

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**ÉVALUATION D'UNE MÉTHODE DE PHOTOGRAPHIE
AUTOMATIQUE POUR L'ÉTUDE D'UNE POPULATION DE
RENARDS ARCTIQUES (VULPES LAGOPUS) À L'ÎLE
BYLOT**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **ÉLISABETH TREMBLAY**

Avril 2014

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Berteaux, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Glenn Yannic, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 18 octobre 2013

Dépôt final le 6 avril 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Mon tout premier remerciement va à Dominique, mon directeur et conseiller, sans qui jamais je n'aurais pu vivre cette expérience unique. Tu m'as offert tellement d'opportunités, dont celle inoubliable d'avoir côtoyé le Nord ! Merci pour toute ton humanité ! J'offre également ma reconnaissance à Nicolas Casajus et Gilles Yoccoz, qui ont su me guider avec brio dans mes analyses statistiques. Nico, sans toi toutes ces analyses post norvégiennes n'auraient pu être complétées, alors un merci particulier pour ton aide ! Je remercie aussi mon complice de terrain Pierre-Yves L'Hérault pour son support, son humeur et son travail acharné ! Je tiens à remercier Cassandra Cameron, Arnaud Tarroux et Sandra Lai pour leurs conseils et pour ces moments partagés ensemble. Arnaud, nos inventions culinaires confectionnées à l'aide de rations d'armée. Cass, notre nuit blanche de captures et la mission « repictage ». Sandra nos échanges complices de « Fox team » après le « sked ». Tous ces souvenirs m'ont aidée à persévérer ! Merci aux personnes fabuleuses que j'ai découvertes à Bylot en 2008, 2009 et 2010 ! Joël, ce fut un plaisir de t'avoir croisé là-haut ! Merci à tout le labo Berteaux & Bêty pour votre science et votre chaleur. Un clin d'œil tout spécial à Marie-Hélène pour son support post uqarien. Je salue aussi au passage nos voisins du labo St-Laurent. Je n'oublierai pas les aventures vécues à travers l'organisation de colloques et d'activités du RÉGÉÉ ! Un merci également à l'Université de Tromsø pour leur apport scientifique et leur accueil. En terminant, je voudrais remercier ma famille de toujours m'avoir soutenue dans la poursuite de mes objectifs...

Ce projet de recherche a été rendu possible grâce au support logistique et financier du Centre d'études nordiques, du ministère des Affaires indiennes et du Nord du Canada, du Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, de l'Université du Québec à Rimouski et de l'Université de Tromsø.

RÉSUMÉ

Les soins parentaux adoptés par les individus, définis comme toute manifestation du comportement parental susceptible d'augmenter l'aptitude de la progéniture, ont une influence majeure sur le succès reproducteur. Les disparités observées dans les comportements parentaux d'une espèce et même à l'intérieur d'un cycle reproductif soulèvent l'importance de recourir à des méthodes de suivi ayant un fort potentiel comparatif pour mieux comprendre les choix adoptés par les individus. Chez les canidés, la principale méthode utilisée pour suivre la reproduction a été celle des observations directes réalisées depuis des affuts à proximité des tanières. Cependant, l'application de cette méthode peut rapidement devenir coûteuse et laborieuse, particulièrement chez les espèces nordiques, pour lesquelles les conditions d'étude sont souvent très exigeantes d'un point de vue logistique. L'avancée des technologies a permis à de nouvelles méthodes de voir le jour et l'une d'elles, le suivi photographique, présente un fort potentiel pour étudier la période de reproduction des canidés dans des sites où l'observation visuelle est difficile. Cependant, cette méthode n'a pas été évaluée dans des habitats nordiques pour étudier la reproduction de mammifères utilisant des tanières. Les objectifs de cette étude étaient donc de comparer la méthode d'observations visuelles à celle du suivi photographique dans une population de renards arctiques afin d'estimer l'occurrence des soins parentaux ainsi que la taille de portée aux tanières de reproduction. Des tanières de renard arctique sur l'île Bylot ont donc été suivies à l'aide de ces deux méthodes, de 2007 à 2009. La méthode d'observations visuelles était plus efficace pour évaluer la fréquence d'approvisionnement en proies par les adultes, ainsi que pour déterminer le nombre de visites et la durée des séjours des adultes à la tanière. Néanmoins, le suivi photographique permettait d'estimer avec une aussi grande précision que les observations directes le nombre de jeunes à la tanière. Globalement, notre étude aura permis d'évaluer les avantages et les limites de chacune des méthodes, assurant leur efficacité pour obtenir des résultats fiables avec un minimum d'investissement.

Mots clés : appareils photo automatiques, soins parentaux, taille de portée, Renard arctique, *Vulpes lagopus*.

ABSTRACT

Parental care is defined as any parental behavior that may increase offspring fitness. The observed differences in parental care between individuals or within individuals through the reproductive cycle call for the use of monitoring techniques with a strong comparative potential to better understand the choices made by individuals. In canids, the main technique used to monitor the reproduction of individuals has been direct observation from blinds located near the dens. However, using this approach can be costly and time consuming, especially in northern environments, where field logistics is often complicated. In this context, photographic monitoring has a great potential for the observation of breeding canids in sites where visual observations are difficult or even impossible. Yet, the adequacy of this method to study reproduction has not been evaluated in northern mammals using dens. The objectives of this study were therefore to compare, in a population of arctic foxes, the outcomes of direct field observations with those of pictures taken with automatic cameras in order to estimate the occurrence of parental care and litter size at reproductive dens. Some arctic fox dens on Bylot Island were monitored using both methods, from 2007 to 2009. Visual observations were more effective to assess food provisioning by adults, as well as to determine the number of visits and length of stay of the adults at den. However, the photographic monitoring was as precise as the observers to estimate litter size. Overall, our study has assessed the benefits and limitations of each method, ensuring their effectiveness for obtaining reliable results with minimal investment.

Keywords : Remote camera, parental care, litter size, Arctic fox, *Vulpes lagopus*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	IX
ABSTRACT	XI
TABLE DES MATIÈRES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES FIGURES.....	XVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
VARIABILITÉ DES SOINS PARENTAUX ET SUCCÈS REPRODUCTEUR	2
SUIVI DE LA REPRODUCTION CHEZ LES CANIDÉS	8
SUIVI DE LA REPRODUCTION DU RENARD ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT.....	11
OBJECTIFS.....	13
ÉVALUATION D'UNE MÉTHODE DE PHOTOGRAPHIE AUTOMATIQUE POUR L'ÉTUDE D'UNE POPULATION DE RENARDS ARCTIQUES (VULPES LAGOPUS) À L'ÎLE BYLOT	14
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE.....	14
PERFORMANCE OF INFRARED AUTOMATIC CAMERAS MONITOR ARCTIC FOX (VULPES LAGOPUS)	16
ABSTRACT	16
INTRODUCTION	17
METHODS	18
RESULTS.....	24
DISCUSSION	25

CONCLUSION	29
CONCLUSION	45
CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES	45
PORTÉE ET LIMITES DE NOTRE ÉTUDE.....	47
PERSPECTIVES FUTURES	48
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	49

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Summary of the sampling effort at arctic fox dens on Bylot Island during summers 2007-2009. Each observed den received direct visual observations from blinds as well as indirect photographic observations from automatic cameras.....	32
Table 2. Probability to detect a prey delivery from visual observations (p1) and from photographic observations (p2) using the two Bayesian occupancy models.....	36
Table 3. Results of the Model 1, including DIC and deviance, for the probability to detect a visit from visual observations (p1) and from cameras (p2) for several temporal buffers used during picture analyses.....	39
Table 4. Generalized linear mixed model relating effect of the method to the highest number of cubs counted for each observations sessions (n= 41) and for the whole breeding season (n= 14).....	42

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Arctic fox study area (light shaded polygon) and goose colony (dark shaded polygon) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Observed dens during the 2007-2009 study period (n=16) are represented with an open triangle, whereas non observed dens are represented with a black triangle. Identification of numbered dens is as follow: den ID – last two digits of year – number of installed cameras on dens – total number of hours of observations performed to the den.....31

Figure 2. Distribution through the summer (a) and through the 24-h daily cycle (b) of the visual observations at 16 arctic fox dens located on Bylot Island, Nunavut, Canada (2007-2009).34

Figure 3. Adult arctic fox delivering a snow goose egg to its cubs at den #122. This picture was taken by an infrared automatic color camera set on Bylot Island, Nunavut, Canada, summer 2008.....35

Figure 4. Probability to detect a prey delivery from cameras (using Model 2) depending on the percentage of visibility of the method.37

Figure 5. Probability to detect a prey delivery by the two methods (q1), by the focal observations but not by the cameras (q2), by the cameras but not by focal observations (q3) and the probability that the two methods do not detect a prey delivery (q4) depending on the visibility of cameras.38

Figure 6. Probability to detect a visit by the two methods (q1), by the focal observations but not by the cameras (q2), by the cameras but not by focal observations (q3) and the probability that the two methods do not detect a visit (q4) for several temporal buffers used during picture analyses.40

Figure 7. Boxplot of the percentage of time spent by adults at the den site estimated for each observations sessions (n=26) depending on methods. 41

Figure 8. Boxplot of the highest number of cubs seen simultaneously at den for each method counted for each observations sessions (n= 41) (a) and for the whole breeding season (n= 14) (b)..... 44

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude de la stratégie de reproduction employée par les individus d'une espèce constitue un élément indispensable dans la compréhension de l'écologie des populations animales. Tout au long de la période de reproduction, les comportements adoptés par les parents auront de grandes répercussions à la fois sur leur survie et sur celle des jeunes (Derksen 1977). Les soins parentaux, qui définissent toute manifestation du comportement parental susceptible d'augmenter l'aptitude de la progéniture, rassemblent au sens large la préparation des nids et des terriers, la production d'œufs, les soins apportés aux œufs et aux jeunes à la fois à l'intérieur et à l'extérieur du corps du géniteur, l'alimentation des jeunes avant et après la naissance ainsi que les soins apportés après l'indépendance nutritionnelle des jeunes (Danchin et al. 2005). Ceux-ci varient largement d'une espèce à l'autre, en partie en lien avec leurs stratégies biodémographiques, leur mode de reproduction ainsi que le nombre et la taille des œufs pondus ou des jeunes produits (Giraldeau & Dubois 2009). Au sein d'une même espèce, on trouve une variation interindividuelle de l'étendue des soins apportés à la progéniture qui est souvent liée à l'âge et à l'expérience des parents ainsi qu'à l'âge des jeunes (Danchin et al. 2005). On note également que l'énergie investie dans les soins parentaux n'est pas forcément constante à l'intérieur du cycle reproductif, pouvant être supérieure après la naissance des jeunes chez les mammifères et les oiseaux, d'autant plus lorsque les conditions environnementales sont particulièrement défavorables (McFarland 2009). Chez les carnivores, et tout particulièrement chez les canidés, il existe une grande variabilité inter- et intraspécifique des comportements parentaux lors de la période d'élevage des jeunes (Fine 1980). Cette variabilité est souvent liée à celle de l'organisation sociale, du régime alimentaire, de la taille corporelle et des conditions environnementales des milieux fréquentés (Frafjord 1992). L'ensemble de ces paramètres cause donc une forte pression sélective sur l'habileté à ajuster l'investissement parental. Pour ces raisons, les canidés sont donc d'excellents modèles pour mieux comprendre les

comportements parentaux adoptés par les individus afin d'optimiser leur valeur sélective, tout en composant avec les paramètres intrinsèques et environnementaux auxquels ils font face.

VARIABILITÉ DES SOINS PARENTAUX ET SUCCÈS REPRODUCTEUR

Stratégie d'appariement et investissement parental

La présence de soins parentaux et l'étendue de l'investissement parental par les membres de chaque sexe sont intimement liées au régime d'appariement des individus. Les soins prodigués à un jeune et qui augmentent ses chances de survie, représentent un investissement parental lorsqu'ils se font au dépend de l'habilité du parent à investir dans sa reproduction future (Trivers 1972). Puisque cet investissement est considérable chez plusieurs espèces, chaque parent peut avoir avantage à ce que les soins parentaux soient prodigués majoritairement par le ou les membres du sexe opposé. Un conflit d'intérêts peut donc émerger entre les partenaires. Lorsque les soins des deux parents sont requis pour assurer la survie des jeunes, le régime d'appariement prédominant est la monogamie (Clutton-Brock & Harvey 1978). Les canidés, ainsi que certaines espèces de rongeurs et de primates, font partie des rares mammifères étant considérés comme monogames (Kleiman 1977, William 2006) et conséquemment, les soins paternels y sont très répandus. Chez plusieurs espèces présentant des soins biparentaux, les femelles « veuves » ou abandonnées par leur partenaire ont souvent un succès reproducteur diminué, suggérant la contribution cruciale du mâle pour le succès du couple (Sasvari 1986, Danchin et al. 2005). Il existe cependant une variation interspécifique en ce qui concerne le rôle occupé par les mâles dans l'élevage des jeunes et une différence dans les types de comportements peut même être observée à l'échelle populationnelle. Cette variation des soins paternels est observée chez les renards (Wright 2006), mais ne leur est pas unique, puisqu'elle a aussi été rapportée chez les coyotes (Vergara 2000).

Un des soins importants apportés par les mâles est sans aucun doute l'approvisionnement en nourriture du partenaire et des jeunes. En début de la période de reproduction, l'approvisionnement par le mâle augmente le temps d'alimentation des femelles et subséquemment le poids des jeunes qu'elle produira (William 2006). Ce rôle est non négligeable, sachant que la gestation chez les femelles représente déjà un investissement de temps et d'énergie considérable (Smith & Smith 2001). Lors de la période d'élevage, la contribution alimentaire du mâle, en plus de diminuer la dépense énergétique pour la femelle, permet à cette dernière une assistance plus régulière des jeunes à la tanière. De fait, le suivi d'une tanière de renards roux où le mâle a été tué durant la période d'élevage des jeunes indique que le temps où la femelle demeurait à la tanière a diminué de 29,2% après la mort du partenaire (Lemons et al. 2003). Le rôle d'approvisionnement du partenaire et des jeunes par le mâle est d'autant plus nécessaire chez les canidés puisque ceux-ci ont, par rapport aux autres mammifères, de grandes tailles de portées et de longues périodes de dépendance des jeunes (William 2006). Chez les espèces de mammifères qui rapportent des proies aux jeunes, une bonne compréhension de l'investissement parental passe donc par la quantification des retours de proies, et ce pour chacun des partenaires.

Lors de l'évaluation de l'étendue des soins paternels, il faut cependant prendre en compte que ceux-ci peuvent potentiellement assurer un investissement de façon indirecte. En effet, des soins tels que la surveillance et la défense active de la tanière ainsi que la construction et la maintenance de l'abri peuvent contribuer à une meilleure survie chez les jeunes (Lemons et al. 2003). De ce fait, même si les mâles assument une moins grande proportion des soins directs comparativement aux femelles (Frafjord 1992, Strand et al. 2000, Vergara 2000), leur contribution à la survie des jeunes ne doit pas être sous-estimée. Connaître la coordination des soins parentaux entre mâles et femelles, étant donné l'impact

connu sur le succès reproducteur des individus, est donc un élément important à considérer lors du suivi des populations animales.

Taille de portée

Il existe une étroite relation entre l'investissement parental et le nombre de jeunes produits lors de chaque événement de reproduction (Tannerfeldt et al. 1994). Il importe donc de comprendre les mécanismes affectant la taille de portée afin de prédire l'ajustement de l'investissement parental des partenaires. Chez les mammifères, la disponibilité en nourriture affecte l'ovulation tandis que le stress alimentaire a un grand effet sur la lactation des femelles (Bronson 1989). L'abondance de nourriture a donc des répercussions non seulement sur le nombre de jeunes produits, mais également sur la survie de ces derniers pendant l'allaitement. Chez le renard arctique, on remarque que le nombre de jeunes produits par famille varie entre les années, ce qui semblait s'expliquer par la forte corrélation avec l'abondance de nourriture (Tannerfeldt et Angerbjörn, 1998). Ainsi, un plus grand nombre de renards se reproduisent les années de forte abondance de rongeurs, lors desquelles ils ont également plus de jeunes (Angerbjörn et al. 1999). La disponibilité de nourriture durant la saison précédant la période de reproduction détermine également le nombre et la taille des portées produites chez cette espèce (Angerbjörn et al. 1991). En ce sens, des approches expérimentales impliquant un apport alimentaire supplémentaire en hiver ont confirmé une augmentation du nombre de jeunes produits à la saison de reproduction subséquente (Angerbjörn et al. 1991; Tannerfeldt et al. 1994). Il importe également de noter que les années de faible abondance de lemmings, il est possible que les renardeaux entrent en compétition pour la nourriture rapportée par les adultes et qu'ainsi, les agressions entre eux limitent leur nombre (Frafjord 1992). En plus d'une variation interannuelle, l'abondance de rongeurs ou d'autres proies peut aussi varier pendant la saison de reproduction, ce qui peut fortement affecter la survie des jeunes (Tannerfeldt et al. 1994).

Le niveau de dépendance des jeunes vis-à-vis des parents peut également influencer les comportements parentaux tout au long de la période de reproduction. Kruchenkova et Goltzman (1994) ont d'ailleurs observé que le temps passé par les femelles à proximité des jeunes est déterminé principalement par l'âge de ces derniers. En ce sens, une plus grande mobilité, impliquant un plus grand nombre et de plus longues excursions loin de la tanière, a été observée chez les renards arctiques adultes au fur et à mesure que les jeunes devenaient indépendants (Jepsen et al. 2002). Ceci pourrait être dû entre autres à une augmentation du temps de quête alimentaire pour subvenir à l'accroissement de la demande énergétique des jeunes. La chronologie des stades de développement de la progéniture peut elle aussi être influencée par l'abondance et la disponibilité des ressources. En Scandinavie, Frafjord (1992) a observé que les renardeaux provenant de deux populations distinctes abandonnent leur tanière natale à différents âges et affirme que ce phénomène a été influencé par la disponibilité des ressources alimentaires.

Fluctuation des ressources

Les prédateurs dépendants de proies qui fluctuent fortement en abondance montrent des variations au niveau de l'étendue des soins parentaux, ce qui peut se refléter sur la survie des jeunes (Frafjord 1993a). Les périodes de forte abondance de nourriture pourraient ainsi permettre aux prédateurs de réduire le temps alloué à la recherche de nourriture et par conséquent, maintenir un grand investissement pour chacun des jeunes à un faible coût. Chez les carnivores, ce phénomène est observé et plusieurs exemples prévalent chez les canidés (Vergara 2000). Dans le cas du renard arctique, les parents tendent effectivement à rapporter la nourriture à un plus haut taux les années de forte abondance et passent aussi moins de temps loin de la tanière (Strand et al. 2000). À l'inverse, Frafjord et al. (1989) rapportent que des jeunes renards arctiques nés les années de faible abondance de lemmings ont été plus souvent laissés sans surveillance et ont conséquemment été exposés à un plus haut risque de prédation. Les deux causes importantes de la mortalité chez les renardeaux, soit la famine et la prédation, peuvent ainsi

dépendre l'une de l'autre. À faible disponibilité de nourriture, les parents sont forcés d'augmenter leur temps de quête alimentaire et ils passeront ainsi moins de temps à garder la tanière, laissant les jeunes plus à risque. Les études visant à mieux comprendre l'investissement parental des individus devraient donc incorporer une estimation du taux d'approvisionnement en proies par les parents afin d'intégrer l'influence de ce facteur à l'analyse.

Fluctuation des ressources : le cas du renard arctique

Le renard arctique est distribué généralement dans deux types d'habitat principaux, liés à des différences marquées dans le régime alimentaire et les patrons de reproduction (Bantle et Alisauskas 1998, Angerbjörn et al. 2004). Le type côtier s'établit à proximité des côtes libérées des glaces et a accès à des proies terrestres ainsi qu'à des proies liées au milieu marin, telles que les oiseaux marins, les phoques, les poissons et les invertébrés. Les individus de ces populations sont des prédateurs plutôt généralistes et peuvent compter sur une ressource relativement stable dans le temps. Pour sa part, le type dit terrestre s'alimente surtout de micromammifères et sera aussi généraliste ou semi-généraliste (Dalerum & Angerbjörn 2000). Celui-ci fait face à une variation interannuelle importante de la quantité de nourriture, ce qui est associé à la fluctuation d'abondance des populations de proies. Ce phénomène affectera grandement les stratégies de reproduction des individus. En effet, les renards pour lesquels la disponibilité des ressources est stable et prévisible produisent des portées relativement petites chaque année tandis que les renards qui sont dépendants des fluctuations de petits mammifères produisent des portées de grande taille, mais se reproduisent uniquement dans les périodes de forte abondance de leurs proies (Frafjord 1993b, Angerbjörn et al. 1999). À cet effet, notons que l'importance des soins des mâles pour le succès reproducteur augmente probablement lors des années de faible abondance des ressources (Lemons et al. 2003).

Chez la population de renards arctiques de l'île Bylot, la nourriture principale est constituée par les lemmings, qui suivent un cycle d'abondance de 3 à 4 ans (Gruyer et al. 2008). Par ailleurs, la présence d'une colonie de Grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) de taille importante apporte une proie alternative aux individus situés à l'intérieur ou à proximité de celle-ci, ce qui pourrait créer une dichotomie dans les patrons d'alimentation. Sachant que la reproduction du renard arctique est fortement affectée par l'abondance de nourriture (Tannerfeldt et al. 1994, Tannerfeldt & Angerbjörn 1998, Angerbjörn et al. 2004), il pourrait être suggéré que ces variations dans la disponibilité de ses principales proies se reflètent dans les stratégies de reproduction des individus de la population. Le type de proies ainsi que la fréquence à laquelle elles sont rapportées aux jeunes pourraient être distincts pour chacun des secteurs. Ainsi, les renards bénéficiant de la présence des oies pourraient présenter de plus grandes tailles de portée ou un taux de survie des jeunes plus élevé. Cette divergence du succès reproducteur sera d'autant plus marquée en période de faible densité de lemmings. D'autre part, la chronologie des stades de développement des jeunes pourrait elle aussi être affectée par la divergence dans la disponibilité en nourriture. À l'intérieur ou près de la colonie, les jeunes pourraient émerger plus tôt de la tanière, croître plus rapidement et atteindre l'indépendance à un plus jeune âge comparativement à ceux vivant loin de celle-ci.

Ainsi, la population de renards arctiques de l'île Bylot, de par sa dynamique de population particulière, régulée par la grande variabilité spatio-temporelle des ressources, semble représenter un système adéquat pour tester certaines hypothèses liées à la variation intraspécifique des comportements parentaux et du succès reproducteur. Comme nous venons de le constater, connaître l'étendue des soins parentaux et comprendre la stratégie de reproduction adoptée par les individus d'une population est d'une grande importance pour mieux décrire la dynamique de celle-ci, contribuant à améliorer sa gestion et sa conservation. Chez les canidés, la variabilité inter- et intraspécifique de l'étendue des soins parentaux, en plus des différences notées à l'intérieur d'un cycle reproductif, suggère de

recourir à des méthodes de suivi à moyen/long terme, ayant un fort potentiel comparatif tant à un niveau spatial que temporel. Ce processus est d'autant plus pertinent dans un contexte où l'espèce à l'étude peut fortement être influencée par les changements apportés à son environnement.

SUIVI DE LA REPRODUCTION CHEZ LES CANIDÉS

Méthode d'observations visuelles

Jusqu'à maintenant, la principale méthode utilisée pour suivre la reproduction chez les canidés a été celle des observations directes réalisées depuis des affuts à proximité des tanières (Schauster et al. 2002, Strand et al. 2000, Wright 2006). Cependant, lorsqu'un suivi doit être réalisé sur l'ensemble de la période de reproduction, et ce simultanément à plusieurs sites, cette méthode peut rapidement devenir coûteuse et complexe, voire même inappropriée pour des terrains contraignants en termes de déplacement ou offrant des conditions d'observation difficiles. En plus des efforts intensifs qu'impliquent les observations directes, la présence d'observateurs peut déranger les animaux (Cutler et Swann 1999). En effet, la méthode d'observations directes exige plusieurs allées et venues à l'intérieur du territoire des sujets et ce dérangement s'étend souvent sur de longues périodes d'observation. Ceci peut particulièrement être problématique lors d'études portant sur les prédateurs, qui sont souvent plus discrets et enclins à changer leurs comportements face à l'activité humaine (Kelly & Holub 2008). En plus d'être invasive, cette méthode a été moins efficace que le suivi photographique pour l'identification et la quantification des proies rapportées par les parents lors d'études portant sur le régime alimentaire en période de nidification des oiseaux (Hanula & Franzreb 1995, Rogers et al. 2005). D'une part, l'observateur dispose de peu de temps pour identifier les proies rapportées par les adultes, ce qui peut devenir encore plus difficile lorsque plusieurs approvisionnements surviennent au même moment, provenant de différents partenaires. D'autre part, les observations

directes ne permettent pas de retour facile sur l'identification ou la quantification des proies. Il en va de même pour l'observation des comportements, qui surviennent souvent brusquement et qui doivent donc être notés sur le champ. La compilation de l'ensemble des comportements pour plusieurs individus devient rapidement complexe, voire même impossible pour un seul observateur. La méthode d'observations visuelles révèle donc son lot de contraintes pour le suivi de la reproduction des populations de canidés.

Méthode du suivi photographique

Grâce à l'avancement technologique continu, les chercheurs disposent de méthodes alternatives leur permettant d'obtenir une variété d'informations sur le comportement et les stratégies de reproduction des espèces. Une de ces méthodes, celle du suivi photographique, a récemment grimpé en popularité avec l'arrivée de nouveaux modèles d'appareils photo plus performants, permettant des possibilités d'étude de plus en plus vastes (Rader et al. 2007). On note que cette technique est généralement peu susceptible d'influencer le comportement des sujets, diminuant ainsi le biais causé par l'observateur (Peterson & Thomas 1998). Il a aussi été rapporté que le suivi photographique avait le net avantage d'offrir l'observation simultanée de plusieurs sites (Hunt & Ogden 1991), permettant de mieux comprendre les différences interindividuelles à l'échelle de la population, ce qui peut s'avérer difficile avec les observations directes. Cet avantage peut être particulièrement intéressant lors de suivis réalisés dans des terrains difficiles d'accès. Cutler et Swann (1999) soulèvent d'ailleurs que cette méthode est très appropriée dans un contexte où les conditions météorologiques sont non clémentes et où l'espèce à l'étude peut être méfiante, agressive ou difficile à observer. D'autre part, à l'inverse des observations visuelles, plusieurs auteurs notent la précision de la méthode du suivi photographique pour identifier et quantifier les retours de proies par les parents (Cutler et Swann, 1999, Margalida et al. 2004, Rogers et al. 2005). Ceci était souvent relié au fait que les images peuvent être visionnées autant de fois que nécessaire, entre autres par des experts, ou encore au fait qu'il est possible d'agrandir celles-ci a posteriori. Bien entendu, l'identification s'élèvera à

différents niveaux taxonomiques selon la taille des individus photographiés (Franzreb et Hanula, 1995; Blondel et al. 1991), mais des proies aussi petites que des insectes ont néanmoins pu être identifiées à l'ordre dans la majorité des cas (Cutler et Swann, 1999). Un dernier avantage apporté par le suivi photographique serait que la taille des individus présents sur une image peut être relativisée ou même calculée (Banbura et al. 1994; Blondel et al. 1991).

La technique utilisant les appareils à déclenchement automatique peut toutefois comporter certaines contraintes liées au matériel, aux caractéristiques du terrain ainsi qu'aux animaux. En premier lieu, l'approvisionnement énergétique et la capacité des cartes mémoire sont des aspects entraînant différents degrés d'applicabilité de la méthode pour certaines études en fonction de la possibilité d'accès aux dispositifs (Locke et al. 2005). L'équipement peut également être enclin à des bris, en plus du risque associé aux erreurs de programmation (Cutler et Swann 1999). Dans le cas où le dispositif doit être installé pour une longue période sans visite, l'autonomie énergétique, le bris ou l'erreur dans la programmation peuvent occasionner une perte considérable de données. D'autre part, si les problèmes surviennent à un moment visé du cycle vital de l'espèce, l'absence d'information pourrait facilement empêcher l'atteinte de certains objectifs d'étude.

Il importe aussi de noter que pour certaines espèces, la méfiance vis-à-vis des appareils peut rendre difficile la compréhension des phénomènes observés. Les appareils pourraient donc, au même titre que les observations directes, influencer les patrons d'activités de certains individus. En ce sens, des études ont démontré que l'observation de l'activité humaine par des canidés implique une méfiance vis-à-vis des objets ou des sites qu'ils ont appris à associer à la présence humaine (Hernandez et al., 1997; Harris et Knowlton, 2001 ; Séquin 2007). Entre autres, une étude de Séquin et al. (2003) révèle que chez des coyotes, le statut territorial affecte la vulnérabilité des individus à être

photographiés par un système d'appareil photo infrarouge. Toutefois, puisque le maintien d'un suivi photographique exhaustif implique des visites plus ou moins régulières aux sites d'enregistrement, celles-ci pourraient créer un dérangement des sujets plus contraignant que les appareils eux-mêmes. Il a également été noté que les dispositifs peuvent agir comme repères visuels pouvant attirer ou dissuader un prédateur (Leimgruber et al. 1994). Il semble que cet effet soit encore plus marqué dans les endroits ouverts, lorsque les sujets étudiés utilisent principalement la vue pour repérer leurs proies (Götmark 1992). Chez les prédateurs, les effets associés à la présence de l'équipement, à l'odeur et à l'activité humaine sont méconnus (Cutler et Swann, 1999). Bien que plusieurs études ont utilisé (Grundel 1990; Liebezeit & Zack 2008) et quelques fois évalué (Savidge & Seibert 1988; Margalida et al. 2005; Lyra-Jorge et al. 2008) la technique de la photographie comme alternative à de nombreuses méthodes traditionnelles, les effets rapportés dans la majorité de celles-ci ont été le plus souvent inconsistants et plusieurs avaient une taille d'échantillonnage trop faible pour juger des impacts réels avec confiance (Richardson et al. 2009). Bien que l'on note que certaines espèces acceptent bien la présence des appareils (Locke et al. 2005), le choix de ceux-ci et l'application de la méthode sont spécifiques aux espèces, aux objectifs d'étude et aux diverses caractéristiques de terrain (Cutler et Swann 1999; Hamel et al. 2012). L'essai et l'erreur sont donc un moyen d'apprentissage auquel se heurte un grand nombre de chercheurs.

SUIVI DE LA REPRODUCTION DU RENARD ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT

Depuis le début des études réalisées sur les renards arctiques de l'Île Bylot, le suivi des tanières a principalement été réalisé à l'aide d'observations directes depuis des affûts. Cependant, vu les contraintes de déplacement, les différences interindividuelles en lien avec certaines caractéristiques environnementales de l'aire d'étude étaient difficilement mesurables. À cause de problèmes logistiques de la méthode, les tailles de portées n'ont été le plus souvent mesurées qu'une fois par période de reproduction, ce qui ne permettait pas

d'identifier les stades de développement les plus critiques pour la survie des jeunes. Aucune date d'émergence, de sevrage et d'indépendance des jeunes n'a d'ailleurs pu être déterminée avec précision. Utilisant des observations visuelles, le même problème est survenu lors de l'évaluation des stades de développement des jeunes chez l'ours noir (Bridges et al. 2004). De plus, tel que soulevé dans la littérature, la méthode d'observation directe rendait également difficiles la quantification et l'identification des proies lors des événements d'approvisionnement en nourriture par les adultes.

Afin de pallier aux difficultés de la méthode d'observation directe, des appareils à déclenchement automatique (Reconyx, Holmen, USA) ont été utilisés de façon exploratoire sur l'aire d'étude de 2007 à 2009. L'application de cette méthode pour effectuer le suivi de certaines variables de la reproduction n'a cependant pas encore été évaluée. Étant donné le grand potentiel comparatif offert par la technique du suivi photographique et le peu d'informations que nous avons jusqu'à maintenant sur l'utilisation de cette méthode chez les mammifères de distribution nordique, il est donc approprié d'en faire une évaluation. Un tel sujet d'étude est d'autant plus pertinent que les animaux étudiés utilisent des tanières, ce qui implique que l'information recueillie par les appareils photos ne s'opère pas de façon continue. En effet, les individus situés à l'intérieur de la tanière ou cachés par le relief ne seront pas perceptibles. Ce partitionnement de l'information pourrait rendre l'analyse comportementale plus complexe et laborieuse, en comparaison par exemple aux études ornithologiques effectuées au nid, où la zone à détecter est de plus petite superficie et ne présente pas ou peu de contraintes topographiques. Une évaluation de la méthode des caméras sous des conditions de terrain difficiles ainsi qu'en présence d'espèces utilisant des terriers pour leur reproduction est donc nécessaire afin de considérer l'applicabilité de cette méthode à ce site d'étude et éventuellement, à d'autres sites aux caractéristiques semblables.

OBJECTIFS

Les objectifs de cette étude étaient donc les suivants :

1) Comparer la méthode d'observation visuelle à celle du suivi photographique afin d'estimer l'occurrence des soins parentaux chez le renard arctique de l'île Bylot et ce, particulièrement pour les variables suivantes:

- i. Fréquence d'approvisionnement en proies par les adultes
- ii. Fréquence des visites d'adultes à la tanière
- iii. Durée des séjours à la tanière par les adultes

2) Comparer la méthode d'observation visuelle à la méthode du suivi photographique pour estimer le nombre de jeunes aux tanières de reproduction du renard arctique à l'île Bylot.

*ÉVALUATION D'UNE MÉTHODE DE PHOTOGRAPHIE AUTOMATIQUE POUR
L'ÉTUDE D'UNE POPULATION DE RENARDS ARCTIQUES (VULPES LAGOPUS)
À L'ÎLE BYLOT*

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Comprendre l'étendue des comportements parentaux lors de l'élevage des jeunes et suivre la période de reproduction des espèces sont des aspects majeurs en conservation. Les appareils photo à déclenchement automatiques ont été utilisés dans de nombreuses études portant sur la reproduction des espèces, mais l'efficacité de cette technique n'a pas encore été testée dans le Haut-Arctique pour les mammifères utilisant des tanières pour l'élevage de leurs jeunes. L'objectif premier de cette étude consiste à comparer des dispositifs utilisant des appareils photos à déclenchement automatique à des observations directes sur le terrain pour suivre l'investissement parental durant la période d'élevage des renards arctiques de l'île Bylot (73°N, 80°O), Nunavut, Canada. Nous avons également testé l'efficacité de la méthode pour évaluer le nombre maximal de jeunes observés aux tanières de reproduction. Deux méthodes ont été comparées, l'une reposant sur des observations visuelles sur le terrain depuis des affûts et l'autre utilisant des appareils photos couleur à déclenchement automatique (RapidFire Professional PC85, Reconyx, Holmen, USA). Les photos et les observations visuelles des saisons de terrain 2007, 2008 et 2009 ont été analysées afin de noter l'information sur l'approvisionnement alimentaire et l'occurrence des adultes à la tanière (fréquence des visites et durée des séjours), ainsi que sur la taille minimale de portée (nombre maximal de jeunes observés à la tanière). Nos résultats montrent que la méthode d'observations visuelles était plus efficace pour évaluer la fréquence d'approvisionnement en proies par les adultes, ainsi que pour déterminer le nombre de visites et la durée des séjours des adultes à la tanière. Néanmoins, les deux méthodes ont montré des résultats similaires concernant l'estimation de la taille minimale de portée. Identifier les limites des appareils photos et illustrer la complémentarité des approches afin d'estimer différents paramètres de reproduction aux tanières sont certainement des objectifs d'un grand intérêt dans un contexte où l'on veut maximiser le retour sur l'investissement en recherche.

Cet article, intitulé « Performance of infrared automatic cameras to monitor arctic fox (*Vulpes lagopus*) reproduction », fut corédigé par moi-même ainsi que par Dominique Berteaux, Gilles Yoccoz et Nicolas Casajus. Nous prévoyons soumettre cet article à la revue *Journal of Mammalogy*. Dominique Berteaux a fourni l'idée originale, a contribué à l'élaboration du projet, à la révision de l'article et supervisé la majeure partie du travail à titre de directeur de maîtrise. Gilles Yoccoz a permis l'intégration d'une approche bayésienne dans l'étude, en plus de contribuer par ses connaissances sur l'écologie du renard arctique. Nicolas Casajus a également apporté une large contribution dans l'analyse des résultats, en plus de sa participation à la révision de l'article. En tant que première auteure, j'ai participé à l'élaboration du projet de recherche, au développement de la méthode, à la récolte et à l'analyse des données ainsi qu'à la rédaction de l'article.

*PERFORMANCE OF INFRARED AUTOMATIC CAMERAS MONITOR ARCTIC FOX
(VULPES LAGOPUS)*

Élisabeth Tremblay^{1*}, G. Yoccoz², N. Casajus¹ and D. Berteaux^{1*}

¹ Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada, G5L 3A1;

² Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, Department of Arctic and Marine biology, University of Tromsø, Breivika, 9037 Tromsø, Norway.

* Corresponding author: Dominique Berteaux: dominique.bertheaux@uqar.ca, Tel. 418-723-1986 ext. 1910, Fax. 418-724-1849. Élisabeth Tremblay : elisabethtremblay@live.ca, Tel. 418-409-4801.

ABSTRACT

The understanding of parental behavior during rearing of young and the monitoring of breeding parameters such as litter size are major aspects of behavioral ecology, population biology or conservation biology. Remotely triggered cameras have been used in many studies on the reproduction of species, but the efficiency of this method has not been tested yet into the High Arctic for mammals using dens to rear their young. The main goal of this study was to compare the potential of automatic cameras and direct field observations to monitor parental care and litter size during the cub rearing period of arctic foxes on Bylot Island (73°N, 80°W), Nunavut, Canada. To do so we compared the results of direct field observations from blinds to those yielded by remote infrared automatic color cameras (RapidFire Professional PC85, Reconyx, Holmen, USA). We used direct observations and pictures from field seasons 2007, 2008 and 2009, which were analysed to retrieve information on food provisioning and attendance at dens by adults (number of visits to the den and percentage of time spent at the den) as well as the litter size (highest

number of cubs at the den). Our results show that direct field observations were more effective to assess the frequency of prey delivery by adults, as well as to determine the number of visits and the length of stays at the den by adults. However, both methods yielded similar results regarding estimation of minimum litter size. Identifying the limits of cameras and illustrating the complementarity of different approaches to estimate reproductive parameters in dens are important goals in a context where we want to maximize the return on investment in scientific research.

INTRODUCTION

The role of parents in rearing young is an important factor in young survival (Lemons et al. 2003), and the monitoring of the breeding period is a major aspect of management and conservation for some mammals. For species using dens, studies of parental care are usually done through direct observation from blinds (Harrison & Gilbert 1985, Strand et al. 2000, Wright 2006). Visual counts are also the most commonly reported technique to evaluate the number of post-emergent cubs (Strand et al. 2000; Olsen & Lindzey 2002; McGee et al. 2005). Monitoring dens during long periods and at different sites can be very labour intensive, however. Even more challenging is the logistics of direct field observations when working with species living in a harsh environment, such as in the Arctic. Direct field observations can also be rather invasive, especially for predators shy to human presence (Franzreb & Hanula 1995, Moruzzi 2002).

In this context, use of remotely triggered cameras is becoming more and more popular in wildlife studies, especially as equipment costs have considerably decreased (Hamel et al. 2012). Using cameras to study parental care of denning animals can indeed be cost-effective and non-invasive, and has thus the potential to supplement or even replace direct field observations. Advantages of using automatic cameras for studying reproduction potentially include a reduction in observer bias and fatigue, a reduction of the impact on animals' behaviour, and the provision of archives that can later be reanalyzed (Kristian et al. 1996). There are, however, some limitations and constraints to using camera systems.

One main drawback may be the considerable time needed to analyze pictures, depending of the variables of interest. Camera systems have been successfully used in ecological studies of mammals (Bridges et al. 2004; McGee et al. 2005; Hamel et al. 2012), but to our knowledge the efficiency of this method has never been compared to that of direct field observations from blinds in the case of reproductive behavior in denning mammals.

In this paper we report on a study of arctic foxes (*Vulpes lagopus*) at Bylot Island (Nunavut, Canada) and compare direct field observations from blinds to indirect photographic observations from remote cameras. This high arctic study system provided some unique characteristics for such a comparison, because foxes den in the tundra where no vegetation hides individuals and where there is continuous day light. We tested two hypotheses: 1- direct field observations and indirect photographic observations yielded similar results regarding food provisioning (number of prey deliveries) at dens by adults; 2- both methods yielded similar results regarding den attendance (number of visits to the den and percentage of time spent at the den) by adults and estimation of minimum litter size (number of young present at the den). We draw on these results to discuss advantages and drawbacks of both methods when studying reproductive ecology of mammals using dens.

METHODS

Study area

We conducted research on the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W), in the Canadian High Arctic (Figure 1), during summers of 2007–2009. This island is part of Sirmilik National Park of Canada and is characterized by flat lowlands and upland plateaus intersected by several valleys (Masse et al. 2001). In the summers 2003-2004, an area of 650 km² was systematically searched for arctic fox dens. Dens were mostly excavated in sandy substrate, located on mounds or in southerly exposed slopes, closer to streams (Szor et al. 2008). From 2003-2009, all known dens (n=96) were visited at least twice a year

(early June and early July) for signs of fox presence (i.e. fresh scats, footprints, fox fur, fresh digging and wear and tear around openings) or reproductive success (i.e. presence of cubs at dens). The dens that were most often used were located near a large greater snow goose colony (*Chen caerulescens atlantica*) (Cameron et al. 2011, Giroux et al. 2012). Although geese constitute an important prey for arctic foxes (Careau et al. 2007, Careau et al. 2008a,b), they remain an alternative to the preferred collared (*Dicrostonyx groenlandicus*) and brown lemming (*Lemmus sibiricus*), which are the primary prey on the island. The abundance of brown lemmings vary in a cycle with peaks every 3-4 years (Gruyer et al. 2008, 2010). Geese are an important prey in years with low abundance (Careau et al. 2007).

Sampling effort at dens

We conducted visual observations from blinds at arctic fox dens and simultaneously collected pictures at the same dens with remote cameras. During the cub rearing period (mid-June to mid-August) of 2007–2009, we selected 16 dens from a pool of 146 showing signs of activity (Table 1). Sample size was constrained by field logistics (visual observations) and number of available cameras (photographic observations). From the 16 selected dens, 14 showed signs of reproduction. All 16 studied dens were observed only once during 2007-2009, except for three dens (#111, #115, #145) that were studied in both 2008 and 2009 and one (#106) that was studied every year (mean time spent observing a den (\pm sd) = 30 h \pm 24.6, min = 4 h, max = 108 h; Figure 1). On each of these 16 dens, we conducted one to seven sessions of visual observations, in 1.4–54.5-hour blocks (n = 68 sessions of visual observations, mean duration of sessions (\pm sd) = 9.9 h \pm 7.2, total time spent observing = 672 hours; Table 1). When more than one session of visual observations were realized at a den, sessions were separated by 6 to 21 hours (mean \pm sd = 13.0 h \pm 3.0). In the particular case of the breeding season, observation sessions were dispersed in time due to fieldwork logistical constraints (Figure 2a). Within a 24-hour period, sessions were

mainly conducted between 1500–0300 h to get data from time periods when foxes were most active (Figure 2b).

Methods for visual observations

Visual observations were performed from blinds erected at 350-700 m from dens and using a 10 x 60 spotting scope. Blinds were maintained in place until completion of all the observation sessions at a given den. Observations were performed continuously by one observer if the session lasted less than 6 hours. Observers alternated every 6 hours during longer sessions. If a session had to be interrupted and later resumed, this was noted by observers. Observers recorded the following variables and their associated timing (to the minute) in a range of 50 m from the den: 1) number and type of prey returned to den by adults, 2) identity of observed adults, 3) type of activity performed by adults (e.g. arriving to the den, resting on the den and leaving the den; defined as a visit) and 4) number of observed cubs. We considered a prey delivery when an adult arrived with prey item to the den, regardless the number of preys.

Methods for photographic observations

In conjunction with direct observations, infrared automatic color cameras (RapidFire Professional PC85, Reconyx, Holmen, USA) were installed on dens to perform indirect observations from subsequent analysis of pictures. For each observation session, automatic cameras functioned for at least 24 hours. Our camera systems included a high resolution (3.1 MP) digital camera and a passive infrared motion detector contained in the same weather-resistant case. Cameras were located on fixed tripods, mostly within 10 meters from the center of the den. We maximized the area on each den that was detected by camera motion detectors by placing one or two cameras on dens, depending on size and configuration of dens and on the position of active borrows (fresh digging, high abundance

of footprints and presence of hair) relative to local micro-topography (we used the WalkTest mode of cameras to evaluate the motion detection area of cameras and place them properly). The percentage of a den area that was covered by cameras was evaluated *a posteriori* from pictures taken at each den by people having an excellent knowledge of dens. When dens were equipped of two cameras, we evaluated the combined percentage of the den area that cameras covered. We programmed cameras to take 5 pictures as fast as possible when a movement was detected (motion sensor mode set at high sensitivity level). Each picture registered the date, time and air temperature (Figure 3). We analyzed pictures generated for each observation session to record the following variables: 1) number and type of prey deliveries by adults, 2) identity of photographed adults, 3) attendance at the dens of adults and 4) number of photographed cubs. We standardized picture analyses as explained below.

We defined a visit to a den by a given individual as any sequence of pictures separated by <1 minute that showed the individual being present on the den. The first and the last pictures of the sequences defined the start and end times of the visit. Similarly, to identify a prey delivery, we used the first and the last pictures of a series showing adults with prey. For dens equipped with two cameras, we combined information from the two cameras. To determine the number of cubs for each observation sessions realized on a reproductive den (n= 41), we counted cubs seen on pictures and took the highest count during an observation session. We also determined the highest number of cubs photographed at all reproductive dens (n= 14), using all the pictures produced at each one during the whole breeding season, from the installation (late may) to the removal (mid-august) of the cameras.

Data analyses

Number of prey deliveries and number of visits to the den

Comparing the relative efficiency of visual observations versus indirect photographic observations presented some challenges because both methods could miss events, and therefore none of them provided reference data against which the other method could be tested. We therefore compared the robustness of the two methods by calculating the probability of each method to miss an event, as follows.

We first counted for each observation session and for both behavioral variables (prey deliveries and visits to the den); a) the number of events detected by the two methods, b) the number of events detected through visual observations only and c) the number of events detected through photographic observations only. Matching events (such as prey deliveries and visits to the den) detected visually with those detected through photography was not always straightforward. Since prey deliveries were rare events, we considered those occurring within 5 minutes as a single event. An additional difficulty arose to determine the number of visits to the den detected by both methods, since observers and cameras could detect the same event at slightly different times if the topography of the den allowed earlier detection of a fox arrival for the camera than for the observer (or the opposite). To find the number of events detected by the two methods, we first analyzed den visits considering as the same visit only observations that overlapped in time between methods and then repeated analyses using several temporal buffers (1, 2, 5, 10, 15 and 30 minutes) over visits seen by the visual method.

We then developed models for inference composed of two components: the probability to detect an event from visual observations (p_1), and the probability to detect an event from photographic observations (p_2). Given these two probabilities, we determined the probability to detect an event by the two methods (q_1), the probability to detect an event by visual observations only (q_2), the probability to detect an event by photographic

observations only (q_3), and the probability that none of the methods detected an event (q_4) by the following equations:

$$q_1 = p_1 p_2$$

$$q_2 = p_1(1-p_2)$$

$$q_3 = p_2(1-p_1)$$

$$q_4 = (1-p_1)(1-p_2)$$

To determine q_1 , q_2 , q_3 , q_4 for both behavioral variables, we tested two occupancy models: Model 1 where p_1 and p_2 were constant and Model 2 where p_2 depended on the visibility of cameras. To make inference under these models, we adopted Bayesian analysis using software WinBUGS 1.4.3 (Spiegelhalter et al. 2003) and the R statistical software (version 2.13.0, R Development Core Team, 2011). To ensure a convergence of the model where p_2 varied with visibility, we standardized visibility data.

Time spent on den and number of young at den

We tested through generalized linear mixed models (GLMM) whether time spent by adults at the den and number of young seen on the den differed between the two methods. For both variables, we set method (visual versus photographic observation) as an independent fixed effect. We used den identity as a random term to account for the repetition of observations sessions at the same den.

RESULTS

Prey delivery at dens

From all observation sessions where at least one prey delivery was recorded (n=25), we documented 71 prey deliveries to the den. Of these, 11.3% were detected by the two methods, 59.2% by focal observations only and 29.6% by cameras only. Using Model 1, we noted a greater probability to detect a prey delivery for visual observations compared to cameras (Table 2). When we tested the effect of the visibility of cameras (Model 2), results showed that this variable was not significant to explain variation in detectability of preys provided by adults. Indeed, the probability to detect a prey delivery to the den by adults with camera monitoring increased slowly depending on visibility of cameras (Figure 4). The probabilities to detect a prey delivery by the two methods (q1) and by cameras only (q3) increased rapidly for visibility over 60% while q2 and q4 declined from this percentage (Figure 5). All probabilities varied within a very narrow range lower than 1%.

Visiting rates

From all observation sessions for which a visit was recorded at least by one of the two methods (n= 56), we documented a total of 230 visits to the den by adults. Of these visits, 24.4% were detected by the two methods, 42.6% by focal observations only and 33.0% by cameras only. The probability to detect an adult visit at the den was higher with focal observations (p1) compared to cameras (p2) and these two probabilities increased with extension of the temporal buffers (Table 3). Therefore, the probability to detect a visit by the two methods (q1) strongly increased for temporal buffers of less than 5 minutes and then reached a plateau, while q4 showed the opposite situation (Figure 6). For buffers over 5 minutes, q1 increased continuously while all others probabilities (q2, q3, and q4) declined slowly.

Percentage of time spent by adults at den

Observation sessions for which both methods detected at least one visit were used to calculate the percentage of adult time at den (n=26). General linear mixed models (GLMM) showed a significant effect of the method to explain variations in the percentage of adult time at the den (GLMM: Estimate = 13.42, Pr (>|t|) = 0.000, AIC = 390.3). In other words, the mean percentage of adult time at the den obtained from focal observations ($6.2 \pm 0.09\%$) was 3.4-fold greater than with camera monitoring ($1.8 \pm 0.04\%$). The percentage of adult time at the den also varied in a greater measure for visual observations (Figure 7).

Highest number of cubs

GLMM showed no significant effect of the method to explain variation in the highest number of cubs counted at the den, whether the count was done within observation sessions and during the whole breeding season (Table 4). For the first analysis (within observation sessions), the mean number of cubs at the den counted with visual observations (3.5 ± 3.2 , n=41 observation sessions) was similar to the one estimated with camera monitoring (2.9 ± 2.6 , n=41 observation sessions). For the second analysis, the mean number of cubs was also similar for both methods but this time, the mean counted with cameras (5.4 ± 2.6 , n= 14 reproductive dens) was higher to that derived from visual observations (5.0 ± 2.6 ; n=14 reproductive dens).

DISCUSSION

Visual observations and camera recordings tended to detect foxes at dens in different ways. Since both methods were used simultaneously, differences in obtained results should be attributed to the sampling method. From there we discuss advantages and drawbacks of both methods in the context of this study and according to measured variables.

Food provisioning at dens by adults

We found a greater probability to detect a prey delivery at dens by adults for visual observations compared to cameras. This difference in detectability could be explained by the fact that cameras had to be installed rather close to the den for effective motion detection of animals, which led some prey deliveries to occur out of their field of view. This problem may have increased with cub age, since older cubs are more likely to walk away from the den to receive their food when they detect a returning parent. Fine (1980) estimated that 8-week old arctic fox cubs spent 45% of the day inside the den, while 12-week old cubs reduced this to 3%. Frafjord (1992) also noted that when active outside the den (i.e. not lying), cubs are most likely to pay attention to surrounding stimuli. It has also been suggested that arctic fox pups compete for food brought by adults (Macpherson 1969). Since most of our observations were made when pups were mainly active outside the den, it is not surprising that cameras missed some food provisioning events. Since food provisioning at dens by adults is typically a quick event (Strand et al. 2000), it is also possible that some instances were missed because fox movements did not trigger the cameras. An additional factor potentially limiting the ability of cameras to detect prey deliveries is the topography of the den, which, under certain combinations of fox body orientation and posture, was hiding the mouth of foxes. Dens in our study site were mostly located on mounds (Szor et al., 2008) and it was difficult to fully prevent these instances, although subsequent pictures sometimes showed cubs feeding and thus allowed us to deduce that a food provisioning event had occurred.

Cameras also detected some food provisioning events that were not perceived by observers. This may have resulted from the difficulties associated with focal observations lasting for many hours, sometimes at night (but with full day light) when observers were tired. In this context, very quick events such as the arrival of a fox to a den can sometimes be missed by direct observations. Den topography can also hide a fox to the observer while it is detected by a camera. Although not reported in details in this paper, an additional

advantage of cameras was also that prey identification was usually easier than during field direct observations, owing to the zooming possibility and unlimited observing time offered by picture analyses

The location and position of cameras on dens, which influenced the size of the area in which they could detect animal movements, had no substantial impact on our results on prey delivery. Indeed, the probability to detect a prey delivery did increase for visibility over 60%, but the effect size was less than 1%. It must be noted that we installed cameras before snow melt, when den entries were not yet all visible, and that we sometimes moved cameras after snow melt to make sure they were always optimally positioned to detect fox movements. This is an important note since the efficiency of our camera system might have been considerably lower without proper maintenance over the course of the fox reproductive period.

Den attendance

Focal observations had a higher probability to detect den attendance by adults than did analysis of automatic pictures. Picture analysis underestimated both the number of times adults visited the den and the amount of time they spent on the den. This was again likely due to adults staying sometimes at the periphery of the den, where they could be seen by observers while being out of the field of view of cameras.

We faced great difficulties in determining the number of times adults visited the den, whatever we used focal observations or analysis of pictures. This was due to difficulties in defining and in quantifying this variable. Definition of a visit is difficult because a subjective threshold is needed to determine whether subsequent detections of a fox must be considered as a single or as two visits. Measurement of the exact timing of a visit is also difficult because observers and cameras can sometimes detect the same event at slightly

different times, if topography of the den allows earlier detection of a fox arrival for the camera than for the observer, or the opposite. This could explain that the probability to detect a visit simultaneously by the two methods strongly increased for temporal buffers < 5 minutes, and then reached a plateau.

The amount of time that adults spent at dens also proved challenging to measure through automatic cameras. In particular, it was sometimes impossible to determine whether an individual was, during the time elapsed between two pictures, hidden inside the den or on the contrary away from the den. This was much easier to determine through visual observations. Continuous observation indeed allowed easier interpretation of fox behaviour, and the occasional observation of a fox travelling to or from the den (an information unavailable through pictures) helped to determine the length of time it spent at the den.

Minimum litter size

Analysis of pictures was as efficient as visual observations to determine the number of cubs present on the den. Frafjord (1992) observed that cubs were active on the den throughout the 24-hour cycle, with no clear pattern of activity. Visual observations and automatic cameras were thus both likely to detect juveniles. However, because cameras collected data without interruptions, they should have been more likely than visual observations to detect all cubs simultaneously, thereby having a higher chance of providing a full count of litter size. Also, as suggested by our results, cameras should more accurately determine litter size than visual observations if they remain on the den for the entire breeding season. They also offer the possibility to evaluate changes in litter size through the summer. As suggested by Bridges et al. (2004), marking cubs with unique markers visible at a distance might even allow individual survival estimates.

It is important to be aware that the efficiency of the camera system for counting the cubs could decrease with the age of cubs, while direct observations might not have this problem. Macpherson (1969) found that near the date of emergence, cubs confined their excursions to the near surroundings of burrow entrances, whereas they could wander around the whole den site later in the summer. Cameras could thus become progressively less effective at detecting cubs. However, they have the advantage of being systematically present on site when cubs emerge, and thus allow detection of first emergence, whereas a considerable effort would be needed by a large team of observers to detect emergence time of a set of dens.

CONCLUSION

Before this study, little was known regarding the use of cameras to study breeding behaviour of canids. Comparing direct field observations from blinds to indirect photographic observations from remote cameras, we were able to document the efficiency of cameras to study the breeding period of a mammal species using dens in the Arctic. Camera monitoring, although not as efficient as direct field observations to quantify prey delivery and presence of adults at den, was a valuable method to estimate litter size. A strong advantage of a camera system over direct observation is of course the continuous monitoring of many dens that cameras allow. In addition, pictures produce archived records that can be analyzed later for various purposes. One possible drawback is that cameras could disturb animals, but we did not observe such effects. Adults sometimes actively defended the site if we installed cameras while they were around, but we observed no den abandonment that we could attribute to the presence of cameras.

Considering the benefits and shortcomings of both camera monitoring and direct observations, we conclude that automatic cameras represent an efficient alternative to direct observations to document some parameters in denning ecology of mammals. Such

equipment can be deployed rapidly and remain in the field for months, saving travel and personnel time compared to visual observations. This is especially true in logistically challenging environments such as the Arctic.

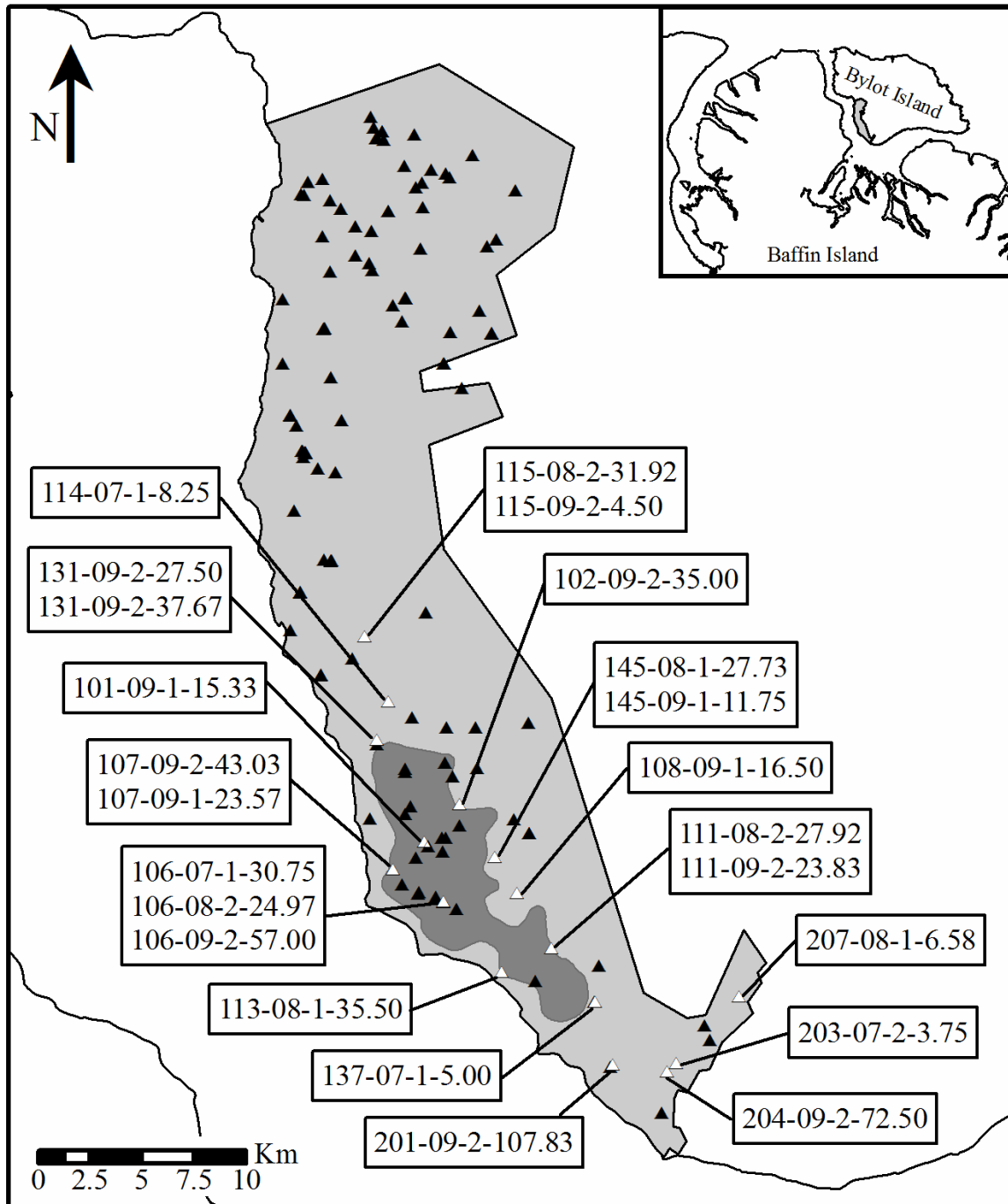


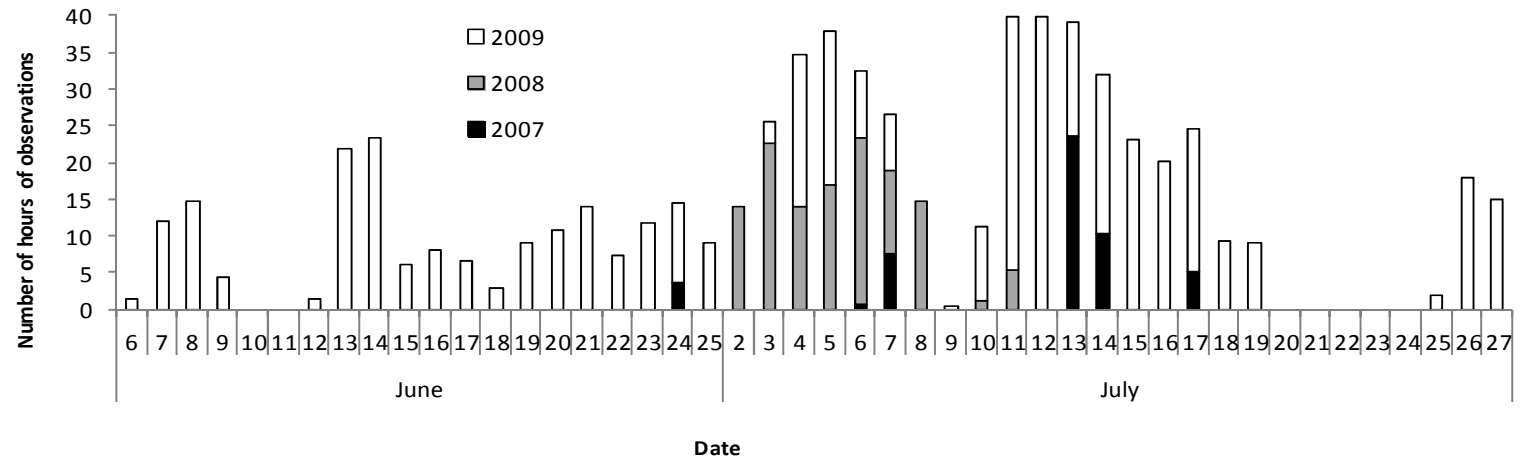
Figure 1. Arctic fox study area (light shaded polygon) and goose colony (dark shaded polygon) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Observed dens during the 2007-2009 study period ($n=16$) are represented with an open triangle, whereas non observed dens are represented with a black triangle. Identification of numbered dens is as follow: den ID – last two digits of year – number of installed cameras on dens – total number of hours of observations performed to the den.

Table 1. Summary of the sampling effort at arctic fox dens on Bylot Island during summers 2007-2009. Each observed den received direct visual observations from blinds as well as indirect photographic observations from automatic cameras.

	2007	2008	2009	Total
Number of monitored dens	89	93	96	278*
Number of dens with signs of activity	54	57	35	146*
Number of observed dens	4	6	11	21*
Number of observed dens with presence of cubs	3	5	6	14
Total number of hours of observations	47.8	147.8	476.0	671.6
Total number of observation sessions	4	19	45	68
Number of hours per observation session	11.9	7.8	10.6	9.9
(mean \pm SD)	± 12.7	± 3.8	± 7.8	± 7.3
Total number of installed cameras	5	9	22	36
Total number of pictures taken	1 341	8 837	2 279	12 457

*These sample sizes correspond to "den-years" since some dens were monitored every year

a)



b)

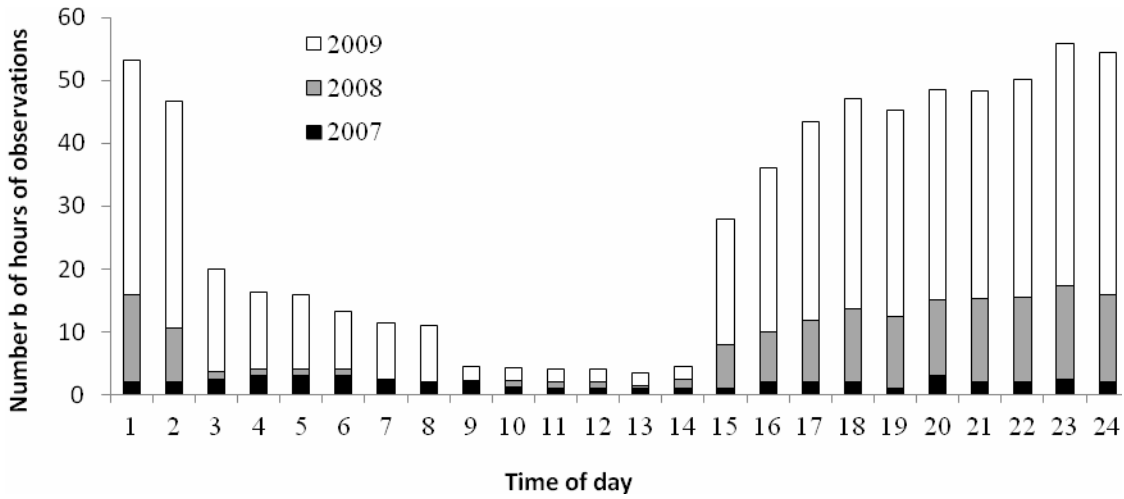


Figure 2. Distribution through the summer (a) and through the 24-h daily cycle (b) of the observations at 16 arctic fox dens located on Bylot Island, Nunavut, Canada (2007-2009).



Figure 3. Adult arctic fox delivering a snow goose egg to its cubs at den #122. This picture was taken by an infrared automatic color camera set on Bylot Island, Nunavut, Canada, summer 2008.

Table 2. Probability to detect a prey delivery from visual observations (p1) and from photographic observations (p2) using the two Bayesian occupancy models.

	p1	p2	Intercept (p2)	Slope (p2)	DIC	Deviance
Model 1	0.835	0.072	-	-	205.2	181.8
Model 2	0.828	-	-4.292	1.752	205.6	181.1

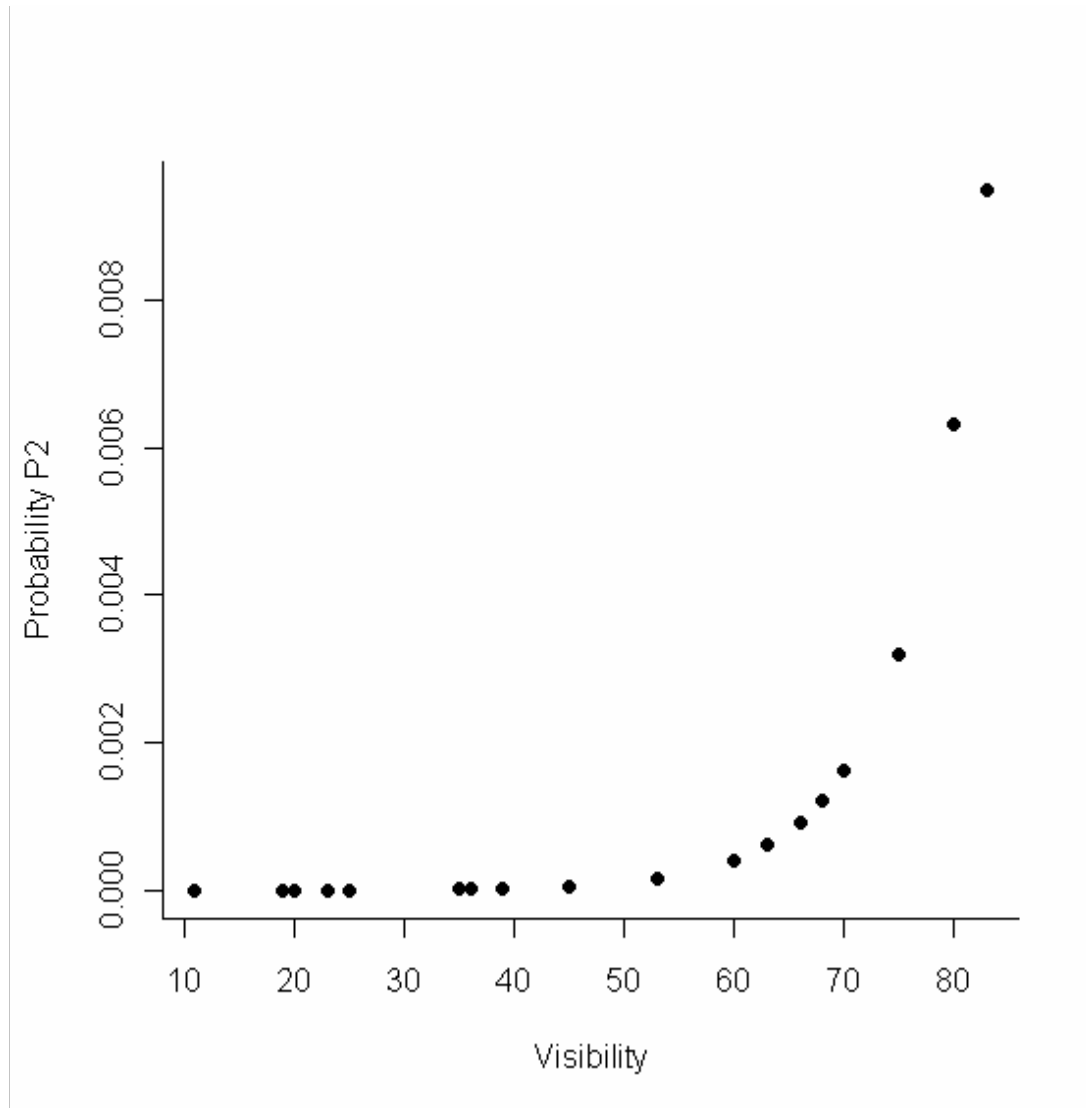


Figure 4. Probability to detect a prey delivery from cameras (using Model 2) depending on the percentage of visibility of the method.

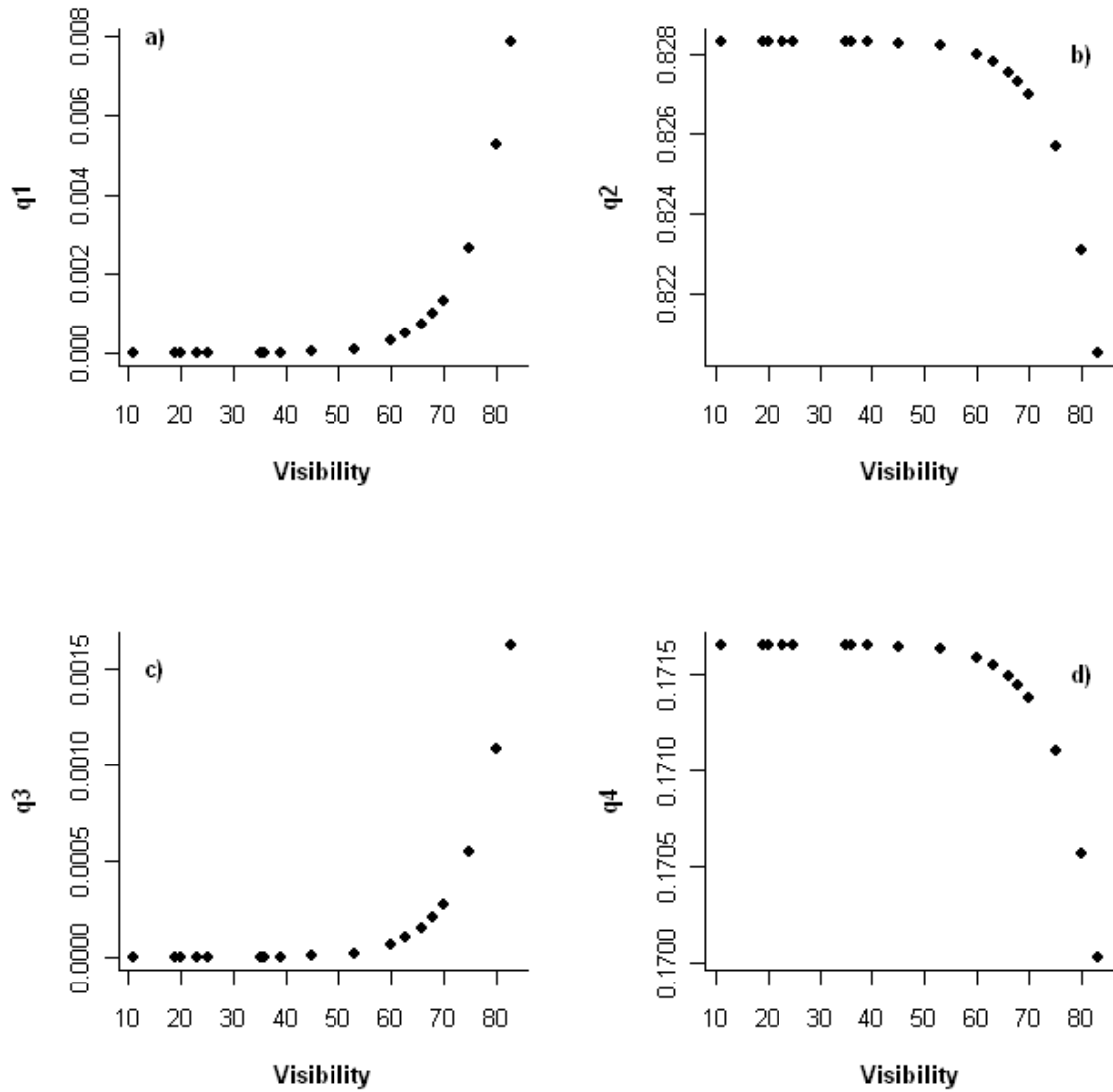


Figure 5. Probability to detect a prey delivery by the two methods (q_1), by the focal observations but not by the cameras (q_2), by the cameras but not by focal observations (q_3) and the probability that the two methods do not detect a prey delivery (q_4) depending on the visibility of cameras.

Table 3. Results of the Model 1, including DIC and deviance, for the probability to detect a visit from visual observations (p1) and from cameras (p2) for several temporal buffers used during picture analyses.

Temporal buffer	p1	p2	DIC	Deviance
0 min	0.482	0.154	521.3	468.5 (11.2)
1 min	0.488	0.196	516.7	463.6 (11.6)
2 min	0.655	0.282	508.4	455.7 (11.7)
5 min	0.866	0.465	508.0	455.6 (11.6)
10 min	0.904	0.533	504.4	452.1 (11.5)
15 min	0.926	0.574	505.7	453.3 (11.6)
30 min	0.946	0.645	501.8	449.5 (11.5)

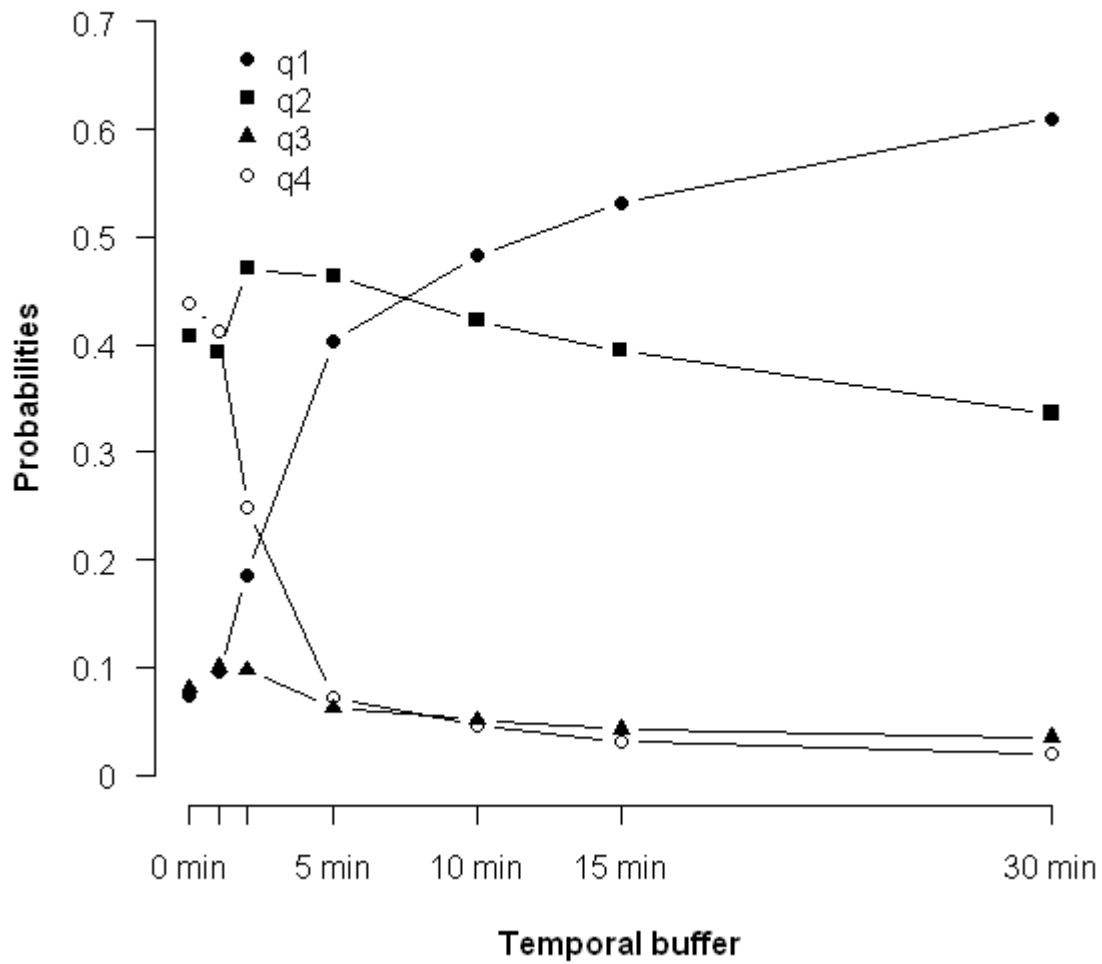


Figure 6. Probability to detect a visit by the two methods (q1), by the focal observations but not by the cameras (q2), by the cameras but not by focal observations (q3) and the probability that the two methods do not detect a visit (q4) for several temporal buffers used during picture analyses.

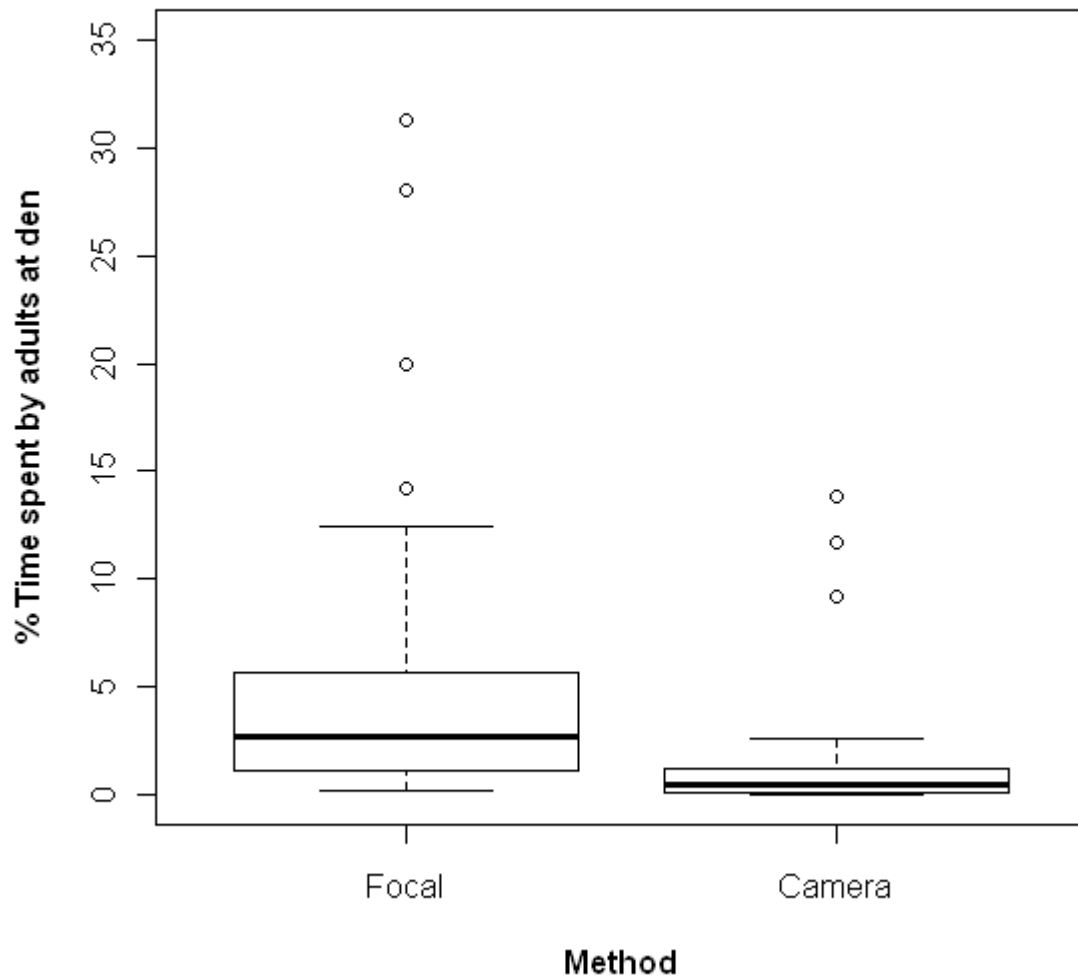
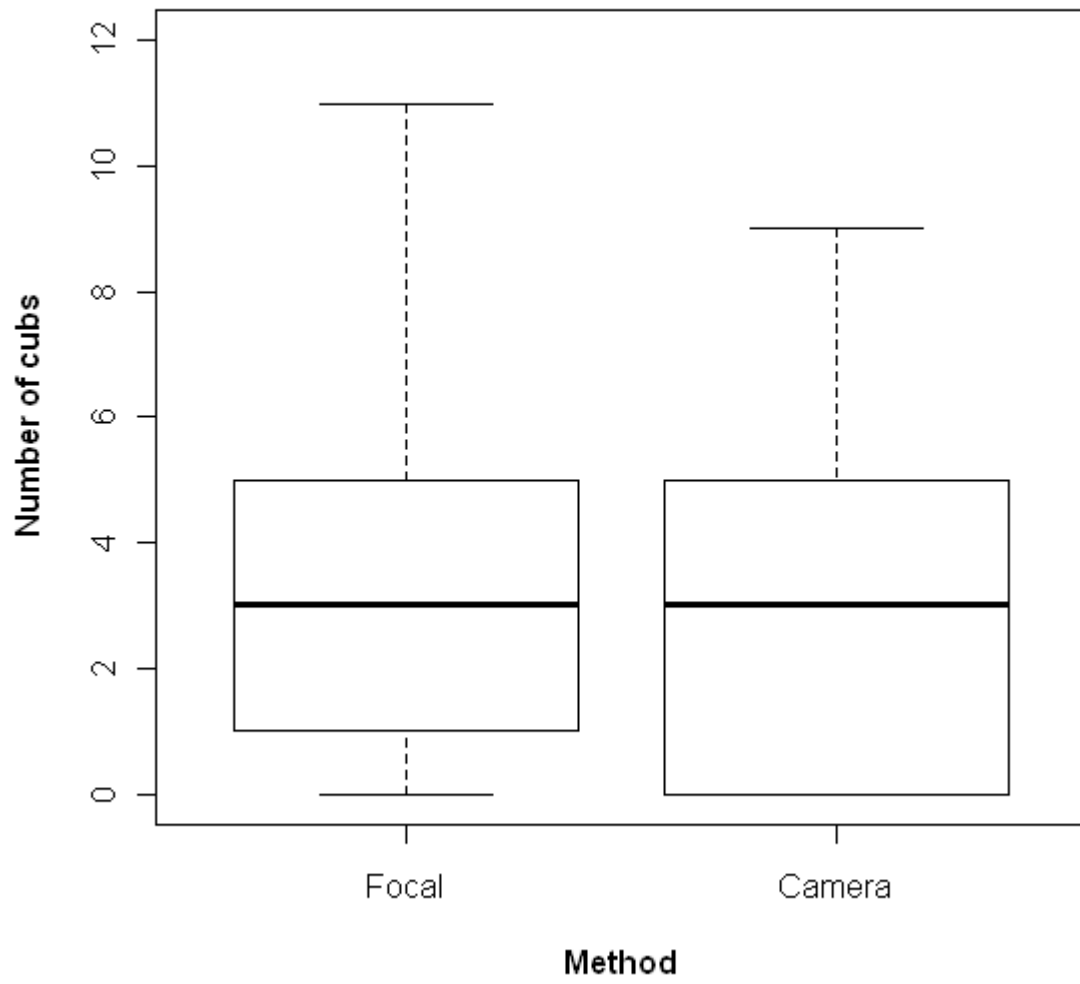


Figure 7. Boxplot of the percentage of time spent by adults at the den site estimated for each observations sessions (n=26) depending on methods.

Table 4. Generalized linear mixed model relating effect of the method to the highest number of cubs counted for each observations sessions (n= 41) and for the whole breeding season (n= 14).

Model	Variable	Estimate	pMCMC	Pr(> t)	AIC
Nb cubs/session ~ Method + (1 Den)	Intercept	2.7924	0.001	0.0007	380.8
	Method	0.6217	0.192	0.1572	
Nb cubs/season ~ Method + (1 Den)	Intercept	5.1964	0.001	0.0000	115.3
	Method	-0.3571	0.642	0.3188	

a)



b)

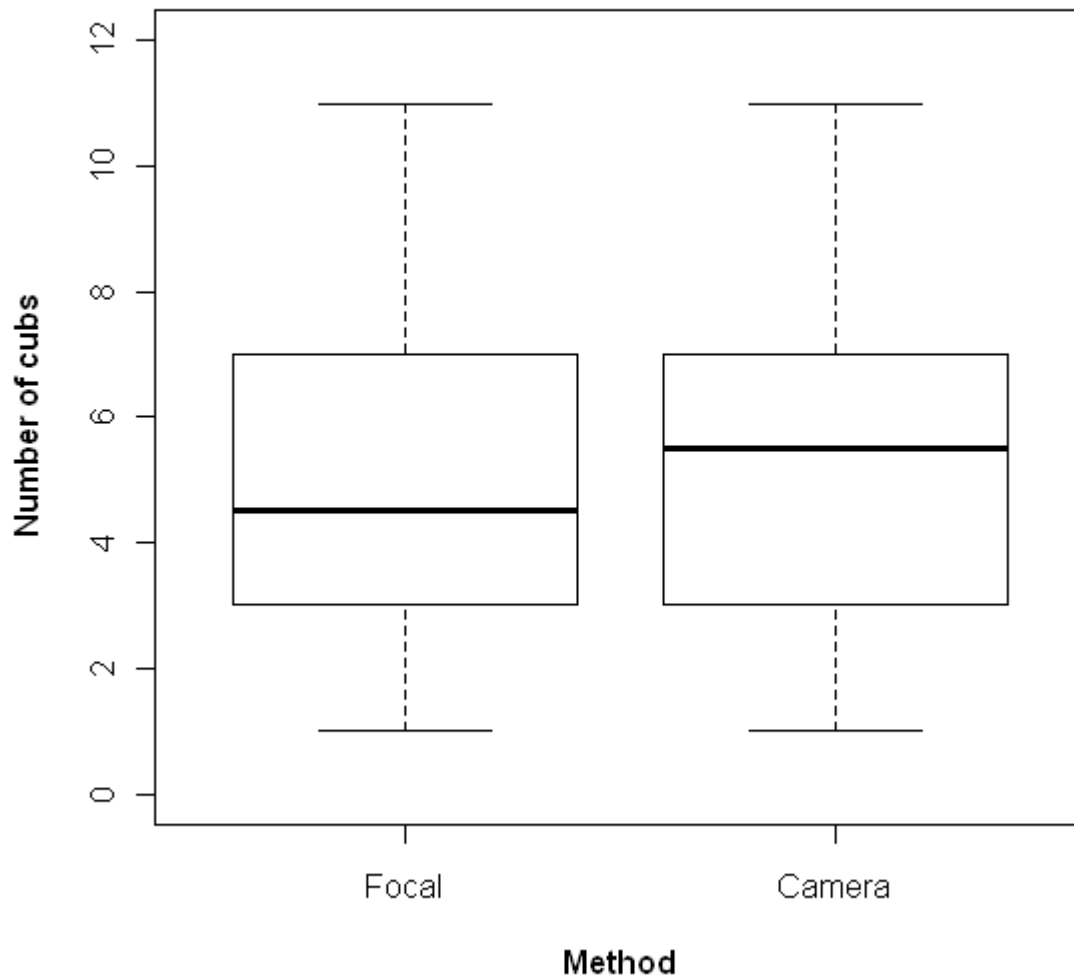


Figure 8. Boxplot of the highest number of cubs seen simultaneously at den for each method counted for each observations sessions (n= 41) (a) and for the whole breeding season (n= 14) (b).

CONCLUSION

Les comportements parentaux employés par les individus d'une espèce sont susceptibles d'avoir un fort impact sur plusieurs aspects de son écologie. Comprendre l'importance du comportement parental dans l'élevage des jeunes est donc un élément important à considérer. Dans un contexte d'étude et de conservation des écosystèmes nordiques, plusieurs recherches ont été et seront entreprises sur l'île Bylot afin de déterminer les effets à long terme des changements du climat ou du développement industriel à cette latitude, d'autant plus qu'il s'agit d'une aire de conservation importante. Cependant, l'étude de la reproduction des individus d'une population peut se révéler très ardue. En effet il est souvent laborieux d'observer directement les événements importants pour le succès reproducteur sur l'ensemble de la période d'élevage des jeunes, et ce simultanément dans différents habitats. Dans l'Arctique, les conditions d'observation et l'accès au territoire peuvent être particulièrement difficiles, ce qui implique que les données sur l'ensemble d'un habitat soient rares. L'étude d'espèces de distribution circumpolaire présente donc un lot de contraintes logistiques reliées principalement à l'isolement du territoire. De plus, mentionnons que les prédateurs ne sont pas particulièrement faciles à étudier, étant peu abondants, discrets et parfois dangereux (Pierce et al. 1998). L'ensemble de ces limites associées à l'étude de la période de reproduction des populations de prédateurs nordiques fait du suivi photographique une méthode alternative à considérer.

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

Notre étude réalise pour la première fois l'évaluation de la méthode du suivi photographique afin d'estimer l'occurrence des soins parentaux et de déterminer les tailles

de portées chez une population de canidés située dans le Haut-Arctique. Le fait que l'étude soit réalisée en milieu nordique comble une lacune importante au niveau des connaissances sur le potentiel d'application de la méthode dans ces types d'habitats isolés et difficiles d'accès. Sachant que le bon fonctionnement des appareils peut être affecté par les conditions météorologiques (Brooks 1996), tester leur application dans différents types de milieux semble approprié pour s'assurer que le système de suivi demeure suffisamment efficace sous diverses conditions.

En plus de dépendre des caractéristiques de terrain, l'application de la méthode et le choix des appareils sont aussi spécifiques aux espèces d'intérêt (Cutler et Swann 1999). Au sein de notre système d'étude, l'utilisation de la tanière, ayant de grandes répercussions sur la détectabilité des individus, représentait une caractéristique particulière n'ayant pas été testée jusqu'à ce jour. L'évaluation du suivi photographique réalisée par notre étude prend alors toute son importance pour vérifier si l'observation comportementale de mammifères utilisant des terriers est envisageable à l'aide de cette méthode. En effet, la majorité des évaluations de dispositifs photographiques ont été réalisées dans le cadre d'études ornithologiques, impliquant une tout autre réalité pour la détection des individus. La tanière a une superficie considérable à couvrir et une topographie souvent complexe, ce qui rend plus difficile l'atteinte d'un suivi comportemental exhaustif. D'ailleurs, contrairement à la majorité des études portant sur les oiseaux, deux appareils ont dû être installés sur la majorité des tanières étudiées au sein de notre projet. Enfin, notons qu'aucune autre étude n'a été réalisée pour évaluer l'efficacité de la méthode du suivi photographique pour déterminer les tailles de portée aux tanières chez le renard arctique. Notre étude apporte donc encore une fois un apport scientifique intéressant.

PORTÉE ET LIMITES DE NOTRE ÉTUDE

L'observation d'individus sur un total de 672 heures indique que le suivi photographique semble peu efficace pour évaluer certains comportements, tels que le nombre d'approvisionnements en proies par les adultes, le nombre de visites et la durée des séjours de ceux-ci aux tanières. Néanmoins, dépendamment du degré de précision nécessaire, l'application seule du suivi photographique pourrait être suffisante, considérant le fait que cette méthode possède le net avantage de permettre d'observer plusieurs sites simultanément. De plus, les caméras peuvent également arriver à capter des comportements rares et imprévisibles, puisqu'elles peuvent demeurer sur les sites de reproduction sur de longues périodes. Des allaitements et des soins parentaux particuliers ont été observés sur les images produites tout au long des années de suivi, en plus de permettre de déterminer les dates d'émergence des jeunes aux tanières. Notons que la conservation de la banque d'images procure une base de données intéressante qui pourra être utilisée pour répondre à différents objectifs d'études au cours des prochaines années.

Il est à noter que les conditions particulières retrouvées dans le cadre de notre étude impliquent une certaine réserve dans l'application de la méthode du suivi photographique pour la surveillance de la reproduction chez d'autres espèces. D'une part, la lumière estivale était continue tout au long de la période de reproduction des renards et permettait donc l'observation de l'activité aux tanières sur la totalité de la période de reproduction. Compte tenu que la majorité des milieux étudiés présentent des périodes d'obscurité, des caméras offrant une qualité photographique de nuit, pourraient pour ceux-ci présenter un net avantage comparativement aux observations visuelles.

PERSPECTIVES FUTURES

Au sein de notre étude, nous avons constaté que chacune des méthodes arrivait à détecter des événements que l'autre ne parvenait pas à recenser, suggérant que la combinaison de celles-ci permettrait un apport important d'informations sur le comportement des individus. Ainsi, de plus amples recherches sur l'utilisation des deux méthodes en simultané afin de suivre la reproduction des canidés seraient à envisager. Dans l'Arctique, l'ajustement de l'étendue des soins parentaux, en augmentant les chances de survie des jeunes produits, pourrait assurer le succès de certaines portées, permettant à la population de perdurer à travers les conditions difficiles et changeantes de cet environnement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angerbjörn, A., B. Arvidson, E. Norén et L. Strömngren. 1991. The effect of winter food on the reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus* :a field experiment. *J. Anim. Ecol.* 60: 705-714.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt & S. Erlinge, 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, 68: 34-49.
- Angerbjörn A., P. Hersteinsson & M. Tannerfeldt, 2004. Consequences of resource predictability in the Arctic fox - two life history strategies in Macdonald, D. & C. Sillero-Zubiri (Eds). *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press. Oxford. pp. 163-172.
- Banbura, J., J. Blondel, H. Wilde-Lambrechts, M-J. Galan & M. Maistre, 1994. Nestling diet variation in an insular Mediterranean population of blue tits *Parus caeruleus* : effects of years, territories and individuals. *Oecologia*, 100 : 413-420.
- Bantle, J. & R. Alisauskas, 1998. Spatial and temporal patterns in Arctic fox diets at a large goose colony. *Arctic*, 51: 231-236.
- Blondel, J., A. Dervieux, M. Maistre & P. Perret, 1991. Feeding ecology and life history variation of the blue tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia*, 88: 9-14.
- Bridges, A. S., J. A. Fox, C. Olfenbittel & M. R. Vaughan, 2004. American black bear denning behavior: observations and applications using remote photography. *Wildlife Society Bulletin*, 32(1): 188-193.
- Brooks, R. T., 1996. Assessment of two camera-based systems for monitoring arboreal wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, 24(2): 298-300.
- Bronson, F. H., 1989. *Mammalian reproductive biology*. The university of Chicago press.
- Cameron, C., D. Berteaux & F. Dufresne, 2011. Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology*, 22: 1364–1373.
- Careau, V., J.-F. Giroux, et D. Berteaux, 2007. Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:87-96.
- Careau, V., J. F. Giroux, G. Gauthier & D. Berteaux, 2008. Surviving on cached foods - the energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 86:1217-1223.

- Careau, V., N. Lecomte, J. Bêty, J.-F. Giroux, G. Gauthier, et D. Berteaux. 2008. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience* 15: 268-276.
- Clutton-Brock, T. & P. Harvey, 1978. Mammals resources and reproductive strategies. *Nature*, 273: 191-195.
- Cutler, T. L. et D. E. Swann. 1999. Using remote photography in wildlife ecology : a review. *Wildl. Society Bull.* 27(3) : 571-581.
- Dalerum, F. & A. Angerbjörn, 2000. Arctic fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv Valley, east Greenland, during summer with low lemming density. *Arctic*, 53(1): 1-8.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau & F. Cézilly, 2005. *Écologie comportementale*. Dunod, coll. Sciences Sup., 664 p.
- Derksen, D. V., 1977. A quantitative analysis of the incubation behavior of the adélie penguin. *The Auk*, 94: 552-566.
- Fine, H., 1980. Ecology of arctic foxes at Prudhoe bay, Alaska. MSc thesis, University of Alaska, Fairbanks.
- Frafjord, K., 1992. Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups : Implications of food availability. *Polar Biology*, 12: 707-712.
- Frafjord, K., 1993a. Food habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic*, 46: 49.
- Frafjord, K., 1993b. Reproductive effort in the arctic fox *Alopex lagopus*: A review. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences*, 7: 301-309.
- Frafjord, K., D. Becker & A. Angerbjörn, 1989. Interactions between arctic and red foxes in Scandinavia-predation and aggression. *Arctic*, 42: 354-356.
- Franzreb, K. E. & J. L. Hanula, 1995. Evaluation of photographic devices to determine nestling diet of the endangered red-cockaded woodpecker. *Journal Field Ornithology*, 66(2): 253-259.
- Giraldeau, L.-A. & F. Dubois, 2009. *Le comportement animal*. Dunod, coll. Sciences Sup., 264 p.
- Giroux, M.-A., D. Berteaux, N. Lecomte, G. Gauthier, G. Szor & J. Bêty, 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, 81(3): 533-542.
- Götmark, F., 1992. The effects of investigator disturbance on nesting birds. *Current Ornithology*, 9: 63-104.
- Grundel, R., 1990. The role of dietary diversity, prey capture sequence and individuality in prey selection by parent mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Journal of Animal Ecology*, 59: 959-976.

- Gruyer, N., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 86:910-917.
- Gruyer, N., G. Gauthier, et D. Berteaux. 2010. Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology* 33:725-736.
- Hamel, S., S.T. Killengreen, J.-A. Henden, N. E. Eide, L. Roed-Eriksen, R. A. Ims & N. Yoccoz, 2012. Towards good practice guidance in using camera-traps in ecology: influence of sampling design on validity of ecological inferences. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2): 105-113.
- Hanula, J. L. & K. E. Franzreb, 1995. Arthropod prey of nestling red-cockaded woodpeckers in the upper coastal plain of South Carolina. *Wilson Bulletin*, 107(3): 485-495.
- Harris, C. E. & F. F. Knowlton, 2001. Differential responses of coyotes to novel stimuli in familiar and unfamiliar settings. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 2005-2013.
- Harrison, D. J. & J. R. Gilbert, 1985. Denning ecology and movements of coyotes in Maine during pup rearing. *Journal of Mammalogy*, 66(4): 712-719.
- Hernandez, F., D. Rollins & R. Cantu, 1997. Evaluating evidence to identify ground-nest predators in west Texas. *Wildlife Society Bulletin*, 25 (4): 826-831.
- Hunt, R. H. & J. J. Ogden, 1991. Selected aspects of the nesting ecology of American alligators in the Okefenokee Swamp. *Journal of Herpetology* 25: 448-453.
- Jepsen, J. U., N. E. Eide, P. Prestrud & L. B. Jacobsen, 2002. The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, 80: 418-429.
- Kelly, M. J. & E. L. Holub, 2008. Camera trapping of carnivores: trappingsuccess among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles county, Virginia. *Northeastern naturalist*, 15(2): 249-262.
- Kleiman, D., 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52: 39-69.
- Kristian, D. M., R. T. Golightly & S. M. Tomkiewicz, 1996. A solar-powered transmitting video camera for monitoring raptor nests. *Wildlife Society Bulletin*, 24(2): 284-290.
- Kruchenkova, E. P. & M. E. Goltsman, 1994. Parental behaviour of arctic fox (*Alopex lagopus semenovi*) on the mednyi island – factors determining interactions between adults and young. *Journal of zoology*, 73(5): 88-103.
- Leimgruber, P., W. J. Mcshea & J. H. Rappole, 1994. Predation on artificial nests in large forest blocks. *Journal Wildlife Management* 58(2): 254-260.
- Lemons, P. R., W. B. Ballard, R. M. Sullivan et M. A. Sovada. 2003. Den site activity patterns of adult male and female swift foxes, *Vulpes velox*, in Northwestern Texas. *Canadian Field-Naturalist* 117(3): 424-429.

- Liebezeit, J. R. & S. Zack, 2008. Point counts underestimate the importance of arctic foxes as avian nest predators: evidence from remote video cameras in arctic alaskan oil fields. *Arctic*, 61(2): 153-161.
- Locke, S. L., M. D. Cline, D. L. Wetzel, M. T. Pittman, C. E. Brewer & L. A. Harveson, 2005. From the field: A web-based digital camera for monitoring remote wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, 33(2): 761-765.
- Lyra-Jorge, M. C., G. Ciocheti, V. R. Pivello & S. T. Meirelles, 2008. Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: camera traps and track plots. *European Journal of Wildlife Research*, 54: 739-744.
- Macpherson, A., 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations. Canadian wildlife service report series, pp. 49.
- Margalida A., J. Bertran & J. Boudet, 2004. Assessing the diet of nestling Bearded Vultures: a comparison between direct observation methods. *Journal Field Ornithology*, 76(1): 40-45.
- Massé H., L. Rochefort & G. Gauthier, 2001. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *Journal of Wildlife Management*, 65: 271-281.
- McFarland, D., 2009. *Le comportement animal: psychobiologie, éthologie et évolution*. 3e édition. De Boeck, Paris.
- McGee, B. K., M. J. Butler, M. C. Wallace, W. B. Ballard & K. L. Nicholson, 2005. From the field: a comparison of survey techniques for swift fox pups. *Wildlife Society Bulletin*, 33(3): 1169-1173.
- Moruzzi T. L., T. K. Fuller, R. M. DeGraaf, R. T. Brooks & W. Li, 2002. Assessing remotely triggered cameras for surveying carnivore distribution. *Wildlife Society Bulletin*, 30 (2): 380-386.
- Olsen, T. L. & F. G. Lindzey, 2002. Swift fox survival and production in southeastern Wyoming. *Journal of Mammalogy*, 83: 199-206.
- Peterson, L. M. & J. A. Thomas, 1998. Performance of TrailMaster infrared sensors in monitoring captive coyotes. *Wildlife Society Bulletin*, 26(3): 592-596.
- Pierce, B. M., V. C. Bleich, C.-L. B. Chetkiewicz & J. D. Wehausen, 1998. Timing of feeding bouts of mountain lions. *Journal of Mammalogy*, 79(1): 222-226.
- R Development Core Team (2011) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.r-project.org/>.
- Rader, M. J., T. W. Teinert, L. A. Brennan, F. Hernandez, N. J. Silvy et X. B. WU. 2007. Identifying predators and nest fates of Bobwhites in Southern Texas. *Journal of Wildlife Management*, 71(5): 1626-1630.
- Reynolds J., 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 68-72.

- Richardson, T. W., T. Gardali & S. H. Jenkins, 2009. Review and meta-analysis of camera effects on avian nest success. *Journal of Wildlife Management*, 73(2): 287-293.
- Rogers, A. S., S. DeStefano & M. F. Ingraldi, 2005. Quantifying Northern Goshawk diets using remote cameras and observations from blinds. *Journal of Raptor Research*, 39(3): 303-309.
- Savidge, J. A. & T. F. Seibert, 1988. An infrared trigger and camera to identify predators at artificial nests. *Journal Wildlife Management*, 52(2): 291-294.
- Schauster, E. R., E. M. Gese & A. M. Kitchen, 2002. Population ecology of swift foxes (*Vulpes velox*) in southeastern Colorado. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 307-319.
- Séquin, E. S., M. M. Jaeger, P. F. Brussard & R. H. Barrett, 2003. Wariness of coyotes to camera traps relative to social status and territory boundaries. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 2015-2025.
- Séquin Larrucea, E., P. F. Brussard, M. M. Jaeger, R. H. Barrett, 2007. Cameras, coyotes, and the assumption of equal detectability. *Journal Wildlife Management*, 71(5): 1682-1689.
- Smith, R.L. & T.M. Smith, 2001. *Ecology and Field Biology*. 6e éd. Éditions Benjamin Cummings, New York.
- Strand O., A. Landa, J. D. C. Linnell, B. Zimmermann & T. Skogland, 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, 81(1): 223-233.
- Spiegelhalter, D.J., A. Thomas, N.G. Best, D. Lunn, 2003. *WinBUGS Version 1.4 User Manual*, Cambridge: Medical Research Council Biostatistics Unit.
- Swann, D. E., C. C. Hass, D. C. Dalton & S. A. Wolf, 2004. Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 32(2): 357-365.
- Szor, G., D. Berteaux & G. Gauthier, 2008. Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, 31: 351-362.
- Tannerfeldt, M., A. Angerbjörn & B. Arvidson, 1994. The effect of summer feeding on juvenile arctic fox survival: a field experiment. *Ecography*, 17: 88-96.
- Tannerfeldt, M. & A. Angerbjörn, 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos*, 83: 545-559.
- Trivers, R., 1972. Parental investment and sexual selection in Campbell, B. (Ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Press. Chicago, pp. 136-179.
- Vergara, V., 2000. Comparison of parental roles in male and female red foxes, *Vulpes vulpes*, in southern Ontario. *Canadian Field-Naturalist*, 115(1): 22-33.

Wright, H.W.Y., 2006. Paternal attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox. *Animal behaviour*, 71: 503-510.

