconnaissent que l'impact direct de l'occupation et de l'usage des terres par les humains au cours du vingtième siècle a probablement eu un impact plus grand que celui du climat sur les changements observés dans la faune et la flore. Cela démontre l'importance de mener des recherches approfondies sur des cas spécifiques, et d'explorer divers hypothèses de recherche fournissant des explications alternatives.

Il existe présentement au sein de la communauté scientifique, la perception que le renard roux poursuit son implantation dans l'Arctique et que ceci constitue potentiellement une réponse aux changements climatiques récents dans l'Arctique (par ex., Angerbjörn *et al.*,

2013; Post *et al.*, 2009; Szor, 2006; Walther *et al.*, 2002). Nous disposons pourtant de peu d'information permettant d'appuyer concrètement ce point de vue, d'autant plus que les séries de données analysées par Hersteinsson et Macdonald (1992) se terminaient à l'année 1981, et que notre étude des populations de renards dans le nord du Yukon au cours des quatre dernières décennies a révélé une situation étonnamment stable. D'autres recherches sont nécessaires pour déterminer quelles furent les tendances temporelles récentes dans l'abondance relative du renard roux à l'échelle de l'Arctique canadien et évaluer le lien supposé avec le réchauffement climatique contemporain. Une fois de plus, l'influence de la présence humaine grandissante dans l'Arctique canadien (Statistics Canada, 2013) demeure un facteur à évaluer pour l'étude des changements récents dans la population de renards roux, dont on connaît peu de choses pour de vastes superficies de l'Arctique nord-américain.

4.4.4 Limites de l'étude

En ce qui concerne l'étude de l'influence des changements climatiques sur la faune et la flore de l'Arctique, Gilg *et al.* (2012) ont noté qu'un problème qui perdure est que la majorité des études sont corrélatives; elles n'intègrent donc pas directement les éléments impliqués dans la relation de cause à effet. La quantification et l'analyse directe des phénomènes à l'origine des changements étudiés permettraient d'élucider une telle relation. Notre recherche basée sur les tendances observées dans les récoltes historiques de fourrures de renard constitue en effet une étude corrélative. Bien que nous ayons évalué des hypothèses basées sur le climat, nous n'avons pas étudié directement la relation entre le climat et la productivité écosystémique, ni même celle entre le climat et les coûts énergétiques du stress thermique pour les animaux dans l'Arctique. Plus encore, pour notre hypothèse de recherche qui vient concurrencer celles basées sur le climat, nous avons étudié le lien entre les communautés humaines et les tendances dans les récoltes de fourrures de renards, et pas le lien avec la production de détritiques comme telle. La grande échelle spatiale et la fenêtre temporelle (1926-1950) de notre recherche sur l'expansion du renard roux dans l'Arctique font en sorte que nous avons dû baser nos analyses sur des variables comme la température de l'air et la fondation de sites d'activités humaines dans l'Arctique.

Même s'il s'agit d'une étude corrélative, notre recherche contribue tout de même à faire avancer notre compréhension des causes de l'expansion du renard roux, car nous faisons plus qu'un simple retour sur l'hypothèse du climat développée par Hersteinsson et Macdonald (1992). Nous avons tenté de corroborer leurs résultats mais de plus, nous confrontons cette dernière à d'autres hypothèses de recherche alternatives qui représentent d'autres mécanismes susceptibles d'avoir produit le changement observé. L'identification de mécanismes ou de phénomènes additionnels potentiellement impliqués dans les changements observés chez le renard roux dans l'Arctique demeure possible, et leur évaluation par cette même approche d'analyse pourrait potentiellement servir à mettre nos résultats à l'épreuve, et ainsi renforcer notre confiance dans la nouvelle hypothèse que nous avançons dans cette thèse pour expliquer l'expansion nordique du renard roux dans l'Arctique canadien.

4.4.5 Bilan

Les résultats de nos recherches pointent tous vers l'évolution de la présence humaine dans la toundra comme étant le principal facteur pour expliquer les tendances (chapitre 1), et dans certains cas l'absence de changement (chapitre 2), au niveau de la présence du renard roux dans l'Arctique. Nous avons été en mesure de démontrer, par nos analyses et nos arguments, que le climat n'a probablement pas joué un rôle important dans cette expansion spectaculaire de l'aire de répartition du renard roux dans la toundra. Compte tenu de nos résultats, il n'est plus raisonnable de présenter l'expansion nordique du renard roux comme un exemple emblématique de l'effet des changements climatiques sur les écosystèmes de l'Arctique (Angerbjörn *et al.*, 2013; Anisimov *et al.*, 2007; Parmesan et Yohe, 2003; Post *et al.*, 2009; Walther *et al.*, 2002). Quant à la situation du renard roux dans la toundra, et donc l'avenir du renard arctique dans diverses parties de l'Arctique à long terme, nos recherches démontrent que l'étude, la surveillance, et la gestion de l'influence des activités humaines dans la toundra méritent plus d'attention.

APPENDIX A

IMPUTATION AND INTERPOLATION OF CLIMATE DATA

We used the Amelia II R package version 1.6.3 (Honaker, King and Blackwell, 2011) to impute missing values in the time series for each climate variable at each weather station site. For each time series, we used ± 2 standard deviations of the mean of all observed values as minimum and maximum bounds for the imputation procedure, to ensure that no imputed value was beyond the range of observed ones. We used the lags and leads for the imputations, taking account of past and future observed values in the data series to help estimate missing data (Honaker and King, 2010; Honaker, King and Blackwell, 2011). We used second order polynomials to account for the effect of time and also as smoothing splines. We used intersects, allowing the time effects to vary across the cross-section of the data. We used 5% of time series length (i.e., number of dataset rows) as the empirical prior level. We ran imputation procedures five times and used the mean as the final imputed value for each missing datum in each time series.

Several (9 for summer, 8 for winter) of the 14 fur trading posts we targeted for analyses on fox fur harvests did not coincide with locations of weather stations for which we had complete climate time series. For these sites, we spatially interpolated yearly values for the climate variables from the time series of the full set of weather stations (22 for July and 23 for February) by applying the ordinary kriging procedure (using a semi-variogram and the Gaussian distribution at 1-km scale with variable radius) using ArcGIS (ESRI, 2011).

APPENDIX B

NON-NATIVE PRESENCE AS FOCAL POINTS OF HUMAN ACTIVITY

While the Canadian government favoured the dispersal of Inuit on the land prior to the 1960s (Damas, 2002) and implemented several relocations (Marcus, 1995), non-native presence caused concentration of Inuit activity at particular sites going as far back as the 19th century at the height of the whaling period (Hall, 1864). During the first half of the 20th century, at varying speed and extent, the Inuit of the various Arctic regions transitioned into an increasingly sedentary lifestyle brought by the rapid growth of the fur trade in the Canadian Arctic (Fig. 1.2), which was mainly centered on arctic fox furs (Damas, 2002). The acquisition of firearms, ammunition, and fishing nets by Inuit through the trading posts played a role in this change (Damas, 2002). The Hudson's Bay Company was actually the main force undertaking relocations of Inuit before 1950, in relation to the establishment of new trading posts (Damas, 2002). We thus consider the founding dates we used as *de facto* dates of non-native implantations that not only represent non-native presence but also the appearance of focal activity points for northern human populations.

APPENDIX C

RED FOX EXPANSION CHRONOLOGIES

We revised the chronology of the red fox expansion from Lake Harbour to Grise Fiord (Fig. 1.1) initially established by Macpherson (1964) based on fur harvest records from the Hudson's Bay Company and reports from Royal Canadian Mounted Police detachments. Our inspection of fur harvest records of the Hudson's Bay Company revealed the chronology to be generally accurate for dates we could confirm using this source. For Pond Inlet (Mittimatalik), sources from traditional ecological knowledge identified 1947-1948 as the period of first observation of red fox (Gagnon and Berteaux, 2009), which matches with Macpherson (1964). However, we made two corrections to the chronology. Firstly, according to fur harvest records, the first red fox traded at Pagnirtung was in 1935, not 1943 as stated by Macpherson (1964). Secondly, for Cape Dorset, the first red fox caught in the area predates 1928, which was proposed by Macpherson (1964). Soper's (1928) investigation, involving personnel from the Hudson's Bay Company, puts the first red fox occurrence at Cape Dorset in 1926 or even before, so we used 1926 as the year when red foxes were already present at this southerly location of the Baffin Island region.

From Eskimo Point (Arviat) to Igloolik (Fig. 1.1), we made several revisions of Marsh's (1938) and Macpherson's (1964) accounts. Marsh (1938) mentions that no red fox was traded from 1926 to 1932 at Eskimo Point, which is erroneous because one or more red fox pelts were traded there annually starting from the oldest available records from the Hudson's Bay Company we could find, in 1926. This part of the southern tundra probably had red fox presence prior to 1926 but it is not possible to identify a specific year due to lack of records, so we used year 1926 at Eskimo Point as the start of our chronology for the continental Nunavut region. We also corrected the year for Chesterfield Inlet, with the earliest red fox being harvested in 1927 according to fur harvest records, not 1933 as suggested by Marsh (1938). Macpherson (1964) identified 1950 as the first appearance of red fox in Igloolik, and the Hudson's Bay Company fur harvest records seem to confirm this.

However, the red fox was sighted there in 1943 (Gagnon and Berteaux, 2009) and we upheld that year for our chronology. Given that Hudson's Bay Company records show 1936 for the first red fox caught in Repulse Bay, located south of Igloolik, it is more probable that red foxes arrived to Igloolik coming from the south and not from Baffin Island to the north as Macpherson (1964) suggested.

APPENDIX D

SCREENING OF FUR HARVEST TIME SERIES

We tested for presence of unit roots in our time series data (dependent and predictor variables) to avoid obtaining spurious regressions results, such as when unit roots occur in the dependent variable and one or more predictors in an analysis (Elder and Kennedy, 2001). We used Levin, Lin and Chu's (2002) statistical testing procedure for panel data, which pools cross-section time series (i.e., a common variable at multiple independent sites) to test the null hypothesis of unit root presence *vs.* the alternative hypothesis that the data is stationary for the sites. This integration of multiple sites increases the statistical power of testing for presence of unit roots in situations such as ours, where individual series are relatively short, with 25 years of data (Levin, Lin and Chu, 2002). We used Hurlin's (2012) implementation of the procedure in Matlab (version R2008) to conduct the tests, with the Bartlett kernel function, and common lag truncature as the bandwidth selection method. We did not find unit root problems in our time series.

APPENDIX E

TREATMENT OF FUR PRICES AND TRAPPING EFFORT

The relationship between fur price at export and what trappers really received for their catches is intangible for our study period in the first part of the 20th century. It is unclear whether there was a strong link between average fur prices and motivation to trap, especially in the Arctic. After the transfer of Rupert's Land and the North-Western Territories in 1870 from the Hudson's Bay Company to the Dominion of Canada (Bryce, 1900), the company lost its dominance on the fur trade (Simmons, 2007). Numerous rival companies, cooperatives, and independent fur traders gradually implanted themselves in northern Canada in the early part of the 20th century (Damas, 2002; Usher, 1973), when fur prices increased considerably for various furbearers in a context of high demand for fur and with the prized beaver (*Castor canadensis*) having been depleted for decades (Colpitts, 1997; Ray, 1990). The collapse of the whaling industry at the start of the 20th century (McCollough and Check, 2010) also contributed to the growth of the fur trade in the Arctic, as several of the whalers, already participants in the fur trade (Coates, 1985), converted fully to the latter activity (Usher, 1973). Over the course of a century (1870-1970), Usher (1973) identified at least 535 fur trading posts having operated at only 229 distinct sites in the Northwest Territories (including present-day Nunavut). As the industry reached its apogee from 1925 to 1929 (Coates, 1985; Usher, 1973), before the stock market crash of 1929 (White, 1990) and the subsequent collapse in fox fur prices (Fig. 1.2), multiple companies and independent fur traders had thus set up shop in common locations, setting the stage for local price wars to secure a loyal clientele (Coates, 1985).

It must also be noted that for Inuit trappers in the Arctic, trapping was a traditional activity and one of the few opportunities at the time to acquire currency or manufactured goods, and authorities also pressured the Inuit to maintain trapping activities despite market woes. Except for wage-earning families, the Royal Canadian Mounted Police, acting on behalf of the government, discouraged aggregation of Inuit at sites with white workers well

into the 1950s, and encouraged living in dispersed camps where subsistence is based on trapping, hunting, and fishing (Damas, 2002). When the Canadian government instituted its family allocation program in 1944, allocations to Inuit were tightly controlled and subject to debate because it was feared that it would reduce motivation to trap (Damas, 2002). Arctic fox fur harvests compiled for the whole of the Northwest Territories show that quantities of arctic fox furs traded did not crash and remained high until the mid 1950s, despite the industry's steep decline and dwindling fur prices (Fig. 1.2). This pattern in the harvests is all the more remarkable considering the fact that contrary to most other furbearers, for which prices had recovered by the mid-1930s, fox fur prices never recovered in the decades following the crash (Ray, 1990). This peculiar aspect of fur harvest trends in the Arctic, as represented by arctic fox furs, becomes evident when compared with total red fox harvests in the Northwest Territories. Total red fox harvests (mostly from the taiga) declined along with plummeting prices, whereas arctic fox harvests (from the tundra) did not (Fig. 1.2). This information strongly suggests that there was no strong link between fur prices and harvest effort for our specific study period in the Arctic.

White trappers quickly increased in importance in the Canadian North starting in the 1920s, which coincides with the surge in fox fur prices (Fig. 1.2), and they eventually became important players (Ruttan, 2012). By 1927, there were more than 500 white trappers in the Northwest Territories (including present-day Nunavut) but a ban on new licences for white trappers was adopted in 1939 (Usher, 1973). By the 1950s, with the decline of the industry (Fig. 1.2), most of them were no longer involved in this economic activity (Ruttan, 2012). This boom and bust was evidently linked to the arctic fox. On the tundra, the bulk of the catch, and consequently, the main source of revenue would come from arctic fox furs, rather than the rarer red fox furs. We have no reason to suspect that trappers of the Arctic would target one fox species over the other in relation to price, especially given that fur prices for the two species were approximately at parity and followed the same decline after the stock market crash (Fig. 1.2). The Inuit during that period typically set their traps for the arctic fox (Marsh, 1938; Porsild, 1945), which was notoriously easy to catch compared to red fox (Chirkova, 1968; Mair and MacFarlane, 1908; Manning, 1943; Marsh, 1938; Porsild, 1945). These historical aspects of the arctic fur trade support our decision to not alter fur harvest figures according to trends in fur price.

APPENDIX F

DETAILED GENERALISED LINEAR MODEL RESULTS

Table 1.1

Detailed results of generalised linear models (beta-binomial distribution) of the proportion of red fox in fox fur harvests as a function of the number of human settlement-years around sites (100 km radius), mean February temperature, mean July temperature, and total February snowfall. Only the best performing model (predictor variable combination with the lowest AIC_c score) is shown for each of the 14 fur trading post sites studied. Akaike weights shown represents proportion of score (maximum = 1) attributed to the best model relative to the other models compared for a given site (models not retained are not shown)

Site	<i>n</i>	Akaike weight (<i>w_i</i>)	Models compared	Parameters in best model	Coefficient estimate	Std-error	Z	<i>P</i>
Aklavik ^a	25	0.37	7	Intercept	-1.54	1.28	-1.21	0.23
				February temperature	-0.09	0.05	-1.88	0.06
				Phi(Intercept)	0.15	0.04	4.14	0.00
Fort Good Hope	25	0.43	7	Intercept	-9.00	4.97	-1.81	0.07
				Settlement-years	0.09	0.04	2.30	0.02
				Phi(Intercept)	0.13	0.05	2.75	0.00
Fort Norman ^b	25	0.44	7	Intercept	-2.69	1.07	-2.51	0.01
				Settlement-years	0.01	0.00	2.84	0.00
				Phi(Intercept)	0.02	0.01	2.34	0.01
Fort Resolution	25	0.52	9	Intercept	-18.54	4.55	-4.08	0.00
				Settlement-years	0.08	0.02	4.88	0.00
				July temperature	0.42	0.18	2.34	0.02
				Phi(Intercept)	0.22	0.05	4.31	0.00
Cambridge Bay ^{a, c}	22	0.24	7	Intercept	-7.65	2.42	-3.16	0.00
				February temperature	-0.08	0.07	-1.08	0.28
				Phi(Intercept)	0.01	0.00	2.43	0.01
Baker Lake	25	0.56	7	Intercept	-8.04	0.83	-9.70	0.00
				Settlement-years	0.10	0.03	3.44	0.00
				Phi(Intercept)	0.01	0.00	2.67	0.00
Chesterfield Inlet	25	0.45	9	Intercept	-5.84	2.47	-2.37	0.02
				Settlement-years	0.16	0.03	4.58	0.00
				July temperature	-0.46	0.23	-2.01	0.04
				Phi(Intercept)	0.01	0.00	2.13	0.02
Repulse Bay ^d	25	0.26	10	Intercept	-16.37	2.23	-7.33	0.00
				Settlement-years	0.30	0.05	5.96	0.00
				February temperature	-0.10	0.05	-1.78	0.08
				Phi(Intercept)	0.00	0.00	2.10	0.02

continued on next page...

...Table 1.1 (continued)

Site	<i>n</i>	Akaike weight (w_i)	Models compared	Parameters in best model	Coefficient estimate	Std-error	<i>Z</i>	<i>P</i>
Arctic Bay ^e	17	0.99	4	Intercept	-33.78	9.25	-3.65	0.00
				Settlement-years	0.74	0.24	3.02	0.00
				Phi(Intercept)	0.00	0.00	0.00	1.00
Wolstenholme ^f	23	0.34	7	Intercept	-3.13	0.85	-3.67	0.00
				Settlement-years	0.01	0.01	1.52	0.13
				Phi(Intercept)	0.21	0.06	3.66	0.00
Cape Dorset	25	0.43	9	Intercept	-6.34	2.21	-2.87	0.00
				Settlement-years	0.06	0.02	3.30	0.00
				February temperature	0.17	0.06	2.70	0.01
				Phi(Intercept)	0.01	0.00	2.11	0.02
Lake Harbour	25	0.48	7	Intercept	-8.21	1.33	-6.19	0.00
				Settlement-years	0.08	0.02	4.25	0.00
				Phi(Intercept)	0.11	0.05	2.45	0.01
Clyde ^g	25	0.23	7	Intercept	-11.25	3.75	-3.01	0.00
				Settlement-years	0.13	0.17	0.73	0.46
				Phi(Intercept)	0.00	0.00	9.28E+09	0.00
Pangnirtung	25	0.5	10	Intercept	-7.95	4.09	-1.94	0.05
				February snow	-0.42	0.12	-3.60	0.00
				Settlement-years	0.12	0.04	2.75	0.01
				July temperature	-0.61	0.22	-2.76	0.01
				Phi(Intercept)	0.00	0.00	0.00	1.00

^a Proportions of red fox in fur harvests declined instead of increasing over time.

^b Fur harvests with overwhelming majority of red fox furs. Arctic fox furs were transformed (multiplied by 1.5) to lower the success/failure ratio (red fox = success) while keeping the order of years with highest to lowest proportion of red fox unchanged. This transformation allowed the modeling routines to converge.

^c No fur harvested for three years (1926, 1928, 1946). Model with only the February snow variable (negative correlation) had performance similar to best model.

^d Model with only the Human Settlement-years variable (positive correlation) had performance similar to best model.

^e No furs harvested for eight years (1926, 1928-1929, 1932-1936). Complex models could not be fitted due to rarity of red fox furs, only models with single predictor variables were compared.

^f No furs harvested for two years (1949-1950).

^g Poor ability to discriminate between models due to rarity of red fox furs.

APPENDIX G

LONG TERM CLIMATE AND ECOLOGICAL CHANGES

Hersteinsson and Macdonald (1992) also interpreted the red fox expansion in the context of the wider warming trend observed in the northern hemisphere from the 19th century to the 1940s (Chylek *et al.*, 2011; Free and Robock, 1999). Arguably, this warming trend must be interpreted in the context of recovery from long-term cooling caused by climate forcing from astronomical (i.e., orbital) changes (Berger, 1988) and volcanic activity (Free and Robock, 1999; Mann, Bradley and Hughes, 1998), which led to unusually cold temperatures in the first part of the 19th century (Mann, Bradley and Hughes, 1998, 1999). This unusually cold period can be inferred from various climate proxies in the northern hemisphere (Cropper and Fritts, 1981; Mann, Bradley and Hughes, 1998), including the Arctic (Fischer *et al.*, 1998; Thomas, Axford and Briner, 2008). There has been climate forcing from solar irradiance from the early 19th century to the middle of the 20th century (Mann, Bradley and Hughes, 1998), which matches the warming trend that lasted until the 1940s in the Arctic (Chylek *et al.*, 2009, 2011; Serreze and Barry, 2011). Temperatures in the Arctic subsequently cooled for the better part of three decades (Chylek *et al.*, 2009, 2011; Serreze and Barry, 2011). Solar irradiance gives way to greenhouse gas emissions from industrial activity as the dominant climate forcing influence in the middle of the 20th century (Mann, Bradley and Hughes, 1998).

One litigious question is whether the warming trend that started in around the 1880s and ended in the 1940s led to temperatures warm enough to trigger considerable ecological changes in arctic ecosystems (but see the eastern Canadian Arctic climate described by Bradley, 1973). Information is scarce on the ecology of arctic species early in the 20th century. However, recent reconstructions of the history of diatom and insect remains in arctic lake sediments bring valuable insight regarding the Canadian Arctic's climate history. Lacustrine chironomid records from a lake near Clyde River on the north shore of Baffin Island revealed that after 1950, several taxa associated with cold water began to decline, and

disappeared around 1980, while those associated with warm water increased in importance; a change not observed in several millennia (Thomas, Axford and Briner, 2008). There are also other lacustrine biological paleoclimate records indicative of climate warming, with changes in diatom taxa appearing in the second half of the 19th century in shallow lakes, but with marked changes occurring in the late 20th century, which were also detected in deeper lakes (e.g., Antoniades, Douglas and Smol, 2005; Antoniades *et al.*, 2007; Wolfe, 2003). These paleoclimate records suggest that considerable ecological changes probably occurred in the latter part of the 20th century when climate reached abnormally warm temperatures relative to the last millennium (Mann, Bradley and Hughes, 1999). Several changes in the ecology and population dynamics of various terrestrial species were associated with recent warming of the last decades (e.g., Anisimov *et al.*, 2007; Ims, Henden and Killengreen 2008; Post *et al.*, 2009). The red fox expansion differs because it occurred before the current warming that started in the 1970s and continued to this day (Chylek *et al.*, 2011) under considerable anthropogenic forcing (Mann, Bradley and Hughes, 1998).

APPENDIX H

PROCEDURE COMPARING PROPORTIONS IN OVERLAPPING SAMPLES (FROM BLAND AND BUTLAND, UNPUBLISHED)

The procedure by J. M. Bland and B. K. Butland comparing proportions in overlapping samples (<http://www.users.york.ac.uk/~mb55/overlap.pdf>, accessed on March 4, 2011) calculates two differences of proportions: one for paired data (in our case, dens surveyed in each of the compared periods) and another for unpaired data (in our case, dens only surveyed in one of the periods). It then combines the calculated differences in a weighted average to produce a single difference of proportions. We used the procedure to obtain 95 % confidence intervals to decide whether differences between proportions were statistically significant. We pooled the survey data within the periods 1984–1990 and 2003–2010 and classified each den as having been used or not by foxes within each of the two survey periods. We describe below the calculations supporting Bland and Butland’s procedure, using symbols described in Table 2.2.

Table 2.2

Representation of paired and unpaired data each divided into two datasets according to usage of dens by foxes

Paired samples			
	2 nd sample used	2 nd sample unused	total
1 st sample used	n_{11}	n_{10}	$n_{11} + n_{10}$
1 st sample unused	n_{01}	n_{00}	$n_{01} + n_{00}$
Total	$n_{11} + n_{01}$	$n_{10} + n_{00}$	n
Unpaired samples			
	used	unused	total
1 st sample	n_x	$k - n_x$	k
2 nd sample	n_y	$m - n_y$	m

The difference (d) in the paired (p) dataset between the number of dens used in the first sample but unused in the second sample (n_{10}), and the number of dens unused in the first sample but used in the second sample (n_{01}) is:

$$d_p = \frac{n_{10} - n_{01}}{n}$$

with variance (Var):

$$Var(d_p) = \frac{n_{10} + n_{01}}{n^2} - \frac{(n_{10} - n_{01})^2}{n^3}$$

while the difference in the number of dens used in the first (n_x) and second (n_y) samples in the unpaired (u) dataset is:

$$d_u = \frac{n_x}{k} - \frac{n_y}{m}$$

where k and m are the respective sample sizes of the two samples, with variance:

$$Var(d_u) = \frac{n_x(k - n_x)}{k^3} - \frac{n_y(m - n_y)}{m^3}$$

Combining these two difference estimates using a weighted (w) average, we get:

$$d = \frac{w_p d_p + w_u d_u}{w_p + w_u}$$

where:

$$w_p = \frac{1}{Var(d_p)}$$

and:

$$w_u = \frac{1}{Var(d_u)}$$

with variance:

$$Var(d) = \frac{1}{\frac{1}{Var(d_p)} + \frac{1}{Var(d_u)}}$$

The 95 % confidence interval is thus:

$$d - 1.96\sqrt{Var(d)} \leq d \leq d + 1.96\sqrt{Var(d)}$$

APPENDIX I

VALIDATION OF VARIABLES USED IN REGRESSION MODELS

Variables we used are mainly associated with geography or topography, making them appropriate for the timescale of available data on fox den usage. Field sampling was conducted in 2008 and 2009 to validate the usage of different variables as proxies.

We counted the number of burrows not blocked by snow and ice at each den in May of 2008 and 2009. We used summer counts of burrows to calculate the percentage of open burrows in spring for each den. We examined the relationship between the percentage of open burrows and the number of burrows facing southward to confirm that dens with southern exposure were the most accessible ones in spring.

We used the Terrain Ruggedness Index (TRI) of Nellemann and Thomsen (1994) to score the topography around dens (Table 3.1). TRI is positively correlated with variability in terrain elevation. We used this index as an indicator of snow depth variability. Areas with high TRI values should thus contain sites with deep snow cover and adjacent highland with minimal snow cover, which would constitute good springtime hunting grounds for foxes due to seasonal habitat shifts by arvicolines. We sampled snow depth in six quadrats from 23 to 24 May 2008 and in nine quadrats from 12 to 20 May 2009, to establish the link between topographic variability and snow depth variability in spring. Quadrats were 1 km² in size and composed of five east-west parallel lines located 200 m apart, each having ten measurement locations at 100 m intervals. We made four measurements of snow depth at each measurement location (i.e., 1 m facing north, south, east, and west) and calculated an average, to account for small-scale variability caused by hummocks and other ground features. We measured snow depth by forcing a steel rod in the snow until it reached the ground and measuring (cm) the length of its penetration. We were able to measure to a maximum depth of 2 m, beyond which we attributed the value of 2 m. We calculated companion TRI scores for these quadrats using a georeferenced topographical map from

Natural Resources Canada (117D12E, scale 1:50,000) in a GIS system (Quantum GIS version 1.7.1) with relief contour lines at 30.5 m (100 feet) interval.

We used the topography and vegetation survey map of Herschel Island from Smith *et al.* (1989), which classified its surface into different habitat categories. We considered these habitat categories as potential proxies for prey species associated with them. We considered the following habitats: humid polygons (HUM-POL), alluvial fans (ALL-FAN), sloping uplands (SLO-UPL), smooth uplands (SMO-UPL), sloping gullied terrain (SLO-GUL), and sloping and strongly gullied failing terrain (SLO-GUL-FAI). We recognized the bottom of valleys and entrenched streams as additional habitat categories because of high snow accumulation which attracts arvicolines in winter (Reid *et al.*, 2012), and persisting snow cover and flooding events in spring (D. Gallant, personal observation; Batzli, Pitelka and Cameron, 1983) which prompt arvicoline movements (Hobgood, 1984). We named them valley gullied terrain (VAL-GUL), and valley strongly gullied failing terrain (VAL-FAI), hence referring to habitat categories from Smith *et al.* (1989) in which valleys were located.

In the summer of 2009, we conducted wildlife sign surveys by sampling quadrats and line transects to establish their distribution according to habitat types. We chose sampling sites by randomly selecting patches of habitat from a georeferenced version of the Smith *et al.* (1989) map. For valley habitats, we sampled near streams at the bottom of valleys. In each selected patch, we conducted a 1.5 km-long linear transect and sampled three quadrats of 40 m by 2 m along it (i.e., beginning, middle, end). In 8.5 % of cases, for smaller habitat patches, we reduced transect length but we corrected sign counts for comparisons.

We used the density of winter rodent nests as a measure of their early spring abundance (Krebs *et al.*, 2012). We documented this using the distance sampling method (Thomas *et al.*, 2010), by measuring perpendicular distance (m) between the transect line and each sighted nest (see Validation analyses section below). In each quadrat, we counted the scats of caribou, muskoxen, ptarmigan (mostly *Lagopus mutus*), geese (mostly *Anser albifrons* and *Branta canadensis*), and arvicolines. For arvicolines and ptarmigans, we counted clusters of scats as one unit. We also counted rodent burrows in quadrats. We used burrow abundance to indicate summer arvicoline distribution because they are mostly used during that season (Predavec and Krebs, 2000).

Validation analyses

We used linear regression analysis to test the relationship between the percentage of open burrows in spring and the number of burrows facing southward at each den. We also used linear regression analysis to test the relationship between variability in snow depth (standard error of mean depth) within quadrats and respective TRI scores.

For data collected on rodent nests using line transects, we used the program Distance (version 5.0, Thomas *et al.*, 2010) to estimate their density for each habitat category. We used the CDS-conventional distance sampling engine and the negative binomial detection probability function for analyses using that program. The type of polynomial used for adjustments of orders was selected using Akaike's Information Criterion (AIC) option in sequential selection mode, and other program options were set at default value. Transect lengths of 1.5 km fitted within most habitat patches selected from the Smith *et al.* (1989) map, but in many cases, not enough rodent nests were found per transect for the Distance estimation method to work properly. For each habitat category, we thus combined all transects and analysed the data as coming from one large transect, with sampling effort being the total length of constituent transects. We inspected the 95% confidence intervals of the density estimates to determine which habitat categories stood out with high winter nest density.

To identify habitats strongly associated with activities of particular prey species as represented by their signs, we analysed quadrat samples using linear regression analyses with SPSS (version 8.0). The number of signs in quadrats was the dependent variable. We analysed each type of activity sign separately. The habitat to which each quadrat belonged was coded through a set of eight binary variables (i.e., the eight habitat categories), used as dummy variables in linear regression analyses (Hardy, 1993; Zar, 1999). For each regression, seven of the eight dummy variables were integrated. Information for the eighth habitat category was represented where values in the seven other binary variables all take the value zero. The variable with its information represented through all the others (i.e., all zeroes) served as the reference group. In the regression, the value of the coefficient (b) for the constant in the model equals the mean of the reference group (mean number of signs per

quadrat). The value of the coefficient associated to each dummy variable in the regression equals the mean of the reference (the constant) minus the mean of that dummy variable coding for a specific habitat category. The significance (p) of the Student tests are tests of each respective dummy variable in the regression model against the reference group, making it a comparison of each habitat category against the one that is set as the reference group (i.e., constant). For each type of sign, we used the habitat category that had the highest mean (signs per quadrat) as the reference group in the regression, to determine if it stood out statistically from the other habitat categories. Habitat categories with a strong association to a particular type of prey sign (i.e., arvicolines, ptarmigan, geese, ungulates) were then used as variables in main analyses to study natal den selection by foxes. They were interpreted to represent availability of particular prey types around dens.

Validation results

Dens with many southward-facing burrows had a higher percentage of theirs which were not frozen or covered by snow in spring, and the relationship was statistically significant (Fig. 3.3). The relationship between TRI values and standard error of snow depth was positive and statistically significant (Fig. 3.4), showing that sites with higher topographic variability had more variability in snow depth.

Rodent nest density estimates showed that valley gullied terrain (VAL-GUL) and valley failing terrain (VAL-FAI) had the highest and second highest density of nests, respectively (Fig. 3.5a). Together, they both had non-overlapping confidence intervals relative to the other habitat categories (Table 3.5). We thus merged these two categories, and used valleys (VALLEY) as a predictor variable in the main analyses.

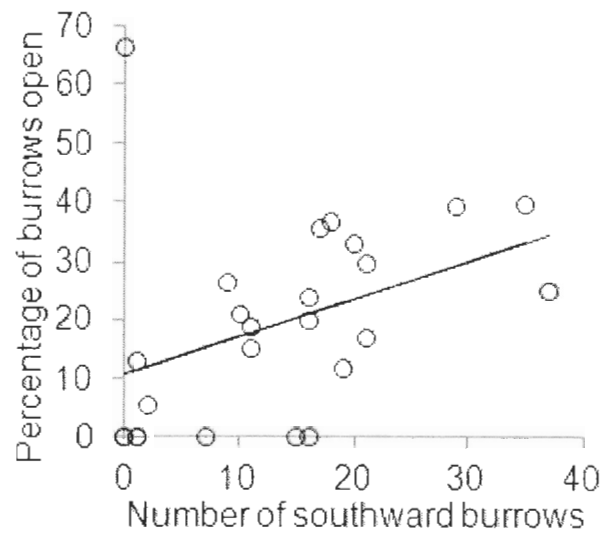


Figure 3.3 Percentage of burrows found to be open (unfrozen) in May of 2009 in relation to the number of burrows that are facing southward on each studied dens on Herschel Island. The linear regression is positive and statistically significant ($y = 10.53 + 0.66[\text{Number of southward burrows}]$, $F_{1,23} = 4.63$, $P = 0.04$, $R^2 = 0.13$, $n = 25$).

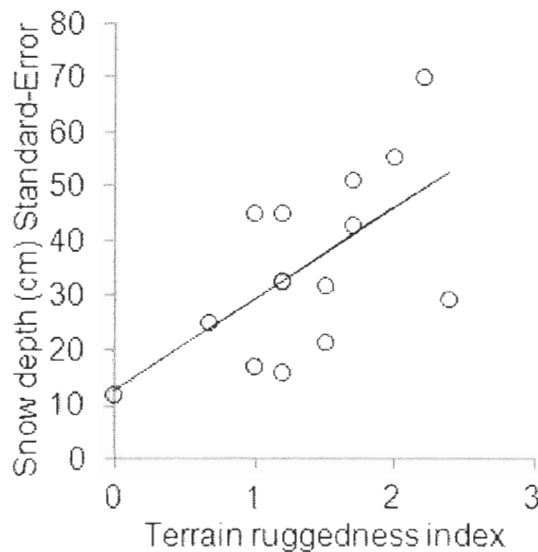


Figure 3.4 Variability in spring snow depth (cm) measured at 50 locations within each sampled quadrat (1 km^2) on Herschel Island as a function of respective Terrain Ruggedness Index (TRI) values (Nellemann and Thomsen 1994) calculated for each quadrat. The linear regression is positive and statistically significant ($y = 12.59 + 16.68[\text{TRI}]$, $F_{1,13} = 8.17$, $P = 0.01$, $R^2 = 0.34$, $n = 15$).

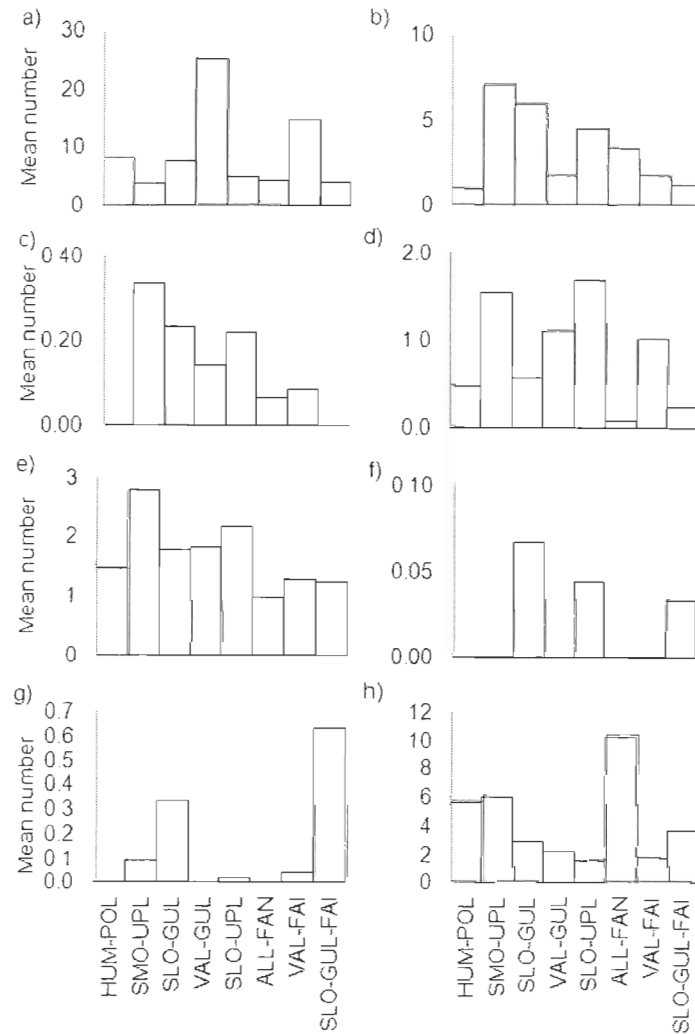


Figure 3.5 Mean number of activity signs found per sampling unit in various habitats of Herschel Island for a) rodent winter nests found in 1.5 km linear transects, and b) rodent burrows, c) rodent scats, d) muskox scats, e) caribou scats, f) bird nests, g) ptarmigan scats, and h) goose scats found in 40 m by 2 m quadrats. Habitats considered are humid polygon (HUM-POL), smooth uplands (SMO-UPL), sloping gullied terrain (SLO-GUL), valley gullied terrain (VAL-GUL), sloping uplands (SLO-UPL), alluvial fans (ALL-FAN), valley failing terrain (VAL-FAI), and sloping gullied failing terrain (SLO-GUL-FAI).

Table 3.5
Rodent nest density estimates calculated for various habitat categories on Herschel Island
based on line transect data and the distance sampling method

Habitat	Effort^a	Density^b	<i>df</i>	95% Confidence interval	
				Min.	Max.
HUM-POL	6 377	976.67	35	707.91	1 347.50
SMO-UPL	16 500	454.12	41	328.66	627.47
SLO-GUL	15 000	1 048.20	74	865.52	1 269.50
VAL-GUL	10 500	3 559.80	176	3 119.10	4 062.90
SLO-UPL	22 500	655.51	71	474.83	904.94
ALL-FAN	6 815	461.15	20	268.44	792.18
VAL-FAI	11 300	2 206.10	108	1 924.70	2 528.60
SLO-GUL-FAI	15 000	741.45	38	603.94	910.28

Note: The adjustment order used for the negative binomial detection function was a hermite polynomial, except for habitats HUM-POL, SMO-UPL, and SLO-GUL-FAI, for which a simple polynomial was selected by Distance (version 5.0).

^a Effort is total length (m) of line transects sampled per habitat category.

^b Density estimates are in nests per km².

Table 3.6 shows the statistically significant prey-habitat associations that were found in quadrats sampled for animal signs. Rodent burrows were associated with high ground: smooth uplands (SMO-UPL) and sloping gullied terrain (SLO-GUL) (Fig. 3.5b). Smooth uplands could not be differentiated from sloping gullied terrain for rodent burrows but it was particular in also having an association with goose activity (Table 3.6). We retained the two habitat categories as two separate predictor variables for main analyses. Goose scats were numerous in wet habitats, mostly alluvial fans (ALL-FAN) but also humid polygon (HUM-POL). Smooth uplands (SMO-UPL) also had considerable amounts of goose scats (Fig. 3.5h). The island's wetlands had markedly high levels of summer activity for a variety of bird species (D. Gallant, personal observation), but our sampling data only partly demonstrated this through results for goose scats (Table 3.6, Fig. 3.5h). We merged humid polygon and alluvial fan habitat categories to form a single predictor variable (POL-ALL-FAN) representing wet habitats where bird activity is concentrated in the summer time. Ptarmigan scats were strongly associated with sloping gullied failing terrain (SLO-GUL-FAI), which we retained as a predictor variable in main analyses (Table 3.6, Fig. 3.5g). Places where ptarmigan spend more time resting and roosting should have more of the conspicuous scat clusters. The SLO-GUL-FAI category has steep slopes adjacent to the wind-blown shoreline, which produces locations with deep and soft snow, where ptarmigans can burrow in and have a covered roosting chamber. The clusters of ptarmigan scats we counted were probably produced during mid to late winter, and it was thus more appropriate to include that habitat in the spring model rather than the summer model. Caribou and muskox scats had no strong associations to particular habitats (Fig. 3.5d, e). Bird nests and rodent scats were rare and showed no clear pattern (Fig. 3.5c, f).

From the eight habitat categories initially considered, through elimination and combination, five habitat categories were retained as predictor variables for analyses of natal den selection: POL-ALL-FAN, SLO-GUL-FAI, SMO-UPL, SLO-GUL, and VALLEY (Table 3.1).

Table 3.6

Linear regression analyses for various animal signs found in quadrats on Herschel Island as a function of habitat categories set-up as dummy variables. Only regressions for signs showing statistically significant trends are shown

Sign	Factor	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Rodent burrows ^a	Constant	7.09	8.24	0.00
	HUM-POL	-6.09	-3.96	0.00
	SLO-GUL	-1.16	-0.93	0.35
	VAL-GUL	-5.33	-3.86	0.00
	SLO-UPL	-2.60	-2.30	0.02
	ALL-FAN	-3.76	-2.44	0.02
	VAL-FAI	-5.34	-4.03	0.00
	SLO-GUL-FAI	-5.92	-4.75	0.00
Goose scats ^b	Constant	10.27	4.03	0.00
	HUM-POL	-4.60	-1.28	0.20
	SMO-UPL	-4.24	-1.38	0.17
	SLO-GUL	-7.37	-2.36	0.02
	VAL-GUL	-8.03	-2.41	0.02
	SLO-UPL	-8.64	-2.94	0.00
	VAL-FAI	-8.52	-2.63	0.01
	SLO-GUL-FAI	-6.60	-2.12	0.04
Ptarmigan scats ^c	Constant	0.63	6.19	0.00
	HUM-POL	-0.63	-3.58	0.00
	SMO-UPL	-0.54	-3.84	0.00
	SLO-GUL	-0.30	-2.08	0.04
	VAL-GUL	-0.63	-3.98	0.00
	SLO-UPL	-0.61	-4.63	0.00
	ALL-FAN	-0.63	-3.58	0.00
	VAL-FAI	-0.59	-3.86	0.00

Note: For all regressions; regression $df = 7$, residual $df = 205$, total $df = 212$.

^a $R^2 = 0.17$, reference is smooth upland (SMO-UPL).

^b $R^2 = 0.06$, reference is alluvial fans (ALL-FAN).

^c $R^2 = 0.14$, reference is sloping gullied failing terrain (SLO-GUL-FAI).

BIBLIOGRAPHIE

- Aars, J., et R. A. Ims. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. *Ecology*, vol. 83, p. 3449–3456.
- Allen, S. H. 1984. Some aspects of reproductive performance in female red fox in North Dakota. *Journal of Mammalogy*, vol. 65, p. 246–255.
- Alunik, I., E. D. Kolausok et D. Morrison. 2003. *Across Time and Tundra: the Inuvialuit of the Western Arctic*. Seattle : University of Washington Press, 230 p.
- Ambrose, H. W. 1972. Effect of habitat familiarity and toe-clipping on rate of owl predation in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, vol. 53, p. 909–912.
- Anderson, D. R., et K. P. Burnham. 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal Wildlife Management*, vol. 66, p. 912–918.
- Andriashek, D., H. P. L. Kiliaan et M. K. Taylor. 1985. Observations on foxes, *Alopex lagopus* and *Vulpes vulpes*, and wolves, *Canis lupus* on the off-shore sea ice of northern Labrador. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 99, p. 86–89.
- Angerbjörn, A., B. Arvidson, E. Norén et L. Strömberg. 1991. The effect of winter food on reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, vol. 60, p. 705–714.
- Angerbjörn, A., N. E., Eide, L. Dalén, B. Elmhagen, P. Hellström, R. A. Ims, S. Killengreen, A. Landa, T. Meijer, M. Mela, J. Niemimaa, K. Norén, M. Tannerfeldt, N. G. Yoccoz et H. Henttonen. 2013. Carnivore conservation in practice: replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, vol. 50, p. 59–67.
- Angerbjörn, A., J. Ströman et D. Becker. 1997. Home range pattern in arctic foxes in Sweden. *Journal of Wildlife Research*, vol. 2, p. 9–14.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, A. Björvall, M. Ericson, J. From et E. Norén. 1995. Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, p. 55–68.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt et S. Erlinge. 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, vol. 68, p. 34–49.

- Anisimov, O. A., D. G. Vaughan, T. V. Callaghan, C. Furgal, H. Marchant, T. D. Prowse, H. Vilhjálmsson et J. E. Walsh. 2007. «Polar regions (Arctic and Antarctic)». Dans *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*, sous la dir. de M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden et C. E. Hanson, p. 653–685. Cambridge : Cambridge University Press.
- Anonymous. 1913. *Extracts From Reports on the District of Ungava, Recently Added to the Province of Quebec Under the Name of the Territory of New Quebec*. Québec : Department of Colonization, Mines and Fisheries, Mines Branch, 160 p.
- Anonymous. 2013. «Arctic foxes suffer while reds thrive in northern Canada». *BBC Nature Features*, 4 janvier, en ligne <<http://www.bbc.co.uk/nature/20892310>>. Consulté le 14 janvier 2013.
- Anthony, R. M. 1996. Den use by arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a subarctic region of western Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 74, p. 627–631.
- Anthony, R. M., P. L. Flint et J. S. Sedinger. 1991. Arctic fox removal improves nest success of black brant. *Wildlife Society Bulletin*, vol. 19, p. 176–184.
- Antoniades, D., C. Crawley, M. S. V. Douglas, R. Pienitz, D. Andersen, P. T. Doran, I. Hawes, W. Pollard et W. F. Vincent. 2007. Abrupt environmental change in Canada's northernmost lake inferred from fossil diatom and pigment stratigraphy. *Geophysical Research Letters*, vol. 34, L18708, doi:10.1029/2007GL030947.
- Antoniades, D., M. S. V. Douglas et J. P. Smol. 2005. Quantitative estimates of recent environmental changes in the Canadian High Arctic inferred from diatoms in lake and pond sediments. *Journal of Paleolimnology*, vol. 33, p. 349–360.
- Audet, A. M., C. B. Robbins et S. Larivière. 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, no 713, p. 1–10.
- Bailey, E. P. 1992. Red foxes, *Vulpes vulpes*, as biological control agents for introduced arctic fox, *Alopex lagopus*, on Alaskan Islands. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 106, p. 200–205.
- Bakan, D. 1966. The test of significance in psychological research. *Psychological Bulletin*, vol. 66, p. 423–437.
- Barber, D. G., R. Galley, M. G. Asplin, R. De Abreu, K.-A. Warner, M. Pućko, M. Gupta, S. Prinsenberg et S. Julien. 2009. Perennial pack ice in the southern Beaufort Sea was not as it appeared in the summer of 2009. *Geophysical Research Letters*, vol. 36, L24501.
- Bartoń, K. A., et A. Zalewski. 2007. Winter severity limits red fox populations in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, p. 281–289.

- Batzli, G. O., F. A. Pitelka et G. N. Cameron. 1983. Habitat use by lemmings near Barrow, Alaska. *Holarctic Ecology*, vol. 6, p. 255–262.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki et J.-F. Giroux. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, vol. 71, p. 88–98.
- Berger, A. 1988. Milankovitch theory and climate. *Reviews of Geophysics*, vol. 26, 624–657.
- Bierman, S. M., J. P. Fairbairn, S. J. Petty, D. A. Elston, D. Tidhar et X. Lambin. 2006. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). *American Naturalist*, vol. 167, p. 583–590.
- Blomqvist, S., N. Holmgren, S. Åkesson, A. Hedenström et J. Pettersson. 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia*, vol. 133, p. 146–158.
- Boxall, P. C., et M. R. Lein. 1982. Feeding ecology of snowy owls (*Nyctea scandiaca*) wintering in southern Alberta. *Arctic*, vol. 35, p. 282–290.
- Bradley, R. S. 1973. Seasonal climatic fluctuations on Baffin Island, N.W.T. during the period of instrumental records. *Arctic*, vol. 26, p. 230–243.
- Bradley, R. S., et G. H. Miller. 1972. Recent climatic change and increased glacierization in the eastern Canadian Arctic. *Nature*, vol. 237, p. 385–387.
- Bregha, F. 1979. *Bob Blair's Pipeline: the Politics of Northern Energy Development Projects*. Toronto : James Lorimer & Company, 257 p.
- Brommer, J. E., H. Pietiäinen, K. Ahola, T. Karstinen et H. Kolunen. 2010. The return of the vole cycle in southern Finland refutes the generality of the loss of cycles through « climatic forcing ». *Global Change Biology*, vol. 16, p. 577–586.
- Bryce, G. 1900. *The Remarkable History of the Hudson's Bay Company: Including that of the French Traders of North-Western Canada and of the North-West, XY, and Astor Fur Companies*. Londre : Sampson Low, Marston & Company, 501 p.
- Buchwal, A., G. Rachlewicz, P. Fonti, P. Cherubini et H. Gärtner. 2013. Temperature modulates intra-plant growth of *Salix polaris* from a high Arctic site (Svalbard). *Polar Biology*, vol. 36, p. 1305–1318.
- Burnham, K. P., et D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information Theoretic Approach*, 2^e éd. New York : Springer, 488 p.

- Butler, L. 1945. Distribution and genetics of the colour phases of the red fox in Canada. *Genetics*, vol. 30, p. 39–50.
- Butler, L. 1951. Population cycles and color phase genetics of the colored fox in Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 29, p. 24–41.
- Cameron, A. C., et P. K. Trivedi. 2005. *Microeconometrics: Methods and Applications*. Cambridge : Cambridge University Press, 1034 p.
- Carbone, C., A. Teacher et J. M. Rowcliffe. 2007. The costs of carnivory. *PLoS Biology*, vol. 5, p. 363–368.
- Careau V., J.-F. Giroux, G. Gauthier et D. Berteaux. 2008. Surviving on cached food—the energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, p. 1217–1223.
- Carpenter, S. R., S. W. Chisholm, C. J. Krebs, D. W. Schindler et R. F. Wright. 1995. Ecosystem experiments. *Science*, vol. 269, p. 324–327.
- Carver, R. P. 1978. The case against statistical significance testing. *Harvard Educational Review*, vol. 48, p. 378–399.
- Cavallini, P. 1995. Variation in the body size of the red fox. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, p. 421–427.
- Cavallini P., et S. Santini. 1995. Timing of reproduction in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, vol. 60, p. 337–342.
- Chamberlin, T. C. 1890. The method of multiple working hypotheses. *Science*, vol. 15, p. 92–96.
- Chang, Y., T. Doh et F. Schorfheide. 2007. Non-stationary hours in a DSGE model. *Journal of Money, Credit and Banking*, vol. 39, p. 1357–1373.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy et C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, vol. 333, p. 1024–1026.
- Chesemore, D. L. 1969. Den ecology of the arctic fox in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 47, p. 121–129.
- Chirkova, A. F. 1968. The relationship between arctic fox and red fox in the far north. *Problems of the North*, vol. 11, p. 129–131.

- Chitty, D. 1938. Canadian arctic wild life enquiry, 1936-37. *Journal of Animal Ecology*, vol. 7, p. 381–394.
- Choi, S. C., et D. M. Stablein. 1982. Practical tests for comparing two proportions in incomplete data. *Applied Statistics*, vol. 31, p. 256–262.
- Chylek, P., C. K. Folland, G. Lesins, M. K. Dubey et M. Wang. 2009. Arctic air temperature change amplification and the Atlantic multidecadal oscillation. *Geophysical Research Letters*, vol. 36, L14801, doi:10.1029/2009GL038777.
- Chylek, P., J. Li, M. K. Dubey, M. Wang et G. Lesins. 2011. Observed and model simulated 20th century Arctic temperature variability: Canadian Earth System Model CanESM2. *Atmospheric Chemistry and Physics*, vol. 11, p. 22893–22907.
- Coates, K. S. 1985. *Canada's Colonies: a History of the Yukon and Northwest Territories*. Toronto : James Lorimer and Company, 251 p.
- Cohen, J. 1988. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*, 2^e éd. Hillsdale : Lawrence Erlbaum Associates, 567 p.
- Cohen, J. 1994. The earth is round ($p < .05$). *American Psychologist*, vol. 49, p. 997–1003.
- Colpitts, G. 1997. Conservation, science, and Canada's fur farming industry, 1913-1945. *Social History*, vol. 30, p. 77–107.
- Contesse, P., D. Hegglin, S. Gloor, F. Bontadina et P. Deplazes. 2004. The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zurich, Switzerland. *Mammalian Biology*, vol. 69, p. 81–95.
- Creel, S., et N. M. Creel. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology*, vol. 10, p. 526–538.
- Croll, D. A., J. L. Maron, J. A. Estes, E. M. Danner et G. V. Byrd. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science*, vol. 307, p. 1959–1961.
- Cropper, J. P., et H. C. Fritts. 1981. Tree-ring width chronologies from the North American Arctic. *Arctic and Alpine Research*, vol. 13, p. 245–260.
- Dalén, L., B. Elmhagen et A. Angerbjörn. 2004. DNA analysis on fox faeces and competition induced niche shifts. *Molecular Ecology*, vol. 13, p. 2389–2392.
- Dalerum, F., M. Tannerfeldt, B. Elmhagen, D. Becker et A. Angerbjörn. 2002. Distribution, morphology and use of arctic fox *Alopex lagopus* dens in Sweden. *Wildlife Biology*, vol. 8, p. 185–192.

- Damas, D. 2002. *Arctic Migrants/Arctic Villagers: the Transformation of Inuit Settlement in the Central Arctic*. Montréal : McGill-Queen's University Press, 277 p.
- Danilov, D. N. 1961. Den sites of the Arctic fox (*Alopex lagopus*) in the east part of Bol'Shezemel'Skaya tundra. *Problems of the North*, vol. 2, p. 223–229.
- Darwin, C. 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. New York : Hurst, 501 p.
- Davies, E. 2011. «Red and Arctic foxes clash in Russia». *BBC Earth News*, 14 avril, en ligne <http://news.bbc.co.uk/earth/hi/earth_news/newsid_9455000/9455661.stm>. Consulté le 14 janvier 2013.
- Davis, S. 1977. Size variation of the fox, *Vulpes vulpes*, in the palaeartic region today, and in Israel during the late Quaternary. *Journal of Zoology*, vol. 182, p. 343–351.
- Dobson, A. J., et A. G. Barnett. 2008. *An Introduction to Generalized Linear Models*, 3^e éd. Boca Raton : Chapman and Hall/CRC Press, 307 p.
- Duchesne, D. 2009. «Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic». Thèse de maîtrise, Laval, Université Laval, 89 p.
- Duchesne, D., G. Gauthier et D. Berteaux. 2011. Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia*, vol. 167, p. 967–980.
- Dyke, A. S., et V. K. Prest. 1987. Late Wisconsin and Holocene history of the Laurentide ice sheet (map 1703A, sheet 1). *Géographie Physique et Quaternaire*, vol. 41, p. 237–263.
- Eberhardt, W. L. 1977. «The biology of arctic and red foxes on the north slope». Thèse de maîtrise, Fairbanks, University of Alaska, 125 p.
- Eberhardt, L. E., R. A. Garrott et W. C. Hanson. 1983. Den use by arctic foxes in northern Alaska. *Journal of Mammalogy*, vol. 64, p. 97–102.
- Eberhardt, L. E., W. C. Hanson, J. L. Bengtson, R. A. Garrott et E. E. Hanson. 1982. Arctic fox home range characteristics in an oil-development area. *Journal of Wildlife Management*, vol. 46, p. 183–190.
- Ehrich, D., L. Carmichael et E. Fuglei. 2012. Age-dependent genetic structure of arctic foxes in Svalbard. *Polar Biology*, vol. 35, p. 53–62.
- Eide, N. E., C. Nellemann et P. Prestrud. 2001. Terrain structure and selection of denning areas by arctic foxes on Svalbard. *Polar Biology*, vol. 24, p. 132–138.

- Ekbohm, G. 1982. On testing the equality of proportions in the paired case with incomplete data. *Psychometrika*, vol. 47, p. 115–118.
- Elder, J., et P. E. Kennedy. 2001. Testing for unit roots: what should students be taught? *Journal of Economic Education*, vol. 32, p. 137–146.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. G. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, E. Dorrepaal, T. G. Elumeeva, M. Gill, W. A. Gould, J. Harte, D. S. Hik, A. Hofgaard, D. R. Johnson, J. F. Johnstone, I. S. Jónsdóttir, J. C. Jorgenson, K. Klanderud, J. A. Klein, S. Koh, G. Kudo, M. Lara, E. Lévesque, B. Magnússon, J. L. May, J. A. Mercado-Díaz, A. Michelsen, U. Molau, I. H. Myers-Smith, S. F. Oberbauer, V. G. Onipchenko, C. Rixen, N. M. Schmidt, G. R. Shaver, M. J. Spasojevic, Þ. E. Þórhallsdóttir, A. Tolvanen, T. Troxler, C. E. Tweedie, S. Villareal, C.-H. Wahren, X. Walker, P. J. Webber, J. M. Welker et S. Wipf. 2012. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, vol. 2, p. 453–457.
- Elmhagen, B., P. Hellström, A. Angerbjörn et J. Kindberg. 2011. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 48, p. 167–179.
- Elmhagen, B., et S. P. Rushton. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters*, vol. 10, p. 197–206.
- Elmhagen, B., M. Tannerfeldt et A. Angerbjörn. 2002. Food-niche overlap between arctic and red foxes. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, p. 1274–1285.
- Elton, C., et M. Nicholson. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology*, vol. 11, p. 215–244.
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands : Environmental Systems Research Institute.
- Estes, J. A., et J. F. Palmisano. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science*, vol. 185, p. 1058–1060.
- Fancy, S. G., K. R. Whitten et D. E. Russell. 1994. Demography of the Porcupine caribou herd, 1983–1992. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 72, p. 840–846.
- Fay, F. H., et R. O. Stephenson. 1989. Annual, seasonal, and habitat-related feeding habits of the arctic fox (*A. lagopus*) on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 67, p. 1986–1994.

- Feige, N., D. Ehrich, I. Y. Popov et S. Broekhuizen. 2012. Monitoring least weasels after a winter peak of lemmings in Taimyr: body condition, diet and habitat use. *Arctic*, vol. 65, p. 273–282.
- Fine, B. A. 1980. «Ecology of arctic foxes at Prudhoe Bay, Alaska». Thèse de maîtrise, Fairbanks, University of Alaska, 76 p.
- Fischer, H., M. Werner, D. Wagenbach, M. Schwager, T. Thorsteinsson, F. Wilhelms, J. Kipfstuhl et S. Sommer. 1998. Little ice age clearly recorded in northern Greenland ice cores. *Geophysical Research Letters*, vol. 25, p. 1749–1752.
- Forbes, B. C., F. Stammer, T. Kumpula, N. Meschtyb, A. Pajunen et E. Kaarlejärvi. 2009. High resilience in the Yamal-Nenets social-ecological system, West Siberian Arctic, Russia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 106, p. 22041–22048.
- Frafjord, K. 1993. Food habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic*, vol. 46, p. 49–54.
- Frafjord, K. 1995. Summer food habits of arctic foxes in the alpine region of southern Scandinavia, with a note on sympatric red foxes. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, p. 111–116.
- Frafjord, K. 2000. Do arctic and red foxes compete for food? *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, vol. 65, p. 350–359.
- Frafjord, K. 2003. Ecology and use of arctic fox *Alopex lagopus* dens in Norway: tradition overtaken by interspecific competition? *Biological Conservation*, vol. 111, p. 445–453.
- Frafjord, K. 2004. Winter range of a red fox (*Vulpes vulpes*) group in a northern birch forest. *Zeitschrift Für Säugetierkunde*, vol. 69, p. 342–348.
- Frafjord, K., D. Becker et A. Angerbjörn 1989. Interactions between arctic and red foxes in Scandinavia - predation and aggression. *Arctic*, vol. 42, p. 354–356.
- Franklin, A. B., D. R. Anderson, R. J. Gutiérrez et K. P. Burnham. 2000. Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, vol. 70, p. 539–590.
- Free, M., et A. Robock. 1999. Global warming in the context of the Little Ice Age. *Journal of Geophysical Research*, vol. 104, p. 19057–19070.
- Fremlin, G. (éd.). 1974. *The national atlas of Canada*. Ottawa : The Macmillan Company of Canada Limited, 254 p.

- Fretwell, S. D. 1977. The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine*, vol. 20, p. 169–185.
- Fuglei, E., et N. A. Øritsland. 1999. Seasonal trends in body mass, food intake and resting metabolic rate, and induction of metabolic depression in arctic foxes (*Alopex lagopus*) at Svalbard. *Journal of Comparative Physiology B*, vol. 169, p. 361–369.
- Fuglesteg, B. N., Ø. E. Haga, L. P. Folkow, E. Fuglei et A. S. Blix. 2006. Seasonal variations in basal metabolic rate, lower critical temperature and responses to temporary starvation in the arctic fox (*A. lagopus*) from Svalbard. *Polar Biology*, vol. 29, p. 308–319.
- Fuller, T. K., et L. B. Keith. 1981. Non-overlapping ranges of coyotes and wolves in northeastern Alberta. *Journal of Mammalogy*, vol. 62, p. 403–405.
- Fuller, W. A., A. M. Martell, R. F. C. Smith et S. W. Speller. 1975. High-arctic lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*. II. Demography. *Canadian Journal Zoology*, vol. 53, p. 867–878.
- Gagnon, M. 1999. «Les militaires américains à Crystal 2 (Frobisher Bay) dans les années 1940: Perspectives Inuit». Thèse de maîtrise, Laval, Université Laval, 135 p.
- Gagnon, C. A., et D. Berteaux. 2009. Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: a question of scale. *Ecology and Society*, vol. 14. En ligne. <<http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss2/art19/>>. Consulté le 14 janvier 2013.
- Gallant, D., A. Poulin et E. Tremblay. 2006. Évaluation statistique et optimisation du programme de monitoring de la mye commune (*Mya arenaria*) au parc national du Canada Kouchibouguac. Parcs Canada – Rapports techniques en matière de sciences des écosystèmes, no 45, 67 p.
- Gallant, D., B. G. Slough, D. G. Reid et D. Berteaux. 2012. Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon. *Polar Biology*, vol. 35, p. 1421–1431.
- Garrott, R. A., et L. E. Eberhardt. 1982. Mortality of arctic fox pups in northern Alaska. *Journal of Mammalogy*, vol. 63, p. 173–174.
- Garrott, R. A., L. E. Eberhardt et W. C. Hanson. 1983a. Summer food habits of juvenile arctic foxes in northern Alaska. *Journal of Wildlife Management*, vol. 47, p. 540–545.
- Garrott, R. A., L. E. Eberhardt et W. C. Hanson. 1983b. Arctic fox den identification and characteristics in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 61, p. 423–426.

- Gauthier, G., D. Berteaux, J. Bêty, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. McKinnon, P. Legagneux et M.-C. Cadieux. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, vol. 18, p. 223–235.
- Gauthier, G., D. Berteaux, C. J. Krebs et D. G. Reid. 2009. Arctic lemmings are not simply food limited - a comment on Oksanen *et al.* *Evolutionary Ecology Research*, vol. 11, p. 483–484.
- Gauthier G., J. Bêty, M.-C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, A. Tarroux et D. Berteaux. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 368, p. 20120482.
- Gauthier, G., J.-F. Giroux, A. Reed, A. Béchet et L. Bélanger. 2005. Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology*, vol. 11, p. 856–868.
- Germano, J. D. 1999. Ecology, statistics, and the art of misdiagnosis: The need for a paradigm shift. *Environmental Reviews*, vol. 7, p. 167–190.
- Gilg, O., I. Hanski et B. Sittler. 2003. Cyclic dynamics in a simple predator-prey community. *Science*, vol. 302, p. 866–868.
- Gilg, O., K. M. Kovacs, J. Aars, J. Fort, G. Gauthier, D. Grémillet, R. A. Ims, H. Meltofte, J. Moreau, E. Post, N. M. Schmidt, G. Yannic et L. Bollache. 2012. Climate change and the ecology and evolution of arctic vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 1249, p. 166–190.
- Gilg, O., B. Sittler et I. Hanski. 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high-Arctic. *Global Change Biology*, vol. 15, p. 2634–2652.
- Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor et J. Bêty. 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, vol. 81, p. 533–542.
- Goldman, E. A. 1930. The Coyote: Archpredator. *Journal of Mammalogy*, vol. 11, p. 325–335.
- Gordon, A. R. 1887. *Report of the Hudson's Bay Expedition of 1886 Under the Command of Lieut. A. R. Gordon*, N. R. Ottawa : Department of Marine and Fisheries, 133 p.
- Goszczyński, J. 1989. Spatial distribution of red fox *Vulpes vulpes* in winter. *Acta Theriologica*, vol. 34, p. 361–372.

- Griffiths, D. A. 1973. Maximum likelihood estimation for the beta-binomial distribution and an application to the household distribution of the total number of cases of a disease. *Biometrics*, vol. 29, p. 637–648.
- Gruyer, N., G. Gauthier et D. Berteaux. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, p. 910–917.
- Hairston, N. G., F. E. Smith et L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, vol. 94, p. 421–425.
- Hall, C. F. 1864. *Life with the Esquimaux: the Narrative of Captain Charles Frances Hall, of the Whaling Barque "George Henry," from the 29th May, 1860, to the 13th September 1862 with the Results of a Long Intercourse with the Innuits, and Full Description of their Mode of Life, the Discovery of Actual Relics of the Expedition of Martin Frobisher of Three Centuries Ago, and Deductions in Favour of yet Discovering Some of the Survivors of sir John Franklin's Expedition*, Vol. 1. Londre : Sampson Low, Son, and Marston, 324 p.
- Halpin, M. A., et J. A. Bissonette. 1988. Influence of snow depth on prey availability and habitat use by red fox. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 66, p. 587–592.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D. W. Lea et M. Medina-Elizade. 2006. Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 103, p. 14288–14293.
- Hansson, L., et H. Henttonen. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia*, vol. 67, p. 394–402.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, vol. 131, p. 1292–1297.
- Hardy, M. A. 1993. *Regression With Dummy Variables*. Newbury Park : Sage Publications, 90 p.
- Heller, H. C., et D. M. Gates. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): energy budgets. *Ecology*, vol. 52, p. 424–433.
- Henden, J.-A., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, P. Hellström et A. Angerbjörn. 2010. Strength of asymmetric competition between predators in food webs ruled by fluctuating prey: the case of foxes in tundra. *Oikos*, vol. 119, p. 27–34.
- Hersteinsson, P., A. Angerbjörn, K. Frafjord et A. Kaikusalo. 1989. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems. *Biological Conservation*, vol. 49, p. 67–81.

- Hersteinsson, P., et D. W. Macdonald. 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking. *Symposia of the Zoological Society of London*, vol. 49, p. 259–289.
- Hersteinsson, P., et D. W. Macdonald. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos*, vol. 64, p. 505–515.
- Hilbe, J. M. 2011. *Negative Binomial Regression*, 2^e éd. Cambridge : Cambridge University Press, 553 p.
- Hiruki, L. M., et I. Stirling. 1989. Population dynamics of the arctic fox, *Alopex lagopus*, on Banks Island, Northwest Territories. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 103, p. 380–387.
- Hobgood, T. W. 1984. «Ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the upper Susitna, Alaska». Thèse de maîtrise, Fairbanks, University of Alaska, 163 p.
- Holmes, A. D. 1983. «Historical statistics of Canada, section K: price indexes». Dans *Statistics Canada*. En ligne. <<http://www5.statcan.gc.ca/bsolc/olc-cel/olc-cel?catno=11-516-X198300111307&lang=eng>>. Consulté le 13 avril 2013.
- Honaker, J., et G. King. 2010. What to do about missing values in time-series cross-section data. *American Journal of Political Science*, vol. 54, p. 561–581.
- Honaker, J., G. King et M. Blackwell. 2011. Amelia II: a program for missing data. *Journal of Statistical Software*, vol. 45, p. 1–47.
- Hooper, W. H. 1853. *Ten Months Among the Tents of the Tuski, With Incidents of an Arctic Boat Expedition in Search of Sir John Franklin, as Far as the Mackenzie River, and Cape Bathurst*. Londres : John Murray, 417 p.
- Høye, T. T., E. Post, H. Meltofte, N. M. Schmidt et M. C. Forchhammer. 2007. Rapid advancement of spring in the high Arctic. *Current Biology*, vol. 17, p. R449–R451.
- Hurlin, C. 2012. «Unit root tests in panel data: asymptotic and finite-sample properties». Dans *RunMyCode*. En ligne. <<http://www.runmycode.org/CompanionSite/Site101>>. Consulté le 13 avril 2013.
- Hurvich, C. M., et C.-L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, vol. 76, p. 297–307.
- Ims, R. A., et E. Fuglei. 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience*, vol. 55, p. 311–322.

- Ims, R. A., J.-A. Henden et S. T. Killengreen. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 23, p. 79–86.
- Ims, R. A., N. G. Yoccoz et S. T. Killengreen. 2011. Determinants of lemming outbreaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 108, p. 1970–1974.
- IPCC. 2007. «Climate change 2007: synthesis report». In *Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC*, sous la dir. de R. K. Pachauri et A. Reisinger, p. 26–73. Genève.
- Irving, L., H. Krog et M. Monson. 1955. The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. *Physiological Zoölogy*, vol. 28, p. 173–185.
- Jackman, S. 2011. pscl: Classes and methods for R developed in the political science computational laboratory, Stanford University. R package Version 1.04.1. Stanford : Stanford University, Department of Political Science. En ligne. <<http://pscl.stanford.edu/>>. Consulté le 13 avril 2013.
- Jędrzejewski, W., et B. Jędrzejewska. 1992. Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography*, vol. 15, p. 212–220.
- Jepsen, J. U., N. E. Eide, P. Prestrud et L. B. Jacobsen. 2002. The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, p. 418–429.
- Johnson, J. B., et K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 19, p. 101–108.
- Jonasson, S., A. Michelsen, I. K. Schmidt et E. V. Nielsen. 1999. Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the Arctic. *Ecology*, vol. 80, p. 1828–1843.
- Jones, D. M., et J. B. Theberge. 1982. Summer home range and habitat utilisation of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat, northwest British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 60, p. 807–812.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak et O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge : Cambridge University Press, 299 p.
- Kaikusalo, A., et A. Angerbjörn. 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 32, p. 69–77.

- Kapel, C. M. O. 1999. Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Greenland. *Arctic*, vol. 52, p. 289–293.
- Kausrud, K. L., A. Mysterud, H. Steen, J. O. Vik, E. Ostbye, B. Cazelles, E. Framstad, A. M. Eikeset, I. Mysterud, T. Solhøy et N. C. Stenseth. 2008. Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, vol. 456, p. 93–97.
- Kennedy, C. E., C. A. S. Smith et D. A. Cooley. 2001. Observations of change in the cover of polargrass, *Arctagrostis latifolia*, and Arctic lupine, *Lupinus arcticus*, in upland tundra on Herschel Island, Yukon Territory. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 115, p. 323–328.
- Killengreen, S. T., R. A. Ims, N. G. Yoccoz, K. A. Brathen, J.-A. Henden et T. Schott. 2007. Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox. *Biological Conservation*, vol. 135, p. 475–488.
- Killengreen, S. T., N. Lecomte, D. Ehrlich, T. Schott, N. G. Yoccoz et R. A. Ims. 2011. The importance of marine vs. human-induced subsidies in the maintenance of an expanding mesocarnivore in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, vol. 80, p. 1049–1060.
- Kittel, T. G. F., B. B. Baker, J. V. Higgins et J. C. Haney. 2010. Climate vulnerability of ecosystems and landscapes on Alaska's North Slope. *Regional Environmental Change*, vol. 11, p. 249–264.
- Klir, J. J., et J. E. Heath. 1992. Metabolic rate and evaporative water loss at different ambient temperatures in two species of fox: the red fox (*V. vulpes*) and the Arctic fox (*A. lagopus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, vol. 101, p. 705–707.
- Korslund, L., et H. Steen. 2006. Small rodent winter survival: snow conditions limit access to food resources. *Journal of Animal Ecology*, vol. 75, p. 156–166.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*, 2^e éd. Menlo Park : Benjamin Cummings, 620 p.
- Krebs, C. J., F. Bilodeau, D. Reid, G. Gauthier, A. J. Kenney, S. Gilbert, D. Duchesne et D. J. Wilson. 2012. Are lemming winter nest counts a good index of population density? *Journal of Mammalogy*, vol. 93, p. 87–92.
- Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin et A. R. E. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience*, vol. 51, p. 25–35.
- Krebs, C. J., R. Boonstra et A. J. Kenney. 1995. Population dynamics of the collared lemming and the tundra vole at Pearce Point, Northwest Territories, Canada. *Oecologia*, vol. 103, p. 481–489.

- Krebs, C. J., K. Danell, A. Angerbjörn, J. Agrell, D. Berteaux, K. A. Bråthen, Ö. Danell, S. Erlinge, V. Fedorov, K. Fredga, J. Hjältén, G. Högstedt, I. S. Jónsdóttir, A. J. Kenney, N. Kjellén, T. Nordin, H. Roininen, M. Svensson, M. Tannerfeldt et C. Wiklund. 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 81, p. 827–843.
- Krebs, C. J., A. J., Kenney, S. Gilbert, K. Danell, A. Angerbjörn, S. Erlinge, R. G. Bromley, C. Shank et S. Carriere. 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 80, p. 1323–1333.
- Krebs, C. J., D. Reid, A. J. Kenney et S. Gilbert. 2011. Fluctuations in lemming populations in north Yukon, Canada, 2007–2010. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89, p. 297–306.
- Laidler, G. J., J. D. Ford, W. A. Gough, T. Ikummaq, A. S. Gagnon, S. Kowal, K. Qrunnut et C. Irgaut. 2009. Travelling and hunting in a changing Arctic: assessing Inuit vulnerability to sea ice change in Igloolik, Nunavut. *Climatic Change*, vol. 94, p. 363–397.
- Landa, A., O. Strand, J. D. C. Linnell et T. Skogland. 1998. Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, p. 448–457.
- Larivière, S., et M. Pasitschniak-Arts. 1996. *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, no 537, p. 1–11.
- Lashof, D. A., et D. R. Ahuja. 1990. Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming. *Nature*, vol. 344, p. 529–531.
- Larson, S. 1960. On the influence of the arctic fox, *Alopex lagopus*, on the distribution of arctic birds. *Oikos*, vol. 11, p. 276–305.
- Legagneux, P., G. Gauthier, D. Berteaux, J. Bêty, M.-C. Cadieux, F. Bilodeau, E. Bolduc, L. McKinnon, A. Tarroux, J.-F. Therrien, L. Morissette et C. J. Krebs. 2012. Disentangling trophic relationships in a high arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, vol. 93, p. 1707–1716.
- Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. de Ruffray et H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum during the 20th century. *Science*, vol. 320, p. 1768–1771.
- Lesnoff, M., et R. Lancelot. 2012. *aod: Analysis of Overdispersed Data*. R package version 1.3. En ligne. <<http://cran.r-project.org/package=aod>>. Consulté le 13 avril 2013.

- Levin, A., C.-F. Lin et C.-S. J. Chu. 2002. Unit root tests in panel data: asymptotic and finite-sample properties. *Journal of Econometrics*, vol. 108, p. 1–24.
- Lindström, E. R. 1994. Large Prey for small cubs - on crucial resources of a boreal red fox population. *Ecography*, vol. 17, p. 17–22.
- Linnell, J. D. C., et O. Strand. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, vol. 6, p. 169–176.
- Linnell, J. D. C., O. Strand et A. Landa. 1999. Use of dens by red *Vulpes vulpes* and arctic *Alopex lagopus* foxes in alpine environments: Can inter-specific competition explain the non-recovery of Norwegian arctic fox populations? *Wildlife Biology*, vol. 5, p. 167–176.
- Litvaitis, J. A., J. A. Sherburne et J. A. Bissonette. 1986. Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *Journal of Wildlife Management*, vol. 50, p. 110–117.
- MacArthur, R. 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist*, vol. 94, p. 25–36.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York : Harper & Row, 269 p.
- Macdonald, R. W., E. C. Carmack, F. A. McLaughlin, K. K. Falkner et J. H. Swift. 1999. Connections among ice, runoff and atmospheric forcing in the Beaufort Gyre. *Geophysical Research Letters*, vol. 26, p. 2223–2226.
- Mack, M. C., E. A. G. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver et F. S. Chapin III. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, vol. 431, p. 440–443.
- Mackay, J. R. 1959. Glacier ice-thrust features of the Yukon coast. *Geographical Bulletin*, vol. 13, p. 5–21.
- Macpherson, A. H. 1964. A northward range extension of the red fox in the eastern Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy*, vol. 45, p. 138–140.
- Macpherson, A. H. 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations. Canadian Wildlife Service Report Series, no 8, 52 p.
- Mair, C., et R. MacFarlane. 1908. *Through the Mackenzie Basin: a Narrative of the Athabasca and Peace River Treaty Expedition of 1899*. Londre : Simpkin, Marshall, Hamilton, Kent and Company Limited, 494 p.

- Mann, M. E. 2002. «Little ice age». Dans *The Earth System: Physical and Chemical Dimensions of Global Environmental Change*, sous la dir. de L. Lunn, Encyclopedia of Global Environmental Change, vol. 1, p. 504–509. Chichester : John Wiley & Sons Limited.
- Mann, M. E., R. S. Bradley et M. K. Hughes. 1998. Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. *Nature*, vol. 392, p. 779–787.
- Mann, M. E., R. S. Bradley et M. K. Hughes. 1999. Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations. *Geophysical Research Letters*, vol. 26, p. 759–762.
- Mann, M. E., et P. D. Jones. 2003. Global surface temperatures over the past two millennia. *Geophysical Research Letters*, vol. 30, no 15, 1820, doi:10.1029/2003GL017814.
- Mann, M. E., Z. Zhang, M. K. Hughes, R. S. Bradley, S. K. Miller, S. Rutherford et F. Ni. 2008. Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 105, p. 13252–13257.
- Manning, T. H. 1943. Notes on the mammals of south and central West Baffin Island. *Journal of Mammalogy*, vol. 24, p. 47–59.
- Marcus, A. R. 1995. *Relocating Eden: the Image and Politics of Inuit Exile in the Canadian Arctic*. Hanover : University Press of New England, 272 p.
- Marsh, D. B. 1938. The influx of the red fox and its colour phases into the barren lands. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 52, p. 60–61.
- Maxwell, B. 1987. Atmospheric and climatic change in the Canadian Arctic. *Northern Perspectives*, vol. 15, p. 2–6.
- Mazerolle, M. J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*, vol. 27, p. 169–180.
- McCollough, J., et H. F. Check. 2010. The baleen whale's saving grace: the introduction of petroleum based products in the market and its impact on the whaling industry. *Sustainability*, vol. 2, p. 3142–3157.
- McCullagh, P., et J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*, 2^e éd. Londre : Chapman and Hall, 511 p.

- McLellan, B. N., C. Servheen et D. Huber. 2012. «Ursus arctos». Dans *IUCN 2012*. Cambridge : IUCN Red List of Threatened Species, version 2012.1, IUCN SSC Bear Specialist Group. En ligne. <<http://www.iucnredlist.org/details/41688/0>>. Consulté le 13 avril 2013.
- M'Clure, R. 1853. *The North-West Passage: Capt. M'Clure's Despatches From Her Majesty's Discovery Ship, « Investigator », Off Point Warren and Cape Bathurst*. Londres : John Betts, 48 p.
- Menge, B. A., et J. P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, vol. 110, p. 351–369.
- Menge, B. A., et J. P. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, vol. 130, p. 730–757.
- Merendino, M. T., C. D. Ankney et D. G. Dennis. 1993. Mallards, decreasing American black ducks: more evidence for cause and effect. *Journal of Wildlife Management*, vol. 57, p. 199–208.
- Metzgar, L. H. 1967. An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy*, vol. 48, p. 387–391.
- Moen, J., et O. Danell. 2003. Reindeer in the Swedish mountains: an assessment of grazing impacts. *Ambio*, vol. 32, p. 397–402.
- Monchot, H., et D. Gendron. 2011. Fox exploitation by the Paleoeskimo at the Tayara Site, Nunavik. *Arctic Anthropology*, vol. 48, p. 15–32.
- Murray, D. L., et S. Larivière. 2002. The relationship between foot size of wild canids and regional snow conditions: evidence for selection against a high footload? *Journal of Zoology*, vol. 256, p. 289–299.
- Myers-Smith, I. H., D. S. Hik, C. Kennedy, D. Cooley, J. F. Johnstone, A. J. Kenney et C. J. Krebs. 2011. Expansion of canopy-forming willows over the twentieth century on Herschel Island, Yukon Territory, Canada. *Ambio*, vol. 40, p. 610–623.
- Nagy, M. I. 1988. «Caribou exploitation at the trail river site (northern Yukon)». Thèse de maîtrise, Burnaby, Simon Fraser University, 157 p.
- Nellemann, C., et M. G. Thomsen. 1994. Terrain ruggedness and caribou forage availability during snowmelt on the Arctic Coastal Plain, Alaska. *Arctic*, vol. 47, p. 361–367.

- Neufeld, D. 2002. *The Distant Early Warning (DEW) Line: a Preliminary Assessment of its Role and Effects Upon Northern Canada*. Nouv. éd. rev., mai 2002. Parks Canada, 21 p.
- Newman, K. 1991. «Hudson's Bay Company ends its fur trade». The National, CBC Digital Archives, 30 janvier. En ligne. <<http://www.cbc.ca/archives/categories/economy-business/consumer-goods/hudsons-bay-company-ends-its-fur-trade.html>>. Consulté le 5 mars 2013.
- Neyman, J., et E. S. Pearson. 1933. On the problem of the most efficient tests of statistical hypotheses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. 231, p. 289–337.
- Nielsen, S. M., V. Pedersen et B. B. Klitgaard. 1994. Arctic fox (*Alopex lagopus*) dens in the Disko Bay area, west Greenland. *Arctic*, vol. 47, p. 327–333.
- Nolan, J. W., B. C. Goski et G. W. Wilde. 1973. *Atlas of Wildlife Habitat Inventory Maps for Environmental-Social Program, Northern Pipelines: Part of a Wildlife Habitat Inventory of the Mackenzie Valley and the Northern Yukon*. Ottawa : Canadian Wildlife Service, 20 p.
- Northcott, T. 1975. Long-distance movement of an arctic fox in Newfoundland. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 89, p. 464–465.
- Novak, M., M. E. Obbard, J. G. Jones, R. Newman, A. Booth, A. J. Satterthwaite et G. Linscombe. 1987. *Furbearer Harvests in North America, 1660-1984*. Toronto : Ontario Ministry of Natural Resources & Ontario Trappers Association, 270 p.
- O'Connor, R. J. 2000. Why ecology lags behind biology. *The Scientist*, vol. 14, p. 35.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda et P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, vol. 118, p. 240–261.
- Oksanen, L., et T. Oksanen. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*, vol. 155, p. 703–723.
- Orians, G. H., et N. E. Pearson. 1979. «On the theory of central place foraging». Dans *Analysis of Ecological Systems*, sous la dir. de D. J. Horn, R. D. Mitchell et G. R. Stair, p. 154–177. Columbus : Ohio State University Press.
- Paine R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, vol. 100, p. 65–75.
- Pamperin, N. J., E. H. Follmann et B. Petersen. 2006. Interspecific killing of an arctic fox by a red fox at Prudhoe Bay, Alaska. *Arctic*, vol. 59, p. 361–364.

- Pamperin, N. J., E. H. Follmann et B.T. Person. 2008. Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*, vol. 31, p. 1421–1426.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 37, p. 637–669.
- Parmesan, C., et G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, vol. 421, p. 37–42.
- Peirce, K. N., et L. J. van Daele. 2006. Use of a garbage dump by brown bears in Dillingham, Alaska. *Ursus*, vol. 17, p. 165–177.
- Pigliucci, M. 2002. Are ecology and evolutionary biology “soft” sciences? *Annales Zoologici Fennici*, vol. 39, p. 87–98.
- Porsild, A. E. 1945. Mammals of the MacKenzie Delta. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 59, p. 4–22.
- Post, E., M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, B. Elberling, A. D. Fox, O. Gilg, D. S. Hik, T. T. Hoye, R. A. Ims, E. Jeppesen, D. R. Klein, J. Madsen, A. D. McGuire, S. Rysgaard, D. E. Schindler, I. Stirling, M. P. Tamstorf, N. J. C. Tyler, R. Van der Wal, J. Welker, P. A. Wookey, N. M. Schmidt et P. Aastrup. 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, vol. 325, p. 1355–1358.
- Post, E., R. O. Peterson, N. C. Stenseth et B. E. McLaren. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature*, vol. 401, p. 905–907.
- Predavec, M., et C. J. Krebs. 2000. Microhabitat utilization, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 78, p. 1885–1890.
- Preisser, E. L., et D. R. Strong. 2004. Climate affects predator control of an herbivore outbreak. *American Naturalist*, vol. 163, p. 754–762.
- Prestrud, P. 1991. Adaptations by the Arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic*, vol. 44, p. 132–138.
- Prestrud, P. 1992a. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 70, p. 1276–1283.
- Prestrud, P. 1992b. Physical characteristics of arctic fox (*Alopex lagopus*) dens in Svalbard. *Arctic*, vol. 45, p. 154–158.

- Prestrud, P., et K. Nilssen. 1992. Fat deposition and seasonal variation in body composition of arctic foxes in Svalbard. *Journal of Wildlife Management*, vol. 56, p. 221–233.
- Qikiqtani Inuit Association. 2013. *Qikiqtani Truth Commission: Community Histories 1950–1975*. Iqaluit : Inhabit Media Inc, 511 p.
- R Development Core Team 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienne : R Foundation for Statistical Computing. En ligne. <<http://www.R-project.org/>>. Consulté le 14 janvier 2013.
- R Development Core Team 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienne : R Foundation for Statistical Computing. En ligne. <<http://www.R-project.org/>>. Consulté le 14 janvier 2013.
- Rahmstorf, S., A. Cazenave, J. A. Church, J. E. Hansen, R. F. Keeling, D. E. Parker et R. C. J. Somerville. 2007. Recent climate observations compared to projections. *Science*, vol. 316, p. 709.
- Rampton, V. N. 1982. Quaternary geology of the Yukon Coastal Plain. *Geological Survey of Canada*, Bulletin 317, 49 p.
- Ray, A. J. 1990. *The Canadian Fur Trade in the Industrial Age*. Toronto : University of Toronto Press, 283 p.
- Reed, A., et P. Chagnon. 1987. Greater snow geese on Bylot Island, Northwest Territories, 1983. *Journal Wildlife Management*, vol. 51, p. 128–131.
- Regehr, E. V., S. C. Amstrup et I. Stirling. 2006. Polar bear population status in the southern Beaufort Sea. Open-File Report 2006-1337. Reston : US Geological Survey, 20 p.
- Reid, D. G., F. Bilodeau, G. Gauthier, A. J. Kenney, B. S. Gilbert, M. C.-Y. Leung, D. Duchesne et E. Hofer. 2012. Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia*, vol. 168, p. 935–946.
- Reid, D. G., et C. J. Krebs. 1996. Limitations to collared lemming population growth in winter. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 74, p. 1284–1291.
- Reid, D. G., C. J. Krebs et A. Kenney. 1995. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality. *Oikos*, vol. 73, p. 387–398.
- Reid, D. G., C. J. Krebs et A. J. Kenney. 1997. Patterns of predation on noncyclic lemmings. *Ecological Monographs*, vol. 67, p. 89–108.
- Rigor, I. G., R. L. Colony et S. Martin. 2000. Variations in surface air temperature observations in the Arctic, 1979-97. *Journal of Climate*, vol. 13, p. 896–914.

- Ripple, W. J., et R. L. Beschta. 2004. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *Bioscience*, vol. 54, p. 755–766.
- Rodnikova, A., R. A. Ims, A. Sokolov, G. Skogstad, V. Sokolov, V. Shtro et E. Fuglei. 2011. Red fox takeover of arctic fox breeding den: an observation from Yamal Peninsula, Russia. *Polar Biology*, vol. 34, p. 1609–1614.
- Ross, B. R. 1861. A popular treatise on the fur-bearing animals of the Mackenzie River district. *Canadian Naturalist and Geologist*, vol. 6, p. 5–36.
- Ross, J., et J. C. Ross. 1835. *Narrative of a Second Voyage in Search of a North-West Passage and of a Residence in the Arctic Regions During the Years 1829, 1830, 1831, 1821, 1833: Including the Reports of Commander, Now Captain, James Clark Ross, R.N., F.R.S., F.L.S., &c. and the Discovery of the Northern Magnetic Pole*. Londre : A. W. Webster, 740 p.
- Roth, J. D. 2002. Temporal variability in arctic fox diets as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, vol. 133, p. 70–77.
- Roth, J. D. 2003. Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, vol. 72, p. 668–676.
- Rudzinski, D. R., H. B. Graves, A. B. Sargeant et G. L. Storm. 1982. Behavioral interactions of penned red and arctic foxes. *Journal of Wildlife Management*, vol. 46, p. 877–884.
- Ruttan, R. A. 1974. «Arctic fox on the north slope of the Yukon Territory, 1972». Dans *Studies on Furbearers Associated With Proposed Pipeline Routes in the Yukon and Northwest Territories*, sous la dir. de R. A. Ruttan et D. R. Wooley, Biological Report Series, vol. 9, p. 1–52. Canadian Arctic Gas Study Limited & Alaskan Arctic Gas Study Company.
- Ruttan, R. A. 2012. New caribou crisis - then and now. *Rangifer*, no 20 (special issue), p. 85–102.
- Ruttan, R. A., et D. R. Wooley. 1974. *A Study of Furbearers Associated with Proposed Pipeline Routes in the Yukon Territory and Mackenzie River Valley, 1971*, 2^e éd. rev. Biological Report Series, vol. 8. Canadian Arctic Gas Study Limited and Alaskan Arctic Gas Study Company, 117 p.
- Sampford, M. R. 1955. The truncated negative binomial distribution. *Biometrika*, vol. 42, p. 58–69.
- Sanzone, D., B. Streever, B. Burgess et J. Lukin (éd.). 2010. *Long-term Ecological Monitoring in BP's North Slope Oil Fields: 2009 Annual Report*. Anchorage : BP Exploration (Alaska) Inc, 87 p.

- Sargeant, A. B., et S. H. Allen, 1989. Observed interactions between coyotes and red foxes. *Journal of Mammalogy*, vol. 70, p. 631–633.
- Sargeant, A. B., W. K. Pfeifer et S. H. Allen. 1975. A spring aerial census of red foxes in North Dakota. *Journal of Wildlife Management*, vol. 39, p. 30–39.
- Schmidt, F. L. 1992. What do data really mean? Research findings, meta-analysis, and cumulative knowledge in psychology. *American Psychologist*, vol. 47, p. 1173–1181.
- Schmidt, N. M., R. A. Ims, T. T. Hoye, O. Gilg, L. H. Hansen, J. Hansen, M. Lund, E. Fuglei, M. C. Forchhammer et B. Sittler. 2012. Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings of the Royal Society of London B*, vol. 279, p. 4417–4422.
- Schmitt-Grohé, S., et M. Uribe. 2003. Closing small open economy models. *Journal of International Economics*, vol. 61, p. 163–185.
- Schmitz, O. J., E. Post, C. E. Burns et K. M. Johnston. 2003. Ecosystem responses to global climate change: moving beyond colour mapping. *BioScience*, vol. 53, p. 1199–1205.
- Scholander, P. F., V. Walters, R. Hock et L. Irving. 1950a. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin*, vol. 99, p. 225–236.
- Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson et L. Irving. 1950b. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biological Bulletin*, vol. 99, p. 237–258.
- Schuur, E. A. G., K. G. Crummer, J. G. Vogel et M. C. Mack. 2007. Plant species composition and productivity following permafrost thaw and thermokarst in Alaskan tundra. *Ecosystems*, vol. 10, p. 280–292.
- Scott, P. A. 1993. Relationship between the onset of winter and collared lemming abundance at Churchill, Manitoba, Canada: 1932–90. *Arctic*, vol. 46, p. 293–296.
- Scott, A. J., et G. A. F. Seber. 1983. Difference of proportions from the same survey. *American Statistician*, vol. 37, p. 319–320.
- Selås, V., B. S. Johnsen et N. E. Eide. 2010. Arctic fox den use in relation to altitude and human infrastructure. *Wildlife Biology*, vol. 16, p. 107–112.
- Selås, V., et J. O. Vik. 2006. Possible impact of snow depth and ungulate carcasses on red fox (*V. vulpes*) populations in Norway, 1897–1976. *Journal of Zoology*, vol. 269, p. 299–308.

- Selås, V., et J. O. Vik. 2007. The arctic fox *Alopex lagopus* in Fennoscandia: a victim of human-induced changes in interspecific competition and predation? *Biodiversity and Conservation*, vol. 16, p. 3575–3583.
- Serreze, M. C., et R. G. Barry. 2011. Processes and impacts of Arctic amplification: a research synthesis. *Global and Planetary Change*, vol. 77, p. 85–96.
- Simmonds, P. L. 1860. *The Arctic Regions, and Polar Discoveries During the Nineteenth Century: With the Discoveries Made by Captain McClintock as to the Fate of the Franklin Expedition*. New York : Routledge, Warne, and Routledge, 294 p.
- Simmons, D. 2007. *Keepers of the Record: the History of the Hudson's Bay Company Archives*. Montréal : McGill-Queen's University Press, 360 p.
- Sklepkovych, B. O., et W. A. Montevecchi. 1996. Food availability and food hoarding behavior by red and arctic foxes. *Arctic*, vol. 49, p. 228–234.
- Skrobov, V. D. 1960. On the interrelations of the polar fox and the fox in the tundra of the Nenets national region. *Zoologicheskii Zhurnal*, vol. 39, p. 469–471.
- Slough, B. G. 2007. Status of the wolverine *Gulo gulo* in Canada. *Wildlife Biology*, vol. 13 (supplement 2), p. 76–82.
- Smith, T. G. 1976. Predation of Ringed Seal Pups (*Phoca hispida*) by the Arctic Fox (*Alopex Lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, vol. 54, p. 1610–1616.
- Smith, T. G., et L. A. Harwood. 2001. Observations of neonate ringed seals, *Phoca hispida*, after early break-up of the sea ice in Prince Albert Sound, Northwest Territories, Canada, spring 1998. *Polar Biology*, vol. 24, p. 215–219.
- Smith, C. A. S., C. E. Kennedy, A. E. Hargrave et K. M. McKenna. 1989. *Soil and Vegetation Survey of Herschel Island, Yukon Territory*. Yukon Soil Survey Report no 1, Whitehorse : Agriculture Canada, 19 p.
- Smith, C. A. S., J. C. Meikle et C. F. Roots (éd.). 2004. *Ecoregions of the Yukon Territory: Biophysical Properties of Yukon Landscapes*. PARC Technical Bulletin 04-01. Summerland : Agriculture and Agri-Food Canada, 313 p.

- Smith, A. J., M. Mondain-Monval, O. M. Møller, R. Scholler et V. Hansson. 1985. Seasonal variations of LH, prolactin, androstenedione, testosterone and testicular FSH binding in the male blue fox (*Alopex lagopus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, vol. 74, p. 449–458.
- Smith, R. L., et T. M. Smith. 2001. *Ecology & Field Biology*, 6^e éd. San Francisco : Benjamin Cummings, 771 p.
- Smith, C. A. S., C. M. M. Smits et B. G. Slough. 1992. Landform selection and soil modifications associated with arctic fox (*Alopex lagopus*) den sites in Yukon territory, Canada. *Arctic and Alpine Research*, vol. 24, p. 324–328.
- Smith, B., et J. B. Wilson. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, vol. 76, p. 70–82.
- Smits, C. M. M., et R. H. Jessup. 1985. *Den Characteristics, Harvest and Management of Arctic Fox in Northern Yukon Territory*. Whitehorse : Yukon Department of Renewable Resources, Fish and Wildlife Branch, 44 p.
- Smits, C. M. M., et B. G. Slough. 1987. *Abundance, Distribution and Occupancy of Arctic Fox (Alopex lagopus) Dens in Northern Yukon Territory*. Whitehorse : Yukon Department of Renewable Resources, Fish and Wildlife Branch, 28 p.
- Smits, C. M. M., et B. G. Slough. 1992. *Distribution and Summer Occupancy of Fox Dens in Northern Yukon Territory 1984-1990*. Whitehorse : Yukon Department of Renewable Resources, Fish and Wildlife Branch, 27 p.
- Smits, C. M. M., et B. G. Slough. 1993. Abundance and summer occupancy of arctic fox, *Alopex lagopus*, and red fox, *Vulpes vulpes*, dens in the northern Yukon Territory, 1984-1990. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 107, p. 13–18.
- Smits, C. M. M., B. G. Slough et A. Angerbjörn. 1989. *Abundance and Summer Occupancy of Arctic Fox Dens in Northern Yukon Territory 1984-1988*. Whitehorse : Yukon Department of Renewable Resources, Fish and Wildlife Branch, 37 p.
- Smits, C. M. M., B. G. Slough et C. A. Yasui. 1989. Summer food habits of sympatric arctic foxes, *Alopex lagopus*, and red foxes, *Vulpes vulpes*, in the northern Yukon territory. *Canadian Field-Naturalist*, vol. 103, p. 363–367.
- Smits, C. M. M., C. A. S. Smith et B. G. Slough. 1988. Physical characteristics of arctic fox (*Alopex lagopus*) dens in northern Yukon Territory, Canada. *Arctic*, vol. 41, p. 12–16.
- Soper, J. D. 1928. A faunal investigation of southern Baffin Island. Canada Department of Mines, National Museum of Canada Bulletin no 53, Biological Series no 15, 143 p.

- Spaans, B., H. J. Blijleven, I. U. Popov, M. E. Rykhlikova et B. S. Ebbinge. 1998. Dark-bellied brent geese *Branta bernicla bernicla* forgo breeding when arctic foxes *Alopex lagopus* are present during nest initiation. *Ardea*, vol. 86, p. 11–20.
- Speller, S. W. 1972. «Food ecology and hunting behavior of denning arctic foxes at Aberdeen Lake, Northwest Territories». Thèse de doctorat, Saskatoon, University of Saskatchewan, 145 p.
- Spiller, D. A., et T. W. Schoener. 1990. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature*, vol. 347, p. 469–472.
- Statistics Canada. 2013. «Population and dwelling counts, for Canada, provinces and territories, 2011 and 2006 censuses». Dans *Statistics Canada*. En ligne. <<http://www12.statcan.gc.ca/census-recensement/2011/dp-pd/hlt-fst/pd-pl/Table-Tableau.cfm>>. Consulté le 16 avril 2013.
- Stenseth, N. C., K.-S. Chan, H. Tong, R. Boonstra, S. Boutin, C. J. Krebs, E. Post, M. O'Donoghue, N. G. Yoccoz, M. C. Forchhammer et J. W. Hurrell. 1999. Common dynamic structure of Canada lynx populations within three climatic regions. *Science*, vol. 285, p. 1071–1073.
- Stenseth, N. C., W. Falck, K.-S. Chan, O. N. Bjornstad, M. O'Donoghue, H. Tong, R. Boonstra, S. Boutin, C. J. Krebs et N. G. Yoccoz. 1998. From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 95, p. 15430–15435.
- Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan et M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, vol. 297, p. 1292–1296.
- Stirling, I. 2002. Polar bear and seal in the eastern Beaufort Sea and Amundsen Gulf: a synthesis of population trends and ecological relationships over three decades. *Arctic*, vol. 55, p. 59–76.
- Stirling, I., N. J. Lunn et J. Iacozza. 1999. Long-term trends in the population ecology of polar bears in western Hudson Bay in relation to climatic change. *Arctic*, vol. 52, p. 294–306.
- Stirling, I., et T. G. Smith. 2004. Implications of warm temperatures and an unusual rain event for the survival of ringed seals on the coast of southern Baffin Island. *Arctic*, vol. 57, p. 59–67.
- Storm, G. L., R. D. Andrews, R. L. Phillips, R. A. Bishop, D. B. Siniff et J. R. Tester. 1976. Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. *Wildlife Monographs*, no 49, p. 3–82.

- Strand, O., A. Landa, J. D. C. Linnell, B. Zimmermann et T. Skogland. 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, vol. 81, p. 223–233.
- Sturm, M., C. Racine et K. Tape. 2001. Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, vol. 411, p. 546–547.
- Suluk, T. K., et S. L. Blackney. 2008. Land claims and resistance to the management of harvester activities in Nunavut. *Arctic*, vol. 61(supplement 1), p. 62–70.
- Swihart, R. K., J. B. Dunning et P. W. Waser. 2002. Gray matters in ecology: dynamics of pattern, process, and scientific progress. *Bulletin of the Ecological Society of America*, vol. 83, p. 149–155.
- Szor, G., D. Berteaux et G. Gauthier. 2008. Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, vol. 31, p. 351–362.
- Szor, G. 2006. «Sélection des sites de tanières et des tanières de reproduction chez le renard arctique à l'Île Bylot, Nunavut». Thèse de maîtrise, Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 79 p.
- Tang, M.-L., et N.-S. Tang. 2004. Exact test for comparing two paired proportions with incomplete data. *Biometrical Journal*, vol. 46, p. 72–82.
- Tannerfeldt, M., et A. Angerbjörn. 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos*, vol. 83, p. 545–559.
- Tannerfeldt, M., A. Angerbjörn et B. Arvidson. 1994. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival: a field experiment. *Ecography*, vol. 17, p. 88–96.
- Tannerfeldt, M., B. Elmhagen et A. Angerbjörn. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia*, vol. 132, p. 213–220.
- Tannerfeldt M., A. Moehrensclager et A. Angerbjörn. 2003. «Den ecology of swift, kit and arctic foxes: a review». Dans *The Swift Fox: Ecology and Conservation of Swift Fox in a Changing World*, sous la dir. de M. A. Sovada et L. N. Carbyn, p. 167–181. Regina : Great Plains Center.
- Tarroux, A., J. Bêty, G. Gauthier et D. Berteaux. 2012. The marine side of a terrestrial carnivore: intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes. *PLoS ONE*, vol. 7, e42427.

- Theberge, J. B., et H. R. Wedeles. 1989. Prey selection and habitat partitioning in sympatric coyote and red fox populations, southwest Yukon. *Canadian Journal of Zoology*, vol. 67, p. 1285–1290.
- Thomas, E. K., Y. Axford et J. P. Briner. 2008. Rapid 20th century environmental change on northeastern Baffin Island, Arctic Canada inferred from a multi-proxy lacustrine record. *Journal of Paleolimnology*, vol. 40, p. 507–517.
- Thomas, L., S. T. Buckland, E. A. Rexstad, J. L. Laake, S. Strindberg, S. L. Hedley, J. R. B. Bishop, T. A. Marques et K. P. Burnham. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology*, vol. 47, p. 5–14.
- Thomas, V. G., et S. D. Macdonald. 1987. The breeding distribution and current population status of the ivory gull in Canada. *Arctic*, vol. 40, p. 211–218.
- Thomson, P. C. 1995. A hybrid paired and unpaired analysis for the comparison of proportions. *Statistics in Medicine*, vol. 14, p. 1463–1470.
- Turchin, P., L. Oksanen, P. Ekerholm, T. Oksanen et H. Henttonen. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature*, vol. 405, p. 562–565.
- Uraguchi, K., et K. Takahashi. 1998. Den site selection and utilization by the red fox in Hokkaido, Japan. *Mammal Study*, vol. 23, p. 31–40.
- Usher, P. J. 1973. *Postes de traite des pelleteries des Territoires du Nord-Ouest, 1870-1970*. Ottawa : Bureau de recherches scientifiques sur le Nord, Ministère des affaires indiennes et du Nord canadien, Information Canada, 184 p.
- Voigt, D. R., et B. D. Earle. 1983. Avoidance of coyotes by red fox families. *Journal of Wildlife Management*, vol. 47, p. 852–857.
- Voigt, W., J. Perner, A. J. Davis, T. Eggers, J. Schumacher, R. Bahrmann, B. Fabian, W. Heinrich, G. Kohler, D. Lichter, R. Marsteller et F. W. Sander. 2003. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, vol. 84, p. 2444–2453.
- Walker, A. B. 1900. *The Cruise of the Esquimaux, Steam Whaler, to Davis Straits and Baffin Bay, April-October, 1899*. Liverpool : The Liverpool Printing and Stationary Company Limited, 96 p.

- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jónsdóttir, J. A. Klein, B. Magnússon, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, O. Totland, P. L. Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber et P. A. Wookey. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 103, p. 1342–1346.
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg et F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, vol. 416, p. 389–395.
- Wendler, G., et F. Eaton. 1990. Surface radiation budget at Barrow, Alaska. *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 41, p. 107–115.
- Wendler, G., M. Shulski et B. Moore. 2010. Changes in the climate of the Alaskan North Slope and the ice concentration of the adjacent Beaufort Sea. *Theoretical and Applied Climatology*, vol. 99, p. 67–74.
- White, E. N. 1990. The stock market boom and crash of 1929 revisited. *Journal of Economic Perspectives*, vol. 4, p. 67–83.
- Wilson, D. S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, vol. 109, p. 769–784.
- Wilson, D. J., C. J. Krebs et T. Sinclair. 1999. Limitation of collared lemming populations during a population cycle. *Oikos*, vol. 87, p. 382–398.
- Wolfe, A. P. 2003. Diatom community responses to late-Holocene climatic variability, Baffin Island, Canada: a comparison of numerical approaches. *Holocene*, vol. 13, p. 29–37.
- Woo, M.-K., et A. Ohmura. 1997. «The arctic islands». Dans *The Surface Climates of Canada*, sous la dir. de W. G. Bailey, T. R. Oke et W. R. Rouse, p. 172–197. Montréal : McGill-Queen's University Press.
- Wood, S. N. 2001. mgcv: GAMS and generalized ridge regression for R. *R News*, vol. 1, no. 2, p. 20–25.
- Wrigley, R. E., et D. R. M. Hatch. 1976. Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic*, vol. 29, p. 147–158.
- Zapata, S. C., A. Travaini et M. Delibes. 1998. Neither large nor small: intermediate-sized food items for the Patagonian gray fox (*Pseudoalopex griseus*). *Canadian Journal of Zoology*, vol. 76, p. 2281–2284.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4^e éd. Upper Saddle River : Prentice Hall, 663 p.

Zeileis, A., C. Kleiber et S. Jackman. 2008. Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*, vol. 27, p. 1–25.

