

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**EFFETS EN CASCADE DU CLIMAT ET DES INTERACTIONS
TROPHIQUES INDIRECTES SUR LES PLANTES DE LA TOUNDRA
BROUTÉES PAR L'OIE DES NEIGES**

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle
du programme de Maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

PAR

MAUDE GRAHAM-SAUVÉ

Sous la supervision de
Joël Bêty et Gilles Gauthier

Juin 2008

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.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été rédigé sous la forme d'un article qui sera éventuellement soumis à une revue scientifique. Le premier chapitre consiste en une introduction générale permettant de situer le lecteur dans le contexte du sujet de l'étude. On y aborde les effets directs et indirects du climat et des interactions trophiques sur la dynamique des populations végétales et animales de même que l'importance de la relation herbivore-plante dans l'écosystème arctique. Le second chapitre consiste en l'article lui-même et il est suivi d'une conclusion générale à ce mémoire.

Bien que Joël Bêty, Gilles Gauthier et Marie-Christine Cadieux soient co-auteurs de l'article, je suis l'auteure principale de ce mémoire. Mon directeur et mon co-directeur m'ont encadré tant dans l'élaboration du projet que lors de la rédaction du mémoire. Marie-Christine a coordonné l'échantillonnage des plantes au cours des dernières années et était en charge de gérer les bases de données à long terme.

Remerciements

Mes remerciements sont d'abord destinés à Joël Bêty, mon directeur. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné la chance de réaliser ce projet. Ton dynamisme et ta folie sont contagieux et les rencontres prévues pour durer 5 minutes qui se terminent après 1 heure m'ont été d'un grand secours, m'apportant des idées nouvelles quand j'avais l'impression de tourner en rond. Ta connaissance du terrain permet des réflexions beaucoup plus poussées que ne le fait une série de données! Merci à Gilles pour l'accès au site merveilleux et unique qu'est l'île Bylot et pour l'utilisation de cette impressionnante base de données à long terme. Les précieux commentaires lors de l'interprétation des résultats et

de la rédaction m'ont été d'une grande aide. Merci à Marie-Christine pour sa rapidité de réponse concernant l'envoi de la base de données X que j'ai encore dû égarer. Merci également à Josée Lefebvre et à Austin Reed pour les données sur la taille de population d'oie des neiges. Merci à Alain Caron pour ses conseils statistiques toujours très à propos. Merci à Géraldine M. et Martin-Hughes S. pour vos conseils en cours de rédaction. Merci à Marie F. pour la révision grammaticale anglaise. Merci aux brillants étudiants des labos Bêty-Berteaux pour vos commentaires et aussi pour avoir su créer cette atmosphère scientifique stimulante et ces desserts délicieux!

Merci également aux équipes terrain de Bylot, pour les données récoltées depuis 1989, mais aussi beaucoup pour le temps partagé en 2005 et 2006, les expériences enrichissantes vécues et pour tout le reste. Merci à Gérald pour les arrivées massives de protéines animales en fin de saison. Merci à Manon, Ben, Guillaume, Laura, Ludo, Alisa, Nico G., MAG, Niko L., Cédrik et Peter. Nico G., je n'oublierai jamais nos nombreuses péripéties lors de la cruelle débâcle printanière *bylotienne*. On en a pataugé un coup! Malgré ce que les autres prétendent, le camp 1, yé hot! Merci à ceux qui se sont prêtés au jeu du triage de végétaux à la lueur des lampes frontales lors des pénuries d'énergie solaire en fin de saison. C'était du sport!

Merci à mes amis. Manon et à Kat, voisines de bureaux, nous qui avons été solidaires dans la réalisation de cette maîtrise et qui avons su nous rassurer et nous redonner du courage dans le besoin, merci d'avoir été là. Merci aussi aux gens de Rimouski pour la belle vie sociale et les délires, vous qui rendez cette ville si chère à mes yeux, Chris, Guillaume, Ben, Sam, Frank, Kat, Claude, Myl, Manon, Jo, Mariig et Peter, la gang de la

secte du disque et bien d'autres. Vous allez me manquer. Christian, merci d'avoir hébergé des nomades chez toi! Un merci tout spécial à Manon. Que dire! Tu le sais déjà, une belle amitié, une complicité hors du commun, une bonne écoute quand il le fallait, bref un bon mélange. Tant au niveau scientifique que personnel, à Bylot, dans mon bureau ou à la maison, ton aide m'a été indispensable. Savoir où tu en étais dans ta rédaction a aidé à me motiver jusqu'au bout! Et que dire de mon envie pour ton autodiscipline!

Merci à mes proches, Cre, Lu et maman qui me font toujours sentir qu'ils sont bien fiers de moi à la maison! Merci d'avoir contribué à faire de moi ce que je suis, un peu folle disons-le, mais déterminée. Enfin, merci à toi Pierre-Patrick. Ton arrivée dans ma vie m'a comblé de bonheur. Passer 3 mois sans toi à Bylot m'a énormément remise en question, mais je suis fière d'y être allée et le fait d'avoir vécu cette séparation a renforcé nos liens, je crois. Merci de m'avoir épaulé à chaque instant lors de cette rédaction, de m'avoir redonné la confiance en ce que je faisais quand j'étais dans un trou noir. Savoir que tu as cru en moi à chaque instant m'a donné le coup de pouce nécessaire à bien des égards! J'espère que je ne t'ai pas trop laissé pour compte. On saura rattraper le temps perdu durant notre beau voyage! Et merci à tes parents de m'avoir accueilli et surtout à ton père de s'en faire tellement pour ma maîtrise!

Ce projet de maîtrise n'aurait pu se réaliser sans un support financier, logistique ou administratif par les organismes suivants: le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et Génie (CRSNG), le Fonds Québécois pour la Recherche sur la Nature et Technologies (FQRNT, Ministère de l'Éducation du Québec), l'Arctic Goose Joint Venture (Service Canadien de la Faune), Canard Illimités (Canada), le ministère des Affaires Indiennes du

Nord (Programme de Formation Scientifique dans le Nord), l'Initiative des écosystèmes du Nord (Environnement Canada), l'Étude du plateau continental polaire (EPCP, Ressources naturelles Canada), Arctic Net, le Centre d'études nordiques, le programme de Chaires de recherche du Canada, Parcs Canada et l'association des chasseurs et trappeurs de Pond Inlet. Merci aux organismes CRSNG, FQRNT et la Fondation de l'UQAR pour l'octroi des bourses personnelles.

Ce n'est pas parce que les choses sont difficiles que nous n'osons pas, c'est parce que nous n'osons pas qu'elles sont difficiles.

RÉSUMÉ

Dans les écosystèmes arctiques terrestres, la chaîne trophique est souvent limitée par la production primaire de sorte que les populations d'herbivores peuvent occasionner de grands bouleversements pour la production, la structure et la composition des communautés végétales. Les relations prédateur-proie peuvent elles aussi influencer grandement le fonctionnement de l'écosystème arctique. Par ailleurs, les variations climatiques peuvent se solder en des effets marqués sur la biodiversité de l'Arctique et, par le biais d'effets en cascade, affecter les interactions biologiques de l'ensemble de l'écosystème. Même si les conséquences des effets indirects sur les communautés naturelles peuvent être énormes, l'importance de ces interactions a rarement été quantifiée en nature. Nous avons cherché à comprendre les effets en cascade du climat et des interactions trophiques indirectes sur l'impact du broutement d'un herbivore clé de la toundra du Haut-Arctique canadien, la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Nous avons tiré profit des variations naturelles observées lors d'un suivi écologique à long terme sur l'île Bylot, Nunavut (1990-2006), pour identifier et quantifier les principaux paramètres climatiques qui influencent la production annuelle des plantes des milieux humides et la biomasse végétale broutée par les oies. Nous avons également déterminé dans quelles mesures les relations trophiques indirectes, via les prédateurs, influencent la pression de broutement. La production primaire annuelle (aérienne) a varié de 21,8 à 71,7 g/m², étant plus faible lorsque la température au début de l'été était basse et lors des étés de fortes précipitations. Nos résultats illustrent que les conditions climatiques régionales au printemps (indice de l'Oscillation Nord-Atlantique; ONA), la température locale au début de l'été ainsi que l'abondance des lemmings sont les facteurs les plus importants déterminant la biomasse végétale broutée par les oies sur l'île Bylot. L'indice printanier de l'ONA affecte l'intensité de broutement probablement par le biais de son impact sur la disponibilité de la nourriture et des sites de nidification pour les oies au printemps, qui elle-même détermine la probabilité de reproduction des oies, et ainsi la taille de la population locale qui broute les plantes. De surcroît, les cycles d'abondance de lemmings affectent la relation oie-plante. Cet effet reflète l'impact d'une interaction trophique indirecte entre les oies et les lemmings via les réponses numérique et comportementale des prédateurs communs (principalement le renard arctique). Les prédateurs auraient ainsi un effet positif sur la biomasse des plantes par l'intermédiaire des herbivores, même dans un système de faible production primaire comme la toundra arctique. Enfin, la mise en place d'une chasse de conservation sur les haltes migratoires semble avoir réduit significativement la pression annuelle de broutement (10 % en moyenne). Cette relation résulte vraisemblablement d'une réduction de l'effort de reproduction des oies causée par les perturbations associées aux activités de chasse durant la période d'engraissement des oies. Globalement, cette étude permet d'améliorer notre compréhension des mécanismes qui sous-tendent les relations entre le climat, les plantes et les consommateurs de la toundra arctique et aidera à mieux déterminer les composantes les plus vulnérables de cet écosystème dans un contexte de réchauffement à grande échelle.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	ii
RÉSUMÉ	vi
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	X
LISTE DES ANNEXES.....	xi
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
VULNÉRABILITÉ DE L'ÉCOSYSTÈME ARCTIQUE.....	3
DYNAMIQUE TROPHIQUE	5
EFFETS DES VARIATIONS CLIMATIQUES ET DES RELATIONS TROPHIQUES SUR LES POPULATIONS	7
EFFETS DU CLIMAT ET DES RELATIONS TROPHIQUES SUR LES OISEAUX DE L'ARCTIQUE	10
LE CAS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES	11
OBJECTIF GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE	13
<i>Problématique spécifique</i>	14
<i>Objectifs</i>	16
CHAPITRE 2 CASCADING EFFECTS OF CLIMATE AND INDIRECT TROPHIC INTERACTIONS ON THE GRAZING IMPACT OF AN ARCTIC HERBIVORE.....	19
RÉSUMÉ	20
ABSTRACT	21
INTRODUCTION	22
MATERIAL AND METHOD	25
<i>STUDY SYSTEM</i>	25
<i>Breeding cycle of greater snow geese</i>	26
<i>DATA</i>	27
<i>Annual plant production and biomass grazed</i>	27
<i>Climatic Data</i>	28
<i>Lemming abundance</i>	29
<i>Survey of goose population size and spring harvest</i>	30
<i>STATISTICAL ANALYSES</i>	31
RESULTS	32
<i>INFLUENCE OF CLIMATIC CONDITIONS ON ANNUAL PLANT PRODUCTION</i>	32

<i>CASCADING EFFECTS OF CLIMATE AND TROPHIC INTERACTIONS ON GRAZING INTENSITY</i>	32
DISCUSSION.....	34
<i>RELATIONSHIP BETWEEN NET ANNUAL PLANT PRODUCTION AND CLIMATIC PARAMETERS</i>	35
<i>CLIMATIC CONDITIONS INFLUENCING GOOSE GRAZING PRESSURE</i>	36
<i>CASCADING EFFECTS OF LEMMING CYCLES</i>	37
<i>CARRY-OVER EFFECTS OF SPRING HARVEST</i>	38
CONCLUSION.....	39
ACKNOWLEDGMENTS	39
LITTERATURE CITED	41
TABLES AND FIGURES	45
APPENDIXES	54
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE	59
CONTRIBUTIONS	59
PERSPECTIVES FUTURES	62
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	68

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 2

- TABLE 2. 1 Periods of the greater snow goose breeding cycle and covariates included in statistical models used to investigate annual variations in annual plant production and goose grazing intensity. A covariate label followed by a number (_1, _3 or _4) refers to a time lag covariate from the preceding year (_1) or three and four years ago (_3, _4; not shown in table).....45
- TABLE 2. 2 Top 6 candidate models of annual variations in plant production based on AICc (n = 14 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-)46
- TABLE 2. 3 Top 4 candidate models of annual variations in plant biomass grazed by geese based on AICc (n=16 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-)47
- TABLE 2. 4 Top 4 candidate models of annual variations in the proportion of plant biomass grazed by geese based on AICc (n = 16 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-)48

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1

FIGURE 1.1 Les phénomènes climatiques à grande échelle peuvent influencer les plantes et les animaux par le biais des conditions climatiques locales. Les effets des changements locaux peuvent être directs (d) ou indirects (i). Les effets directs sont généralement liés à la physiologie des individus, alors que les effets indirects sont plus souvent associés à des changements dans la nature des relations biologiques des organismes (e). (Adaptée de Forchhammer & Post, 2004).....10

CHAPITRE 2

FIGURE 2. 1 Diagram showing the most important known mechanisms potentially linking climatic factors and indirect trophic interaction to annual grazing pressure exerted by greater snow geese on Bylot Island (see explanations in methods). Bold line boxes are associated to variables analyzed in this study. Summer goose population size is defined as the total number of birds grazing during the brood-rearing period (i.e. predominantly successful nesting adults and goslings).....50

FIGURE 2. 2 Relationship between residual annual plant production on Bylot Island with summer thawing degree-days (TDD) and total summer precipitations (TOTprec). Circles represent data used to build the regression model and squares are data points excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Plant production = $-2.7 \pm 21.8 + 0.16 \pm 0.05$ (TDDsummer) - 0.17 ± 0.05 (TOTprec)..... 51

FIGURE 2. 3 Relationship between residual plant biomass grazed by geese on Bylot Island with the North Atlantic Oscillation (spring NAO), early summer temperatures (Tmean_e_sum) and lemming abundance (Lem). Circles represent data used to build the regression model and the square is one data point excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Absolute plant biomass grazed = $-28.5 \pm 14.5 + 7.6 \pm 2.7$ (Tmean_e_sum °C) - 6.7 ± 3.4 (NAOspring) + 2.3 ± 1.4 (Lem)..... 52

FIGURE 2. 4 Relationship between the proportion of plant biomass grazed by geese (residual values) with the North Atlantic Oscillation (spring NAO), lemming abundance (Lem), early summer temperatures (Tmean_e_sum) and spring harvest. Circles represent data used to build the regression model and the square is one data point excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Proportion of plant biomass grazed = $-24.6 \pm 26.1 - 12.2 \pm 6.3$ (NAOspring) + 4.5 ± 2.5 (Lem) + 9.2 ± 5.1 (Tmean_e_sum) + 10.3 ± 6.8 (when Hunt=0)..... 53

LISTE DES ANNEXES

APPENDIX 1 Relationships between climatic variables measured on Bylot Island and Pond Inlet from 1994 to 2006	54
APPENDIX 2 Regression models explaining the annual variations in plant production on Bylot Island.....	55
APPENDIX 3 Regression models explaining the plant biomass grazed by geese on Bylot Island.....	56

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Un des principaux défis environnementaux actuels est certainement de mesurer et de prédire l'impact des changements climatiques rapides sur les écosystèmes de la Terre. Les suivis climatiques au cours du XX^e siècle ont en effet révélé qu'il existait une tendance générale (unidirectionnelle) au réchauffement de la planète ($0,6 \pm 0,2$ °C durant le dernier siècle; Hughes, 2000; Houghton, 2001). Les modèles climatiques prédisent un réchauffement du climat terrestre de 2,4 à 5,4 °C au cours des 100 prochaines années (I.P.C.C., 2007). Ces bouleversements climatiques devraient avoir des répercussions sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Certaines espèces vont faire face à des dangers d'extinction advenant leur incapacité à s'y adapter. On observe actuellement des modifications des aires de répartition, de la composition des communautés, de la phénologie de la reproduction ou de la migration et de la synchronisation de la phénologie entre des espèces d'une même chaîne trophique (match-mismatch; Hughes, 2000; Walther & *al.*, 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Sanz & *al.*, 2003).

Hormis l'impact des changements climatiques à long terme, plantes et animaux font également face aux fluctuations naturelles du climat à court terme (d'une année à l'autre). Ces fluctuations, définies comme étant des variations annuelles du climat à l'échelle locale, peuvent être le résultat de l'action de masses d'air à caractère périodique (ex. El Niño, Oscillation Nord-Atlantique et Oscillation Arctique). Ces phénomènes climatiques

cycliques, tout comme le réchauffement global, affectent en général les processus écologiques par le biais des conditions climatiques locales (températures, précipitations, vent; Ottersen & *al.*, 2001; Seoane & *al.*, 2004). Par exemple, en raison de son impact sur le régime des précipitations dans l'hémisphère sud, l'oscillation australe El Niño peut avoir un effet important sur les écosystèmes arides limités par la pluie (Holmgren & *al.*, 2006). Dans l'hémisphère nord, particulièrement dans l'océan Atlantique et dans l'Arctique, l'Oscillation Nord-Atlantique (ONA) présente le comportement atmosphérique le plus récurrent et influence les conditions climatiques dans l'est des É-U et du Canada et dans le nord de l'Europe (Barnston & Livezey, 1987; Stenseth & *al.*, 2003).

L'ONA fait référence à l'échange nord-sud existant entre des masses atmosphériques et est le résultat d'une différence de pression au niveau de la mer entre la région subarctique près de l'Islande et la région subtropicale des Açores (Stenseth & *al.*, 2003). Ce phénomène est inclus dans une manifestation atmosphérique plus vaste, l'Oscillation Arctique (OA), et peut être considéré comme reflétant plus précisément les effets climatiques dans certaines régions. L'ONA serait en partie et indirectement responsable des fluctuations interannuelles des précipitations et des températures dans l'hémisphère Nord (Hurrell, 1995). Selon la région du globe, l'ONA génère des effets climatiques différents. Un indice élevé (positif) sera associé à une augmentation de la force des vents chauds et humides de l'ouest en direction de l'Europe, y apportant des hivers et des printemps plus cléments. Au même moment, l'Arctique canadien de l'est connaît des hivers et des printemps plus secs et plus froids (Hurrell, 1995; Stenseth & *al.*, 2003). Les conséquences sont inverses lorsque l'indice connaît une phase négative. Les effets écologiques de la variabilité climatique

hivernale liée à l'ONA sont bien documentés pour plusieurs ongulés dans le nord de l'Europe (Forchhammer & *al.*, 1998; Post & Stenseth, 1999; Stenseth & *al.*, 2002) et un peu moins en Amérique du Nord (Post & Stenseth, 1998; Forchhammer & *al.*, 2002). Plusieurs autres études ont également été en mesure de démontrer l'effet de l'ONA via le climat local sur la phénologie des traits d'histoire de vie et sur la survie des invertébrés (Halkka & *al.*, 2006), des poissons (Sims & *al.*, 2004), des oiseaux (Rodriguez & Bustamante, 2003; Anders & Post, 2006) et des mammifères (Myserud & *al.*, 2001; Ottersen & *al.*, 2001; Post & Forchhammer, 2002; Weladji & Holand, 2006). La majorité des études portent néanmoins sur les populations européennes et très peu se sont intéressées aux organismes vivant dans le nord de l'Amérique du Nord et dans l'Arctique Canadien.

VULNÉRABILITÉ DE L'ÉCOSYSTÈME ARCTIQUE

Le réchauffement global ne s'opère pas de façon uniforme dans les différentes régions du globe. Les simulations globales prévoient en effet que les zones émergées des latitudes nordiques élevées se réchaufferont environ 40 % plus rapidement que la moyenne planétaire, particulièrement durant l'hiver et le printemps (I.P.C.C., 2007). Il y a déjà de solides évidences indiquant que le climat s'est réchauffé significativement (+1°C par 10 ans) dans l'est de l'Arctique au cours des dernières décennies (Rigor & *al.*, 2000; Johannessen & *al.*, 2004). Il est désormais possible d'observer des modifications dans l'étendue de la glace de mer, la couverture neigeuse, la distribution de la végétation et le régime des précipitations (Moritz & *al.*, 2002; I.P.C.C., 2007).

En général, plus un écosystème est complexe et diversifié en espèces, meilleure sera sa résilience ou capacité de revenir à son état de départ suite à des perturbations environnementales, entre autres en raison des réponses variables des organismes qui le composent (Chapin & *al.*, 1997). Comparativement aux écosystèmes de régions tempérées et tropicales, la faible biodiversité de l'écosystème terrestre arctique le rend sensible aux perturbations environnementales. Cette vulnérabilité s'explique entre autres par les stress importants liés aux conditions climatiques extrêmes qui y prévalent, mais également par sa faible productivité primaire et par le peu d'espèces qui composent chaque niveau de sa courte chaîne trophique (Phoenix & Lee, 2004; I.P.C.C., 2007). Étant donné le nombre réduit d'espèces y vivant, les interactions présentes entre individus sont cruciales au bon fonctionnement des écosystèmes arctiques (Chapin & *al.*, 1997; Hansell & *al.*, 1998). Il en résulte que la structure des communautés des écosystèmes arctiques est davantage liée aux facteurs climatiques et les organismes qui y vivent sont plus susceptibles d'être affectés par des variations dans le climat comparativement aux écosystèmes plus au sud (Hansell & *al.*, 1998; Callaghan & *al.*, 2004). On envisage d'ailleurs plusieurs conséquences des effets des changements climatiques sur les populations arctiques. Le réchauffement climatique devrait réduire l'abondance et la distribution des espèces arctiques (Callaghan & *al.*, 2004). Par exemple, les communautés végétales arctiques devraient être affectées simultanément par l'envahissement par les plantes du sud et les fluctuations dans l'abondance et la diversité des herbivores (Hansell & *al.*, 1998). Les altérations physiques du milieu découlant des conséquences du réchauffement climatique, telles la déstabilisation des pentes, l'effondrement des sols et la fonte du pergélisol et du couvert neigeux peuvent aussi mener

à des modifications drastiques dans les communautés de plantes toundriques (Hansell & al., 1998). Des modifications de la qualité et de la quantité des plantes résultant de changements climatiques devraient avoir des conséquences marquées sur le fonctionnement et la composition de l'ensemble de la toundra, de même que sur les populations d'herbivores arctiques qui en dépendent (Gauthier & al., 1996).

DYNAMIQUE TROPHIQUE

L'assemblage des espèces dans les écosystèmes naturels est le reflet des interactions entre organismes autant qu'entre les organismes eux-mêmes et leur environnement abiotique. Selon certains auteurs (Oksanen & al., 1981; Oksanen & Oksanen, 2000), on différencie deux types de processus régulant la structure et la dynamique d'une chaîne trophique: les relations ascendantes («*bottom-up*») où la disponibilité des nutriments et des ressources limitent les niveaux supérieurs et les relations descendantes («*top-down*») où ce sont plutôt les consommateurs qui régulent les niveaux inférieurs (Oksanen & al., 1981; Oksanen & Oksanen, 2000). Parmi les relations biologiques existant entre les organismes, l'interaction entre les plantes et les herbivores est souvent très importante du fait qu'elle forme le chaînon de base sur lequel reposent plusieurs autres éléments de la chaîne trophique (Hansell & al., 1998). Les herbivores peuvent avoir un grand impact sur la production, la structure et la composition des communautés végétales de même que ces végétaux peuvent eux aussi avoir des effets importants sur les populations herbivores (Gauthier & al., 1995; Gauthier & al., 1996; Masters & al., 1998; Siemann, 1998).

Dans les écosystèmes arctiques terrestres, la production primaire annuelle est relativement faible en comparaison de celle des écosystèmes de régions tempérées, probablement en raison de la courte durée de la saison de croissance et de la disponibilité limitée en éléments nutritifs auxquelles les plantes arctiques font face (Chapin & *al.*, 1995; Chapin & Shaver, 1996). Cette faible production végétale est souvent identifiée comme étant le facteur limitant et pourrait être insuffisante pour soutenir des populations fonctionnelles de prédateurs (hypothèse d'exploitation des écosystèmes; Gauthier & *al.*, 1996; Oksanen & Oksanen, 2000). L'intensité de l'interaction herbivore-plante peut dépendre de certains facteurs abiotiques associés à la latitude, devenant plus importante à mesure que le nombre d'espèces diminue sous de hautes latitudes (Pennings & Silliman, 2005). En ce sens, la chaîne alimentaire de la toundra devrait être dominée par l'interaction trophique herbivore-plante et l'impact des herbivores sur les plantes devrait être très important (Oksanen & *al.*, 1981).

Néanmoins, certains systèmes arctiques de faible production primaire sont en apparence capables de supporter des populations viables et fonctionnelles de prédateurs, entre autres en raison du flux de nutriments entre les écosystèmes (Gauthier & *al.*, 2004; Giroux, 2007). Dans de tels cas, les relations prédateur-proie et herbivore-plante peuvent devenir toutes aussi importantes malgré la faible productivité du milieu (Gauthier & *al.*, 2004). Ainsi, l'abondance et la distribution des herbivores peuvent être fortement influencées par l'abondance et le comportement des prédateurs, et les herbivores peuvent exercer malgré tout un important contrôle sur la dynamique des plantes.

Les populations d'herbivores peuvent avoir un effet marqué sur les populations de plantes qu'elles consomment. Il arrive que la repousse végétale suite au broutement soit plus faible que celle des plantes exemptes de broutement (sous-compensation; Kerbes & *al.*, 1990). Poussée à l'extrême, cette situation peut occasionner une dégradation substantielle du milieu advenant l'impossibilité des producteurs primaires de contrebalancer leur perte sur plusieurs années. D'autre part, il est également possible que les plantes broutées puissent remplacer les tissus broutés de sorte qu'il n'y ait en définitive ni perte ni gain de biomasse végétale suite à l'herbivorie (compensation; Gauthier & *al.*, 1995; Gauthier & *al.*, 1996; Gauthier & *al.*, 2006). Il se peut même que la présence d'un broutement modéré stimule la production végétale et s'avérer en fin de compte bénéfique à l'écosystème (surcompensation; Gauthier & *al.*, 2006).

EFFETS DES VARIATIONS CLIMATIQUES ET DES RELATIONS TROPHIQUES SUR LES POPULATIONS

La propagation des effets du climat à l'intérieur d'un écosystème peut se faire par l'intermédiaire des interactions trophiques. Les variations du climat peuvent en effet affecter les plantes ou les animaux directement (réchauffement ou refroidissement directs, coûts de thermorégulation ou de locomotion; Post & *al.*, 1999; Klanderud, 2005; Le Roux & *al.*, 2005; Figure 1.1) ou alors, d'importance équivalente, indirectement en affectant la relation entre l'individu et d'autres organismes (prédation, herbivorie, compétition; Forchhammer & Post, 2004; Figure 1.1). Par exemple, la température hivernale moyenne ou la quantité de neige peuvent influencer directement la survie des individus d'une espèce d'oiseau ou de mammifère et affecter en conséquence la dynamique de la population via

des effets sur les dépenses énergétiques (Saether & al., 2000; Humphries & al., 2004). Les effets directs du climat sont généralement plus faciles à détecter et à étudier. En effet, leur impact sur les organismes est plus apparent, ils surviennent souvent sans délai dans le temps et ils impliquent les organismes eux-mêmes. Bien que les effets indirects soient très importants, ils sont beaucoup plus difficiles à documenter puisqu'ils impliquent habituellement des interactions entre plusieurs niveaux trophiques et peuvent même survenir avec un délai dans le temps (Forchhammer & al., 1998; Durant & al., 2003; Schmitz, 2004). Par exemple, un couvert de neige plus important durant l'hiver en lien avec les fluctuations de l'ONA peut contribuer à réduire la capacité de se nourrir d'un herbivore et à augmenter le succès de chasse d'un prédateur (en affectant la mobilité de la proie) influençant ainsi négativement cette population d'herbivores l'année suivante. Les plantes subiront alors une pression de broutement moins importante et pourront augmenter leur productivité deux ans plus tard (Forchhammer & al., 1998; Post & al., 1999; Post & Stenseth, 1999). Globalement, il apparaît essentiel de considérer les effets indirects dans la formulation d'hypothèses traitant des principaux mécanismes causaux qui lient les organismes aux paramètres climatiques.

La réponse des organismes face à des variations climatiques interannuelles est complexe. Elle comprend entre autres des modifications dans l'abondance et la distribution spatiale des espèces, des changements dans la synchronisation de la reproduction avec les autres espèces de l'écosystème et des modifications sur le plan des relations interspécifiques (Post & Stenseth, 1998, , 1999; Mysterud & al., 2001; Ottersen & al., 2001). La réponse de différentes espèces d'un même niveau trophique face aux événements

environnementaux peut différer largement et peut être fortement influencée par les interactions avec les autres espèces de l'écosystème (Holmgren & *al.*, 2006). De plus, dépendamment des conditions climatiques, un système dominé par les relations descendantes peut devenir majoritairement régi par les relations ascendantes (Holmgren & *al.*, 2006) En ce sens, les effets du climat peuvent s'étendre à l'ensemble de la chaîne trophique d'un écosystème si les perturbations climatiques influencent la dynamique des populations végétales (Oksanen & *al.*, 1981).

Certaines interactions entre espèces de plantes ont d'ailleurs permis de mettre en évidence des effets directs et indirects des variations interannuelles du climat. Par exemple, la croissance plus rapide d'une espèce de plante (A), causée par une augmentation de température et une diminution des précipitations, peut négativement influencer une autre espèce de plante (B) en augmentant l'ombrage (Le Roux & *al.*, 2005). Les mêmes conditions climatiques peuvent aussi avoir des effets directs négatifs sur l'espèce B, puisque la diminution des précipitations accélère la sénescence de cette espèce (Le Roux & *al.*, 2005). Les effets indirects des variations du climat peuvent souvent surpasser l'impact des effets directs (Hughes, 2000; Peterson & *al.*, 2002). Les effets indirects révèlent de ce fait une problématique importante sur l'impact potentiel des variations du climat, car en plus des effets plus facilement identifiables du climat sur les populations, des impacts indirects peuvent s'étendre à l'ensemble d'un écosystème de façon beaucoup moins évidente. En ce sens, l'intégration des interactions à l'intérieur d'un niveau trophique et entre les différents niveaux trophiques est susceptible de permettre une meilleure

compréhension de la réponse des écosystèmes aux variations climatiques (Van Der Putten & al., 2004; Ims & Fuglei, 2005; Morrissette, 2008).

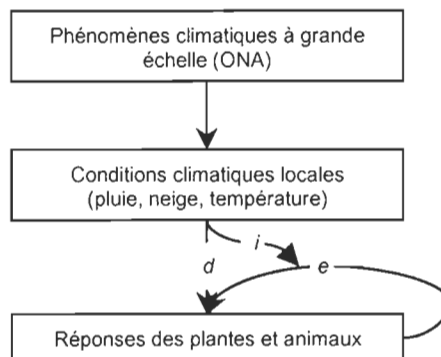


FIGURE 1. 1 Les phénomènes climatiques à grande échelle peuvent influencer les plantes et les animaux par le biais des conditions climatiques locales. Les effets des changements locaux peuvent être directs (d) ou indirects (i). Les effets directs sont généralement liés à la physiologie des individus, alors que les effets indirects sont plus souvent associés à des changements dans la nature des relations biologiques des organismes (e). (Adaptée de Forchhammer & Post, 2004)

EFFETS DU CLIMAT ET DES RELATIONS TROPHIQUES SUR LES OISEAUX DE L'ARCTIQUE

La dynamique de plusieurs populations d'oiseaux nichant dans l'Arctique ou dans les régions sub-arctiques semble être fortement influencée par les conditions climatiques (Sheaffer & Malecki, 1996; Skinner & al., 1998; Ward & al., 2005; Madsen & al., 2007; Morrissette, 2008) et les interactions trophiques indirectes entre proies, via des prédateurs communs (Summers & al., 1998; Blomqvist & al., 2002; Brook & al., 2005). Les oiseaux se reproduisant dans l'Arctique doivent rapidement initier leur cycle reproducteur en vue de produire des jeunes avant la fin du court été arctique (Lepage & al., 1998; Lepage & al., 2000; Reed & al., 2003b). Les conditions qui prévalent au printemps sont souvent déterminantes pour la productivité de ces espèces puisqu'elles vont influencer l'accès à la nourriture et aux sites de nidification (Sheaffer & Malecki, 1996; Skinner & al., 1998; Reed

& al., 2004; Madsen & al., 2007; Dickey & al., 2008). Un retard trop important dans l'initiation de la reproduction peut empêcher les oiseaux de se reproduire, mener à l'abandon des nids et entraîner la mort des jeunes à l'arrivée de l'automne alors qu'une nidification amorcée tôt va améliorer le taux de croissance, la survie et les chances de recrutement des jeunes dans la population (Lepage & al., 1998; Lepage & al., 2000; Reed & al., 2003b; Menu & al., 2005).

Étant donné le peu d'espèces qui composent chaque niveau de la courte chaîne trophique en Arctique, les interactions trophiques peuvent avoir une grande importance sur la dynamique des populations aviaires. Il a entre autres été clairement démontré que les fluctuations des populations nordiques de petits mammifères peuvent affecter indirectement l'abondance et le succès reproducteur d'oiseaux herbivores par l'intermédiaire des prédateurs communs (Summers & Underhill, 1987; Summers & al., 1998; Bêty & al., 2002; Krebs & al., 2003; Ims & Fuglei, 2005). En effet, les variations annuelles de la pression de prédation sur une proie alternative, telle que les oiseaux seraient le résultat des réponses fonctionnelle et numérique des prédateurs aux fluctuations d'abondance des rongeurs (Hypothèse des proies alternatives; Bêty & al., 2001; Lecomte & al., 2008a).

LE CAS DE LA GRANDE OIE DES NEIGES

La grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) est un herbivore majeur dans la toundra arctique (Gauthier & al., 1995; Gauthier & al., 1996; Gauthier & al., 2004). La taille de la population a connu une augmentation considérable depuis les 40 dernières années, passant d'environ 30 000 individus en 1965 à plus d'un million en 2006 (Menu &

al., 2002; Service Canadien de la Faune, données non publiées). Après les 4000 km de migration qui la séparent de son aire d'hivernage, elle broute considérablement les plantes disponibles au printemps sur son aire de nidification dans le Haut-Arctique canadien afin d'accumuler de l'énergie qui servira à la ponte (Choinière & Gauthier, 1995). L'île Bylot au Nunavut (73°08'N, 80°00'W) est un sanctuaire d'oiseaux migrateurs où l'on retrouve la principale colonie de grande oie des neiges (> 25 000 couples; Reed & *al.*, 2002). Cette île est composée de toundra mésique, de milieux humides et d'habitats xériques. C'est dans les milieux humides, dominés par des graminoides (*Carex aquatilis* var. *stans*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinei* et *Arctagrostis latifolia*), que les oies se nourrissent principalement (Gauthier & *al.*, 1995; Gauthier & *al.*, 1996; Massé & *al.*, 2001).

À court terme, le broutement exercé par la population d'oie des neiges sur les milieux humides ne semble entraîner que peu d'impact sur la productivité générale des plantes vasculaires (ni surcompensation, ni sous-compensation). À plus long terme par contre, les oies ont un effet négatif puisqu'elles maintiennent la productivité du milieu à un niveau plus faible (Gauthier & *al.*, 1995; Gauthier & *al.*, 2004). La pression de broutement sur les plantes est extrêmement variable entre les années et atteint en moyenne 40 % de la production annuelle de plantes (Massé & *al.*, 2001). C'est plutôt en juillet, alors que les jeunes nouvellement éclos se joignent aux adultes, que survient la majorité de ce broutement intensif dans les milieux humides. Ce broutement induit de nombreuses modifications dans les communautés végétales, incluant une baisse de la production et une succession dans la composition spécifique (Gauthier & *al.*, 2004). Étant donné que l'oie est

très sélective dans sa quête alimentaire, on assiste à une sous représentation des plantes préférées, telles *Eriophorum spp* et une autre espèce a tendance à dominer, soit *Dupontia fisheri* (Gauthier & al., 2004).

Deux autres herbivores importants résident sur le site d'étude toute l'année, soit le lemming brun (*Lemmus sibiricus*) et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*). Les autres herbivores comme le lièvre arctique (*Lepus arcticus*), le lagopède alpin (*Lagopus mutus*) et le caribou (*Rangifer tarandus*) sont plutôt rares sur l'île. Les principaux prédateurs d'oies sont le renard arctique (*Alopex lagopus*), les labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*), le goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*) et le grand corbeau (*Corvus corax*; Bêty et al., 2001). Le renard arctique est le plus important prédateur d'œufs sur l'île (Bêty & al., 2002), mais sa proie principale est le lemming (Angerbjörn & al., 1999). La reproduction des renards est clairement affectée par l'abondance des lemmings (Gauthier & al., 2004; Giroux, 2007). Les populations de lemmings suivent des fluctuations cycliques de grandes amplitudes à chaque 3-4 ans (Gruyer, 2007). Les causes des cycles sont encore mal connues, mais il en résulte d'importantes variations dans la pression de prédation sur les œufs et les jeunes d'oies (Bêty & al., 2002; Lecomte & al., 2008a). Il arrive que la prédation entraîne un échec presque complet de la reproduction des oies (Gauthier & al., 2004).

OBJECTIF GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE

Dans le contexte de grands bouleversements climatiques, il est important de comprendre par quels mécanismes le climat influence les écosystèmes naturels les plus

vulnérables aux changements. Des prédictions réalistes sur les conséquences des variations interannuelles et des changements à long terme du climat sur les écosystèmes doivent considérer à la fois les effets directs et indirects sur les espèces (Le Roux & *al.*, 2005). Dans ce contexte, la formulation d'hypothèses visant l'identification des mécanismes qui lient les variables climatiques et les organismes vivants est une bonne avenue afin d'en comprendre les conséquences (Krebs & Berteaux, 2006). De ce fait, la qualité des prédictions et notre capacité à identifier les composantes vulnérables des systèmes vont nécessairement en être améliorées.

Ce projet de recherche a comme principal objectif d'évaluer les effets combinés du climat et des interactions trophiques indirectes sur des plantes arctiques par l'intermédiaire d'oiseaux herbivores. L'étude repose en grande partie sur des données accumulées depuis 1990 dans le cadre d'un suivi écologique détaillé dans la toundra de l'île Bylot.

Problématique spécifique

Étant donné l'importance de la production végétale dans les écosystèmes terrestres arctiques et de tous les effets qu'une modification de celle-ci implique, nous proposons de quantifier les effets du climat et des interactions trophiques indirectes sur la pression de broutement que les oies exercent sur la végétation de l'île Bylot. Dans ce système, les relations prédateur-proie et herbivore-plante semblent fortement influencer la dynamique du système (Gauthier & *al.*, 2004). La majorité de la pression de broutement s'exerce durant la période d'élevage des oisons. Le nombre total d'oies alors présentes à l'île Bylot, soit la population locale, dépend surtout de la probabilité de reproduction (qui détermine l'effort), mais également du succès de reproduction des femelles adultes. L'île Bylot est

désertée par la majorité des couples non-reproducteurs ou ceux ayant subi un échec avant l'éclosion (Reed & *al.*, 2003a). Ainsi, la population locale correspond essentiellement au nombre d'oies adultes reproductrices dont les nids ont éclos avec succès ainsi qu'à l'ensemble des jeunes produits au cours de l'été.

Par ailleurs, la probabilité de reproduction fait référence à la proportion d'oiseaux adultes qui tente de se reproduire (i.e. la ponte d'au moins un œuf) et elle est fortement corrélée à la densité de nids (Reed & *al.*, 2004). Elle est le principal déterminant de l'effort de reproduction.

La principale cause d'échec à la nidification des oies est la prédation, surtout celle causée par les renards arctiques (Bêty & *al.*, 2001; Lecomte & *al.*, 2008a). La pression de prédation augmente sur les œufs et les jeunes des oies lorsque la population de lemmings est dans une période de faible abondance (Bêty & *al.*, 2002; Lecomte & *al.*, 2008a).

D'autre part, la probabilité de reproduction des oies est fortement influencée par les conditions climatiques rencontrées durant la période pré-reproductrice (Reed & *al.*, 2004; Dickey & *al.*, 2008). En effet, les conditions printanières sont déterminantes pour la disponibilité de la nourriture et l'accès aux sites de nidification, et influencent la date et la taille de ponte via des effets sur la condition corporelle des femelles et la probabilité de nicher (Bêty & *al.*, 2003; Reed & *al.*, 2004).

Objectifs

Hypothèse générale

Les variations climatiques et les fluctuations d'abondance de lemmings ont une forte influence sur les fluctuations de la pression annuelle de broutement effectuée par les oies sur la végétation de la toundra.

Objectif 1

Mise en contexte 1 – L'intensité de broutement dans les milieux humides de l'île Bylot a de fortes chances d'être en lien direct avec la taille de la population locale d'oies des neiges. Cette population est largement déterminée par la probabilité de reproduction des oies, laquelle semble dépendre principalement des conditions climatiques observées au printemps. En effet, ces conditions printanières affectent la disponibilité en nourriture de bonne qualité et en quantité suffisante ainsi que l'accessibilité aux sites de nidification. Les principaux paramètres climatiques en cause seraient la température de l'air et la couverture neigeuse (Reed & al., 2004; Dickey & al., 2008).

Hypothèse spécifique 1 – Un climat printanier favorable à une reproduction hâtive des oies occasionnera une forte pression de broutement au cours de cette même année.

Prédiction 1 – La pression de broutement sur la végétation sera plus élevée les années où la température moyenne de l'air est élevée et où la couverture de neige est faible au printemps.

Objectif 2

Mise en contexte 2 – L'abondance et le comportement alimentaire des prédateurs, principalement les renards, varient en fonction de l'abondance des proies (Angerbjörn & *al.*, 1999). Les fluctuations cycliques des populations de lemmings, proies préférées des renards, induisent une réponse numérique et comportementale chez les prédateurs (Gilg & *al.*, 2003; Gauthier & *al.*, 2004). Par conséquent, la pression de prédation sur les oiseaux herbivores augmente lorsque la densité de lemmings est faible. Comme la majorité des oies qui connaît un échec de reproduction avant l'éclosion quitte le site de reproduction (Reed & *al.*, 2003a), la taille de la population locale d'oies (adultes et jeunes) au moment de l'élevage des jeunes dépend du succès de nidification ainsi que de la survie des oisons après l'éclosion.

Hypothèse spécifique 2 – La pression annuelle de broutement des oies sur les plantes est indirectement liée aux cycles d'abondance de lemmings par l'intermédiaire des variations de pression de prédation.

Prédiction 2 – La proportion de la biomasse végétale consommée par les oies devrait être plus faible les années de faible abondance de lemmings.

Sur la base des mécanismes causaux connus ou hypothétiques, nous anticipons que le climat soit le principal facteur qui détermine la taille maximale de la population locale d'oies, que les cycles de lemmings modulent la proportion de cette population locale qui

atteindra la période d'élevage des jeunes et que, dans l'ensemble, ces relations déterminent l'intensité de la pression annuelle de broutement subie par les plantes.

CHAPITRE 2

CASCADING EFFECTS OF CLIMATE AND INDIRECT TROPHIC INTERACTIONS ON THE GRAZING IMPACT OF AN ARCTIC HERBIVORE

Manuscrit en préparation pour une publication

Maude Graham-Sauvé¹, Joël Bêty^{1†}, Gilles Gauthier² and Marie-Christine Cadieux²

¹ Centre d'Études Nordiques, Chaire de recherche du Canada en conservation des écosystèmes nordiques, Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1.

² Centre d'Études Nordiques, Département de biologie, Pavillon Vachon, Université Laval, Québec, Québec, Canada, G1K 7P4.

†Corresponding author: Phone (418) 723-1986 ext. 1701, Fax (418) 724-1849, Email: joel_bety@uqar.qc.ca

Running headline: Effects of climate and indirect trophic interactions on grazing by goose

RÉSUMÉ

Dans les écosystèmes arctiques terrestres, la chaîne trophique est souvent limitée par la production primaire de sorte que les populations d'herbivores peuvent occasionner de grands bouleversements pour la production, la structure et la composition des communautés végétales. Les relations prédateur-proie peuvent elles aussi influencer grandement le fonctionnement de l'écosystème arctique. Par ailleurs, les variations climatiques peuvent se solder en des effets marqués sur la biodiversité de l'Arctique et, par le biais d'effets en cascade, affecter les interactions biologiques de l'ensemble de l'écosystème. Même si les conséquences des effets indirects sur les communautés naturelles peuvent être énormes, l'importance de ces interactions a rarement été quantifiée en nature. Nous avons cherché à comprendre les effets en cascade du climat et des interactions trophiques indirectes sur l'impact du broutement d'un herbivore clé de la toundra du Haut-Arctique canadien, la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Nous avons tiré profit des variations naturelles observées lors d'un suivi écologique à long terme sur l'île Bylot, Nunavut (1990-2006), pour identifier et quantifier les principaux paramètres climatiques qui influencent la production annuelle des plantes des milieux humides et la biomasse végétale broutée par les oies. Nous avons également déterminé dans quelles mesures les relations trophiques indirectes, via les prédateurs, influencent la pression de broutement. La production primaire annuelle (aérienne) a varié de 21,8 à 71,7 g/m², étant plus faible lorsque la température au début de l'été était basse et lors des étés de fortes précipitations. Nos résultats illustrent que les conditions climatiques régionales au printemps (indice de l'Oscillation Nord-Atlantique; ONA), la température locale au début de l'été ainsi que l'abondance des lemmings sont les facteurs les plus importants déterminant la biomasse végétale broutée par les oies sur l'île Bylot. L'indice printanier de l'ONA affecte l'intensité de broutement probablement par le biais de son impact sur la disponibilité de la nourriture et des sites de nidification pour les oies au printemps, qui elle-même détermine la probabilité de reproduction des oies, et ainsi la taille de la population locale qui broute les plantes. De surcroît, les cycles d'abondance de lemmings affectent la relation oie-plante. Cet effet reflète l'impact d'une interaction trophique indirecte entre les oies et les lemmings via les réponses numérique et comportementale des prédateurs communs (principalement le renard arctique). Les prédateurs auraient ainsi un effet positif sur la biomasse des plantes par l'intermédiaire des herbivores, même dans un système de faible production primaire comme la toundra arctique. Enfin, la mise en place d'une chasse de conservation sur les haltes migratoires semble avoir réduit significativement la pression annuelle de broutement (10 % en moyenne). Cette relation résulte vraisemblablement d'une réduction de l'effort de reproduction des oies causée par les perturbations associées aux activités de chasse durant la période d'engraissement des oies. Globalement, cette étude permet d'améliorer notre compréhension des mécanismes qui sous-tendent les relations entre le climat, les plantes et les consommateurs de la toundra arctique et aidera à mieux déterminer les composantes les plus vulnérables de cet écosystème dans un contexte de réchauffement à grande échelle.

ABSTRACT

Due to the low primary production in the arctic tundra, the herbivory can have dramatic consequences on the productivity and the structure of plant communities. In addition to this plant-herbivore interaction, predation can also modulate the functioning of terrestrial arctic ecosystem. Climatic variations can further affect arctic wildlife species and, through cascading effects, indirectly influence the trophic dynamic of the entire ecosystem. Although indirect effects in natural communities can be influential, the strength of such interactions is rarely quantified in the field. We investigated the cascading effects of climate and indirect trophic interactions on the grazing impact of a key high-arctic tundra herbivore, the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*). We took advantage of natural variations and used a 17 years time series (1990-2006) of the ecological monitoring on Bylot Island, Nunavut. We first identified and quantified the main climatic parameters influencing annual plant production and biomass grazed by geese in arctic wetlands. We also determined to what extent lemming population fluctuations indirectly influenced the annual goose grazing pressure via shared predators. Summer thawing degree-days and total summer precipitations best explained annual plant production in wetlands, which was lower in relatively cold and wet summers. Regional spring climatic conditions (North Atlantic Oscillation index; NAO), mean local temperature in early summer and lemming cycles were the most important factors determining summer goose grazing intensity. Spring NAO likely affected grazing intensity through its impact on food and nest site availability during the goose pre-laying and laying periods, thereby affecting goose breeding propensity and subsequent goose summer population size. By affecting the numerical and functional responses of predators, mainly arctic foxes, cyclic rodent populations indirectly influenced the goose-plant interaction (higher goose grazing impact during peak lemming years). Finally, we found evidence of carry-over effects caused by human induced disturbance on the main goose staging sites. The implementation of a goose spring harvest in southern Quebec apparently reduced by about 10% the proportion of plant biomass grazed on Bylot Island. Overall, this study provides quantitative estimates of key cascading effects in the arctic tundra and allows a better understanding of the mechanisms underlying the relationships between climate, plants and consumers.

Keywords: Greater snow goose, Arctic tundra, Grazing pressure, Trophic interactions, Climate effects, North Atlantic Oscillation, Predator-prey interactions, Lemmings cycles

INTRODUCTION

Variations in the availability and nutritive quality of plants can have major consequences on the functioning and structure of the tundra ecosystem through bottom-up effects (Oksanen & *al.*, 1981). On the other hand, herbivory can drive profound top-down changes in the production, structure and composition of plant communities (Manseau & Gauthier, 1993; Van Der Wal, 2006; Hillebrand & *al.*, 2007). Given its low primary production, it has been proposed that the arctic terrestrial food web should be dominated by the herbivore-plant interaction (ecosystem exploitation hypothesis; Oksanen & *al.*, 1981; Oksanen & Oksanen, 2000). However, because of subsidisation from other ecosystems, numerous arctic tundra sites can apparently support functional predator populations in ways that both predator-prey and herbivore-plant interactions can play a key role in tundra functioning (Gilg & *al.*, 2003; Gauthier & *al.*, 2004).

Plants and wildlife can be affected by climate through direct effects, which are most often physiological (e.g. heating or cooling effects, locomotion or thermoregulation costs; Post & *al.*, 1999; Klanderud, 2005; Le Roux & *al.*, 2005). Organisms may also experience indirect effects from interactions with other species within the food web, which are themselves directly affected by climatic variations (Masters & *al.*, 1998; Durant & *al.*, 2003; Jenouvrier & *al.*, 2003; Klanderud, 2005; Lensing & Wise, 2006; Rothley, 2006). The combination of these direct and indirect processes complicates the study of climatic effects on plants and consumers. Direct climatic effects usually occur without a time delay and often involve a single trophic level; therefore, they are easier to detect and have been studied more often. However, as indirect effects can affect many trophic levels, it is essential to consider them when building mechanistic models linking climatic parameters to organisms.

Most species are closely interconnected in the relatively simple arctic terrestrial food web and variation in the abundance of one species can affect other ones (Angerbjörn & *al.*, 1999; Durant & *al.*, 2003; Ims & Fuglei, 2005). Herbivore populations can be linked through indirect trophic interactions via a third organism, which can be either a shared predator or the resource for which they compete (Bêty & *al.*, 2002; Blomqvist & *al.*, 2002). Because of these complex interactions, the effects of climate on trophic dynamics can be hard to detect and quantify. Moreover, research on the effects of climate can be challenging to conduct because it is almost impossible to control or manipulate all environmental conditions within an entire ecosystem. However, it is possible to take advantage of natural variations and investigate climate impacts using longitudinal studies with long-term dataset. In addition, performing alternatively large and small-scale studies on a particular system facilitates the understanding of climatic effects, as small-scale studies help determining mechanisms involved, while large-scale studies usually correlate the observed climatic variability with changes in ecosystem dynamics (alternate approach; Root & Schneider, 1995).

Climatic conditions, especially in spring, are known to affect both arctic plant production and the reproduction of avian herbivores, which may then generate indirect cascading effects (Chapin & Shaver, 1996; Ims & Fuglei, 2005; Aerts & *al.*, 2006; Madsen & *al.*, 2007; Dickey & *al.*, 2008). Moreover, fluctuations in small mammal populations in northern communities have been shown to indirectly affect the abundance and breeding success of several bird species through indirect interactions mediated by shared predators (Bêty & *al.*, 2001; Blomqvist & *al.*, 2002; Brook & *al.*, 2005; Ims & Fuglei, 2005). Although the role of indirect effects in natural communities can be strong, they are still poorly understood and rarely quantified in the field.

Based on the alternate approach, we propose to use the knowledge gained on mechanisms linking climate, arctic tundra plants, herbivores and predators at small spatial scale to understand

how climatic factors and indirect trophic interactions affect the herbivore-plant relationship in the tundra ecosystem. Our objectives were to 1) identify the main climatic parameters influencing annual wetland plant production and plant biomass grazed by a key tundra herbivore, the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) and 2) determine to what extent indirect trophic interactions between prey (lemmings and geese via shared predators) could influence the goose grazing intensity. Based on known or hypothesized causal mechanisms, we anticipated that climatic parameters could be the main factor determining the size of the summer goose population, and thus the grazing pressure (Bêty & al., 2003; Reed & al., 2004; Dickey & al., 2008). On the other hand, by affecting the numerical and behavioral responses of predators (Bêty & al., 2002), lemming cycles should indirectly affect the goose grazing pressure by determining the proportion of the goose breeding output consumed by predators over the summer.

MATERIAL AND METHOD

STUDY SYSTEM

This study was conducted on Bylot Island (Nunavut), in the Canadian High Arctic, from 1990 to 2006. This island is part of the Sirmilik National Park of Canada, a Migratory Bird Sanctuary, and is the most important breeding site for the greater snow geese (>25,000 pairs; Reed & al., 2002). Mesic tundra and wetlands cover the lowlands while uplands are mainly dominated by mesic and xeric tundra (Gauthier & al., 1996; Massé & al., 2001). Our field work was concentrated at the brood-rearing site located in the Qarlikturvik Valley (73°08' N, 80°00' W). Wetlands, mostly polygon-patterned fens, are the preferred feeding habitat of geese and are dominated by sedges such as *Carex aquatilis* var. *stans*, *Eriophorum scheuchzeri* and *E. angustifolium*, and grasses such as *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinei* and *Arctagrostis latifolia* (Gauthier & al., 1995; Gauthier & al., 1996).

The island is inhabited by two others abundant herbivores having little direct impact on the vegetation (Gauthier & al., 2004), the brown lemming (*Lemmus sibiricus*) which feeds mainly on grasses and sedges found in wetlands, and the collared lemming (*Discrotonyx groenlandicus*) which prefers dicotyledonous plants in mesic habitat (Gruyer, 2007). Caribous (*Rangifer tarandus*), hares (*Lepus arcticus*) and ptarmigans (*Lagopus mutus*) can also graze the vegetation on the island, but the impact is negligible because they are almost absent. The goose predators are, in decreasing order of importance, arctic foxes (*Vulpes lagopus*), parasitic jaegers (*Stercorarius parasiticus*), glaucous gulls (*Larus hyperboreus*) and common ravens (*Corvus corax*; Bêty et al., 2001). Arctic foxes most commonly prey on lemmings and their reproduction is strongly affected by lemming abundance (general rule for tundra ecosystem; Gauthier & al., 2004). The impact of predation on goose productivity is variable, but it can occasionally lead to almost complete nesting

failure (Bêty & *al.*, 2002). On Bylot Island, lemming populations follow a 3-4 year cycle of abundance (Gauthier & *al.*, 2004). Although cycles causes are still unclear, one of their major consequences is the marked variation in the predation pressure on goose eggs and goslings (Figure 2.1; Bêty & *al.*, 2002; Lecomte & *al.*, 2008a).

Breeding cycle of greater snow geese

At arrival on breeding grounds at the end of May, geese feed intensively in snow-free patches prior to egg-laying (Gauthier & Tardif, 1991; Gauthier, 1993). Since energy for egg formation is obtained primarily from plants consumed on the breeding grounds (Choinière & Gauthier, 1995; Gauthier & *al.*, 2003) spring body condition and local food availability are key proximate factors influencing goose breeding propensity (the probability that a sexually mature female breeds in a given year), egg-laying date and clutch size (Figure 2.1; Bêty & *al.*, 2003; Reed & *al.*, 2004). Spring snow cover and temperature are associated to breeding propensity and egg-laying date; this link is mostly due to their influence on food and nest site availability during the critical pre-laying and laying periods (Reed & *al.*, 2004; Dickey & *al.*, 2008).

Geese typically breed in colonies and use both wetland and mesic tundra to nest, though nesting densities are higher in wetland areas (Lecomte & *al.*, 2008b). In June, when geese are on the nest, grazing pressure is light because females are incubating and feeding is dispersed (Reed & *al.*, 1995). Precipitations are modulating water availability for incubating females and their nesting success (Dickey & *al.*, 2008; Lecomte & *al.*, 2008b). After hatching in early July, the population more than doubles with the addition of goslings and families move to areas with high concentrations of wetlands (Mainguy & *al.*, 2006). The grazing pressure is thus highest during the brood-rearing period (Gauthier & *al.*, 1995). The vast majority of non-breeders and nesting birds that failed leave Bylot Island for molting (Reed & *al.*, 2003a). Therefore, annual variations in the

size of the local summer goose population (i.e., number of birds grazing during the brood-rearing period) depends mainly on variation in breeding propensity and nesting success (Bêty & *al.*, 2003; Reed & *al.*, 2004).

DATA

Annual plant production and biomass grazed

Since 1990, the annual plant production and the grazing pressure exerted by geese were estimated annually. Every year in late June, 12 1-m² exclosures made of chicken wire (2.5-cm mesh, 50-cm high, with an open top) were set after snow-melt (see Gauthier & *al.*, 1995). These exclosures excluded geese but not lemmings which could pass through the mesh size used. As there is no decrease (undercompensation) or increase (overcompensation) in plant production on Bylot Island in response to goose herbivory and as lemming grazing pressure occurs outside and inside the exclosure, the difference between outside and inside the plots is an accurate measure of the amount of plants consumed by geese (Gauthier & *al.*, 1995; Beaulieu & *al.*, 1996). The plant biomass was sampled at the end of the growing season (mid-August) by removing a 20 X 20 cm piece of turf. All live graminoids were removed, cut to the lowest leafing node and sorted out as *Eriophorum* spp., Graminaea (mostly *Dupontia fisheri*) and *Carex* spp. They were then dried to constant mass at 50°C and weighed, providing an estimate of annual above-ground plant production (Gauthier & *al.*, 1995). The absolute plant biomass grazed by geese (g/m²) was obtained by the difference inside (annual plant production) and outside exclosures (standing crop after grazing). We also determined the proportion of biomass grazed (plant biomass grazed/annual plant production), another metric that should better represent the grazing pressure experienced by plants.

Climatic Data

Temporal scale – Dickey *et al.* (2008) showed that climate affect greater snow goose reproductive components during different phases of their breeding cycle. Based on these results, we defined 3 periods and used relevant climatic variables in goose analyses (Table 1). Plant analysis was conducted using climatic variables for the whole summer.

(1) *Spring* (20 May – 20 June). This period covers the 32 days preceding the latest annual median egg-laying date. Pre-arrival weather events met by geese upon arrival on Bylot Island (e.g. late snow falls or extreme temperatures) are then included.

(2) *Early summer* (21 June-15 July). This is the incubation period which ends at the latest annual median hatching date.

(3) *Mid-summer* (16 July-15 August). This last period begins when most goslings had hatched and ends when they start to fledge. The ending date also corresponds to the date of plant sampling.

For each period, two spatial scales (local and regional) were considered when examining the potential effects of climatic factors on our study system.

Local scale –Environmental and weather data were recorded on the study area from 1994 to 2006 (except for some missing values in 1998). Air temperature was automatically recorded at 2-m above the ground on an hourly basis using a shielded probe. Snow cover was visually estimated every 2 days from an elevated vantage point as the percentage of the Qarlikturvik Valley covered by snow (approx. from end of May to mi-June). Because weather data were missing at our study site from 1990 to 1993, we used climatic data recorded by Environment Canada in Pond Inlet, 60-km from the study area (see Appendix 1). We averaged annual mean hourly air temperature (Tmean) and the annual sum of thawing degree-days (TDD) for the three periods of the breeding

cycle. Because of missing values and apparent inconsistencies in manually recorded precipitations (snow and rain) on Bylot Island, we used total daily precipitations (TOTprec) recorded for Pond Inlet (see regression results in Appendix 1). We also determined cumulative rainfall (Srain). This precluded comparison between weather stations (Bylot Island and Pond Inlet) and no precipitation data were available in 1994.

Regional scale– Regional or large-scale climatic fluctuations are known to affect ecological processes mostly because these fluctuations drive changes in local climatic conditions (Stenseth & *al.*, 2002). Large-scale indices are often better predictors of ecological processes than local climatic variables (Hallett & *al.*, 2004), likely because features of several weather components are combined (Stenseth & Mysterud, 2005). In the northern hemisphere, the North Atlantic Oscillation (NAO) is the dominant teleconnection and influences weather conditions over eastern Canada-USA and northern Europe (Hurrell, 1995; Stenseth & *al.*, 2002). Although NAO is present throughout the year, this teleconnection is most pronounced during winter (Barnston & Livezey, 1987). Annual spring NAO was negatively correlated to spring mean daily temperatures ($r = -0.60$ $p = 0.01$ $n = 13$, from 1994-2006) and spring rainfalls ($r = -0.49$ $p = 0.04$, $n = 16$, from 1990-2006 except 1994) recorded respectively in Bylot Island and in Pond Inlet areas. No correlation were found for the two other periods (early and mid-summer: $r < 0.36$ $p > 0.16$). We tested for similar correlations between climatic variables and the Arctic Oscillation (AO), another teleconnection highly correlated with the NAO. We used NAO values only in our subsequent analyses because they constantly had slightly better correlations with local climatic data.

Lemming abundance

From 1994 to 2006, lemming abundance was estimated in July (beginning of the goose brood rearing period) using Museum special mammal traps. Trapping was conducted in two habitats (wet

polygon fens and dry uplands) and 50 baited traps were set in each habitat for 10-11 days (1000 trap-nights annually; Bêty & *al.*, 2001; Gruyer, 2007). In 1993, lemming abundance index (N/100 trap-nights) was based on lemming winter nest survey (Bêty & *al.*, 2001). To extend the data back to 1990, we used the close relationship existing between the number of snowy owls nesting and lemming abundance (owls only nest in peak lemming years at our study site; Gauthier & *al.*, 2004). Over the period 1989-1992, snowy owl nests were found only in 1989 (G. Gauthier, pers. comm.) and this year was therefore considered a lemming peak. The low phase (crash) of the lemming cycle always occurs during the year preceding a peak at our study site (Lecomte & *al.*, 2008b). Since 1993 was a peak lemming year, 1992 was considered to be a crash lemming year and 1990 and 1991 intermediate. We then used the average lemming abundance values observed from 1993 to 2006 for the three different phases of the cycle to estimate lemming abundance for the missing years (1990-1992).

Survey of goose population size and spring harvest

The greater snow goose population size was estimated in spring every year from 1990 to 2006 by the Canadian Wildlife Service using an aerial photographic survey over the southern Quebec staging areas (see Bêchet & *al.*, 2004 for details). From 1990 to 2006, the spring population increased almost three fold (from 368,300 to 1,017,000). The size of the summer population on Bylot Island is not available each year because the survey of the whole island is conducted only every 5 years (Reed & *al.*, 2002). The 5-years survey allows to validate that changes occurring in north appear as well in the each-year survey from southern area. In response to the population increase and the threat on natural habitats (Gauthier & *al.*, 2005), the Canadian Wildlife Service established a spring harvest in 1999 on the main staging areas located in southern Quebec. This activity increased human-induced disturbance and reduced the time spend feeding by

geese. Birds thus accumulated fewer endogenous resources prior to migration (Féret & *al.*, 2003) and this negatively affected the number of geese reaching the breeding grounds, their body condition at arrival and some key reproductive components (Mainguy & *al.*, 2002; Bêty & *al.*, 2003; Féret & *al.*, 2003; Reed & *al.*, 2004). We thus added spring harvest as a covariate (dummy variable Hunt=1 in hunt years) and tested for its potential effect on goose grazing pressure.

STATISTICAL ANALYSES

Our statistical models essentially include variables associated with causal mechanism, revealed by previous studies (see above), which could link parameters to plant production and plant biomass grazed by geese (summarized in Table 1). Due to restricted sample size ($n=16$), we first performed multiple regressions with stepwise selection to pre-select the best variables explaining annual plant production and grazing pressure and built alternative models including various combinations of the variables retained by this pre-selection (Hongzhi & Lan, 1989). When environmental variables were correlated ($r > 0.5$), we built multiple candidate models including only one of the correlated parameters in order to avoid multicollinearity. Model selection was carry out using Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc; Burnham & Anderson, 2002). AICc allowed us to select the most parsimonious model(s) from a range of alternative models that most adequately described the data. Models with $\Delta AIC_c < 2$ were considered equivalent (see Appendices 1 and 2 for details). The energy acquired by arctic plants during summer is often stored before winter and used for initiating growth the following spring (translocation; Jonasson & Chapin, 1985). We also tested for potential time lag effects on annual plant production by including environmental parameters, and plant production, observed the previous year. Due to missing climatic and plant biomass data, three years were excluded from the following analyses (1990: no plant production was

measured in 1989; 1994 and 1995: no precipitation data were available in 1994). A similar approach was used to examine variation in annual grazing intensity, but we tested for a 3 and 4-year time lag. Since most female geese start breeding at 3 or 4 years old (Reed & *al.*, 2003b), summer goose population size could potentially be influenced by a large influx of recruiting adults associated to favourable environmental parameters 3 years before. All statistical analyses were conducted using SAS software version 9.1 (SAS Institute, 2002-2003). For each analysis, all required assumptions were tested and found to be valid.

RESULTS

CLIMATIC CONDITIONS AND ANNUAL PLANT PRODUCTION

Plant production in polygon fens varied considerably over the 17 years of the study (3-fold fluctuation), from a low of 22 g/m² to a peak of 72 g/m² in 1994 and 2000, respectively (Figure 2.2). The most parsimonious model explaining annual variation in plant production includes summer thawing degree-days and total summer precipitations (Table 2.2) with plant production being lower in relatively cold and wet summers (Figure 2.2). Snow cover in spring could also influence plant production (second best model in Table 2.2) suggesting a strong impact of spring precipitations on plants. Total precipitations of current and previous year are included in a close competing model (third best model). Regional climatic variables are not covariates in the top 6 candidate models showing that climatic conditions on Bylot Island influence annual plant production to a larger extent than regional climatic oscillations (NAO).

CASCADING EFFECTS OF CLIMATE AND TROPHIC INTERACTIONS ON GRAZING INTENSITY

Summer plant biomass removed in polygon fens by geese varied from a relatively high average value (31 g/m²) to an undetectable level (0 g/m²; Figure 2.3). Based on the best supported

model, annual fluctuations in grazing pressure appeared mostly influenced by variation in the spring NAO index, the local mean daily temperature during early summer and lemming abundance (Table 2.3, Figure 2.3). According to this model, climatic parameters accounted for 50 % of the 61 % explained variance. The second most parsimonious model included a fourth variable, i.e. the mean temperature in mid-summer (Table 2.3). Lemming abundance was present in 3 of the top 4 models. The probability of including this covariate in the best model is high based on Akaike weight. Finally, all the top models show similar effect of spring NAO index on grazing intensity. To a lesser extent, the mean temperature in spring (which was present only in the fourth competing model) is an additional factor explaining the variance in grazing intensity. Because NAO index in spring and mean temperature in early and mid-summer are in the top 4 models, it appears that regional climatic oscillation better explains the variations in grazing intensity during spring while local parameters are more associated to grazing intensity during early or mid-summer. No covariate representing a 3 or 4-years delay (an autoregressive analysis suggest no cyclic pattern in plant biomass grazed) was retained suggesting no strong effects. Goose grazing pressure was highest in relatively warm spring/early summer and when lemming populations peaked (Figure 2.3).

Annual plant production was correlated with the estimated amount of biomass grazed by geese ($r = 0.65$, $n = 17$ $p = 0.02$) but not with the proportion of biomass grazed (plant biomass grazed/annual plant production; $r = 0.19$, $n = 17$ $p = 0.62$). Therefore, the best model explaining variations in absolute plant biomass grazed could include covariates affecting plant production either indirectly (via geese response) or directly (Table 2.4). We thus also modelled annual variations in the proportion of biomass grazed, as this metric may better illustrate genuine variation in goose grazing pressure experienced by plants. Up to 60 % of the plant biomass produced was

removed in some years (average $25 \% \pm 3$, $n = 17$ yrs). The best supported model included spring NAO, lemming abundance and early summer mean temperature (Table 2.4; Figure 2.4). Although these three variables were selected in previous analyses of absolute plant biomass grazed (Table 2.3), early summer mean temperature had lost almost half of its importance (see Figure 2.3 and 2.4). Also, all top candidate models retained the spring NAO and the lemming abundance as covariates (Table 2.4). No covariate associated to a 3-year delay was retained. Warmer spring temperatures (corresponding to a negative phase of the NAO index in spring) combined with warmer early summer and high lemming density likely led to a high proportion of plant biomass grazed by geese. Finally, we found evidence for an effect of goose spring harvest on the proportion of biomass grazed, a factor not selected in the model using absolute plant biomass (Table 2.4; Figure 2.4). The implementation of a spring harvest in southern Quebec apparently reduced by about 10% the proportion of plant biomass grazed on Bylot Island.

DISCUSSION

In our study, we quantified some key indirect effects affecting the main herbivore-plant relationship in a High-Arctic terrestrial ecosystem. Overall, climatic variations generated strong indirect effects in the tundra food web and turn to be the primary driving force influencing the herbivore-plant interaction. While plant production was best explained by two local scale climatic parameters, goose grazing pressure on wetlands was strongly influenced by cascading effects of both local summer temperature and a regional scale climatic phenomenon (NAO). Moreover, effects of lemming population cycles, via shared predators, also appeared to markedly affect the plant biomass consumed by geese. Finally, we found evidence that the implementation of a conservation measure on the main goose spring stopover sites (i.e., spring harvest) reduced the grazing intensity on the breeding grounds through carry-over effects (see below).

CLIMATIC EFFECTS ON NET ANNUAL PLANT PRODUCTION

Summer local temperature, measured by the sum of thawing degree days, can strongly affect the growing season length of tundra plants and consequently annual plant production. This may be especially true for the preferred plants of geese, *Eriophorum* spp., which initiate their growing activity late in spring (Gebauer & al., 1995; Wahren & al., 2005). These plants should benefit from a warmer summer especially if conditions remain favourable for growth until August. For instance, some experimental studies revealed that *Eriophorum* spp. show increase in biomass with warmer temperatures (Chapin & Shaver, 1996; Wahren & al., 2005). However, arctic plant responses to variations in summer temperature regime and growing season length are not well documented, could be species-specific, and are complicated by species interactions (e.g., response to increased shading due to a positive response of another plant; Chapin & al., 1995; Chapin & Shaver, 1996).

Polygon fen wetlands, which are characteristically located in lowland valleys on Bylot Island, often receive high snow deposition. This, combined to the snow accumulation on the surrounding hills, typically leads to high water runoff during spring snowmelt. High rainfall in July and August can also lead to flooding of polygons fens for several days at our study site (G. Gauthier, pers. obs). Large amount of precipitations combined with the relatively poor drainage of this habitat, can cause delays in the onset of plant growth and affect nitrogen availability (Aerts & al., 2006). Oxygen depletion in arctic tundra soil, due to soil flooding, can limit plant growth either directly through anoxia or indirectly through the effects on nutrient availability (Gebauer & al., 1995). These authors also revealed the vulnerability of two species of *Eriophorum* (found on our study area) to soil anoxia when nitrogen is limiting. On Bylot Island, nitrogen is the most limiting nutrient for the growth of graminoid plants and mosses of polygon fens and may also interfere with the absorption of nutrients by vascular plants (Pineau, 1999; Pouliot, 2006).

A reduction in plant production during relatively wet summers has also been reported in other arctic sites (Chapin & *al.*, 1995; Aerts & *al.*, 2006). Rainy summers are often associated with cool temperatures and cloudy conditions and may lead to a decline in light energy available to plant photosynthesis, reducing plant growth (Chapin & *al.*, 1995). In response to light attenuation, even if nutrients are abundant in the system, plant nutrient uptake can be limited by reduced photosynthesis (Chapin & Shaver, 1996). Although the role of light attenuation is difficult to evaluate, there is growing evidences suggesting that it may be more important than previously thought (Chapin & *al.*, 1995; Chapin & Shaver, 1996).

CLIMATIC CONDITIONS AND GOOSE GRAZING PRESSURE

The importance of the spring NAO index on the goose grazing impact suggests that this large-scale climatic phenomenon could be linked to the local climatic conditions (temperature) experienced by geese during the critical pre-laying and laying periods. It has been shown that spring climatic conditions on the breeding grounds, especially temperature and snow cover, are dominant factors affecting the reproductive effort, phenology and success of arctic nesting geese (Skinner & *al.*, 1998; Bêty & *al.*, 2003; Reed & *al.*, 2004; Madsen & *al.*, 2007). Since the NAO is highly correlated with these factors, it provides a good proxy of climate effect on goose reproductive output and summer population size. When the NAO index is negative, local spring conditions are favourable for goose reproduction, resulting in high density of geese on brood-rearing areas and hence a high grazing impact.

Mean temperature in early summer had a much stronger effect on the absolute amount of plant biomass than on its proportion. The absolute plant biomass grazed was correlated with the annual plant production, which was directly influenced by early summer mean temperature.

Therefore, the large effect of the mean temperature in early summer on the absolute plant biomass grazed likely reflects the combined indirect (via geese) and direct effects on plants. In contrast, the proportion of plant biomass grazed was not correlated with annual plant production and thus we are confident that the residual effect of mean temperature in early summer on grazing intensity was mediated through its effect on geese. Cold temperatures probably affect geese through increases in thermoregulatory costs of goslings and probability of death due to cold exposure (Ratté, 1998; Renaud, 1999). Cold summers are associated with lesser brood size and to smaller young/adult ratio (Dickey & *al.*, 2008). When early summer temperatures are higher than long-term average, the proportion of goslings surviving until fledging might be more important, and this may lead to an increase in the summer population and thus in grazing pressure.

CASCADING EFFECTS OF LEMMING ABUNDANCE

Lemmings, goose eggs and goslings share similar predators, mostly foxes, parasitic jaegers and gulls, and annual variations in the predation pressure on geese result from the behavioural and numerical responses of predators to rodent density (Bêty & *al.*, 2001; Bêty & *al.*, 2002; Gauthier & *al.*, 2004; Lecomte & *al.*, 2008b). Moreover, during lemming peaks, the nesting snowy owl population increases and geese benefit from nesting in association with them by providing relative protection against foxes (Nesting Associated Hypothesis; Bêty & *al.*, 2001; Gauthier & *al.*, 2004).

The indirect trophic interaction between lemmings and geese, mediated by shared predators, appeared strong enough to influence the grazing intensity experienced by tundra plants. In comparison to others sites where the herbivory from lemmings is apparently important, long-term experiments using both goose and lemmings-geese exclusion indicate that the direct impact of lemmings on vegetation is low on Bylot Island (Gauthier & *al.*, 2004). Our exclosures excluded

geese from control plots but not lemmings, and we thus focused exclusively on the impacts of geese on vegetation. We therefore conclude that the indirect effects of lemming abundance on goose productivity could be the main path linking small rodents and plants on Bylot Island.

Contrary to some arctic nesting birds that show cycles in their breeding productivity in association with variations in lemming abundance (e.g. waders and brent geese *Branta b. bernicla*; Summers & al., 1998), greater snow goose productivity appears not to be cyclic (Morrissette, 2008). This is likely due to the strong independent effects of climatic conditions on the breeding output that can conceal cyclic patterns caused by predation pressure (Morrissette, 2008). Thus, it is not surprising that there was apparently no cycles in our goose grazing pressure estimates.

CARRY-OVER EFFECTS OF SPRING HARVEST

The spring harvest occurring on the southern staging areas indirectly influenced grazing pressure on Bylot Island through a chain of proximal causes. The spring harvest, by increasing flocks disturbance, negatively affect goose body condition on the staging areas and also at arrival on breeding grounds (Féret & al., 2003; Béchet & al., 2004). This low pre-breeding body condition is likely the primary factor responsible for a reduced reproductive effort (reduced breeding propensity and clutch size; Mainguy & al., 2002; Bêty & al., 2003; Reed & al., 2004). The direct consequence is a reduction in the size of the local summer population (i.e., density of families) and therefore, a reduction in grazing pressure.

The spring harvest also affects mortality, but we did not detect an effect of the spring population size on the proportion (or absolute) plant biomass grazed; likely, the main influence of spring harvest is via a lowered bird pre-breeding body condition. As primary production on Bylot Island has increased over the study period (Cadieux & al., 2007), there may be a confounding

effect with the spring harvest that took place during the latter part of our study. Spring harvest was not related to variations in absolute plant biomass grazed, which was influenced by plant production. However, the proportion of plant biomass grazed, which was not related to plant production, was significantly affected by spring harvest. We thus conclude that this association is not spurious.

CONCLUSION

Most studies dealing with the effects of climatic parameters are limited to report correlation analyses instead of testing causal links. As we cannot manipulate large-scale factors such as NAO or lemming cycles, how much these factors can affect grazing pressure remains tentative. Nevertheless, our study identified the most realistic hypotheses linking previously identified or suspected key mechanisms affecting the tundra ecosystem dynamic. We simultaneously quantified how large or small scales climatic conditions and indirect trophic interactions affect the grazing pressure exerted by a key herbivore on tundra plants. We identified some key climatic parameters influencing, directly and indirectly, herbivore-plant interaction in the high-arctic tundra. Indirect interactions between prey species, mediated by shared predators, apparently led to cascading effects on plants. Nevertheless, the climate appeared to be the main driving force leading to variation in grazing intensity. Integrating biological interactions within and between trophic levels will likely lead to a better understanding of ecological responses to climatic variations.

ACKNOWLEDGMENTS

Funding for this study was provided by grants from the Natural Sciences and Engineering Council of Canada (NSERC), the Fonds Québécois pour la Recherche sur la Nature et

Technologies (FQRNT, Ministère de l'Éducation du Québec), the Arctic Goose Joint Venture (Canadian Wildlife Service), Ducks Unlimited (Canada), the Department of Indian and Northern Affairs Canada (Northern Scientific Training Program), Northern Ecosystem Initiatives (Environment Canada) and the Network of Centres of Excellence of Canada Arctic-Net. Logistic support was generously provided by the Polar Continental Shelf Project (PCSP, Natural Resources Canada). Financial supports were provided by FQRNT, NSERC and Fondation de l'Université du Québec à Rimouski to M Graham-Sauvé. We thank the large number of people who participated in the field work from 1990 to 2006, A Caron for statistical assistance, M Fast for English review, G Mabille, M-H St-Laurent and our colleagues of the Canada Research Chair in Conservation of Northern Ecosystems for their valuable comments on the manuscript. We also thank Parks Canada and the Hunters and Trappers Association of Pond Inlet, for assistance and support.

LITTERATURE CITED

- AERTS, R., J. H. C. CORNELISSEN & E. DORREPAAL, 2006. Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events, *Plant Ecology* **182**(1-2), 65-77.
- ANGERBJORN, A., M. TANNERFELDT & S. ERLINGE, 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings, *Journal Of Animal Ecology* **68**(1), 34-49.
- BARNSTON, A. G. & R. E. LIVEZEY, 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation pattern, *Montly Weather Review* **115**, 1083-1126.
- BEAULIEU, J., G. GAUTHIER & L. ROCHEFORT, 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment, *Journal Of Ecology* **84**(6), 905-914.
- BECHET, A., A. REED, N. PLANTE, J. F. GIROUX & G. GAUTHIER, 2004. Estimating the size of the greater snow goose population, *Journal Of Wildlife Management* **68**(3), 639-649.
- BÊTY, J., G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size, *American Naturalist* **162**(1), 110-121.
- BÊTY, J., G. GAUTHIER, J. F. GIROUX & E. KORPIMAKI, 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators, *Oikos* **93**(3), 388-400.
- BÊTY, J., G. GAUTHIER, E. KORPIMAKI & J. F. GIROUX, 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese, *Journal of Animal Ecology* **71**(1), 88-98.
- BLOMQVIST, S., N. HOLMGREN, S. AKESSON, A. HEDENSTROM & J. PETTERSSON, 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden, *Oecologia* **133**(2), 146-158.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON, 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach., 2nd edition., Springer-Verlag, New York, USA, 488 pp.
- CHAPIN, F. S. & G. R. SHAVER, 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climate change, *Ecology* **77**(3), 822-840.
- CHAPIN, F. S., G. R. SHAVER, A. E. GIBLIN, K. J. NADELHOFFER & J. A. LAUNDRE, 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate, *Ecology* **76**(3), 694-711.
- CHOINIÈRE, L. & G. GAUTHIER, 1995. Energetics of Reproduction in Female and Male Greater Snow Geese, *Oecologia* **103**(3), 379-389.
- DICKEY, M.-H., 2006. Effet des facteurs climatiques sur la phénologie et le succès reproducteur de la Grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) à l'île Bylot, Nunavut, Mémoire de maîtrise. thesis, Université Laval, 105 pages.
- DURANT, J. M., T. ANKER-NILSSEN & N. C. STENSETH, 2003. Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**(1523), 1461-1466.
- FÉRET, M., G. GAUTHIER, A. BÉCHET, J.-F. GIROUX & K. HOBSON, 2003. Effect of a spring hunt on nutrient storage by greater snow geese in southern Québec, *Journal of Wildlife Management* **67**, 796-807.
- GAUTHIER, G., J. BÊTY, J. F. GIROUX & L. ROCHEFORT, 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony, *Integrative and Comparative Biology* **44**(2), 119-129.

- GAUTHIER, G., J. BÊTY & K. A. HOBSON, 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model, *Ecology* **84**(12), 3250-3264.
- GAUTHIER, G., R. J. HUGHES, A. REED, J. BEAULIEU & L. ROCHEFORT, 1995. Effect Of Grazing By Greater Snow Geese On The Production Of Graminoids At An Arctic Site (Bylot Island, Nwt, Canada), *Journal Of Ecology* **83**(4), 653-664.
- GAUTHIER, G., L. ROCHEFORT & A. REED, 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot island, *Geoscience Canada* **23**(4), 253-259.
- GAUTHIER, G. & J. TARDIF, 1991. Female Feeding and Male Vigilance During Nesting in Greater Snow Geese, *Condor* **93**(3), 701-711.
- GEBAUER, R. L. E., J. F. REYNOLDS & J. D. TENHUNEN, 1995. Growth And Allocation Of The Arctic Sedges *Eriophorum-Angustifolium* And *Eriophorum-Vaginatum* - Effects Of Variable Soil Oxygen And Nutrient Availability, *Oecologia* **104**(3), 330-339.
- GILG, O., I. HANSKI & B. SITTLER, 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community, *Science* **302**(5646), 866-868.
- GRUYER, N., 2007. Étude comparative de la démographie de deux espèces de lemmings (*Lemmus sibericus* et *Dicrostonyx groenlandicus*), à l'Île Bylot, Nunavut, Canada. Mémoire de maîtrise, Département de Biologie, Faculté de sciences et génie, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada.
- HALLETT, T. B., T. COULSON, J. G. PILKINGTON, T. H. CLUTTON-BROCK, J. M. PEMBERTON & B. T. GRENFELL, 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather, *Nature* **430**(6995), 71-75.
- HILLEBRAND, H., D. S. GRUNER, E. T. BORER, M. E. S. BRACKEN, E. E. CLELAND, J. J. ELSER, W. S. HARPOLE, J. T. NGAI, E. W. SEABLOOM, J. B. SHURIN & J. E. SMITH, 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(26), 10904-10909.
- HONGZHI, A. & G. LAN, 1989. Fast stepwise procedures of selection of variables by using AIC and BIC criteria *Acta Mathematicae Applicatae Sinica* **5**(1), 60-67.
- HUGHES, E. J. & R. J. BROOKS, 2006. The good mother: Does nest-site selection constitute parental investment in turtles?, *Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **84**(11), 1545-1554.
- HURRELL, J. W., 1995. Decadal Trends In The North-Atlantic Oscillation - Regional Temperatures And Precipitation, *Science* **269**(5224), 676-679.
- IMS, R. A. & E. FUGLEI, 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change, *Bioscience* **55**(4), 311-322.
- JONASSON, S. & F. S. CHAPIN, 1985. Significance of sequential leaf development for nutrient balance of the cotton sedge *Eriophorum vaginatum* L., *Oecologia* **67**, 511-518.
- KLANDERUD, K., 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community, *Journal Of Ecology* **93**(1), 127-137.
- LE ROUX, P. C., M. A. MCGEOCH, M. J. NYAKATYA & S. L. CHOWN, 2005. Effects of a short-term climate change experiment on a sub-Antarctic keystone plant species, *Global Change Biology* **11**(10), 1628-1639.
- LECOMTE, N., V. CAREAU, G. GAUTHIER & J.-F. GIROUX, Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment, *Journal of Applied Ecology*, in press.

- LECOMTE, N., G. GAUTHIER & J.-F. GIROUX, 2007. Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: the influence of habitat and nesting success in greater snow geese, *Oecologia*, in press.
- MADSEN, J., M. TAMSTORF, M. KLAASSEN, N. EIDE, C. GLAHDER, F. RIGET, H. NVEGAARD & F. COTTAAR, 2007. Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in high-Arctic pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*, *Polar Biology* **30**(11), 1363-1372.
- MAINGUY, J., J. BÉTY, G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2002. Are body condition and reproductive effort of laying Greater Snow Geese affected by the spring hunt?, *Condor* **104**(1), 156-161.
- MAINGUY, J., G. GAUTHIER, J. F. GIROUX & I. DUCLOS, 2006. Habitat use and behaviour of Greater Snow Geese during movements from nesting to brood-rearing areas, *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **84**(8), 1096-1103.
- MASSE, H., L. ROCHEFORT & G. GAUTHIER, 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese, *Journal of Wildlife Management* **65**(2), 271-281.
- MENU, S., G. GAUTHIER & A. REED, 2002. Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations, *Journal of Applied Ecology* **39**(1), 91-102.
- OKSANEN, L., S. D. FRETTEWELL, J. ARRUDA & P. NIEMELA, 1981. Exploitation Ecosystems in Gradients of Primary Productivity, *Am. Nat.* **118**(2), 240-261.
- OKSANEN, L. & T. OKSANEN, 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems, *American Naturalist* **155**(6), 703-723.
- POST, E., R. O. PETERSON, N. C. STENSETH & B. E. MCLAREN, 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate, *Nature* **401**(6756), 905-907.
- POULIOT, R., L. ROCHEFORT, C. PINEAU & G. GAUTHIER, 2006. Nutrient dynamics in arctic wetlands: moss layer constrains the fertilizing effects of Greater snow geese in polygon fens on Bylot Island, Nunavut. thesis, Université Laval.
- RATTÉ, J., 1998. Thermorégulation et croissance chez les oisons de la Grande Oie des neiges, *Anser caerulescens atlantica*. Mémoire de maîtrise, Département de Biologie, Faculté de sciences et génie, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada.
- REED, A., J.-F. GIROUX & G. GAUTHIER, 1998. Population size, productivity, harvest and distribution. Pages 5-31 in: B. D. J. BATT. ed. The Greater Snow Goose: report of the Arctic Goose Habitat Working Group, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., USA, and Canadian Wildlife Service, Ottawa, Ontario, Canada.
- REED, E. T., J. BÉTY, J. MAINGUY, G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2003a. Molt migration in relation to breeding success in greater snow geese, *Arctic* **56**(1), 76-81.
- REED, E. T., G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2004. Effects of spring conditions on breeding propensity of Greater Snow Goose females, *Animal Biodiversity and Conservation* **27**(1), 35-46.
- REED, E. T., G. GAUTHIER & R. PRADEL, 2005. Effects of neck bands on reproduction and survival of female greater snow geese, *Journal of Wildlife Management* **69**(1), 91-100.
- REED, E. T., G. GAUTHIER, R. PRADEL & J. D. LEBRETON, 2003b. Age and environmental conditions affect recruitment in greater snow geese, *Ecology* **84**(1), 219-230.
- RENAUD, M., 1999. Coûts énergétiques de la thermorégulation chez les jeunes de la grande oie des neiges en milieu naturel. Mémoire de maîtrise, Département de Biologie, Faculté de sciences et génie, Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada.
- ROOT, T. L. & S. H. SCHNEIDER, 1995. Ecology and Climate - Research Strategies and Implications, *Science* **269**(5222), 334-341.

- SAS Institute 2002-2003. SAS/STAT User's Guide. Version 9.1 – SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA.
- SKINNER, W. R., R. L. JEFFERIES, T. J. CARLETON, R. F. ROCKWELL & K. F. ABRAHAM, 1998. Prediction of reproductive success and failure in lesser snow geese based on early season climatic variables, *Global Change Biology* **4**(1), 3-16.
- STENSETH, N. C. & A. MYSTERUD, 2005. Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology, *Journal of Animal Ecology* **74**(6), 1195-1198.
- STENSETH, N. C., A. MYSTERUD, G. OTTERSEN, J. W. HURRELL, K. S. CHAN & M. LIMA, 2002. Ecological effects of climate fluctuations, *Science* **297**(5585), 1292-1296.
- SUMMERS, R. W., L. G. UNDERHILL & E. E. SYROECHKOVSKI, 1998. The breeding productivity of dark-bellied brent geese and curlew sandpipers in relation to changes in the numbers of arctic foxes and lemmings on the Taimyr Peninsula, Siberia *Ecography* **21**(6), 573-580.
- WAHREN, C. H. A., M. D. WALKER & M. S. BRET-HARTE, 2005. Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment, *Global Change Biology* **11**(4), 537-552.

TABLES AND FIGURES

TABLE 2. 1 Periods of the greater snow goose breeding cycle and covariates included in statistical models used to investigate annual variations in annual plant production and goose grazing intensity. A covariate label followed by a number (_1, _3 or _4) refers to a time lag covariate from the preceding year (_1) or three and four years ago (_3, _4; not shown in table)

Periods of breeding stage (date)	Covariates (label)	Method of calculation
<i>Spring</i> (20 May to 20 June) Arrival and egg-laying	NAO index (NAO _{spring})	Annual mean of daily values in spring
	Mean temperatures (T _{mean_spring})	Annual mean of daily mean in spring
	Snow cover (Cover)	Annual value on 5 June
<i>Early summer</i> (21 June to 15 July) Incubation and hatching	NAO index (NAO _{e_sum})	Annual mean of daily values in early summer
	Mean temperatures (T _{mean_e_sum})	Annual mean of daily mean in early summer
<i>Mid-summer</i> (16 July to 15 August) Brood-rearing	NAO index (NAO _{m_sum})	Annual mean of daily values in mid-summer
	Mean temperatures (T _{mean_m_sum})	Annual mean of daily mean in mid-summer
<i>All summer</i> (20 May to 15 August)	Summer NAO index	Annual mean of daily values for all summer
	Total precipitations (TOT _{prec})	Sum of daily values for all summer
	TDD ¹ for all summer (TDD _{summer})	Sum of daily mean for summer
	Spring goose population size (Pop)	From Béchet <i>et al</i> , 2004
	Spring harvest (Hunt)	Years with or without spring harvest
	Index of lemming abundance	From Gruyer, 2007

¹Thawing degree-days

TABLE 2. 2 Top 6 candidate models of annual variations in plant production based on AICc (n = 14 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	ΔAIC_{ci}	w_i	R^2
1	+ TDDsummer – TOTprec	108.3	0	0.35	70
2	+ TDDsummer – TOTprec + Cover	109.3	1.0	0.21	68
3	– TOTprec – TOTprec_1	109.6	1.3	0.18	56
4	– TOTprec	110.0	1.7	0.15	41
5	– TOTprec + Cover	111.9	3.6	0.06	42
6	+ TDDsummer – TOTprec + TDDsummer_1	112.3	4.1	0.05	63
	Null	124.2	13.5	0	----

Note: $\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_c$; w_i = Akaike weight for model i

TABLE 2. 3 Top 4 candidate models of annual variations in plant biomass grazed by geese based on AICc (n=16 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	ΔAIC_{ci}	w_i	R^2
1.	- NAOspring + Lem + Tmean_e_sum	89.9	0	0.35	61
2.	- NAOspring + Lem + Tmean_e_sum + Tmean_m_sum	98.0	0.1	0.32	63
3.	- NAOspring + Tmean_e_sum	94.9	1.9	0.13	53
4.	+ Lem + Tmean_spring + Tmean_e_sum	93.6	3.7	0.05	55
	Null	114.3	18.1	0	----

Note: $\Delta_i = AIC_{ci} - AIC_c$; w_i = Akaike weight for model i

TABLE 2. 4 Top 4 candidate models of annual variations in the proportion of plant biomass grazed by geese based on AICc (n = 16 years). See Table 1 for a description of covariates. Models are listed in decreasing order of parsimony and R^2 are provided. The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	Δ_i	w_i	R^2
1.	- NAOspring + Lem + Tmean_e_sum + Hunt	96.8	0	0.60	65
2.	- NAOspring + Lem + Tmean_e_sum + Tmean_m_sum	100.1	3.3	0.12	62
3.	- NAOspring + Lem + Tmean_e_sum	104.6	4.2	0.07	62
4.	- NAOspring + Lem + Hunt	104.9	4.4	0.06	61
5.	Null	130.7	22.3	0	----

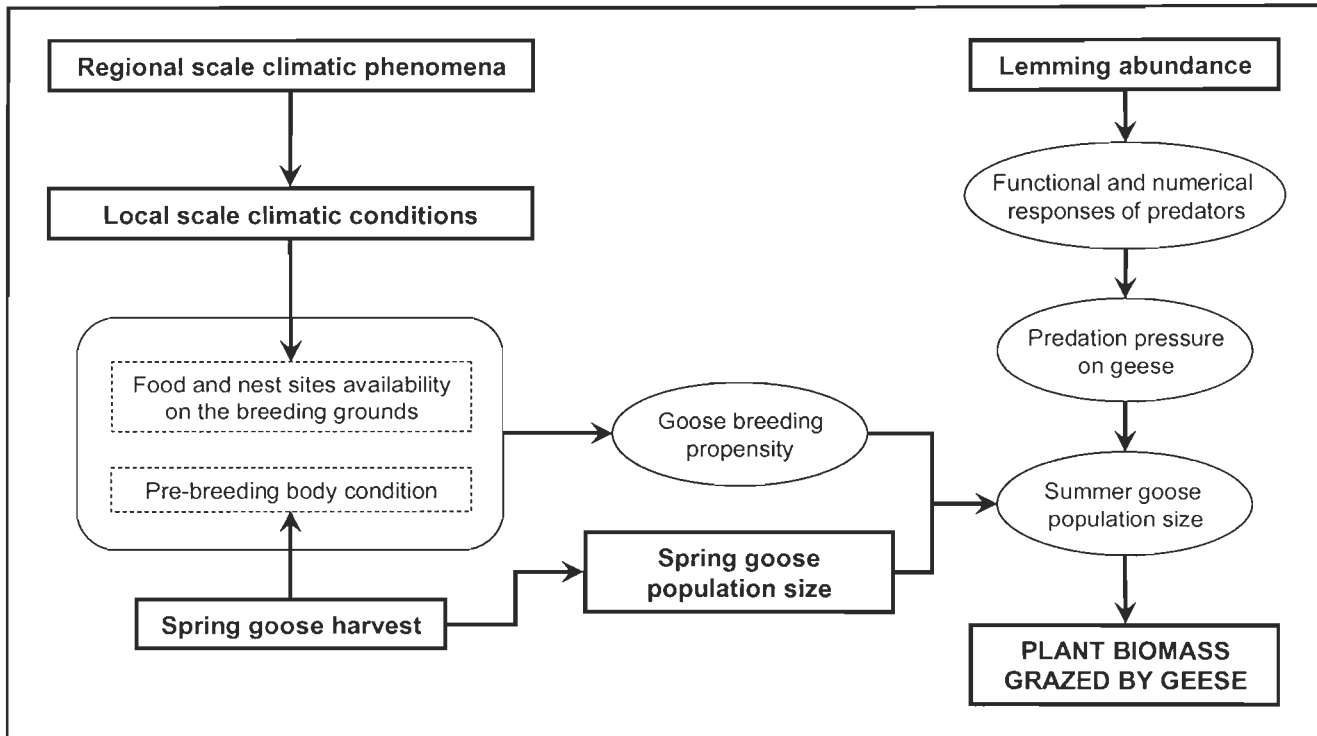
Note: $\Delta_i = AIC_{c,i} - AIC_c$; w_i = Akaike weight for model i

FIGURE 2. 1 Diagram showing the most important known mechanisms potentially linking climatic factors and indirect trophic interactions to annual grazing pressure exerted by greater snow geese on Bylot Island (see explanations in methods). Bold line boxes are associated to variables analyzed in this study. Summer goose population size is defined as the total number of birds grazing during the brood-rearing period (i.e. predominantly successful nesting adults and goslings)

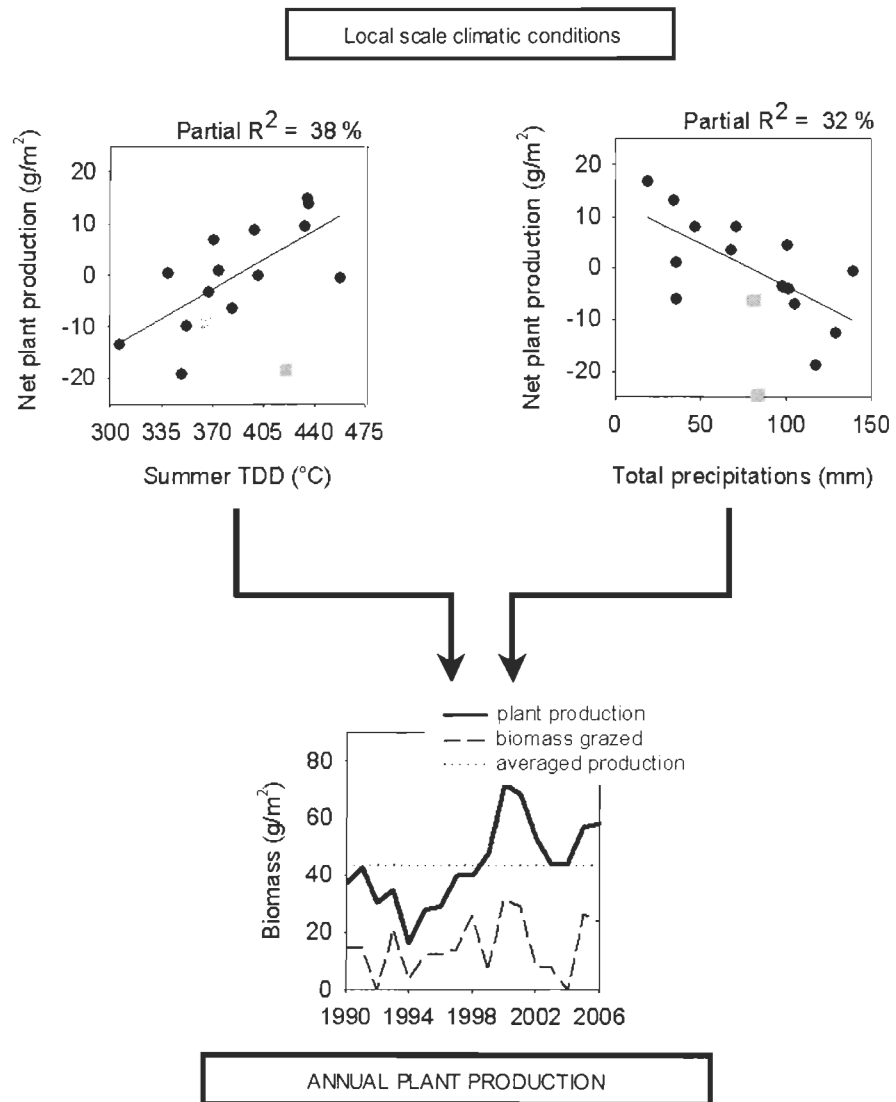
FIGURE 2. 1 Relationship between residual annual plant production on Bylot Island with summer thawing degree-days (TDD) and total summer precipitations (TOTprec). Circles represent data used to build the regression model and squares are data points excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Plant production = $-2.7 \pm 21.8 + 0.16 \pm 0.05$ (TDDsummer) $- 0.17 \pm 0.05$ (TOTprec)

FIGURE 2. 3 Relationship between residual absolute plant biomass grazed by geese on Bylot Island with the North Atlantic Oscillation (spring NAO), early summer temperatures (Tmean_e_sum) and lemming abundance (Lem). Circles represent data used to build the regression model and the square is one data point excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Absolute plant biomass grazed = $-28.5 \pm 14.5 + 7.6 \pm 2.7$ (Tmean_e_sum °C) $- 6.7 \pm 3.4$ (NAOspring) $+ 2.3 \pm 1.4$ (Lem)

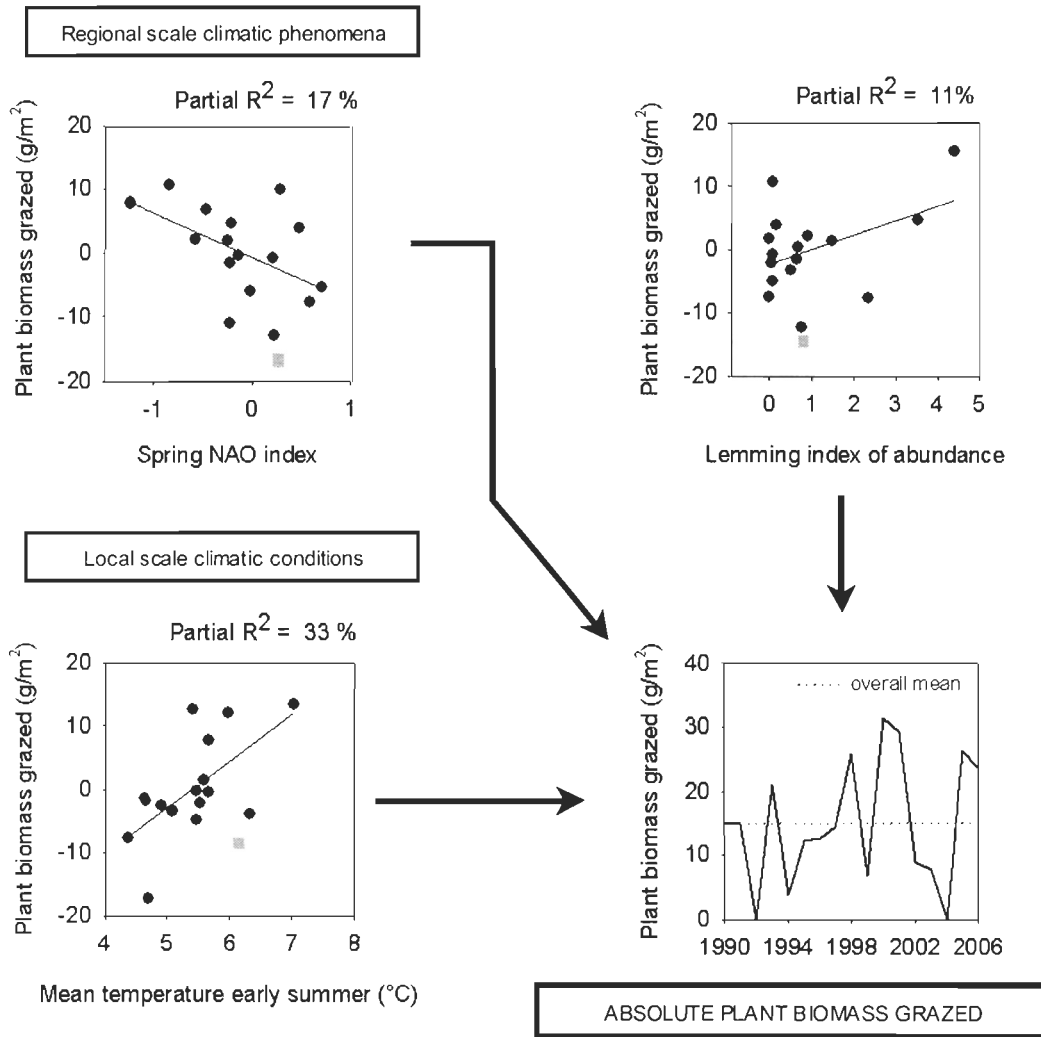
FIGURE 2. 4 Relationship between the proportion of plant biomass grazed by geese (residual values) with the North Atlantic Oscillation (spring NAO), lemming abundance (Lem), early summer temperatures (Tmean_e_sum) and spring harvest. Circles represent data used to build the regression model and the square is one data point excluded because of missing values for some covariates. Predictive equation including parameter estimates \pm SE: Proportion of plant biomass grazed = $-24.6 \pm 26.1 - 12.2 \pm 6.3$ (NAOspring) $+ 4.5 \pm 2.5$ (Lem) $+ 9.2 \pm 5.1$ (Tmean_e_sum) $+ 10.3 \pm 6.8$ (when Hunt=0)

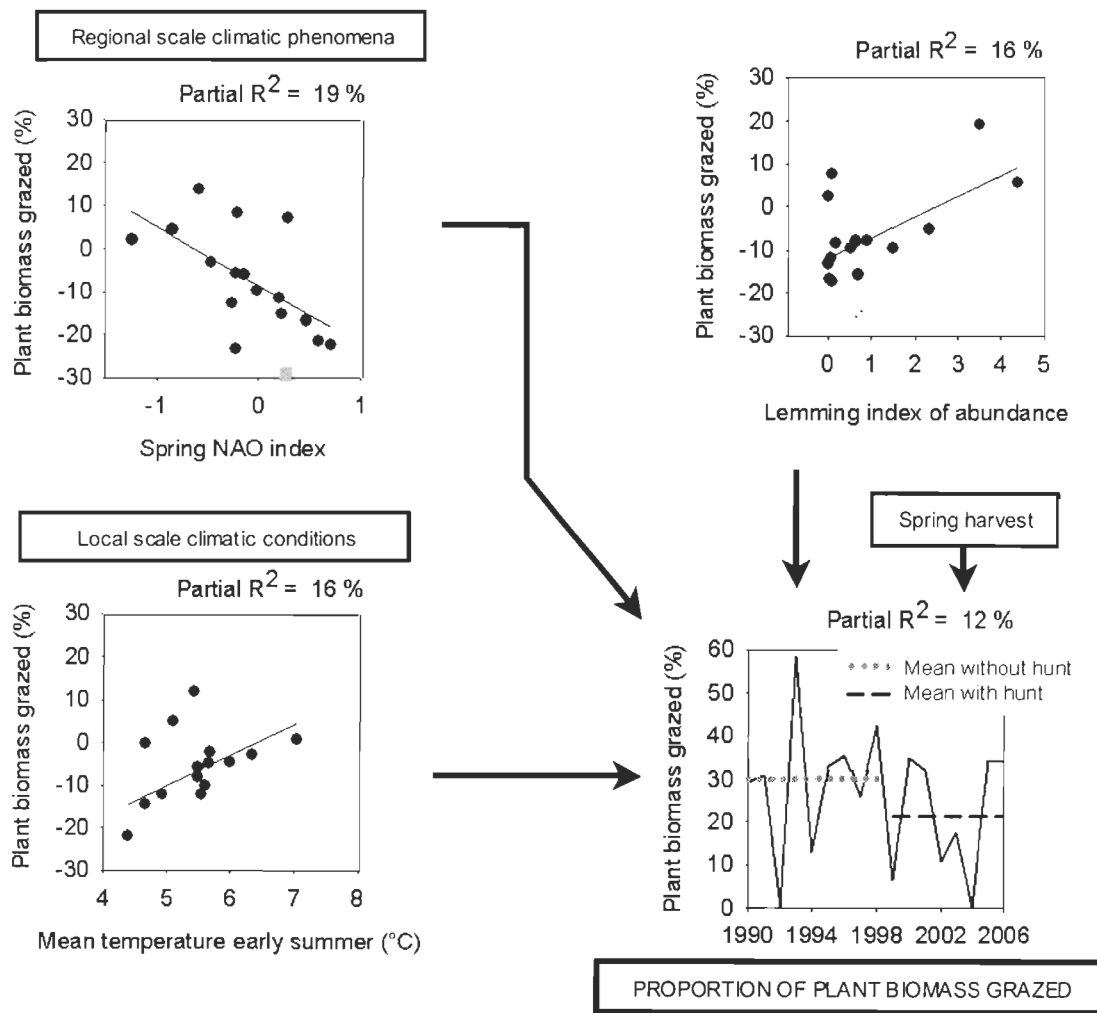


Graham-Sauvé *et al.* Figure 2.1.



Graham-Sauvé *et al.* Figure 2.2

Graham-Sauvé *et al.* Figure 2.3

Graham-Sauvé *et al.* Figure 2.4

APPENDICES

APPENDIX 1: Relationships between climatic variables measured on Bylot Island and Pond Inlet from 1994 to 2006

Weather data from 1990 to 1993 were missing at our study site and we used in our analyses records from Environment Canada in Pond Inlet, 60-km from the study area. Both datasets were correlated during the different periods of the goose breeding cycle from 1994 to 2006. We used linear regression analyses (procedure GLM, SAS) to extrapolate climatic conditions on Bylot Island from 1990 to 1993 by using those recorded in Pond Inlet. Based on these results, maximum daily temperatures during all summer (mean $R^2=0.24$) and minimum daily temperatures only in early and mid-summer (mean $R^2=0.28$) were excluded from our analyses because of the relatively poor relationship between data from Bylot Island and Pond Inlet. Minimum daily temperatures in spring ($R^2=0.80$) were included in model selection but not retained.

Table A.1 Relationships between climatic variables measured on Bylot Island (Y) and Pond Inlet (X) from 1994 to 2006 following the three periods of the greater snow goose breeding cycle.

Variable	Period	Equation	N	R ²	F	P
Mean daily temperature	Spring	Y=0.80 (X) + 0.24	322	0.84	1634.2	< 0.001
	Early summer	Y=0.74 (X) + 0.93	260	0.64	453.9	< 0.001
	Mid-summer	Y=0.50 (X) + 2.71	315	0.40	197.9	< 0.001
Minimum daily temperature	Spring	Y=1.02 (X) + 0.23	226	0.80	866.7	< 0.001
	Early summer	Y=0.49 (X) + 1.61	185	0.37	107.3	< 0.001
	Mid-summer	Y=0.36 (X) + 2.06	215	0.18	47.4	< 0.001
Maximum daily temperature	Spring	Y=0.35 (X) + 3.16	256	0.17	50.4	< 0.001
	Early summer	Y=0.67 (X) + 1.91	206	0.45	168.6	< 0.001
	Mid-summer	Y=0.33 (X) + 5.46	237	0.11	29.8	< 0.001
Total precipitations	All summer	Y=0.60 (X) + 45.44	1001	0.50	362.8	0.02

APPENDIX 2: Regression models explaining the annual variations in plant production on Bylot Island

Covariates measured once during summer (not periodically) were firstly preferred to build candidate model for annual plant production. Due to restricted sample size, we limited the number of these covariates by performing multiple regressions with stepwise selection. We therefore pre-selected the best variables explaining annual plant production based on R^2 value (significance levels to enter in the model $p=0.20$). TDDsummer, TDDsummer_1, TOTprec, TOTprec_1 and Cover were retained and used to built candidate regression models. We present the 12 best candidate models.

Table A.2. Top 12 candidate regression models based on AICc explaining the annual variations in plant production on Bylot Island. Models are listed in decreasing order of parsimony (n=14 years). The value “1” after the covariate indicates a one year time lag. The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	ΔAIC_{ci}
1	+ TDDsummer – TOTprec	108.3	0
2	+ TDDsummer – TOTprec + Cover	109.3	1.0
3	– TOTprec – TOTprec_1 + TDDsummer – TOTprec – TOTprec_1 ¹	109.6	1.3
4	– TOTprec	110.0	1.7
5	– TOTprec + Cover	111.9	3.6
6	+ TDDsummer – TOTprec + TDDsummer_1	112.3	4.1
7	– NAOsummer	116.4	5.4
8	+ TDDsummer + Cover	122.4	14.1
9	+ TDDsummer	125.2	16.8
10	– TOTprec_1	125.3	17.0
11	+ TDDsummer_1	127.2	18.8
12	+ TDDsummer + TDDsummer_1	128.0	19.7
	Null	124.2	13.5

¹ Due to their equal likelihood, we selected the model composed with the fewest number of covariates.

APPENDIX 3: Regression models explaining the plant biomass grazed by geese on Bylot Island

When available, covariates measured at different period of the summer were used to build candidate models for plant biomass grazed by geese. Due to restricted sample size, we limited the number of these covariates by performing multiple regressions with stepwise selection. We therefore pre-selected the best variables explaining absolute and proportion of plant biomass grazed based on R^2 value (significance levels to enter in the model $p=0,20$). NAOspring, Tmean_spring, Snow cover, Tmean_e_sum, NAO_m_sum, Tmean_m_sum, TOTprec, Pop, Hunt and Lem (see Table 1) were retained and used to built candidate regression models. We present the correlations between these covariables (Table A.3). We avoided putting them simultaneously in the same model. We present the 16 best candidate models for both metrics.

Table A.3. List of pre-selected variables that were highly correlated (i.e. Pearson correlation higher than 0.5 are).

	Tmean_spring	Snow cover
NAO_spring	>0.6	>0.7
NAO_m_sum	>0.5	

Table A.4. Top 16 candidate regression models explaining the annual variations in plant biomass grazed by geese on Bylot Island, Nunavut. Models are listed in decreasing order of parsimony (n=16 years). The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	ΔAIC_{ci}
1	NAOspring Lem Tmean_e_sum	89.9	0
2	NAOspring Lem Tmean_e_sum Tmean_m_sum	86.4	0.2
3	NAOspring Tmean_e_sum	94.9	1.9
4	Tmean_e_sum Lem	93.6	3.7
5	NAOspring Lem Hunt	93.6	3.7
6	NAOspring Tmean_e_sum TOTprec	93.7	3.8
7	NAOspring Lem Tmean_m_sum	96.7	6.8
8	NAOspring Lem	100.1	7.1
9	NAOspring Cover Tmean_e_sum	97.2	7.3
10	Lem Hunt	102.2	9.2
11	Lem Tmean_spring	103.0	10.0
12	NAOspring	106.7	11.1
	Null	114.8	16.4

Table A.5. Top 16 candidate regression models explaining the annual variations in proportion of plant biomass grazed by geese on Bylot Island, Nunavut. Models are listed in decreasing order of parsimony (n=16 years). The sign of the effect is showed (+/-).

No	Model covariates	Log likelihood	ΔAIC_{ci}
1	NAOspring Lem Tmean_e_sum Hunt	96.8	0
2	NAOspring Lem Tmean_e_sum Tmean_m_sum	100.1	3.3
3	NAOspring Lem Tmean_e_sum	104.6	4.2
4	NAOspring Lem Hunt	104.9	4.4
5	Lem Tmean_spring Tmean_e_sum	105.3	4.8
6	NAOspring Lem Tmean_m_sum	107.0	6.6
7	NAOspring Cover Tmean_e_sum	107.0	6.6
8	NAOspring Lem	111.3	7.8
9	Lem Tmean_spring	111.6	8.1
10	NAOspring Tmean_e_sum	112.5	9.0
11	Tmean_spring Tmean_e_sum Tmean_m_sum	110.0	9.6
12	Lem Hunt	114.4	10.9
	Null	130.7	22.3

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONTRIBUTIONS

Avant d'examiner les facteurs ayant un impact indirect sur les plantes par le biais du broutement des oies, nous avons évalué quels étaient les facteurs climatiques influençant directement la croissance des plantes. Il s'avère que les plantes arctiques sont majoritairement régies par la somme des degrés-jours de fonte, qui donne simultanément un indice de la longueur de la saison de croissance et des températures estivales. Le régime de précipitations totales au cours de l'été est également un facteur d'importance déterminant la croissance estivale des plantes arctiques. En accord avec d'autres études sur la toundra arctique (Chapin & *al.*, 1995; Gebauer & *al.*, 1995; Chapin & Shaver, 1996; Wahren & *al.*, 2005; Aerts & *al.*, 2006), nous suggérons qu'un été chaud et long (i.e. longue et chaude saison de croissance) couplé à des précipitations modérées réduisent le risque d'anoxie et de carence en nutriments et favorisent la croissance végétale durant l'été arctique. Des données sur la disponibilité en énergie lumineuse en lien avec le climat (couvert nuageux, par exemple) devraient être intégrées dans les études subséquentes sur la végétation arctique, car la lumière influence grandement la photosynthèse des plantes (Chapin & *al.*, 1995; Chapin & Shaver, 1996; Shaver & *al.*, 1998; Jonasson & *al.*, 1999). Par ailleurs, nous avons voulu tester le pouvoir prédictif du modèle expliquant la production primaire, mais nous n'avons pu le faire étant donné qu'il semble y avoir eu un problème avec la station

météorologique en ce qui concerne les précipitations à Pond Inlet durant l'été 2007 (i.e. toutes les valeurs sont nulles).

Dans cette étude, nous avons identifié et quantifié simultanément les effets de phénomènes climatiques à grande échelle (indice de l'Oscillation Nord-Atlantique) et à petite échelle (ex.: température locale), mais aussi l'impact d'interactions trophiques indirectes (via les prédateurs) sur la pression de broutement exercée par un herbivore clé de la tundra arctique. Nos résultats suggèrent que les conditions printanières favorables aux oies associées aux faibles indices de l'ONA (correspondant entre autres à températures plus élevées), de même que des températures plus chaudes durant l'incubation (probablement via des effets en premier lieu sur la production primaire et dans une moindre mesure sur la survie des jeunes), résultent en une forte pression de broutement. De plus, lors des années de forte abondance de lemmings, la diminution de la pression de prédation permet une meilleure survie des œufs et des oisons se traduisant ultimement par un fort broutement. Instaurée en raison de la densité élevée de la population d'oies, la chasse printanière de conservation a permis, indirectement, une réduction de la proportion de la biomasse broutée, vraisemblablement via son effet négatif sur la condition pré-reproductrice des femelles oies. Globalement, les facteurs climatiques printaniers fixeraient le potentiel reproductif maximum de l'oie des neiges (régulation de population par les facteurs abiotiques) et la pression de broutement, alors que la prédation et les conditions météorologiques au début de l'été influenceraient la part de ce potentiel reproductif qui survivra et contribuera au broutement. Nous avons utilisé les données de l'année 2007, devenues disponibles en cours de la rédaction du mémoire pour vérifier le pouvoir prédictif

des modèles présentés. Ces modèles prédisent des valeurs de pression de broutement semblables à celles observées sur le terrain à l'été 2007 (biomasse broutée: valeur prédite $17,2 \pm 4,5 \text{ g/m}^2$ vs valeur réelle $15,6 \pm 3,8 \text{ g/m}^2$; proportion de biomasse broutée: valeur prédite $37,6 \pm 7,6 \%$ vs valeur réelle $28,2 \pm 6,2\%$). Considérant que les valeurs de broutement observées de 1990 à 2006 s'étendent de 0 à 32 g/m^2 (soit 0 à 60 % de la proportion de biomasse broutée), il semble que les valeurs obtenues sont réalistes et par conséquent valident nos modèles en présence de conditions moyennes. L'avenir nous dira si leur pouvoir prédictif est approprié dans des situations plus extrêmes.

En ce qui concerne les conditions printanières, il semble que le climat régional, traduit ici par l'indice de l'ONA, est plus représentatif des effets climatiques rencontrés par les oies, probablement parce qu'il englobe plus de composantes que les paramètres mesurés au niveau local. Notre indice de l'ONA printanier reflète les conditions climatiques qui en quelque sorte façonnent l'environnement reproductif des oies lors de leur arrivée dans l'Arctique. Ces conditions printanières, qui influencent entre autres l'initiation du cycle reproducteur principalement par le biais de l'accès aux ressources alimentaires (Dickey & *al.*, 2008), semblent cruciales pour la productivité estivale des oies et donc pour l'importance du broutement subséquent sur la végétation. Grâce à cette étude, nous avons mis en évidence la contribution importante d'un phénomène climatique à grande échelle comme l'ONA pour expliquer des variations interannuelles dans un phénomène local dans le broutement effectué par un oiseau migrateur nichant en Arctique.

Par ailleurs, l'important broutement sur les plantes arctiques, qui dépend de la taille de la population estivale d'oies sur Bylot, influence grandement la structure et la

composition de la toundra arctique. Cependant, contrairement à d'autres sites dans l'Arctique (La Pérouse Bay; Kerbes & *al.*, 1990; Jefferies & *al.*, 2004), même si la population d'oies est très élevée, l'intensité du broutement actuel ne nuit apparemment pas à l'équilibre dans la production annuelle végétale à court terme (pas de sous-compensation; Gauthier & *al.*, 1995; Beaulieu & *al.*, 1996; Gauthier & *al.*, 2006). Dans une perspective à long terme, en exerçant une pression chronique sur les plantes, les oies maintiennent le système dans un équilibre dont la production primaire est relativement faible et contrôlent de ce fait la composition spécifique de la toundra arctique (réduisent l'abondance des plantes vasculaires et augmentent la biomasse des mousses; Gauthier & *al.*, 2004). Par contre, il est intéressant de constater que les plantes sont positivement affectées par un été plus chaud et que celui-ci entraîne également une productivité élevée des oies, résultant en une pression de broutement plus importante. Si ces effets antagonistes se perpétuent, on pourrait s'attendre à ce que le broutement des oies se solde par une sous-compensation et que les effets indirects du climat sur les plantes soient négatifs en définitive. Il se pourrait également que les plantes soient en mesure d'avancer leur phénologie à un rythme plus rapide que les oies, occasionnant de ce fait un déphasage entre l'éclosion et le pic d'abondance et de qualité des plantes. Dans ce cas, les effets indirects du climat seraient négatifs pour les oies.

PERSPECTIVES FUTURES

Le site d'étude de l'île Bylot est un exemple rare de suivi détaillé d'une population aviaire s'étendant sur près de 20 ans. La dynamique du principal prédateur sur l'île et des

autres espèces herbivores étant de plus en plus connue, ce système relativement simple est idéal pour étudier la dynamique des relations trophiques. Il fournit également l'opportunité rêvée de combiner les effets directs et indirects du climat et des interactions trophiques sur plusieurs niveaux de la chaîne alimentaire. Les projets en cours sur l'île devraient permettre une meilleure compréhension globale des composantes et du fonctionnement de cet écosystème arctique. De ce fait, des prédictions réalistes des effets potentiels des variations dans le climat sur les organismes, sur la nature de leurs interactions biologiques et sur leur environnement abiotique pourront être formulées. Nous pourrions alors espérer pouvoir intervenir plus efficacement pour limiter les effets des perturbations anthropiques sur ces écosystèmes particulièrement vulnérables aux changements climatiques.

Il serait intéressant d'avoir une mesure annuelle de la population d'oies des neiges sur l'île Bylot (décompte aérien), tant lors de la période de pré-ponte que plus tard en saison alors que les jeunes se joignent aux adultes. Nous pourrions ainsi mieux vérifier quels sont les effets des conditions climatiques sur la population présente et qui tente de se reproduire sur l'île, et possiblement mieux estimer les effets de la prédation sur la population locale, effets peu connus après l'éclosion et à la fin de l'été. Le lien entre cette population locale et la pression de broutement dans les milieux humides pourra alors être davantage mis en évidence.

Dans un contexte où les prévisions globales suggèrent que les températures continueront d'augmenter, notre projet peut contribuer à élaborer des scénarios sur l'effet potentiel des changements sur les oies et les effets en cascade sur l'ensemble de l'écosystème arctique où elles nichent. De même, il s'en suivra une meilleure interprétation

des corrélations entre les changements climatiques et écologiques observés dans l'avenir de sorte qu'il sera alors plus facile de réagir adéquatement. Nous prévoyons ainsi que la hausse des températures risquerait d'entraîner une plus grande récurrence des printemps hâtifs, favorisant la reproduction des oies (augmentation de la probabilité de nicher et de l'effort de reproduction). Par contre, la réponse des végétaux aux changements dans les conditions environnementales étant connue pour être plus rapide que celle des animaux, il est possible d'assister à un décalage entre l'éclosion des jeunes et le pic de qualité des plantes dû à ces nouvelles conditions plus clémentes (Dickey & al., 2008). Cette absence de synchronisation pourrait avoir des effets négatifs sur la survie future des jeunes, réduisant leur taille à l'envol et affectant leur chance de survie lors de la migration automnale. En ce sens, l'effet potentiellement positif d'une hausse des températures sur la reproduction des oies par le biais d'un printemps favorable pourrait être en partie contrecarré par les effets d'un décalage phénologique. Néanmoins, la pression de broutement estivale devrait être généralement plus forte si les conditions printanières sont favorables.

Il faudrait mieux documenter les effets d'une augmentation de la température sur la proie principale du renard arctique, le lemming, afin de guider nos interprétations sur des changements possibles de la pression de prédation dans la chaîne trophique. De plus, des changements dans la communauté de prédateurs, tels l'arrivée de nouvelles espèces ou l'augmentation d'abondance d'espèces rares, pourraient fortement perturber la chaîne trophique. D'autre part, selon les prédictions des experts, les précipitations, tant sous forme de neige que de pluie, risquent d'augmenter (Houghton, 2001; Phoenix & Lee, 2004). Il est toutefois difficile de prévoir si une plus importante couche de neige au printemps, couplée à

l'augmentation des températures, peut entraîner des inondations ayant des effets négatifs sur la production végétale des milieux humides. De tels effets sur la végétation pourraient s'étendre indirectement à tout l'écosystème, affectant l'ensemble des herbivores de même que les prédateurs qui dépendent de ces derniers. Par ailleurs, le réchauffement climatique semble affecter positivement la quantité de précipitations hivernales, mais négativement la qualité de cette couverture nivale. Il est difficile de prévoir la réponse des populations de lemmings dont la survie semble intimement liée avec la qualité et la quantité du couvert neigeux hivernal (études actuellement en cours sur l'île Bylot). Globalement, des changements dans le régime des précipitations pourraient générer plusieurs effets en cascade. Force est de constater qu'en dépit d'une meilleure compréhension de la dynamique trophique de la toundra de l'île Bylot, notre pouvoir prédictif est limité, un problème généralisé à l'ensemble des écosystèmes (Krebs & Berteaux, 2006). Néanmoins, l'identification des principaux mécanismes qui lient le climat, les plantes et les consommateurs devrait faciliter la reconnaissance des éléments clés dans les écosystèmes et de leurs composantes les plus vulnérables.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AERTS, R., J. H. C. CORNELISSEN & E. DORREPAAL, 2006. Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events, *Plant Ecology* **182**(1-2), 65-77.
- ANDERS, A. D. & E. POST, 2006. Distribution-wide effects of climate on population densities of a declining migratory landbird, *Journal of Animal Ecology* **75**(1), 221-227.
- ANGERBJÖRN, A., M. TANNERFELDT & S. ERLINGE, 1999. Predator-prey relationships: Arctic foxes and lemmings, *Journal of Animal Ecology* **68**(1), 34-49.
- BARNSTON, A. G. & R. E. LIVEZEY, 1987. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation pattern, *Monthly Weather Review* **115**1083-1126.
- BEAULIEU, J., G. GAUTHIER & L. ROCHEFORT, 1996. The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment, *Journal of Ecology* **84**(6), 905-914.
- BÉCHET, A., A. REED, N. PLANTE, J. F. GIROUX & G. GAUTHIER, 2004. Estimating the size of the greater snow goose population, *Journal of Wildlife Management* **68**(3), 639-649.
- BÉTY, J., G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: A test of the condition-dependent model of optimal clutch size, *American Naturalist* **162**(1), 110-121.
- BÉTY, J., G. GAUTHIER, J. F. GIROUX & E. KORPIMAKI, 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators, *Oikos* **93**(3), 388-400.
- BÉTY, J., G. GAUTHIER, E. KORPIMAKI & J. F. GIROUX, 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese, *Journal of Animal Ecology* **71**(1), 88-98.
- BLOMQVIST, S., N. HOLMGREN, S. AKESSON, A. HEDENSTROM & J. PETTERSSON, 2002. Indirect effects of lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden, *Oecologia* **133**(2), 146-158.
- BROOK, R. W., D. C. DUNCAN, J. E. HINES, S. CARRIÈRE & R. G. CLARK, 2005. Effects of small mammal cycles on productivity of boreal ducks, *Wildlife Biology* **68**639-649.

- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON, 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach., 2nd edition., Springer-Verlag, New York, USA, 488 pp.
- CADIEUX, M.-C., G. GAUTHIER, C. GAGNON, J. BÉTY, D. BERTEAUX & E. LÉVESQUE, 2007. Monitoring the environmental and ecological impacts of climate change on Bylot Island, Sirmilik National Park: 2006-2007 progress report. Unpublished report, Centre d'études nordiques, Université Laval, 57 pp.
- CALLAGHAN, T. V., L. O. BJORN, Y. CHERNOV, T. CHAPIN, T. R. CHRISTENSEN, B. HUNTLEY, R. A. IMS, M. JOHANSSON, D. JOLLY, S. JONASSON, N. MATVEYEVA, N. PANIKOV, W. OECHEL, G. SHAVER, J. ELSTER, H. HENTTONEN, K. LAINE, K. TAULAVUORI, E. TAULAVUORI & C. ZOCKLER, 2004. Biodiversity, distributions and adaptations of arctic species in the context of environmental change, *Ambio* **33**(7), 404-417.
- CHAPIN, F. S. & G. R. SHAVER, 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climate change, *Ecology* **77**(3), 822-840.
- CHAPIN, F. S., G. R. SHAVER, A. E. GIBLIN, K. J. NADELHOFFER & J. A. LAUNDRE, 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate, *Ecology* **76**(3), 694-711.
- CHAPIN, F. S., B. H. WALKER, R. J. HOBBS, D. U. HOOPER, J. H. LAWTON, O. E. SALA & D. TILMAN, 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems, *Science* **277**(5325), 500-504.
- CHOINIÈRE, L. & G. GAUTHIER, 1995. Energetics of Reproduction in Female and Male Greater Snow Geese, *Oecologia* **103**(3), 379-389.
- DICKEY, M.-H., G. GAUTHIER & M.-C. CADIEUX, 2008. Climatic effects on the breeding phenology and reproductive success of an arctic-nesting goose species, *Global Change Biology*, in press.
- DURANT, J. M., T. ANKER-NILSSEN & N. C. STENSETH, 2003. Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example, *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**(1523), 1461-1466.
- FÉRET, M., G. GAUTHIER, A. BÉCHET, J.-F. GIROUX & K. HOBSON, 2003. Effect of a spring hunt on nutrient storage by greater snow geese in southern Québec, *Journal of Wildlife Management* **67**:796-807.
- FORCHHAMMER, M. C. & E. POST, 2004. Using large-scale climate indices in climate change ecology studies, *Population Ecology* **46**(1), 1-12.

- FORCHHAMMER, M. C., E. POST, T. B. G. BERG, T. T. HOYE & N. M. SCHMIDT, 2005. Local-scale and short-term herbivore-plant spatial dynamics reflect influences of large-scale climate, *Ecology* **86**(10), 2644-2651.
- FORCHHAMMER, M. C., E. POST, N. C. STENSETH & D. M. BOERTMANN, 2002. Long-term responses in arctic ungulate dynamics to changes in climatic and trophic processes, *Population Ecology* **44**(2), 113-120.
- FORCHHAMMER, M. C., N. C. STENSETH, E. POST & R. LANGVATN, 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation, *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* **265**(1393), 341-350.
- GAUTHIER, G., 1993. Feeding ecology of nesting greater snow geese, *Journal of Wildlife Management* **57**(2), 216-223.
- GAUTHIER, G., J. BÊTY, J. F. GIROUX & L. ROCHEFORT, 2004. Trophic interactions in a high arctic snow goose colony, *Integrative and Comparative Biology* **44**(2), 119-129.
- GAUTHIER, G., J. BÊTY & K. A. HOBSON, 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model, *Ecology* **84**(12), 3250-3264.
- GAUTHIER, G., J.-F. GIROUX & L. ROCHEFORT, 2006. The impact of goose grazing on arctic and temperate wetlands, *Acta Zoologica Sinica* **52**(Supplement), 108-111.
- GAUTHIER, G., J. F. GIROUX, A. REED, A. BÉCHET & 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* **11**(6), 856-868.
- GAUTHIER, G., R. J. HUGHES, A. REED, J. BEAULIEU & L. ROCHEFORT, 1995. Effect of grazing by greater snow geese on the production of graminoids at an arctic site (Bylot Island, NWT, Canada), *Journal of Ecology* **83**(4), 653-664.
- GAUTHIER, G., L. ROCHEFORT & A. REED, 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island, *Geoscience Canada* **23**(4), 253-259.
- GAUTHIER, G. & J. TARDIF, 1991. Female feeding and male vigilance during nesting in greater snow geese, *Condor* **93**(3), 701-711.
- GEBAUER, R. L. E., J. F. REYNOLDS & J. D. TENHUNEN, 1995. Growth and allocation of the arctic sedges *Eriophorum angustifolium* and *Eriophorum vaginatum* - effects of variable soil oxygen and nutrient availability, *Oecologia* **104**(3), 330-339.

- GILG, O., I. HANSKI & B. SITTLER, 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community, *Science* **302**(5646), 866-868.
- GIROUX, M. A., 2007. Effets des ressources allochtones sur une population de renards arctiques à l'île Bylot, Nunavut, Canada. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec.
- GRUYER, N., 2007. Étude comparative de la démographie de deux espèces de lemmings (*Lemmus sibericus* et *Dicrostonyx groenlandicus*), à l'Île Bylot, Nunavut, Canada. M.Sc., Dépt. Biologie, Université Laval.
- HALKKA, A., L. HALKKA, O. HALKKA, K. ROUKKA & J. POKKI, 2006. Lagged effects of North Atlantic Oscillation on spittlebug *Philaenus spumarius* (Homoptera) abundance and survival, *Global Change Biology* **12**(12), 2250-2262.
- HALLETT, T. B., T. COULSON, J. G. PILKINGTON, T. H. CLUTTON-BROCK, J. M. PEMBERTON & B. T. GRENFELL, 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather, *Nature* **430**(6995), 71-75.
- HANSELL, R. I. C., J. R. MALCOLM, H. WELCH, R. L. JEFFERIES & P. A. SCOTT, 1998. Atmospheric change and biodiversity in the Arctic, *Environmental Monitoring and Assessment* **49**(2-3), 303-325.
- HILLEBRAND, H., D. S. GRUNER, E. T. BORER, M. E. S. BRACKEN, E. E. CLELAND, J. J. ELSER, W. S. HARPOLE, J. T. NGAI, E. W. SEABLOOM, J. B. SHURIN & J. E. SMITH, 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(26), 10904-10909.
- HOLMGREN, M., P. STAPP, C. R. DICKMAN, C. GRACIA, S. GRAHAMS, J. R. GUTIERREZ, C. HICE, F. JAKSIC, D. A. KELT, M. LETNIC, M. LIMA, B. C. LOPEZ, P. L. MESERVE, W. B. MILSTEAD, G. A. POLIS, M. A. PREVITALI, R. MICHAEL, S. SABATE & F. A. SQUEO, 2006. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems, *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**(2), 87-95.
- HONGZHI, A. & G. LAN, 1989. Fast stepwise procedures of selection of variables by using AIC and BIC criteria *Acta Mathematicae Applicatae Sinica* **5**(1), 60-67.
- HOUGHTON, J., 2001. The science of global warming, *Interdisciplinary Science Reviews* **26**(4), 247-257.
- HUGHES, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?, *Trends in Ecology & Evolution* **15**(2), 56-61.

- HUMPHRIES, M. M., J. UMBANHOWAR & K. S. MCCANN, 2004. Bioenergetic prediction of climate change impacts on northern mammals, *Integrative and Comparative Biology* **44**(2), 152-162.
- HURRELL, J. W., 1995. Decadal trends in the North-Atlantic Oscillation - Regional temperatures and precipitation, *Science* **269**(5224), 676-679.
- I.P.C.C., 2007. Climate Change 2007. *in*: ed. Fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Cambridge University Press, Cambridge.
- IMS, R. A. & E. FUGLEI, 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change, *Bioscience* **55**(4), 311-322.
- JEFFERIES, R. L., R. F. ROCKWELL & K. E. ABRAHAM, 2004. Agricultural food subsidies, migratory connectivity and large-scale disturbance in arctic coastal systems: A case study, *Integrative and Comparative Biology* **44**(2), 130-139.
- JENOUVRIER, S., C. BARBRAUD & H. WEIMERSKIRCH, 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars, *Journal of Animal Ecology* **72**(4), 576-587.
- JOHANNESSEN, O. M., L. BENGTSSON, M. W. MILES, S. I. KUZMINA, V. A. SEMENOV, G. V. ALEKSEEV, A. P. NAGURNYI, V. F. ZAKHAROV, L. P. BOBYLEV, L. H. PETTERSSON, K. HASSELMANN & A. P. CATTLE, 2004. Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability, *Tellus Series a-Dynamic Meteorology and Oceanography* **56**(4), 328-341.
- JONASSON, S. & F. S. CHAPIN, 1985. Significance of sequential leaf development for nutrient balance of the cotton sedge *Eriophorum vaginatum* L., *Oecologia* **67** 511-518.
- JONASSON, S., A. MICHELSEN, I. K. SCHMIDT & E. V. NIELSEN, 1999. Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the Arctic, *Ecology* **80**(6), 1828-1843.
- KERBES, R. H., P. M. KOTANEN & R. L. JEFFERIES, 1990. Destruction of Wetland Habitats by Lesser Snow Geese - a Keystone Species on the West-Coast of Hudson-Bay, *Journal of Applied Ecology* **27**(1), 242-258.
- KLANDERUD, K., 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community, *Journal of Ecology* **93**(1), 127-137.
- KREBS, C. J. & D. BERTEAUX, 2006. Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics, *Climate Research* **32**(2), 143-149.

- KREBS, C. J., K. DANELL, A. ANGERBJORN, J. AGRELL, D. BERTEAUX, K. A. BRATHEN, O. DANELL, S. ERLINGE, V. FEDOROV, K. FREDGA, J. HJALTEN, G. HOGSTEDT, I. S. JONSDOTTIR, A. J. KENNEY, N. KJELLEN, T. NORDIN, H. ROININEN, M. SVENSSON, M. TANNERFELDT & C. WIKLUND, 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic, *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **81**(5), 827-843.
- LE ROUX, P. C., M. A. MCGEOCH, M. J. NYAKATYA & S. L. CHOWN, 2005. Effects of a short-term climate change experiment on a sub-Antarctic keystone plant species, *Global Change Biology* **11**(10), 1628-1639.
- LECOMTE, N., V. CAREAU, G. GAUTHIER & J.-F. GIROUX, 2008a. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment, *Journal of Animal Ecology*, published online.
- LECOMTE, N., G. GAUTHIER & J.-F. GIROUX, 2008b. Breeding dispersal in a heterogeneous landscape: the influence of habitat and nesting success in greater snow geese, *Oecologia* **155**33-41.
- LENSING, J. R. & D. H. WISE, 2006. Predicted climate change alters the indirect effect of predators on an ecosystem process, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**(42), 15502-15505.
- LEPAGE, D., G. GAUTHIER & S. MENU, 2000. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese, *Journal of Animal Ecology* **69**(3), 414-427.
- LEPAGE, D., G. GAUTHIER & A. REED, 1998. Seasonal variation in growth of greater snow goose goslings: the role of food supply, *Oecologia* **114**(2), 226-235.
- MADSEN, J., M. TAMSTORF, M. KLAASSEN, N. EIDE, C. GLAHDER, F. RIGET, H. NVEGAARD & F. COTTAAR, 2007. Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in high-Arctic pink-footed geese *Anser brachyrhynchus*, *Polar Biology* **30**(11), 1363-1372.
- MAINGUY, J., J. BÉTY, G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2002. Are body condition and reproductive effort of laying greater snow geese affected by the spring hunt?, *Condor* **104**(1), 156-161.
- MAINGUY, J., G. GAUTHIER, J. F. GIROUX & I. DUCLOS, 2006. Habitat use and behaviour of greater snow geese during movements from nesting to brood-rearing areas, *Canadian Journal of Zoology* **84**(8), 1096-1103.
- MANSEAU, M. & G. GAUTHIER, 1993. Interactions between greater snow geese and their rearing habitat, *Ecology* **74**(7), 2045-2055.

- MASSÉ, H., L. ROCHEFORT & G. GAUTHIER, 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese, *Journal of Wildlife Management* **65**(2), 271-281.
- MASTERS, G. J., V. K. BROWN, I. P. CLARKE, J. B. WHITTAKER & J. A. HOLLIER, 1998. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: *Auchenorrhyncha* (Homoptera), *Ecological Entomology* **23**(1), 45-52.
- MENU, S., G. GAUTHIER & A. REED, 2002. Changes in survival rates and population dynamics of greater snow geese over a 30-year period: implications for hunting regulations, *Journal of Applied Ecology* **39**(1), 91-102.
- MENU, S., G. GAUTHIER & A. REED, 2005. Survival of young greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) during fall migration, *Auk* **122**(2), 479-496.
- MORITZ, R. E., C. M. BITZ & E. J. STEIG, 2002. Dynamics of recent climate change in the Arctic, *Science* **297**(5586), 1497-1502.
- MORRISSETTE, M., 2008. L'influence respective du climat, des interactions trophiques indirectes et de la densité sur la productivité annuelle de la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). M.Sc., Dépt. Biologie, Université du Québec à Rimouski.
- MYSTERUD, A., N. C. STENSETH, N. G. YOCOZ, R. LANGVATN & G. STEINHEIM, 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores, *Nature* **410**(6832), 1096-1099.
- OKSANEN, L., S. D. FRETTEWELL, J. ARRUDA & P. NIEMELA, 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity, *American Naturalist* **118**(2), 240-261.
- OKSANEN, L. & T. OKSANEN, 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems, *American Naturalist* **155**(6), 703-723.
- OTTERSEN, G., B. PLANQUE, A. BELGRANO, E. POST, P. C. REID & N. C. STENSETH, 2001. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation, *Oecologia* **128**(1), 1-14.
- PARMESAN, C. & G. YOHE, 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems, *Nature* **421**(6918), 37-42.
- PENNINGS, S. C. & B. R. SILLIMAN, 2005. Linking biogeography and community ecology: Latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength, *Ecology* **86**(9), 2310-2319.

- PETERSON, A. T., M. A. ORTEGA-HUERTA, J. BARTLEY, V. SANCHEZ-CORDERO, J. SOBERON, R. H. BUDDEMEIER & D. R. B. STOCKWELL, 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios, *Nature* **416**(6881), 626-629.
- PHOENIX, G. K. & J. A. LEE, 2004. Predicting impacts of Arctic climate change: Past lessons and future challenges, *Ecological Research* **19**(1), 65-74.
- PINEAU, C., 1999. Facteurs limitant la croissance des plantes graminoides et des mousses dans les polygones de tourbe utilisés par la grande oie des neiges. M.Sc., dépt. phytologie, Université Laval.
- POST, E. & M. C. FORCHHAMMER, 2002. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate, *Nature* **420**(6912), 168-171.
- POST, E., R. O. PETERSON, N. C. STENSETH & B. E. MCLAREN, 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate, *Nature* **401**(6756), 905-907.
- POST, E. & N. C. STENSETH, 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer, *Journal of Animal Ecology* **67**(4), 537-543.
- POST, E. & N. C. STENSETH, 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates, *Ecology* **80**(4), 1322-1339.
- POULIOT, R., 2006. Nutrient dynamics in arctic wetlands: moss layer constrains the fertilizing effects of Greater snow geese in polygon fens on Bylot Island, Nunavut. M.Sc., Dept. Biology, University Laval.
- RATTÉ, J., 1998. Thermorégulation et croissance chez les oisons de la grande oie des neiges, *Anser caerulescens atlantica*. M.Sc., Dépt. Biologie, Université Laval.
- REED, A., R. J. HUGHES & H. BOYD, 2002. Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998, *Wildfowl* **53**(53-65).
- REED, A., R. J. HUGHES & G. GAUTHIER, 1995. Incubation behavior and body-mass of female greater snow geese, *Condor* **97**(4), 993-1001.
- REED, E. T., J. BÉTY, J. MAINGUY, G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2003a. Molt migration in relation to breeding success in greater snow geese, *Arctic* **56**(1), 76-81.
- REED, E. T., G. GAUTHIER & J. F. GIROUX, 2004. Effects of spring conditions on breeding propensity of greater snow goose females, *Animal Biodiversity and Conservation* **27**(1)35-46.

