

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

ORGANISATION SOCIO-SPATIALE ET STRATÉGIE DE MOUVEMENT
D'UNE POPULATION DE RENARDS ARCTIQUES DANS UN CONTEXTE DE
FLUCTUATIONS SPATIO-TEMPORELLES DES RESSOURCES

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

EXTENSIONNÉ DE

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

SANDRA LAI

MARS 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier du fond du cœur mes deux directeurs de recherche, Dominique Berteaux et Joël Bêty, pour m'avoir accueillie dans leur équipe et m'avoir donné l'occasion de réaliser ce projet. En plus de votre encadrement extrêmement complémentaire en tant que directeurs de recherche, vous m'avez offert des leçons de vie que je n'oublierai jamais. Je ne pourrais jamais trouver les mots justes pour exprimer assez ma reconnaissance d'avoir pu faire partie de votre équipe. Merci pour votre confiance, votre patience, votre rigueur, vos encouragements, votre entrain et votre capacité à voir et à cultiver le meilleur en chacun. Je garderai toujours à cœur votre enseignement, en espérant pouvoir le transmettre un jour à mon tour.

Un grand merci également à tous les membres des *fox teams* passées et présente, Guillaume Szor, Arnaud Tarroux, Cassandra Cameron, Elizabeth Tremblay, Pierre-Yves L'Herrault, Christine Chicoine, Francis Taillefer, Aude Lalis, Nicolas Trudel, Marie-Eve de Ladurantaye, Clément Chevallier, Marie-Jeanne Rioux, Camille Morin, Sylvain Christin, Florence Lapierre-Poulain, qui ont bravé les tempêtes, les températures glaciales, les congères de neige, les rafales de vent, les longues « nuits » blanches et les pilotes d'hélico afin de récolter coûte que coûte toutes les données de terrain réunies ici. Merci aussi à toutes les autres équipes de Bylot 2009-2012, notamment les chefs d'équipe, Frédéric Bilodeau, Émilie Chalifour, Jean-François Lamarre et Guillaume Souchay, qui n'ont jamais manqué de prendre soin de la très turbulente *fox team*... Je remercie Gilles Gauthier pour avoir parti le projet Bylot il y a maintenant plus de 28 ans et pour le soutenir encore aujourd'hui avec autant de

passion. Il s'agit d'une station de recherche incroyable, organisée de manière exceptionnelle, et je suis reconnaissante d'avoir eu la chance de m'y rendre.

Du fin fond de mon premier cubicule dans l'aile B de l'UQAR, je remercie Peter Fast et Laura McKinnon, mes premiers partenaires de bureau, qui m'ont appris que la productivité venait mieux avec beaucoup de caféine et de bonne humeur, et qui m'ont montré comment un morceau de papier griffonné sur le bord d'une table pouvait devenir une publication dans Science... Je remercie aussi Lorelei Guéry, dont la présence à Tromsø, m'a littéralement sauvée de la nuit polaire... J'offre également une pensée chaleureuse à tous les autres membres des labos Berteaux-Bêty, que je ne pourrais pas tous nommer ici, mais que je remercie pour leurs conseils et leur aide durant toutes ces années. En particulier, merci infiniment à Nicolas Casajus pour son aide avec R, sans toi je n'y serais pas arrivée...

Au cours de mes séjours à l'étranger, en Islande, en Norvège, en Suède et en France, j'ai rencontré de nombreuses personnes qui m'ont inspirée et aidée de près ou de loin dans cette aventure. Je voudrais en particulier remercier Ester Rut Unnsteinsdóttir, directrice du Arctic Fox Center en Islande, qui m'a permis de découvrir les renards arctiques islandais, au milieu des falaises escarpées pleines d'oiseaux de la splendide réserve naturelle de Hornstrandir.

Je remercie humblement mes parents m'ont toujours soutenue inconditionnellement dans tous les aspects de ma vie. Je sais que, sans eux, je n'aurais jamais pu réaliser mon rêve de travailler en Arctique et je ne serais pas là où je suis maintenant. Je remercie aussi tous mes amis qui m'ont soutenue moralement tout au long de mon parcours.

Finalement, je voudrais aussi souligner l'effort de tous les renards de Bylot... qui ont couru sur la toundra et la banquise sans relâche, et qui ont fourni les précieuses données pour la réalisation de ce doctorat.

Movement is the essence of life – Bernd Heinrich

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
RÉSUMÉ	xxiii
INTRODUCTION	1
0.1 Le cadre théorique	1
0.1.1 L'écologie du mouvement.....	1
0.1.2 L'organisation sociale et le partage de l'espace.....	5
0.1.3 Les stratégies de mouvement	8
0.2 Les particularités de la toundra arctique.....	12
0.2.1 Des ressources très variables dans l'espace et dans le temps.....	12
0.2.2 Les prédateurs arctiques.....	14
0.2.3 Les perturbations dans les écosystèmes arctiques.....	16
0.3 Le modèle d'étude, la problématique et les objectifs de l'étude	18
0.3.1 Le renard arctique.....	18
0.3.2 La problématique et les objectifs de l'étude.....	21
0.4 La méthodologie générale.....	29
0.4.1 Le site d'étude et le suivi de la population.....	29
0.4.2 La mesure des mouvements	31
0.4.3 Le génotypage	33
0.5 Le plan de la thèse	34
CHAPITRE I	
FOOD ABUNDANCE, RATHER THAN RELATEDNESS, DETERMINES THE SOCIO-SPATIAL ORGANIZATION OF ARCTIC FOXES DURING THE SUMMER BREEDING SEASON.....	37
1.1 Résumé	38

1.2	Abstract.....	41
1.3	Introduction.....	43
1.4	Materials and methods.....	47
	1.4.1 Study site and capture of animals.....	47
	1.4.2 Genetic analyses.....	49
	1.4.3 Spatial analyses.....	50
	1.4.4 Statistical analyses.....	52
1.5	Results.....	54
	1.5.1 Occurrence of groups and composition.....	54
	1.5.2 Influence of resources on territoriality.....	55
	1.5.3 Microsatellite analysis.....	58
	1.5.4 Kin clustering and influence of relatedness on territoriality.....	59
1.6	Discussion.....	61
	1.6.1 Effect of resource abundance on the socio-spatial organization.....	62
	1.6.2 Absence of kin clustering.....	63
	1.6.3 Absence of an influence of relatedness on spatial tolerance.....	64
1.7	Conclusion.....	65
CHAPITRE II		
MOVEMENT TACTICS OF A MOBILE PREDATOR IN A META-ECOSYSTEM		
WITH FLUCTUATING RESOURCES : THE ARCTIC FOX IN THE HIGH		
ARCTIC.....		
		67
2.1	Résumé.....	68
2.2	Abstract.....	70
2.3	Introduction.....	72
2.4	Materials and methods.....	75
	2.4.1 Study site.....	75
	2.4.2 Capture and satellite tracking data.....	76
	2.4.3 Categorization of extraterritorial movements and movement tactics.....	77
	2.4.4 Resource variables.....	79
	2.4.5 Statistical analyses.....	80
2.5	Results.....	81

2.5.1	Movement types and movement tactics	81
2.5.2	Factors influencing winter tactics and the frequency of commuting trips	84
2.6	Discussion.....	89
CHAPITRE III		
SPATIO–TEMPORAL HOTSPOTS OF SATELLITE–TRACKED ARCTIC FOXES REVEAL A LARGE DETECTION RANGE IN A MAMMALIAN PREDATOR .. 95		
3.1	Résumé	96
3.2	Abstract.....	99
3.3	Background.....	100
3.4	Methods	102
3.4.1	Study area.....	102
3.4.2	Capture and satellite tracking.....	102
3.4.3	Spatial analyses	103
3.4.4	Statistics	109
3.5	Results	110
3.5.1	Information gathered on fox movements	110
3.5.2	Spatio–temporal hotspots on the sea ice	110
3.5.3	Use of the sea ice by foxes joining hotspots	111
3.6	Discussion.....	112
3.6.1	Attraction to hotspots and detection range.....	112
3.6.2	Mechanisms involved in long–range food detection.....	114
3.6.3	Behavioral and ecological implications of long–distance detection range	116
3.7	Conclusions	118
CHAPITRE IV		
CONCLUSION		
4.1	L’originalité et l’importance de l’étude.....	121
4.1.1	L’originalité et l’importance du contexte de l’étude.....	121
4.1.2	L’originalité et l’importance des questions abordées.....	124
4.2	La discussion des principaux résultats.....	128
4.3	Les implications et perspectives	134

4.3.1	Au niveau de l'écologie de l'espèce.....	134
4.3.2	Au niveau de l'écologie arctique.....	136
4.3.3	Au niveau de la biologie fondamentale.....	138
4.3.4	Au niveau de la gestion et de la conservation.....	141
4.4	Les limites de l'étude.....	143
4.4.1	Le suivi satellitaire Argos.....	143
4.4.2	L'approche corrélative et l'extrapolation.....	144
4.5	Bilan.....	145
	APPENDICE A.....	147
	APPENDICE B.....	157
	APPENDICE C.....	167
	BIBLIOGRAPHIE.....	171

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
0.1	Cadre conceptuel de l'écologie du mouvement adapté de Nathan <i>et al.</i> (2008), montrant trois composantes liées à l'individu (état interne, capacité de déplacement et capacité de navigation) et une composante liée aux facteurs externes affectant son mouvement. Les flèches bleues renvoient à l'influence de la localisation actuelle, de l'état interne et de facteurs externes sur la capacité fondamentale de déplacement de l'individu, ce qui détermine sa capacité de déplacement réalisée (processus de déplacement). Les flèches rouges renvoient à l'influence de la localisation actuelle, de l'état interne et des facteurs externes sur la capacité fondamentale de navigation de l'individu, ce qui détermine sa capacité de navigation réalisée (processus de navigation). Les flèches vertes renvoient au mouvement réalisé produit par le processus de déplacement et, optionnellement, par le processus de navigation. Les flèches grises pleines se rapportent à la dynamique de l'état interne, et les flèches en pointillés, à la dynamique des facteurs externes. Photo : Renard arctique de l'île Bylot – Clément Chevallier.....	4
0.2	Patron de mouvement hypothétiquement adopté par les individus d'une population évoluant dans un environnement dynamique marqué par des gradients de distribution et de prédictibilité des ressources. Tiré de Mueller et Fagan (2008).	11
0.3	Modèle conceptuel prédisant l'organisation sociale du renard arctique selon les ressources alimentaires et la pression de prédation. La ligne pleine indique la limite au-dessus de laquelle les coûts de la socialité sont plus grands que les bénéfices et en-dessous de laquelle les coûts sont moindres que les bénéfices. La ligne pointillée illustre les bénéfices potentiels de l'acceptation d'un jeune de l'année sur le territoire dans un écosystème sans prédation. Tiré de Norén <i>et al.</i> (2012). À noter que le site canadien est représenté ici par le site de Karrak Lake (Nunavut).	23

0.4	Étiquettes d'oreille sur un jeune renard arctique, montrant le code à quatre couleurs (ici, bleu bleu / mauve vert), unique pour chaque individu. Photo : Aude Lalis.	31
1.1	Map of the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W), Nunavut, Canada, showing the study area (black line), known arctic fox dens (triangles) and the snow goose nesting colony (dashed area). Insert shows location of Bylot Island in the Eastern High Canadian Arctic.	49
1.2	Proportion of social units for occupied dens inside (n = 61) and outside (n = 69) the goose colony. <i>Simple units</i> consisted of pair mates or a single parent, <i>groups</i> consisted of three individuals and <i>unknown</i> corresponded to dens where cubs were observed but no parent was seen.	54
1.3	Overlap of neighboring home ranges located inside (white boxes) or outside (grey boxes) the goose colony for female–female (F–F), male–male (M–M) and male–female (M–F) dyads of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. Sample sizes are indicated within boxes. Stars indicate a significant difference between groups ($p < 0.05$). Boxplots indicate the median of the lower and upper half of the data (lower and upper hinges), the median (line segment in the box), and the maximum and minimum values (upper and lower whiskers), with outliers indicated by open circles.	57
1.4	Nearest neighbor distances of occupied dens located inside (white boxes) or outside (grey boxes) the goose colony for arctic foxes of Bylot Island. Sample sizes are indicated within boxes. Stars indicate a significant difference between groups ($p < 0.05$). Boxplots indicate the median of the lower and upper half of the data (lower and upper hinges), the median (line segment in the box), and the maximum and minimum values (upper and lower whiskers), with outliers indicated by open circles.	57
2.1	Filtered tracks (A to C) and point locations (D) of adult arctic foxes from Bylot Island equipped with Argos Platform Transmitter Terminals during six winters (25 October 2007 to 31 May 2013). Tracks display (A) nomadic movements (n = 18), (B) loop migrations (n = 6) and (C) examples of complete winter tracks (n = 3) showing range residency and commuting trips to the sea ice, while point locations (D) depict the total area covered by all commuting trips (n = 503).	83

- 2.2 Proportion of movement tactics used by adult arctic foxes during the sea ice season (25 October to 31 May) on Bylot Island, Nunavut, Canada during six years covering two lemming cycles. Numbers on top of bars indicate the number of individuals followed each year. The red line shows the density index of lemmings. 85
- 2.3 Relationship between winter lemming density and monthly number of commuting trips to the sea ice by resident adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We illustrate the general fit of the model obtained after averaging the best linear mixed models ($\Delta AIC_c < 2$), with regression lines depicting foxes with territories moving away from the goose colony, going from inside (distance = 0 km; red line) to the middle of the periphery (distance = 3.1 km; cyan line) and to far away (distance > 6.2 km; blue line). The number of commuting trips ($2^{\sqrt{\cdot}}$ values) is shown for territories located inside (red circles), within the periphery (cyan circles) and outside (blue triangles) of the goose colony. Size of data points in the plot reflects the number of observations (1 to 4 per point). 86
- 3.1 Estimated population–level use of the sea ice by arctic foxes using dynamic Brownian bridge movement models. Estimations for the month of a December, b January and c February, with black arrows indicating the spatio–temporal hotspots detected on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011. The 25, 50, 75 and 99 % cumulative probability contours are shown in blue, with the darkest shades indicating the highest probabilities. Areas where more than 3 foxes occurred are delimited by a red line. Individual home ranges on Bylot Island are delimited by black lines. d Estimation for the month of November, when no hotspot was detected (shown for reference). Note that the coastline can appear as a relatively highly used area due to the back–and–forth crossing of foxes from their inland range to the sea ice, and to the home ranges located along the coast. 106
- 3.2 Fox locations for five spatio–temporal hotspots (a–e : Hotspot–1 to Hotspot–5) on the sea ice. Histograms show the chronology of arctic fox presence for each hotspot detected on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011. Individual foxes are labeled with a letter (*M* for males and *F* for females) followed by their identity number. Crosses indicate the fox home range centers, with colored crosses for foxes detected at hotspots. The study area is depicted in dark grey. A star in (c) shows where Pond Inlet hunters had stored some whale meat, with the dashed line indicating the straight route from the whale cache to Pond Inlet 109

- 3.3 Frequency distribution of distances traveled by foxes to reach spatio-temporal hotspots on the sea ice. The 35 movements shown were performed by 13 arctic foxes moving to five spatio-temporal hotspots on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011 111
- 4.1 Composantes et liens du cadre de l'écologie du mouvement considérés dans les chapitres de cette étude. Le chapitre 1 évalue l'influence de l'abondance des proies (lemmings, oies des neiges) et de l'état interne (sexe, parenté) sur l'organisation spatiale des individus (respectivement, liens B et D) ; il permet également de déduire le patron de dispersion natale (lien E) par l'étude de la structure génétique de la population. Le chapitre 2 évalue l'influence de la disponibilité des ressources (lemmings, colonie d'oies des neiges, ressources marines sur la banquise) et de l'état interne (sexe, âge) sur les mouvements hivernaux (respectivement, lien A et C) ; il décrit aussi les types de mouvement utilisés (capacité de déplacement) et le patron de mouvement choisi par les individus selon les conditions (lien E). Le chapitre 3 donne une estimation de la distance de détection des ressources sur la banquise des renards (capacité de navigation) et évalue l'influence de divers facteurs (distance de la ressource, distance de la côte, date d'arrivée) (lien B) sur le choix d'aller exploiter ou non ces ressources marines (liens E et F). Adapté de Holyak *et al.* (2008) et de Morelle *et al.* (2014). 123
- A.1 Frequency distribution of home range overlap outside (top panels) and inside (bottom panels) the goose colony for female–female (F–F), male–female (M–F) and male–male (M–M) dyads of arctic foxes of Bylot Island, Canada. Red curves show the kernel density plots associated with each distribution. Skewness (s) and Pearson's measure of kurtosis (k) are indicated on the upper right of each panel. Positive values of skewness indicate a right-skewed distribution (the mean is on the right of the peak value) and negative values of skewness indicate a left-skewed distribution (the mean is on the left of the peak value). Values of kurtosis less than 3 indicate a platykurtic distribution (flat top near the mean with no distinct peak), values equal to 3 indicate a normal distribution and greater than 3 indicate a leptokurtic distribution (values more concentrated around the mean). Significativity level : ⁺ $p < 0.1$; * $p < 0.05$ 156
- B.1 Map of the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W), Nunavut, Canada, showing the study area (black line), known arctic fox dens (triangles) and the location of the snow goose nesting colony (red

- area). Insert shows location of Bylot Island in the eastern High Canadian Arctic..... 157
- B.2 Distance-dependent decay functions used to represent the access to the goose nesting colony by arctic foxes. The exponential decay function (purple line) takes the form $e^{-\alpha x}$ and the Gaussian decay function (blue line) $e^{-(\alpha x)^2}$, where α is the decay constant and x is the distance of the center of a fox territory from the closest edge of the colony (km). Both functions are set to decrease to a decay score of 0.05 at 6.2 km (red solid line), meaning that a fox had almost no access to the colony after this threshold. Foxes with decay scores of 1 have the center of their territory inside the colony ($x = 0$ km, red dashed line), while the foxes at the periphery ($0 < x < 6.2$ km) have decreasing decay scores. On average (per year), 35% of foxes were inside the colony, 34% were at the periphery and 31% did not have access to the colony for the first analysis (propensity to become a nomad or migrant) while 39% of foxes were inside the colony, 32% were at the periphery and 29% did not have access to the colony for the second analysis (frequency of sea ice excursions). 158
- B.3 Two-linear segment piecewise regression between the duration and the minimum distance travelled during extraterritorial excursions. The selected breaking point (38 days) yielded the lowest residual standard error and was used to separate commuting trips from loop migrations. 163
- B.4 Relationship between winter lemming density and monthly number of commuting trips to the sea ice by resident adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We illustrate the general fit of the model obtained after averaging the best linear mixed models ($\Delta AIC_c < 2$), with regression lines depicting foxes with territories moving away from the goose colony, going from inside (distance = 0 km; red line), to the middle of the periphery (distance = 3.1 km; cyan line) and to far from the colony (distance > 6.2 km; blue line). Distances to the goose colony were expressed as exponential decay scores. The number of commuting trips ($2^{\sqrt{\cdot}}$ values) is shown for territories located inside (red circles), within the periphery (cyan circles) and outside (blue triangles) of the goose colony. Size of data points in the plot reflects the number of observations (1 to 4 per point). 166
- C.1 Examples of hotspots not retained by our hotspot selection process. While selected spatio-temporal hotspots (more than one fox present at least two consecutive days) typically showed a high concentration of locations at their center and relatively high temporal synchrony,

hotspots that were not selected show a more sequential use of the area or a less clustered pattern of fox locations. Histograms show the chronology of fox presence for each hotspot. Individual foxes are labeled with a letter (*M* for males and *F* for females) followed by their identity number. Crosses indicate fox home range centers, with colored crosses identifying foxes detected at hotspots. The study area is depicted in dark grey. 170

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
0.1	Nombre de colliers émetteurs Argos posés sur des renards arctiques adultes de l'île Bylot (Nunavut, Canada) et détails de la programmation des colliers. Les colliers du Type 1 émettaient pendant 4 heures (13:00-17:00 UTC) par bloc d'émission, tandis que les colliers des types 2 et 3 émettaient pendant 3 heures (14:00-17:00 UTC) par bloc d'émission. 32
1.1	Hypotheses and predictions relating the social and spatial organization of arctic foxes to food resources and individual relatedness on Bylot Island (Nunavut, Canada). 46
1.2	Home range (HR) and core area overlap between pair mates and between female (F) and male (M) neighbors for adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada). 56
1.3	Polymorphism (Number of alleles), expected heterozygosity (H_e), and p -value for Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) test at nine microsatellite loci used to study arctic foxes at Bylot Island (Nunavut, Canada). Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level. 58
1.4	Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads (dyads of individuals present at the same time and corresponding to the dyad type evaluated); correlation coefficient from partial Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level. 59
1.5	Relationship between relatedness and home range overlap (K90) or core area overlap (K50) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads (dyads of individuals present at the same time and corresponding to the dyad type evaluated); correlation coefficient from partial Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -values indicate statistical significance at the 0.05 level. 61

2.1	Mean (\pm SE) duration, minimum distance travelled and maximum distance to the territory for adult arctic foxes making commuting trips, loop migrations and nomadic movements in the Canadian Arctic, 2007–2013.	84
2.2	General linear mixed effect regression models with logit link for the occurrence of nomadism and migration and fox identity as a random variable, for adult arctic foxes ($n = 89$ fox–years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike’s Information Criterion adjusted for small sample size (AICc), AICc difference (Δ_i), and AICc weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence interval for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). The confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : <i>Age</i> = individual’s age in years, <i>Cln</i> = Gaussian distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), <i>Lmm</i> = lemming density in no. ha ⁻¹	87
2.3	Linear mixed effect regression models with fox identity as a random variable for the monthly frequency of commuting trips, for adult arctic foxes ($n = 68$ fox–years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike’s Information Criterion adjusted for small sample size (AICc), AICc difference (Δ_i), and AICc weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Model–averaged parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence intervals for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). Confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : <i>Age</i> = individual’s age in years, <i>Cln</i> = Gaussian distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), <i>Lmm</i> = lemming density in no. ha ⁻¹ , <i>Sex</i> (<i>M</i> = males).	88
3.1	Presence on land, on the sea ice, and at hotspots of 26 satellite–tracked arctic foxes.	113
4.1	Résumé des connaissances obtenues sur l’écologie du mouvement des renards arctiques de la plaine sud de l’île Bylot (Nunavut, Canada).	133
A.1	Summary of the summer tracking records of 78 adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters (PTT) on Bylot Island, Nunavut, Canada from May 2007 to September 2012 (138 fox–years). The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M). Duty cycles for the PTTs : Type 1– 4hr ON/20hr OFF from 1 June to 15 August, 4hr ON/44hr OFF from 15 August to 31 May; Type 2 – 3hr ON/21hr OFF from 15 October to 15 May, 3hr ON/45hr OFF from 16 May to 14 October; Type 3– 3h ON/21h OFF every day.	147

- A.2 Characteristics of the nine unlinked microsatellite markers used for arctic foxes of Bylot Island, Nunavut, Canada. 151
- A.3 Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size. 152
- A.4 Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. 153
- A.5 Relationship between relatedness and home range overlap (K90) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size. 154
- A.6 Relationship between relatedness and core area overlap (K50) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size. 155
- B.1 Summary of the annual tracking records of 66 adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters (PTT) on Bylot Island, Nunavut, Canada from July 2007 to May 2013 (97 fox-years). The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M) whereas the right column indicates whether foxes were resident (R), migrant (M) or nomad (N). Duty cycles for the PTTs : Type 1– 4hr ON/20hr OFF from 1 June to 15 August, 4hr ON/44hr OFF from 15 August to 31 May; Type 2– 3hr ON/21hr OFF from 15 October to 15 May, 3hr ON/45hr OFF from 16 May to 14 October; Type 3– 3h ON/21h OFF every day. †Track ending at the death of the animal, *track ending due to PTT failure (complete failure or discontinuous transmission), **track ending due to PTT failure for individuals that were not resighted (unknown fate). 159
- B.2 Additional information on the fate of adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island, Nunavut, Canada, that

- performed migratory (M) and/or nomadic (N) movements. The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M). Superscript letters next to fox IDs indicate members of the same pair that were tracked during the same winter. †indicates the death of the animal. 162
- B.3 General linear mixed effect regression models with logit link for the occurrence of nomadism and migration, and fox identity as a random variable, for adult arctic foxes ($n = 89$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's information criterion adjusted for small sample size (AICc), AICc difference (Δ_i), and AICc weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence interval for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). The confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = exponential distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha⁻¹. 164
- B.4 Linear mixed effect regression models with fox identity as a random variable for the monthly frequency of commuting trips, for adult arctic foxes ($n = 68$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's information criterion adjusted for small sample size (AICc), AICc difference (Δ_i), and AICc weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Model-averaged parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence intervals for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). Confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = exponential distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha⁻¹, *Sex* (M = males). 165
- C.1 Summary of the winter tracking records of 26 arctic foxes from Bylot Island, Nunavut, Canada. *F* females, *M* males. †Track ending at the death of the animal, *track ending due to collar failure. 167

RÉSUMÉ

De façon générale, les mouvements des animaux reflètent la distribution et l'utilisation des ressources qui sont nécessaires à leur survie et reproduction. Les milieux arctiques terrestres, caractérisés par une faible productivité primaire, une très forte saisonnalité et des populations de petits rongeurs cycliques, imposent divers gradients de ressources aux prédateurs arctiques. Le renard arctique, *Vulpes lagopus*, prédateur majeur de la toundra, s'y maintient en partie grâce à des subsides saisonniers provenant d'autres écosystèmes : oiseaux migrateurs et ressources marines disponibles sur la banquise. Les liens entre l'utilisation saisonnière de l'espace par les renards et les fluctuations cycliques de leur proie principale, les lemmings, sont encore mal connus. L'objectif général de cette étude était de mieux comprendre comment un prédateur terrestre occupait et exploitait un environnement relativement pauvre marqué par des ressources spatio-temporellement variables. Nous avons étudié la population de l'île Bylot (73°N, 80°O), dans le parc national de Sirmilik (Nunavut, Canada), où l'espèce est le principal prédateur de l'écosystème et où une grande partie des individus sont marqués, génotypés et suivis par télémétrie satellitaire pendant toute l'année. Les trois objectifs spécifiques consistaient à :

- 1) déterminer l'influence des ressources alimentaires (lemmings et colonie d'oie des neiges) et de facteurs individuels (sexe et degré de parenté) sur l'organisation socio-spatiale de la population pendant la saison de reproduction estivale ;
- 2) décrire la stratégie de mouvement des individus de la population en hiver et déterminer l'influence des ressources alimentaires (lemmings, colonie d'oie des neiges et ressources marines) et de facteurs individuels (sexe et âge) sur les patrons de mouvement ;
- 3) estimer la capacité des individus à détecter les ressources alimentaires présentes sur la banquise afin de mieux comprendre la recherche et l'utilisation de ces ressources.

Dans le premier chapitre (objectif 1), nous avons testé l'hypothèse du compromis ressources/prédation, qui prédit que l'organisation socio-spatiale dépend du niveau d'abondance des ressources et de la pression de prédation dans l'écosystème, et l'hypothèse de la sélection de parentèle, qui prédit une tolérance spatiale envers les individus apparentés. Ce chapitre a permis de confirmer que l'organisation socio-

spatiale du renard arctique en l'absence de pression de prédation dépendait principalement de l'abondance des ressources. Cependant, seule la colonie d'oies avait un effet. L'hypothèse de la sélection de parentèle n'a, quant à elle, pas été appuyée. D'après nos résultats, la réponse à une ressource plus abondante est une distribution plus agrégée des couples avec une territorialité relâchée (sans discrimination génétique), plutôt que la formation de groupes. Les objectifs 2 et 3 considéraient les mouvements en dehors de la saison estivale, lorsque les adultes n'étaient plus limités dans leurs déplacements par l'élevage des jeunes et qu'ils avaient la possibilité d'utiliser la banquise. Dans le deuxième chapitre (objectif 2), nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la stratégie de mouvement des renards en hiver dépendait de la disponibilité des ressources ainsi que de caractéristiques individuelles. Contrairement aux mentions qui existent dans la littérature scientifique, nous avons observé que les mouvements de grande envergure (migration saisonnière ou recherche de lemmings sur de grandes échelles spatiales) étaient rares. En hiver, les renards restaient majoritairement résidents, malgré leur capacité à effectuer des déplacements à l'échelle du Néarctique. Les diminutions multiannuelles d'abondance de lemmings étaient compensées par de courtes excursions extraterritoriales sur la banquise avoisinante et possiblement par la consommation de ressources cachées, notamment les œufs d'oies. Nous avons aussi montré que les renards les plus âgés étaient les plus susceptibles de quitter leurs domaines vitaux. Dans le troisième chapitre (objectif 3), nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la capacité de détection des ressources du renard arctique lui permettrait d'exploiter efficacement la banquise. Nous avons étudié les zones d'activité des renards sur la banquise au cours d'un hiver, ce qui a servi à estimer pour la première fois chez cette espèce une capacité de détection des ressources de plusieurs dizaines de kilomètres. En conclusion, cette thèse montre les grandes capacités de déplacement et de navigation du renard arctique, qui lui permettent d'adapter sa réponse spatiale (degré de territorialité, maintien ou non de la résidence, fréquence des excursions extraterritoriales) à un environnement hétérogène et variable. Nous avons ainsi approfondi la compréhension des relations entre dynamique des ressources, les caractéristiques individuelles et les patrons spatiaux dans le cas d'une espèce mobile utilisant deux écosystèmes bien distincts. Cette meilleure connaissance de l'effet des mouvements des individus sur la distribution spatiale et saisonnière de la population permet de mieux évaluer le rôle de l'espèce au sein des chaînes trophiques terrestre et marine, et d'appréhender de façon plus détaillée le fonctionnement et la résilience des écosystèmes arctiques.

Mots-clés : Renard arctique ; *Vulpes lagopus* ; organisation socio-spatiale ; patrons de mouvement ; banquise ; toundra ; capacité de détection

INTRODUCTION

Cette thèse a été réalisée dans le cadre d'un programme de recherche visant à comprendre les facteurs climatiques et les relations biotiques qui structurent les écosystèmes arctiques terrestres. Plus spécifiquement, la thèse porte sur l'écologie du mouvement d'un prédateur-clé de la toundra, le renard arctique (*Vulpes lagopus*), et vise à mieux comprendre comment ce carnivore terrestre occupe et exploite son environnement. L'introduction générale de la thèse est structurée en trois parties : l'exposé du cadre théorique de l'étude ; la description de l'écosystème arctique terrestre et de notre modèle animal, le renard arctique ; et la présentation de la problématique, des objectifs de recherche et de la méthodologie utilisée.

0.1 *Le cadre théorique*

0.1.1 L'écologie du mouvement

Le mouvement des organismes, qu'il soit actif ou passif, représente l'une des caractéristiques fondamentales de toutes les formes de vie sur la planète et, par conséquent, contribue à de nombreux processus écologiques et évolutifs (Nathan 2008). Un mouvement, défini comme un changement de la localisation spatiale d'un individu dans le temps, répond généralement à des besoins à court terme, comme s'alimenter, se reproduire et assurer sa survie en échappant aux dangers potentiels (Holyoak *et al.* 2008). Le mouvement peut aussi résulter de mécanismes adaptatifs à long terme, tels que l'évitement de la consanguinité dans les populations (Holyoak *et al.* 2008).

Bien que se déplacer soit un processus individuel, le mouvement des organismes influence profondément la dynamique des populations, des communautés et des écosystèmes à des échelles contemporaine et évolutive (Nathan *et al.* 2008). Le mouvement joue notamment un rôle dans la répartition géographique des espèces, dans les interactions entre espèces, dans la modification des structures génétiques, dans les changements des niveaux de ressources et dans les modifications des habitats (Jeltsch *et al.* 2013; Lewis *et al.* 2014; Slatkin 1987). En se déplaçant, certains organismes peuvent connecter des communautés et des écosystèmes qui seraient autrement indépendants. Les espèces qui bougent entre différents habitats (par exemple, entre un milieu terrestre et un milieu aquatique) participent au transport de ressources (matériel organique, nutriments et minéraux) et de matériel génétique (pollen, graines, spores, larves...) entre ces milieux (Lundberg & Moberg 2003). Ils peuvent aussi contribuer à la translocation de processus trophiques, comme la prédation ou l'herbivorie, ou de processus non trophiques, tels que le creusage, la nidification ou tout autre processus mécanique altérant l'environnement (Lundberg & Moberg 2003). Appelées « vecteurs mobiles » (*mobile links*), ces espèces qui se déplacent activement ont un effet direct ou indirect considérable sur les autres espèces et influencent les dynamiques des écosystèmes (Lundberg & Moberg 2003). Par exemple, les oiseaux marins, qui se nourrissent en mer et nichent sur terre, agissent en tant que vecteurs mobiles de ressources (*resource linkers*) en important une grande quantité de nutriments marins dans le milieu terrestre par leurs excréments. Ce guano augmente la productivité primaire terrestre locale, influençant ainsi la diversité et l'abondance des espèces situées aux niveaux trophiques supérieurs (Caut *et al.* 2012; Stapp *et al.* 1999). Les espèces nectarivores et frugivores qui contribuent à la pollinisation et à la dispersion des graines dans le paysage (vecteurs mobiles de matériel génétique – *genetic linkers*) ont un rôle notamment important pour la recolonisation d'un site à la suite d'une perturbation (Duncan & Chapman 1999). Les vecteurs de processus trophiques (*trophic process linkers*) sont des prédateurs ou des herbivores qui se déplacent fréquemment entre habitats et qui sont

impliqués dans plusieurs réseaux alimentaires. Par exemple, les poissons herbivores des récifs coralliens qui migrent entre de multiples récifs, prairies sous-marines et mangroves adjacentes maintiennent par leur broutage un substrat adéquat à l'implantation des larves de corail et contrôlent la productivité des algues benthiques (Moberg & Folke 1999). Finalement, les vecteurs de processus non trophiques (*non-trophic process linkers*), qui modifient leur environnement physico-chimique en se déplaçant, peuvent rendre des habitats plus appropriés à d'autres espèces (Chisholm & Kelley 2001). Ces différentes catégories de vecteurs mobiles (vecteurs de ressources, de matériel génétique et de processus) ne sont pas mutuellement exclusives et, le plus souvent, un individu peut effectuer plusieurs fonctions simultanément ou à des périodes différentes de sa vie (Lundberg & Moberg 2003). L'importance de ces espèces mobiles pour le fonctionnement et la résilience des écosystèmes, ainsi que pour le maintien et la structuration de la biodiversité, rend d'autant plus cruciales l'étude et la compréhension du mouvement des espèces dans le contexte actuel de changements globaux (Bernhardt & Leslie 2013; Jeltsch *et al.* 2013; Lundberg & Moberg 2003).

L'étude du mouvement animal a été fortement facilitée au cours des dernières décennies par les avancées technologiques importantes dans le domaine de la télédétection, notamment les systèmes de géo-positionnement par satellite (GPS) et les balises satellitaires Argos, ainsi que par le développement des outils et des méthodes statistiques en analyse spatiale (Getz & Saltz 2008; Neumann *et al.* 2015). Le cadre conceptuel de l'écologie du mouvement, présenté par Nathan (2008), vise à fournir un paradigme scientifique commun servant à unifier la recherche sur le mouvement des organismes et à promouvoir le développement d'une théorie intégrative du mouvement. Ce cadre conceptuel met l'accent sur le mouvement en lui-même, et plus particulièrement sur le mouvement individuel (Nathan *et al.* 2008).

Le mouvement individuel résulte de l'interaction entre quatre composantes : (1) l'état interne de l'organisme, (2) sa capacité de déplacement, (3) sa capacité de navigation et (4) les facteurs externes (**Fig. 0.1**).

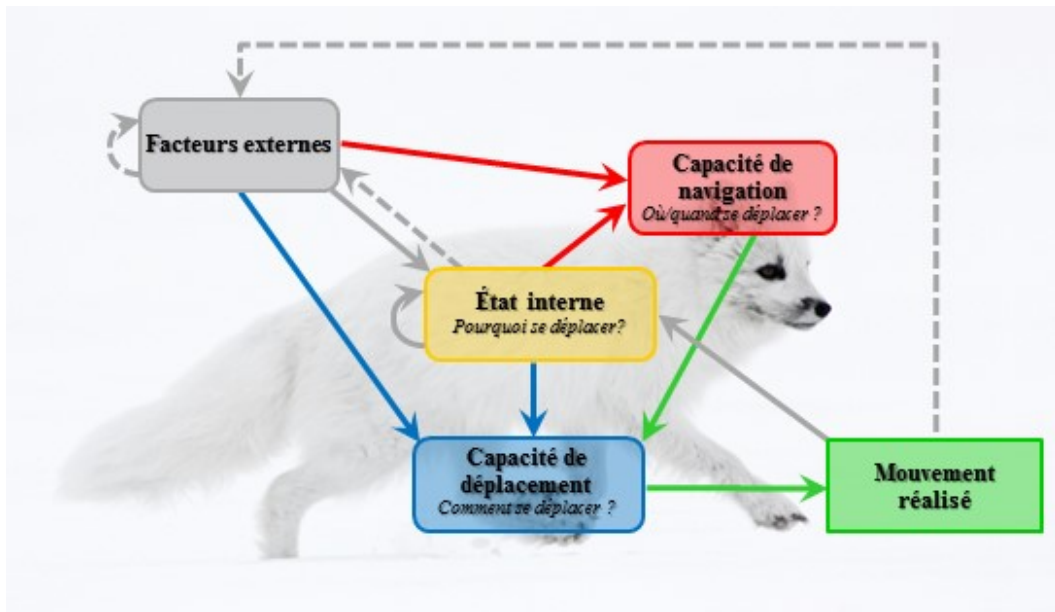


Figure 0.1 Cadre conceptuel de l'écologie du mouvement adapté de Nathan *et al.* (2008), montrant trois composantes liées à l'individu (état interne, capacité de déplacement et capacité de navigation) et une composante liée aux facteurs externes affectant son mouvement. Les flèches bleues renvoient à l'influence de la localisation actuelle, de l'état interne et de facteurs externes sur la capacité fondamentale de déplacement de l'individu, ce qui détermine sa capacité de déplacement réalisée (processus de déplacement). Les flèches rouges renvoient à l'influence de la localisation actuelle, de l'état interne et des facteurs externes sur la capacité fondamentale de navigation de l'individu, ce qui détermine sa capacité de navigation réalisée (processus de navigation). Les flèches vertes renvoient au mouvement réalisé produit par le processus de déplacement et, optionnellement, par le processus de navigation. Les flèches grises pleines se rapportent à la dynamique de l'état interne, et les flèches en pointillés, à la dynamique des facteurs externes. Photo : Renard arctique de l'île Bylot – Clément Chevallier.

L'*état interne* tient compte des motivations de l'individu, incluant son état physiologique, voire psychologique, qui l'incite à effectuer un mouvement (« *pourquoi se déplacer ?* »). La *capacité de déplacement* renvoie aux caractéristiques biomécaniques et morphologiques qui permettent le mouvement,

ainsi qu'aux différents modes ou types de déplacement qu'un individu peut adopter (« *comment se déplacer ?* »). La *capacité de navigation* traite de la capacité à s'orienter dans l'espace et dans le temps (« *où et quand se déplacer ?* »), et inclut les capacités sensorielles et cognitives permettant de percevoir les informations provenant de l'environnement (incluant la présence d'autres individus) et d'y répondre. Ces trois composantes concernent ainsi à l'individu lui-même, tandis que la quatrième composante regroupe tous les *facteurs externes*, biotiques et abiotiques, qui influencent le mouvement (« *quels facteurs et comment affectent-ils le mouvement ?* »). Ce cadre conceptuel permet d'évaluer les causes, les mécanismes et les patrons de mouvement, et de pousser la compréhension des conséquences du mouvement sur l'écologie et l'évolution des individus, des populations et des communautés (Nathan *et al.* 2008).

0.1.2 L'organisation sociale et le partage de l'espace

La présence d'individus conspécifiques et l'environnement social influencent les mouvements et la distribution spatiale des individus (Giuggioli *et al.* 2011; Maher & Lott 1995). Le domaine vital d'un animal, défini pour la première fois par Burt (1943), constitue la surface à l'intérieur de laquelle un animal se déplace au cours de ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soins aux jeunes. Afin d'intégrer une composante temporelle dans le concept de domaine vital, Kernohan *et al.* (2001) ont proposé de définir le domaine vital comme étant l'étendue de surface ayant une probabilité définie de présence de l'animal au cours d'une période de temps donnée. Tous les animaux possèdent un domaine vital, qu'il soit stationnaire ou changeant, mais seuls ceux qui protègent une partie de celui-ci par des comportements agressifs peuvent être considérés comme territoriaux. Ainsi, le territoire constitue la partie protégée du domaine vital d'un animal ; il peut comprendre la totalité du domaine vital ou représenter seulement le site de résidence (Burt 1943).

Les animaux manifestent une grande variété de comportements d'espace, allant de la délimitation de territoires exclusifs à l'utilisation de domaines vitaux qui se chevauchent, voire à un partage total de l'espace par les individus (Maher & Lott 1995). Ces patrons d'organisation spatiale dépendent des interactions entre les individus et de la façon dont ceux-ci réagissent à la présence d'individus conspécifiques, soit par une attirance, soit par un comportement agressif, soit par un évitement au moment des rencontres ou, plus indirectement, par un évitement de zones délimitées par des signaux sonores, visuels ou olfactifs (Brown & Orians 1970; Giuggioli *et al.* 2013).

La défense d'un territoire étant un investissement en temps et en énergie, des bénéfices doivent en découler pour que la valeur sélective de l'individu soit favorisée. Selon la distribution des ressources dans l'espace et dans le temps, celles-ci peuvent être ou non économiquement défendables. La configuration des ressources peut influencer l'organisation sociale (la composition des groupes) et spatiale (les patrons d'espace) exprimée dans une population. En effet, la configuration des ressources détermine les coûts et bénéfices de leur exploitation à un endroit donné, et ainsi le coût de la défense de l'espace contenant ces ressources (Wiens 1976). Une même espèce peut présenter différents patrons d'espace selon les ressources utilisées. Par exemple, en période de reproduction, les couples de labbes parasites (*Stercorarius parasiticus*) défendent un territoire autour du nid dans les zones où ils exploitent des lemmings, tandis qu'ils nichent en colonies sur les côtes où ils s'approvisionnent principalement en kleptoparasitant des oiseaux marins en mer (une source de nourriture qui n'est pas défendable) (Andersson & Götmark 1980). La variation intraspécifique de l'organisation socio-spatiale peut résulter de variations génétiques inter-individuelles (différentes adaptations locales entre populations ou différentes stratégies évolutivement stables dans une même population) ou de la plasticité phénotypique (plasticité développementale, irréversible, ou flexibilité sociale individuelle, réversible) (Schradin 2013). Bien que la disponibilité des

ressources alimentaires, sur les plans de l'abondance, de la distribution et de la prédictibilité, soit l'un des facteurs majeurs influençant la territorialité, une multitude d'autres facteurs écologiques et démographiques entrent aussi en jeu, et déterminent l'organisation sociale et spatiale exprimée par une population (résumé dans Maher et Lott 2000).

Très souvent, les groupes sociaux sont formés par la rétention d'individus juvéniles dans le groupe natal. La philopatrie, courante chez les mammifères, a comme conséquence une plus grande probabilité que des membres apparentés soient regroupés dans l'espace (Waser & Jones 1983). La structure génétique d'apparement peut parfois être biaisée en faveur de l'un des sexes, selon le sexe qui a le plus tendance à se disperser (Waser & Jones 1983). L'occurrence et la distance de dispersion, l'organisation sociale et la structure génétique sont par conséquent étroitement liées. Le degré d'apparement peut influencer les interactions sociales et, dans beaucoup de situations, les individus favorisent ceux qui leur sont apparentés ou interagissent préférentiellement avec eux (Maher 2009a; Waser & Jones 1983). La théorie de la sélection de parentèle (Hamilton 1964) stipule que les comportements coûteux, comme la coopération, peuvent être sélectionnés s'ils sont orientés vers des membres apparentés, puisque les individus peuvent ainsi accroître leur valeur sélective indirecte. La philopatrie est d'ailleurs souvent accompagnée d'une augmentation du chevauchement des domaines vitaux adjacents notamment dans le cas des individus du sexe qui ne se disperse pas (Waser & Jones 1983), ce qui appuie vraisemblablement la théorie de la sélection de parentèle. Mais, plutôt qu'une tolérance sélective envers la parenté, certains auteurs ont évoqué d'autres facteurs expliquant le plus grand chevauchement des domaines vitaux, par exemple le fait que les individus philopatriques sont généralement plus sociaux que ceux qui se dispersent (Bekoff 1977; Ims 1989; Ratnayeke *et al.* 2002). Des résultats contradictoires remettent également en question le lien entre tolérance spatiale et degré de parenté. Dans le cas de l'ours noir (*Ursus americanus*), une espèce solitaire

où les femelles sont généralement philopatriques, les mères tolèrent dans certaines populations la présence de leurs filles matures et partagent avec elles ou leur cèdent une partie de leur domaine vital (Moyer *et al.* 2006; Rogers 1987). Dans d'autres populations, cependant, un fort degré de chevauchement des domaines vitaux existe entre des femelles peu apparentées (Schenk *et al.* 1998). Les patrons de distribution des ressources ont été évoqués pour expliquer ces différences entre populations (Schenk *et al.* 1998), mais cette hypothèse n'a pas été testée. La relation entre les ressources, la philopatrie, la parenté et le partage de l'espace n'est donc pas complètement résolue.

D'une manière générale, l'organisation sociale et spatiale d'une population représente un compromis entre les coûts individuels (compétition pour les ressources, suppression de la reproduction des subordonnés, risque d'infanticide...) et les bénéfices individuels (protection contre les prédateurs, thermorégulation sociale, défense commune du territoire...) de la vie en groupe (Norén *et al.* 2012; Schradin *et al.* 2012). Ainsi, les espèces pour lesquelles la vie en groupe est facultative constituent de bons modèles pour étudier les conditions menant à la socialité d'espèces animales (Norén *et al.* 2012; Schradin *et al.* 2012).

0.1.3 Les stratégies de mouvement

Les ressources disponibles, notamment les ressources alimentaires, sont généralement limitées dans l'espace et dans le temps. Les mouvements des individus, variables selon les conditions environnementales, représentent une des manières d'exploiter les ressources disponibles, permettant ainsi aux individus de maximiser leur valeur sélective (Jonzén *et al.* 2011). Quatre types de gradients de ressources ont été proposés : un gradient d'abondance des ressources ; un gradient d'hétérogénéité de leur distribution spatiale (configuration spatiale des ressources) ; un gradient de variabilité temporelle ; et un gradient de prédictibilité temporelle (Mueller & Fagan 2008). Intégrer le mouvement individuel dans les patrons de dynamique des

ressources est nécessaire pour comprendre les variations des répartitions spatiales à l'échelle des populations (Mueller & Fagan 2008). Trois patrons de mouvement pouvant être adoptés par les individus ont ainsi été répertoriés : la résidence, la migration et le nomadisme (Mueller & Fagan 2008; Roshier & Reid 2003).

- 1) La *résidence* (ou sédentarité) : elle consiste, pour un individu, à rester dans un domaine vital ou territoire de sorte qu'il n'occupe qu'une petite surface par rapport à la répartition totale de la population.
- 2) La *migration* : elle est généralement définie comme un patron de mouvement périodique entre des aires saisonnières spatialement disjointes (par exemple, entre aire de reproduction et aire d'hivernage). Ce mouvement est généralement biannuel, régulé par les saisons ; il se réalise sur de longues distances et implique souvent une forte tendance à la fidélité aux aires de reproduction.
- 3) Le *nomadisme* : il décrit un mouvement à grande échelle mais ne présentant pas de patron temporel régulier ni de patron géographique particulier. Il se distingue par des trajets imprévisibles qui ne se répètent ni d'une année à l'autre, ni d'un individu à l'autre dans une même population. Les aires de reproduction pouvant être différentes d'une année à l'autre, le nomadisme implique souvent une dispersion de reproduction.

Ces trois patrons de mouvement ne sont pas mutuellement exclusifs. Par exemple, les oiseaux migrateurs peuvent occuper des territoires entre les événements de migration et adoptent ainsi une combinaison de stratégies de mouvement qui résulte en une alternance entre résidence et migration au cours de l'année (Mueller & Fagan 2008). De plus, la distinction entre migrant et nomade n'est pas toujours claire. Par exemple, chez le quéléa (*Quelea quelea*), une migration régulière et du nomadisme peuvent se produire tour à tour selon le régime de précipitations (Cheke & Tratalos 2007). Bien

que les trajets puissent être imprévisibles d'une année à l'autre, les quéléas présentent tout de même des adaptations de migrants, comme le dépôt d'une quantité de gras correspondant aux distances qu'ils vont parcourir (Cheke & Tratalos 2007). La migration ne se fait pas non plus forcément entre des régions ou aires géographiques définies ; elle peut aussi avoir lieu entre des types d'habitats différents. Par exemple, on observe chez les éléphants (*Loxodonta africana*) un mouvement saisonnier entre un habitat forestier durant la saison sèche et un habitat plus ouvert pendant la saison des pluies (Avgar *et al.* 2014). Malgré les difficultés à catégoriser certaines stratégies de mouvement, les trois patrons de mouvement principaux (résidence, migration, nomadisme) ont été théoriquement associés à des patrons de dynamique des ressources spécifiques (Mueller & Fagan 2008) (**Fig. 0.2**) :

- des ressources présentant peu de variabilité (suffisamment abondantes toute l'année sur toute la répartition de la population) devraient favoriser la résidence ;
- des ressources présentant une variation saisonnière prévisible de leur distribution spatiale devraient favoriser la migration ;
- des ressources imprévisibles dans l'espace et dans le temps devraient mener à du nomadisme.

D'une manière générale, la migration représenterait une adaptation facilitant l'exploitation de ressources spatio-temporellement variables mais prévisibles, tandis que le nomadisme serait une adaptation à l'imprévisibilité spatiale ou temporelle (Jonzén *et al.* 2011). Cependant, la variabilité observée dans les patrons de mouvement entre espèces exposées aux mêmes conditions, au sein d'une même espèce, ou selon les années dans le cas d'un même individu souligne que d'autres facteurs, moins bien identifiés, peuvent influencer la stratégie de mouvement adoptée par les individus d'une population (Jonzén *et al.* 2011).

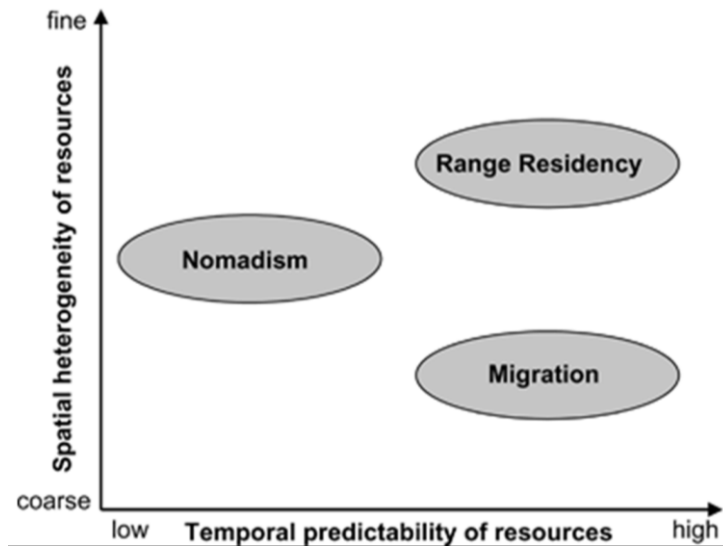


Figure 0.2 Patron de mouvement hypothétiquement adopté par les individus d'une population évoluant dans un environnement dynamique marqué par des gradients de distribution et de prédictibilité des ressources. Tiré de Mueller et Fagan (2008).

Les facteurs favorisant le nomadisme sont particulièrement mal connus. Les régions arides comme les déserts ou semi-déserts, où la productivité est faible ou dépend d'un régime de précipitations fortement variable, sont des environnements typiques où le nomadisme est observé (Dean *et al.* 2009). Cependant, toutes les espèces vivant dans des milieux arides et imprévisibles n'adoptent pas forcément cette stratégie. Face à des conditions qui se détériorent, les espèces nomades peuvent quitter les lieux, mais les espèces normalement résidentes doivent choisir entre rester ou quitter, un processus qui semble être une décision individuelle résultant d'un compromis entre la survie et les chances de reproduction (Dean *et al.* 2009). Chez la nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*) en Suède, les femelles peuvent rester plusieurs années consécutives sur un site, mais elles l'abandonnent et deviennent nomades lorsque les populations de campagnols (leurs proies principales) sont en déclin, tandis que les mâles restent sur leur territoire malgré la diminution des proies (Löfgren *et al.* 1986). Cela indique que les bénéfices liés au fait de rester sur un site peuvent être supérieurs aux coûts d'un déplacement ; toutefois, un individu qui reste doit être capable de

supporter la période de mauvaises conditions (Dean *et al.* 2009). Il peut, par exemple, modifier son régime alimentaire s'il en est capable et si d'autres proies sont disponibles (Clulow *et al.* 2011; Dean *et al.* 2009). Dans le cas de la nyctale de Tengmalm, différentes stratégies de mouvement ont été observées, allant du nomadisme au nomadisme partiel (les femelles sont nomades et les mâles sont résidents) et à la résidence. En Europe, ces stratégies varient selon un gradient latitudinal, ce qui a été attribué à une plus grande diversité des sources de nourriture vers le Sud (Korpimäki 1986).

Bien que la dynamique des ressources soit un facteur important déclenchant les déplacements sur de longues distances, d'autres facteurs, comme l'évitement des prédateurs, la compétition intraspécifique, la structure sociale ou encore des facteurs individuels, peuvent également influencer ces longs déplacements (Mueller *et al.* 2011; Mysterud *et al.* 2011; Singh *et al.* 2012). Les identifier et déterminer comment ils sont liés et donnent lieu aux mouvements constituent des défis importants de l'écologie du mouvement (Nathan *et al.* 2008). Cela permettra cependant de mieux comprendre et prédire les avantages relatifs des stratégies de mouvement selon les types d'environnement, puis de mieux appréhender leurs effets au niveau des écosystèmes (Jonzén *et al.* 2011).

0.2 *Les particularités de la toundra arctique*

0.2.1 Des ressources très variables dans l'espace et dans le temps

La toundra arctique se caractérise par une productivité primaire faible résultant de basses températures, d'une courte période sans neige et de faibles concentrations de nutriments dans le sol (Gauthier *et al.* 1996). Selon l'hypothèse de l'exploitation des écosystèmes (Oksanen *et al.* 1981; Oksanen & Oksanen 2000), qui prédit que la productivité primaire détermine le nombre de niveaux trophiques dans un écosystème, la faible productivité primaire de la toundra du Haut Arctique ne devrait

pas pouvoir subvenir aux besoins des herbivores, ou pourrait seulement soutenir des herbivores à une densité trop faible pour permettre une présence permanente de prédateurs. Cette hypothèse reste à confirmer, étant donné qu'aucun écosystème supportant de petits rongeurs herbivores mais dépourvu de prédateurs ne semble exister (Ims & Fuglei 2005). On observe dans les écosystèmes arctiques terrestres une chaîne trophique relativement simple, typiquement composée de trois niveaux. Les petits rongeurs dont l'abondance fluctue fortement font généralement le lien entre la production primaire et une guildes de prédateurs (Ims & Fuglei 2005) (nous admettons cependant qu'il s'agit ici d'une simplification qui exclut les invertébrés). Les lemmings (genres *Lemmus* et *Discrotonyx*) et les campagnols (genre *Microtus*) de l'Arctique connaissent des cycles d'abondance d'une périodicité moyenne de quatre ans (Stenseth 1999). Au sein d'une espèce, le cycle peut présenter une synchronie à grande échelle (Krebs *et al.* 2002) ; lorsque plusieurs espèces partagent un lieu, leurs cycles sont généralement synchrones (Stenseth & Ims 1993). Cependant, ces cycles ne sont pas parfaits, et leur période est variable, ce qui rend la ressource imprévisible pour les prédateurs (Angerbjörn *et al.* 2004b). Les fluctuations d'abondance de lemmings influencent directement la reproduction et la densité de leurs prédateurs mammaliens et aviaires (Gauthier *et al.* 2004), et ont aussi un effet indirect sur le succès reproducteur d'autres espèces, comme les oies et les limicoles, par l'intermédiaire de prédateurs communs (Bêty *et al.* 2001; McKinnon *et al.* 2014). Les lemmings sont ainsi une espèce-clé des écosystèmes arctiques et contribuent à la dynamique fluctuante des autres espèces toundriques (Ims & Fuglei 2005).

Les écosystèmes arctiques bénéficient de flux d'énergie, de matière et d'organismes provenant d'autres écosystèmes. Un grand nombre d'oiseaux migrateurs viennent nicher dans la toundra, parfois en grandes colonies, et élever leurs jeunes durant l'été. La toundra arctique côtière peut, quant à elle, bénéficier d'un apport en ressources marines (carcasses de mammifères marins ou de poissons, ou invertébrés marins), issus du milieu marin et de la banquise, durant une grande partie de l'année. Ces

apports d'autres écosystèmes (ressources allochtones) fournissent aux prédateurs terrestres arctiques des ressources additionnelles qui leur permettraient de persister dans ces milieux peu productifs (Giroux *et al.* 2012; Roth 2002). Ainsi, plutôt qu'une régulation de type ascendante telle que prédite par l'hypothèse de l'exploitation des écosystèmes, la toundra arctique semble être régulée à la fois par des forces ascendantes (des plantes vers les herbivores) et par des forces descendantes (des prédateurs vers les herbivores) (Gauthier *et al.* 2004; Legagneux *et al.* 2012).

0.2.2 Les prédateurs arctiques

Dans la toundra arctique marquée par l'oscillation des populations de petits rongeurs, les prédateurs de ces petits mammifères ont développé différentes stratégies pour pallier la forte variation interannuelle de leurs proies. Plusieurs catégories de prédateurs de rongeurs ont été décrites par Andersson & Erlinge (1977) selon leur degré de spécialisation alimentaire (de spécialiste à généraliste) et leur mobilité (de résident à nomade/migrateur).

Les prédateurs spécialistes sont adaptés à la chasse de petits rongeurs et ont un régime alimentaire toujours dominé par ces proies, quelle que soit leur abondance. Le succès reproducteur et la densité des prédateurs spécialistes varient ainsi selon la disponibilité des petits rongeurs (Andersson & Erlinge 1977). Les résidents spécialistes sont représentés par les petits mustélidés comme les hermines, qui chassent très efficacement les lemmings, mais qui peuvent difficilement parcourir de longues distances. À cause du temps de génération plus long chez ces prédateurs que chez leurs proies, l'augmentation de la population des premiers présente un temps de latence par rapport à celle des rongeurs. Étant donné que les hermines restent sur place même en période de creux d'abondance des lemmings, leur mortalité due à la famine est probablement élevée, et leur population diminue de manière drastique (Andersson & Erlinge 1977). Les nomades spécialistes, comme le harfang des neiges (*Bubo scandiacus*) et le labbe pomarin (*Stercorarius pomarinus*) (Pitelka *et al.* 1955),

quittent les régions dépourvues de rongeurs et cherchent à s'installer dans les endroits, parfois fort éloignés, où leurs proies sont nombreuses. Cela peut créer un afflux important de prédateurs dans les régions où les lemmings abondent (Gauthier *et al.* 2004). D'autres espèces, comme le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), sont migratrices et reviennent nicher au même endroit chaque année, mais elles ne réussissent leur reproduction que dans les années de pic de lemmings (Andersson 1976).

Quant aux prédateurs généralistes, ils se nourrissent de rongeurs lorsque ceux-ci sont disponibles, mais ils peuvent se tourner vers d'autres proies en leur absence. Dans les régions où les proies sont diversifiées, la densité de prédateurs généralistes peut ne pas être affectée par les variations d'abondance des rongeurs. Ils peuvent élever leurs jeunes à partir d'un régime alimentaire dépourvu de rongeurs. C'est le cas, par exemple, du goéland bourgmestre (*Larus hyperboreus*), un migrateur généraliste (Gauthier *et al.* 2015). Dans les régions où les proies alternatives sont rares, la densité et le succès reproducteur des généralistes peut cependant fluctuer selon l'abondance des rongeurs, comme dans le cas des spécialistes (Andersson & Erlinge 1977).

Cette catégorisation représente néanmoins une simplification et certains prédateurs occupent plutôt une position intermédiaire entre les catégories de spécialistes et de généralistes (Andersson & Erlinge 1977). Par exemple, la buse pattue (*Buteo lagopus*) est un spécialiste de petits rongeurs mais peut diversifier son régime alimentaire pour y inclure des proies alternatives, comme des lièvres, des lagopèdes et des canards, quand les rongeurs sont rares. Ce prédateur peut ainsi passer de spécialiste à généraliste, et son succès reproducteur peut alors apparaître découplé du cycle des rongeurs (Pokrovsky *et al.* 2014). Pour comprendre la dynamique de population d'une espèce de prédateur, son rôle dans la chaîne trophique et sa capacité de réponse aux changements environnementaux, il est donc essentiel de déterminer

son degré de spécialisation et sa stratégie de mouvement (résident ou nomade/migrateur) (Clulow *et al.* 2011; Hanski *et al.* 1991; Pokrovsky *et al.* 2014).

0.2.3 Les perturbations dans les écosystèmes arctiques

Les écosystèmes arctiques sont particulièrement exposés et vulnérables aux changements climatiques (A.C.I.A. 2005). Le réchauffement de l'atmosphère et des océans est observable à l'échelle planétaire mais, en Arctique, les températures moyennes ont augmenté presque deux fois plus que le taux global au cours des 100 dernières années (IPCC 2007). L'étendue de la banquise pérenne en Arctique décline fortement (Comiso *et al.* 2008) ; la banquise risque même de disparaître en été (Johannessen *et al.* 2004). Les changements climatiques semblent pour le moment engendrer une réponse hétérogène dans les écosystèmes terrestres. Dans la toundra du Haut Arctique canadien, malgré une tendance au réchauffement climatique, seule la productivité primaire a montré une réponse, avec une augmentation de 123 % de la biomasse annuelle des graminoides de milieux humides au cours des deux dernières décennies (Gauthier *et al.* 2013). Les vertébrés herbivores et prédateurs (oies des neiges, lemmings, passereaux, renards, prédateurs aviaires) n'ont, quant à eux, pas amorcé de changements aux niveaux de leur phénologie, de leur abondance ou de leur productivité (Gauthier *et al.* 2013). En Scandinavie, par contre, depuis les années 1990, une diminution de l'amplitude des cycles de petits rongeurs a été observée et pourrait être liée aux changements climatiques (Hörnfeldt 2004; Kausrud *et al.* 2008). En effet, les modifications de la température et de l'humidité en hiver affectent les conditions de neige, un paramètre critique influençant la dynamique des petits rongeurs (Kausrud *et al.* 2008). Parallèlement, un déclin des prédateurs de rongeurs, notamment du renard arctique et du harfang des neiges, a également été observé, possiblement causé par l'absence de forts pics de rongeurs (Ims & Fuglei 2005).

En outre, les activités humaines en Arctique se sont intensifiées au cours des dernières décennies et devraient encore augmenter à l'avenir (CAFF 2013). L'une des

conséquences de la présence humaine se traduit par l'apport de nourriture de source anthropique. La disponibilité de ressources anthropiques, dans les décharges ou sous forme de nourrissage, peut modifier rapidement le comportement des animaux, notamment leur manière de s'alimenter ainsi que leurs mouvements (Beckmann & Berger 2003; Bozek *et al.* 2007; Tsukada 1997). Les prédateurs opportunistes qui tolèrent relativement bien la présence humaine, comme les renards ou les labbes, peuvent profiter de ces subsides (Julien *et al.* 2013; Lehner 2012). En permettant un meilleur succès reproducteur et une meilleure survie, cet apport supplémentaire de nourriture peut contribuer à maintenir une population de prédateurs à une densité plus élevée que la normale (Eberhardt *et al.* 1983a; Eberhardt *et al.* 1982; Julien *et al.* 2013), engendrant potentiellement des répercussions sur ces écosystèmes peu productifs.

La progression humaine dans le Nord au 20^e siècle a également facilité l'expansion du renard roux (*Vulpes vulpes*) dans l'Arctique canadien, un prédateur généraliste et compétiteur important de l'espèce native, le renard arctique (Gallant 2014). La présence du renard roux reste encore faible dans l'Arctique canadien et cette espèce ne semble pas pour le moment en voie de remplacer le renard arctique (Gallant *et al.* 2012; Gauthier *et al.* 2013), contrairement à ce qui s'observe en Scandinavie, où les deux espèces sont fortement en compétition (Killengreen *et al.* 2007; Tannerfeldt *et al.* 2002). Les conséquences de l'arrivée d'un prédateur de plus grande taille dans les régions arctiques sont difficiles à prédire, d'autant plus que plusieurs aspects du fonctionnement actuel de ces écosystèmes, de même que certains aspects de l'écologie de ces espèces, sont encore mal connus. À la suite d'une modélisation écosystémique de plusieurs sites arctiques, Legagneux *et al.* (2014) ont montré que la prédation sur les niveaux trophiques inférieurs augmentait significativement avec la température (de 4,5 % par degré Celsius). Ils ont ainsi suggéré que le climat, principalement la température, influençait la structure de la communauté (la composition en espèces et la connectance), qui par la suite déterminait la force des

interactions entre espèces et donc le fonctionnement de l'écosystème. Les effets les plus marqués du réchauffement climatique pourraient donc être indirects et passer par des modifications des pressions de prédation. L'importance des interactions prédateurs-proies et l'influence de la prédation dans la dynamique des écosystèmes arctiques souligne l'importance d'un suivi des prédateurs de niveaux supérieurs, étant donné qu'un changement de tendance dans leurs populations reflète et augure des changements majeurs dans l'écosystème (Ims & Fuglei 2005; Schmitz *et al.* 2003).

0.3 *Le modèle d'étude, la problématique et les objectifs de l'étude*

0.3.1 Le renard arctique

Dans cette étude, le modèle d'étude est le renard arctique, l'un des principaux carnivores terrestres en Arctique. Il se caractérise par sa petite taille (environ 3-5 kg), un museau court, de petites oreilles rondes et des extrémités poilues. Il reste actif toute l'année (Audet *et al.* 2002). Il possède une répartition circumpolaire et se retrouve dans la toundra arctique de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord, dans la toundra alpine de la Fennoscandinavie, ainsi que dans les îles de Svalbard, en Islande et dans plusieurs autres petites îles de l'Arctique, de l'Atlantique Nord et de la mer de Béring (Angerbjörn *et al.* 2004a; Audet *et al.* 2002; Prestrud 1991).

Le renard arctique consomme des petits rongeurs comme les lemmings ou les campagnols si ces derniers sont disponibles, mais il peut aussi se nourrir de toute une variété de proies alternatives : oiseaux de plusieurs espèces (surtout les œufs, mais aussi les jeunes et les adultes), poissons, invertébrés marins, carcasses de rennes ou de mammifères marins (Chesemore 1968b; Dalerum & Angerbjörn 2000; Eide *et al.* 2005; Elmhagen *et al.* 2000; Frafjord 1993, 2002). Les renards arctiques mettent en réserve certaines de leurs proies, en particulier des œufs d'oie des neiges (*Chen caerulescens atlanticus*), lorsque les ressources sont abondantes (Careau *et al.* 2007; Samelius & Alisauskas 2000). Les ressources cachées permettent de prolonger le pic

d'abondance des ressources estivales jusqu'en hiver (Samelius *et al.* 2007). Par ailleurs, une analyse d'isotopes stables du carbone a révélé une plus grande utilisation de ressources marines (phoques) en hiver en cas de faible abondance des lemmings (Roth 2002). Ainsi, le renard arctique, en tant que prédateur « opportuniste » (Elmhagen *et al.* 2000), utilise préférentiellement les petits rongeurs, mais peut compléter son alimentation par d'autres sources, selon la période.

La longévité du renard arctique en milieu naturel est de 3-4 ans en moyenne, mais peut atteindre 9-10 ans (Audet *et al.* 2002). Les renards arctiques se reproduisent une fois par année. Leur territorialité semble plus forte pendant la période d'élevage ; ils maintiennent parfois un territoire même en l'absence de jeunes ou d'un partenaire (Eberhardt *et al.* 1982). Ils défendent leurs territoires par des comportements directs (chasse de l'intrus) et indirects (urine et vocalisations) (Eberhardt *et al.* 1982). La taille des portées varie fortement selon les ressources disponibles. Dans les régions où le régime alimentaire des renards est principalement constitué de petits rongeurs, les portées sont de plus grande taille (2-16 jeunes, Angerbjörn *et al.* 1995) mais sont produites seulement les années où les rongeurs sont abondants. Là où les renards comptent sur des ressources plus prévisibles (ressources marines ou colonies d'oiseaux marins), ils se reproduisent chaque année mais ont des portées plus petites (1-10 jeunes, rarement plus de 12, Tannerfeldt & Angerbjörn 1998).

Bien que l'unité sociale de base soit composée du couple (mâle et femelle), l'organisation sociale du renard arctique est relativement flexible (Norén *et al.* 2012). Plusieurs cas de groupes composés d'un couple reproducteur et d'un ou deux adultes provenant d'une portée précédente (ou considérés comme l'étant) ont été rapportés en Alaska, en Norvège et particulièrement en Suède (Angerbjörn *et al.* 2004b; Eberhardt *et al.* 1983a; Strand *et al.* 2000). Dans les populations insulaires relativement isolées (île Mednyi, île Saint-Paul, île Wrangel), on peut observer des systèmes sociaux plus compliqués, avec des groupes composés de plusieurs adultes (jusqu'à six individus

sur l'île Mednyi) (Goltsman *et al.* 2005). Le cas de l'île Mednyi présente une organisation sociale particulière, dans laquelle on observe fréquemment des groupes familiaux stables et la coopération d'individus non reproducteurs à l'élevage des jeunes (Goltsman *et al.* 2005). Au niveau génétique, des cas de reproduction impliquant plusieurs partenaires et des paternités multiples ont été découverts malgré la monogamie sociale (Cameron *et al.* 2011; Carmichael *et al.* 2006). Ces accouplements hors couples constitueraient des stratégies visant à procurer un avantage adaptatif dans les milieux très variables en favorisant la variation génétique

Les renards arctiques sont capables d'entreprendre des déplacements sur de longues distances et, malgré leur petite taille, ils peuvent parcourir plusieurs milliers de kilomètres en quelques mois (Pamperin 2008; Tarroux *et al.* 2010; Wrigley & Hatch 1976). Le renard arctique est considéré comme étant une espèce mobile, mais plusieurs aspects de son écologie spatiale ne sont pas connus, en particulier pendant la période hivernale. Des mouvements saisonniers distincts ont été décrits en Alaska, avec un mouvement de l'intérieur des terres vers les côtes en automne ou sur la banquise en hiver, les individus retournant à leurs tanières au printemps (Chesemore 1968a; Wrigley & Hatch 1976). Ce type de mouvement de l'intérieur vers les côtes aurait aussi lieu dans l'archipel canadien et serait relativement commun en automne (Soper 1944), bien que ces informations soient mal quantifiées. La banquise fournit aux renards arctiques un accès aux ressources marines. Les renards peuvent suivre les ours polaires (*Ursus maritimus*) pour profiter des restes de leurs proies, se nourrir de mammifères marins pris dans la glace ou chasser de jeunes phoques au printemps (Chesemore 1968b; Smith 1976). Au cours des années de creux de lemmings, des migrations massives ont été rapportées en Russie et dans la province canadienne du Manitoba : les renards se dispersent en automne loin de leurs domaines estivaux et rejoignent leurs tanières au printemps ; toutefois, le pourcentage d'individus capables de réaliser l'aller-retour au complet n'est pas connu (voir Wrigley & Hatch 1976). Ces types de mouvements ont des conséquences sur la répartition spatiale de ce

prédateur, causant des irruptions d'individus dans certaines régions. Ils ont aussi des conséquences sur les structures génétiques locales et la propagation de maladies comme la rage (Mørk & Prestrud 2004; Norén *et al.* 2011b).

En dépit des mentions dans la littérature scientifique d'un mouvement avec un retour (« *the homing theory* », Meinke *et al.* 2001), les études de suivi télémétrique indiquent plutôt que les renards adultes resteraient proches de leurs domaines vitaux estivaux en hiver (Alaska et Norvège, respectivement Anthony 1997; Landa *et al.* 1998) ou qu'ils utiliseraient le même domaine vital tout au long de l'année (Svalbard, Frafjord & Prestrud 1992; Prestrud 1992). Les suivis par télémétrie satellitaire en Alaska ont montré une stratégie mixte chez les adultes (certains renards restant résidents et d'autres parcourant de longues distances) mais, le suivi n'ayant pas été réalisé pendant le cycle annuel complet, le retour des individus n'a pas toujours pu être déterminé (Lehner 2012; Pamperin 2008). Près du champ pétrolifère de Prudhoe Bay (Alaska), les renards restent par contre résidents en hiver et incorporent des ressources d'origine humaine dans leur alimentation (Lehner 2012), soulignant une influence de la disponibilité des ressources sur les mouvements des renards en hiver. La capacité à effectuer une migration complète a été confirmée chez quelques individus (Tarrowx *et al.* 2010); cependant, la proportion d'individus et les catégories d'âge-sexe réalisant ce type de déplacement, ainsi que les facteurs explicatifs en jeu, restent mal connus.

0.3.2 La problématique et les objectifs de l'étude

La forte saisonnalité de la toundra arctique et la cyclicité des populations de petits rongeurs qui lui est caractéristique conduisent à une importante hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources et des habitats pour ses prédateurs. L'importance des subsides allochtones pour le maintien de prédateurs dans les écosystèmes pauvres de l'Arctique est de plus en plus constatée (Killengreen *et al.* 2011; Legagneux *et al.* 2012). Par contre, les changements de comportement des prédateurs pour les exploiter

restent mal connus. Dans les environnements dynamiques, le mouvement constitue une stratégie-clé permettant aux animaux de répondre rapidement aux variations de l'abondance et à la distribution spatiale des ressources (Jonzén *et al.* 2011).

Dans cette thèse, nous étudions plusieurs aspects de l'écologie du mouvement du renard arctique afin de mieux comprendre comment ce prédateur terrestre occupe et exploite un environnement relativement pauvre, aux fluctuations importantes. Ce prédateur arctique constitue un modèle intéressant pour étudier l'influence des ressources sur le mouvement du fait de ses capacités de déplacement exceptionnelles et de la flexibilité de ses comportements. L'aire d'étude où réside la population que nous avons étudiée (décrite plus exhaustivement dans la section 0.4.1) est une région côtière et comporte, en plus de petits rongeurs, un important site de reproduction de la grande oie des neiges. Ces caractéristiques ont permis d'explorer des questions portant sur l'influence des fluctuations des ressources alimentaires sur les mouvements des individus au sein d'une même population. En effet, la disponibilité des ressources pouvait varier selon les années à cause des fluctuations d'abondance des lemmings, selon les saisons à cause de la migration des oiseaux, et selon le paysage à cause de la présence localisée de la colonie d'oies dans la toundra et la présence temporaire de la banquise.

Les trois objectifs spécifiques, ainsi que les hypothèses et prédictions associées, sont les suivants :

Objectif 1 – Déterminer l'influence de facteurs internes et externes, notamment les variations spatiales et temporelles de la disponibilité des ressources, sur l'organisation socio-spatiale d'une population de renards arctiques en été

Comme mentionné à la section 0.2, une plus grande tolérance spatiale peut s'exprimer par un plus grand chevauchement entre domaines vitaux voisins (modification de l'espacement entre les individus) ou par la tolérance d'autres

individus sur le territoire (formation d'un groupe social) (Macdonald 1983; Maher & Lott 2000; Wiens 1976). Eide *et al.* (2004) ont montré que le degré de territorialité des renards arctiques en été à Svalbard pouvait être très variable (pourcentage de chevauchement des domaines vitaux voisins pouvant aller de 17 à 76 %). Lorsque les ressources sont localement abondantes et prévisibles (par exemple, dans les milieux côtiers avec de denses colonies d'oiseaux), la territorialité est moins marquée que dans les milieux où elles sont dispersées et imprévisibles. Récemment, en comparant différentes populations de renards arctiques, Norén *et al.* (2012) ont construit un modèle visant à expliquer la flexibilité de l'organisation sociale de ce canidé en lien avec deux facteurs-clés : l'abondance des ressources et la pression de prédation (Fig. 0.3).

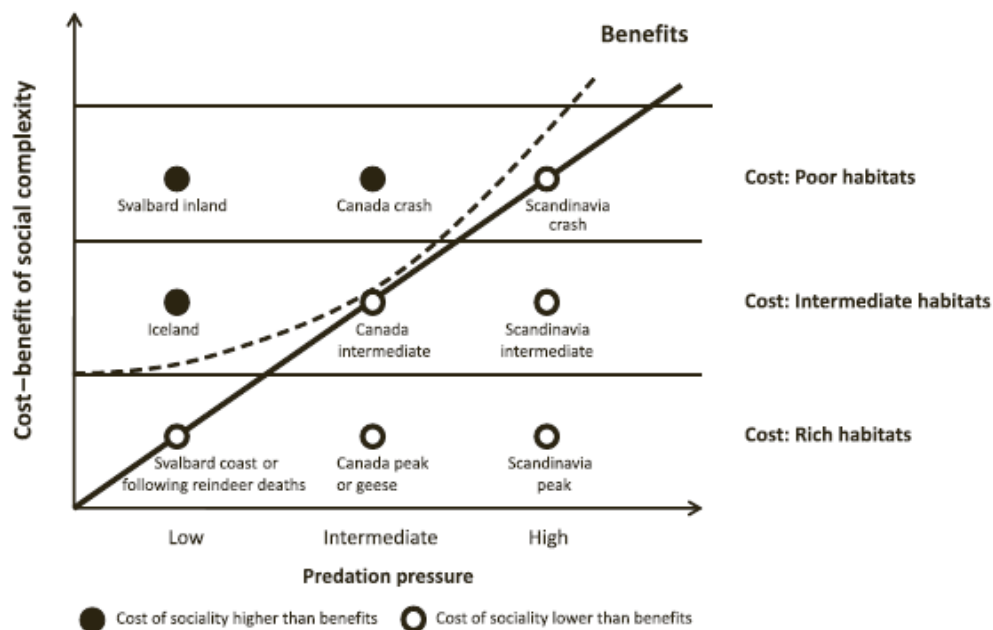


Figure 0.3 Modèle conceptuel prédisant l'organisation sociale du renard arctique selon les ressources alimentaires et la pression de prédation. La ligne pleine indique la limite au-dessus de laquelle les coûts de la socialité sont plus grands que les bénéfices et en-dessous de laquelle les coûts sont moindres que les bénéfices. La ligne pointillée illustre les bénéfices potentiels de l'acceptation d'un jeune de l'année sur le territoire dans un écosystème sans prédation. Tiré de Norén *et al.* (2012). À noter que le site canadien est représenté ici par le site de Karrak Lake (Nunavut).

Lorsque les ressources sont peu abondantes, la compétition pour celles-ci peut être intense, et la territorialité est élevée. Lorsqu'elles sont plus abondantes, les coûts de la vie en groupe peuvent ainsi être moindres. Par contre, indépendamment du niveau de ressources, si une forte pression de prédation est présente, former des groupes peut être avantageux pour la protection contre les prédateurs et la surveillance des jeunes aux tanières. L'organisation sociale représenterait ainsi un compromis entre les coûts et les bénéfices de la vie en groupe (Norén *et al.* 2012).

Récemment, un lien entre une territorialité relâchée et l'apparementement entre les individus à Svalbard a été suggéré par la découverte d'une structure génétique d'apparementement chez les femelles adultes (indiquant un certain degré de philopatrie des femelles) (Ehrich *et al.* 2012). La formation de groupes familiaux en Suède dans des zones de nourrissage artificiel a d'autant plus appuyé l'hypothèse d'une facilitation de la formation de groupes médiée par les liens de parenté quand les conditions le permettent (Elmhagen *et al.* 2014). Ces observations suggèrent un rôle de la sélection de parentèle (Hamilton 1964), en plus des conditions écologiques, dans l'organisation socio-spatiale du renard arctique. Ces études ont cependant été menées auprès de populations différentes ou d'une même population, mais à des périodes différentes, ce qui ne permet pas d'évaluer l'effet de la concomitance de ces facteurs (ressources, pression de prédation, parenté) sur une même population.

Nous avons combiné des données génétiques avec des données de télémétrie satellitaire et des observations détaillées aux tanières réalisées sur le terrain afin de déterminer l'organisation sociale et spatiale, ainsi que la structure génétique, de notre population dans le but d'identifier les facteurs déterminant le type de socialité. La population étudiée n'est pas soumise à une pression de prédation et dispose, pendant la saison estivale, de deux types de ressources alimentaires : les lemmings et la colonie d'oies (voir la description détaillée de l'aire d'étude à la section 0.4.1).

Nous avons évalué les deux hypothèses de recherche complémentaires suivantes :

- L'organisation socio-spatiale du renard arctique dépend de la pression de prédation et de l'abondance des ressources.

Nous avons évalué les deux prédictions suivantes pour tester cette hypothèse :

- 1) L'unité sociale de la population est représentée majoritairement par des couples (couple mâle et femelle) du fait de l'absence de prédateurs dans l'île, avec des groupes se formant quand les ressources sont plus abondantes, en l'occurrence dans la colonie d'oies ou durant les pics de lemmings.
- 2) La territorialité entre voisins est relâchée quand les ressources sont plus abondantes, en l'occurrence dans la colonie d'oies ou durant les pics de lemmings.

- Lorsque les conditions favorisent la formation de groupes, la tolérance spatiale est médiée par le degré d'apparentement.

Nous avons évalué les deux prédictions suivantes pour tester cette hypothèse :

- 1) La population présente une structure d'apparentement biaisée en faveur des femelles (les femelles apparentées ont tendance à être proches dans l'espace).
- 2) La tolérance spatiale (le degré de territorialité entre voisins ou la formation de groupes) est plus grande envers les individus plus apparentés.

Objectif 2 – Déterminer l'influence de facteurs internes et externes, notamment les variations spatiales et temporelles dans la disponibilité des ressources, sur les patrons de mouvements des individus de la population en hiver

Chez le renard arctique, la présence de jeunes dans la tanière limite les mouvements des adultes en été, tandis qu'en dehors de cette saison, quand les jeunes se sont dispersés, les individus ne sont plus liés à leur tanière et peuvent donc éventuellement se déplacer à grande échelle grâce à la banquise présente durant cette période. Selon la littérature scientifique, dans les régions proches de la banquise (régions côtières de l'Alaska, la Russie et la province canadienne du Manitoba), ce prédateur effectuerait des migrations saisonnières et des mouvements à grande échelle lors des creux de lemmings (Chesemore 1968a; Eberhardt *et al.* 1982; Wrigley & Hatch 1976). Bien que les écosystèmes marqués par une forte saisonnalité et une ressource relativement imprévisible comme les lemmings puissent effectivement pousser à la migration ou au nomadisme (Jonzén *et al.* 2011; Mueller *et al.* 2011), la flexibilité du régime alimentaire et la présence de proies alternatives déterminent aussi le choix du patron de mouvement des individus d'une population (Clulow *et al.* 2011; Dean *et al.* 2009).

Nous avons ainsi cherché à évaluer la stratégie employée pour pallier aux fluctuations d'une proie cyclique chez ce prédateur terrestre : la recherche de nourriture à de grandes échelles spatiales (« *large-scale resource tracking* ») ou des déplacements réguliers (« *commuting trips* ») entre écosystèmes terrestre et marin. Nous avons utilisé un suivi satellitaire qui a duré six ans, couvrant ainsi deux cycles de lemmings complets et fournissant la position des individus tout au long du cycle annuel (66 individus ont été suivis, pour un total de 97 renard-années). Associées à des données sur la distribution spatiale et l'abondance des proies, ces informations ont d'abord permis de déterminer les types de mouvement présents dans la population, ce qui nous a amené à connaître la répartition spatiale de la population en hiver, puis à

tester les facteurs influençant les tactiques de mouvement employées par les individus. Nous avons évalué l'hypothèse de recherche suivante :

- La stratégie de mouvement en hiver dépend de caractéristiques individuelles et de la disponibilité des ressources, de sorte que les renards restent résidents s'ils disposent de suffisamment de nourriture, sinon ils quittent temporairement ou définitivement leurs domaines vitaux pour chercher d'autres ressources.

Nous avons évalué les quatre prédictions suivantes pour tester cette hypothèse :

- 1) Les plus fortes densités de la proie principale, les lemmings, favorisent la résidence, tandis que les plus faibles favorisent la migration ou le nomadisme.
- 2) Les renards ayant des domaines vitaux dans la colonie d'oies et ayant accès à des œufs cachés sont moins enclins à quitter leurs domaines vitaux en hiver que les renards ne disposant pas de cette ressource. De plus, s'ils quittent leurs domaines vitaux, ils devraient être plus portés à revenir (migrer) du fait de la forte prédictibilité spatio-temporelle de la colonie d'oies.
- 3) Pendant les années de creux de lemmings ou en dehors de la colonie d'oies, les renards résidents font plus d'excursions sur la banquise que pendant les années de pics de lemmings ou à l'intérieur de la colonie d'oies, pour compenser le manque de ressources terrestres par des ressources marines.
- 4) La disposition à quitter le domaine vital augmente avec l'âge, étant donné que les individus plus âgés peuvent se faire exclure de leurs domaines vitaux.

Objectif 3 – Déterminer la capacité de détection des ressources sur la banquise afin de mieux comprendre comment les renards exploitent ce milieu

Bien que la capacité de déplacement du renard arctique (distances parcourues, vitesse, types de mouvements) commence à être bien connue (Lehner 2012; Pamperin 2008; Tarroux *et al.* 2010), sa capacité de navigation reste encore très peu étudiée. La distance à laquelle un animal est capable de détecter une source de nourriture est par exemple une information essentielle pour comprendre ses déplacements, son comportement de quête alimentaire et sa compétitivité. Cette information est cependant très difficile à obtenir, et peu de mesures empiriques sont disponibles, en particulier chez les mammifères. Nous avons tiré partie de la nature charognarde du renard arctique lorsqu'il s'alimente sur la banquise pour estimer sa capacité de détection. En effet, les renards arctiques forment parfois des agrégations d'individus autour des carcasses de mammifères marins (Chesemore 1968b), rendant ces évènements relativement faciles à repérer. Nous avons utilisé les données de suivi satellitaire de l'hiver 2010-2011, totalisant 26 individus, durant un hiver où la population de lemmings était en croissance, résultant ainsi en peu de sorties sur la banquise (Chap. 2). La combinaison d'un relativement grand nombre d'individus et d'un nombre limité de mouvements sur la banquise a permis la détection d'agrégations spatio-temporelles de renards sur la banquise, ce qui a par la suite permis d'évaluer la distance de détection et de révéler certains facteurs influençant l'exploitation de ce milieu. Le besoin crucial de s'alimenter en hiver alors que les ressources sont moins abondantes qu'en été pourrait avoir favorisé une bonne capacité de détection des ressources éphémères (comme les carcasses) par le renard arctique. Nous avons évalué l'hypothèse de recherche suivante :

- La capacité de détection du renard arctique lui permet d'exploiter efficacement les ressources marines présentes sur la banquise.

Nous avons évalué la prédiction suivante pour tester cette hypothèse :

- 1) Le renard arctique est capable de détecter des ressources sur la banquise sur de longues distances (plusieurs kilomètres).

0.4 La méthodologie générale

0.4.1 Le site d'étude et le suivi de la population

La population de renards arctiques étudiée est localisée dans la plaine sud de l'île Bylot (75°N, 80°O), au nord de l'île Baffin, dans le parc national de Sirmilik au Nunavut (**Fig. 1.1**). Le renard arctique est le principal prédateur terrestre sur l'île Bylot, le renard roux n'étant présent sur l'île qu'à très faible densité (Berteaux *et al.* 2015; Gauthier *et al.* 2013). Deux espèces de lemmings y cohabitent : le lemming brun (*Lemmus trimucronatus*), qui présente des variations cycliques d'abondance d'environ 3-4 ans, et le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*), qui se maintient à basse densité. La plaine sud comporte un site de reproduction estival de la grande oie des neiges, dont la principale colonie nicheuse, très localisée et dense (Bêty *et al.* 2001; Bêty *et al.* 2002), n'est accessible qu'à une partie de la population de renards (**Fig 1.1**). La densité des autres espèces d'oiseaux terrestres est faible comparée à celle des oies. Les oies des neiges sont considérées comme d'importants herbivores sur l'île étant donné que les grands mammifères, comme les caribous (*Rangifer tarandus caribou*) et les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*), sont absents (Gauthier *et al.* 1996).

Les données sur le terrain sont prises pendant une période allant de la mi-mai à la mi-août. La population de renards arctiques est partiellement suivie depuis 1993, mais des captures n'ont lieu que depuis 2003, année qui a marqué une intensification de l'étude de la population. Une centaine de tanières sont inventoriées sur le site d'étude, qui couvre une aire d'environ 600 km² (**Fig. 1.1**). Toutes les tanières connues sur le site d'étude sont visitées au moins deux fois au cours de la saison de terrain. Chaque tanière est inspectée, et les indices indiquant la présence de renards adultes ou de

jeunes (pistes, creusage, fèces fraîches, poils...) sont notés. Depuis 2007, les tanières montrant des signes d'activité en mai sont suivies au cours de l'été à l'aide d'un ou deux appareils photo automatiques (Reconyx Inc., États-Unis) afin de déterminer la présence d'adultes, leur identité et la présence de jeunes. Dans le cas d'une partie des tanières de reproduction, des observations visuelles sont réalisées à l'aide d'un télescope, et la taille minimale de la portée est évaluée en suivant un protocole standardisé (minimum de trois séances de 12 h d'observation continue). Les adultes sont capturés à l'aide de pièges à pattes Victor # 1 (Softcatch, Oneida Victor Inc. Ltd, États-Unis), et les jeunes sur la tanière à l'aide de cages (Modèle 202, Tomahawk Live Trap, États-Unis). Au besoin, les adultes trop agressifs sont anesthésiés avec un mélange de médétomidine (0,05 ml/kg) et de kétamine (0,03 ml/kg). Une dose d'atipémazole (0,05 ml/kg) est injectée comme antidote avant de relâcher les individus. Le sexe, le poids et taille sont notés pour chaque individu capturé et les renards sont marqués à l'oreille à l'aide de quatre étiquettes de couleur (Rototag, Dalton Supplies Ltd., Royaume-Uni ; **Fig. 0.4**). Des échantillons de tissus (cartilage d'oreille obtenus pendant la pose des étiquettes), de poils, de griffe et de sang sont prélevés lors de la capture. Les tissus vivants sont conservés dans de l'éthanol à 70 % à température ambiante. La dentition des adultes est photographiée sous trois angles (profils droit et gauche, et de face). Les individus sont relâchés sur le site de capture.

La disponibilité des deux proies terrestres principales du renard arctique, les lemmings et les oies des neiges (œufs), est évaluée chaque année sur l'île Bylot. L'étendue de la zone de nidification principale des oies est tracée avec un GPS en survolant la colonie en hélicoptère. Dans le cas des lemmings, qui sont présents et se reproduisent toute l'année, un indice d'abondance estival est estimé par une analyse de capture-marquage-recapture faite à partir de données de piégeage vivant sur des grilles de trappage de 11 ha en milieu mésique et humide (Gauthier *et al.* 2013). Pour certaines analyses, la phase du cycle (pic ou creux) est déterminée à partir de cet indice d'abondance.



Figure 0.4 Étiquettes d'oreille sur un jeune renard arctique, montrant le code à quatre couleurs (ici, bleu bleu / mauve vert), unique pour chaque individu. Photo : Aude Lalis.

0.4.2 La mesure des mouvements

Le suivi télémétrique s'est fait à l'aide de colliers émetteurs Argos (KiwiSat 202 ou 303, Sirtrack Ltd., Nouvelle Zélande). Les plateformes Argos fixées aux colliers émettent automatiquement des messages qui sont captés par les satellites Argos en orbite polaire. Les satellites transfèrent ensuite ces messages vers des stations de réception terrestres. Après traitement par les centres Argos, les informations sur la localisation des plateformes peuvent être retransmises aux utilisateurs pratiquement en temps réel. Plusieurs programmations de colliers légèrement différentes ont été testées de 2007 à 2012 (période du suivi utilisé dans cette étude). Brièvement, les colliers émettaient 3 ou 4 h/jour, un jour sur deux ou tous les jours, pendant 12 mois. Différentes programmations ont été testées afin de trouver le meilleur compromis entre le poids de la batterie choisie et sa capacité à couvrir le cycle annuel complet des renards. Les détails des différentes programmations et les nombres de colliers de

chaque type posés chaque été (représentant l'effort d'échantillonnage) sont résumés dans le **Tableau 0.1**. À noter que, même si la durée de vie de la batterie du collier était d'environ un an, certains colliers ont émis pendant plusieurs années. Le nombre de renards portant un collier fonctionnel peut ainsi être en fait plus élevé que le nombre de colliers posés en été. Les colliers Argos pesaient de 95 à 115 g, ce qui correspondait à moins de 5 % de la masse des renards adultes. Bien qu'il n'existe pas encore d'études publiées sur les conséquences du port de colliers émetteurs sur les renards arctiques, les observations sur le terrain à l'île Bylot suggèrent une absence d'effets négatifs sur la survie et la reproduction des individus.

En comparant le nombre de renards avec un collier actif détectés dans l'aire d'étude en été (présence déterminée par télémétrie seulement) et le nombre de ces renards revus grâce au protocole de suivi (visites de tanières et photos Reconyx), nous avons pu déterminer que la probabilité de ré-observation d'un renard à collier qui est dans l'aire d'étude est de 100 % si le renard est reproducteur et de 84,6 % s'il n'est pas reproducteur. Cela indique que le protocole de terrain permet une bonne estimation de l'occupation des tanières et des individus qui se trouvent dans l'aire d'étude.

Tableau 0.1 Nombre de colliers émetteurs Argos posés sur des renards arctiques adultes de l'île Bylot (Nunavut, Canada) et détails de la programmation des colliers. Les colliers du Type 1 émettaient pendant 4 heures (13:00-17:00 UTC) par bloc d'émission, tandis que les colliers des types 2 et 3 émettaient pendant 3 heures (14:00-17:00 UTC) par bloc d'émission.

Type de collier	Programmation des jours d'émission	Nombre de colliers posés en été					
		2007	2008	2009	2010	2011	2012
Type 1	1 juin-15 août : chaque jour 16 août-31 mai : tous les deux jours	6	12				
Type 2	15 oct.-15 mai : chaque jour 16 mai-14 oct. : tous les deux jours			6	10	15	
Type 3	Chaque jour toute l'année			7	16	19	16
Total		6	12	13	26	34	16

La précision des localisations Argos varie, et chaque localisation reçue a une classe de localisation (LC) qui lui est associée. Les meilleures classes de localisation ont une probabilité de 68 % d'obtenir une erreur de localisation < 250 m pour les LC3, < 500 m pour les LC2, < 1500 m pour les LC1 et > 1500 m pour les LC0. Les autres classes de localisations (LCA, B et Z) n'ont pas d'erreur de localisation estimée ou sont invalides. Une étude de la précision des localisations sur notre site d'étude a montré que les plateformes Argos dans les régions terrestres nordiques fournissent les estimations d'erreur les plus faibles rapportées pour la technologie Argos, probablement à cause de la meilleure couverture satellitaire aux hautes latitudes (Christin *et al.* 2015). Un script informatique permettant de filtrer les localisations selon leur classe de précision a donc été construit. Ce script, programmé dans le logiciel R, garde uniquement les localisations de meilleure qualité (LC3, 2 et 1), et un filtre de vitesse retire par la suite les localisations improbables en se basant sur un seuil de vitesse déterminé par l'utilisateur (Script R disponible dans Christin *et al.* 2015). Le seuil de vitesse utilisé (7 km/h, avec une accélération possible à 12 km/h pendant 10 min) a été fixé d'après des données GPS obtenues sur la même population. Les données Argos récoltées de juillet 2007 à mai 2013 ont été utilisées, en totalité ou en partie, dans les trois chapitres de cette thèse.

0.4.3 Le génotypage

Les données de nature génétique peuvent fournir des informations détaillées sur certains types de mouvement, comme la dispersion ou les mouvements liés à la reproduction, et leurs conséquences sur les populations (Jeltsch *et al.* 2013). Parallèlement à la récolte de données sur les mouvements individuels effectuée avec les colliers Argos, le génotypage de tous les adultes capturés depuis 2003 a été effectué en utilisant des microsattellites. Les microsattellites sont des séquences d'ADN courtes, répétées et non-codantes qu'on trouve abondamment dans le génome (Jarne & Lagoda 1996). Les allèles d'un microsattellite sont caractérisés par le nombre

de motifs répétés au niveau du locus considéré (Jarne & Lagoda 1996). Du fait de leur fort polymorphisme et de leur héritage biparental, ils sont particulièrement utilisés pour déterminer les liens de parenté entre individus et pour les études sur la structure génétique des populations (Chambers & MacAvoy 2000). Nous avons utilisé neuf microsatellites non liés, originellement identifiés pour le génome canin, mais optimisés par la suite pour le renard arctique (Cameron *et al.* 2011; Carmichael *et al.* 2006) : CPH9, CPH15, CXX140, CXX147, CXX173, CXX250, 745, 758, 771 (**Tableau A.2**). Nous avons estimé le degré d'apparentement entre les individus, mesuré par un coefficient de parenté, afin d'étudier la structure génétique de la population et faire des inférences sur l'organisation spatiale et les mouvements de dispersion de ses individus (Chap. 1).

0.5 *Le plan de la thèse*

Outre l'introduction générale ci-dessus, cette thèse comprend trois chapitres et une conclusion générale.

Le premier chapitre répond à l'objectif 1. Il vise à expliquer l'organisation socio-spatiale et la structure génétique estivale de la population de renards arctiques de la plaine sud de l'île Bylot. Ce chapitre contribue à mieux cerner les conditions menant à la formation de groupes chez cette espèce socialement flexible, et donc à mieux comprendre les origines de la socialité dans les sociétés animales. Ce premier chapitre est un manuscrit préparé pour la revue *Behavioral Ecology*.

Le deuxième chapitre répond à l'objectif 2. Il vise à décrire et expliquer la stratégie de mouvement des individus de la population en hiver. Notre étude démontre ainsi que les prédateurs mobiles peuvent ajuster leurs déplacements de sorte à favoriser la résidence, même dans un environnement présentant de fortes variations de l'abondance et de la distribution de ses ressources. Ce deuxième chapitre est accepté pour publication dans la revue *Oikos*.

Le troisième chapitre répond à l'objectif 3, qui a pour but de déterminer la capacité de détection des ressources sur la banquise et de mieux comprendre comment les renards exploitent ce milieu. Cette étude démontre comment la télémétrie peut permettre d'estimer la distance de détection d'un animal, une donnée habituellement difficile à obtenir, et propose un protocole pour le faire chez d'autres espèces de charognards. Ce troisième chapitre est publié dans la revue *Movement Ecology*.

CHAPITRE I

FOOD ABUNDANCE, RATHER THAN RELATEDNESS, DETERMINES THE SOCIO-SPATIAL ORGANIZATION OF ARCTIC FOXES DURING THE SUMMER BREEDING SEASON

Sandra Lai, Aude Lalis, Joël Bêty and Dominique Berteaux

Manuscrit en préparation pour soumission à *Behavioral Ecology*

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (SL, DB)

Récolte des données (SL, DB)

Analyse des données (SL, AL)

Interprétation des résultats (SL, AL, JB, DB)

Rédaction du manuscrit (SL)

Commentaires et correction du manuscrit (SL, AL, JB, DB)

Financement (DB)

1.1 Résumé

De nombreux facteurs écologiques ou individuels peuvent favoriser la tolérance spatiale et la formation de groupes dans le cas des espèces socialement flexibles, mais leur importance relative reste difficile à tester et incertaine. Nous avons testé deux hypothèses complémentaires portant sur l'organisation socio-spatiale d'un petit canidé, le renard arctique (*Vulpes lagopus*), pendant la saison de reproduction estivale. L'hypothèse du compromis ressources/prédation prédit que l'organisation sociale dépend du niveau de ressources et de la pression de prédation dans l'environnement, tandis que l'hypothèse de la sélection de parentèle prédit que l'organisation sociale est médiée par les liens de parenté (influençant la tolérance spatiale). Nous avons travaillé dans une aire d'étude de 600 km² sur l'île Bylot (Nunavut, Canada), où l'écosystème toundrique est marqué par de fortes fluctuations des ressources alimentaires mais d'où les prédateurs de renards sont pratiquement absents. À l'aide de neuf microsatellites, nous avons génotypé 157 individus capturés de 2003 à 2012 (pour un total de 276 renard-années) afin d'évaluer la structure d'apparentement de la population. De 2007 à 2012, nous avons également utilisé des observations aux tanières et des données de télémétrie satellitaire sur 78 individus afin de déterminer la composition des groupes et d'estimer la territorialité des voisins en lien avec les deux sources de nourriture principales (lemmings et œufs d'oies) et le degré de parenté entre les individus. Nous avons observés 130 unités sociales occupant des tanières, dont 121 cas d'unités simples (couples ou individu seul), et seulement 6 cas de groupes de trois individus, tous localisés dans la colonie d'oies. La tolérance spatiale était plus grande dans la colonie d'oies, ce qui a été montré par des distances plus courtes entre les tanières occupées et des chevauchements plus grands entre les domaines vitaux. Cependant, les changements temporels de la densité de lemmings n'ont pas influencé la tolérance spatiale. Nous n'avons pas détecté une forte structure d'apparentement dans la population. Les chevauchements de domaines vitaux n'étaient pas corrélés avec l'apparentement, mis à part une faible relation au

niveau de la colonie pour les dyades mâle-femelle. Nous concluons qu'en absence de pression de prédation, les couples répondent à une ressource très abondante en modifiant sans discrimination leur patron d'espacement et territorialité, plutôt qu'en acceptant des subordonnés sur leur territoire. Nous suggérons que des conditions additionnelles favorisant la philopatrie pourraient être nécessaires pour amener à la formation de groupes familiaux chez les espèces socialement flexibles.

Mots-clés : Renard arctique, Structure d'apparement, Abondance de la nourriture, Parenté, Organisation sociale, Patrons d'espacement, Territorialité

1.2 Abstract

Various ecological or individual factors may promote spatial tolerance and group living in socially flexible species, but the relative importance of factors is difficult to test and often remains unclear. We tested two complementary hypotheses explaining the socio-spatial organization of a small canid, the arctic fox (*Vulpes lagopus*), during the summer breeding season. The resources/predation trade-off hypothesis predicts that the social organization depends on resource abundance and predation pressure, while the kin selection hypothesis predicts that the social organization is explained (via spatial tolerance) by relatedness. We worked on a 600 km² study area on Bylot Island (Nunavut, Canada), where the tundra ecosystem shows highly fluctuating food resources but where fox predators are virtually absent. Using nine microsatellites, we genotyped 157 individuals captured from 2003 to 2012 (for a total of 276 fox-years) to assess the kin structure of the population. From 2007 to 2012, we also used visual observations at dens and satellite tracking of 78 individuals to determine group composition and estimate the territoriality of neighbors in relation to the availability of the two main food resources (lemmings and goose eggs) and the relatedness of individuals. We observed 130 social units at occupied dens, with 121 cases of simple units (mated pair or single individual), and only six cases of groups of three individuals, all within the goose colony. Spatial tolerance was overall higher within the goose nesting colony, as shown by the shorter nearest neighbor distance between occupied dens and higher home range overlaps. However, the temporal change in lemming density did not influence spatial tolerance. We found no strong genetic structure within the population. Range overlap was not correlated with relatedness, except for a weak relationship inside the goose colony for male-female dyads. We conclude that in the absence of predation pressure, pairs respond to high food abundance by modifying indiscriminately their spacing pattern and territoriality, rather than by tolerating related subordinates on their territory. We suggest that

additional conditions promoting philopatry may be needed for family groups to form in socially flexible species.

Keywords : Arctic fox, Kin structure, Food abundance, Relatedness, Social organization, Spacing pattern, Territoriality

1.3 Introduction

Spacing patterns reflect how animals distribute in space and time and how they allocate resources among them (Maher & Lott 2000). Understanding spatial organization is a fundamental dimension of behavioral ecology considering the individual fitness consequences of group structure (Silk 2007). Spacing patterns range from the sharing of undefended home ranges to the exclusive use of territories (Maher & Lott 1995, 2000). Variations in spacing behavior among and within territorial species underline the fitness trade-offs that arise from different socio-spatial organizations under various ecological conditions (Maher & Lott 2000; Schradin *et al.* 2012).

Along with different spacing patterns, kin-related spatial structures often arise from natal philopatry, individuals remaining within or close to their natal range (Gompper & Wayne 1996; Waser & Jones 1983). In mammals, female philopatry and male-biased dispersal are widespread (Greenwood 1980), commonly resulting in female kin clustering. In group-living species such as lions, *Panthera leo* (Spong *et al.* 2002) and white-nosed coatis, *Nasua narica* (Gompper *et al.* 1998), philopatric females staying in their natal group results in higher female relatedness within than between groups. In solitary species such as black bears, *Ursus americanus* (Costello *et al.* 2008; Moyer *et al.* 2006) and bobcats, *Lynx rufus* (Croteau *et al.* 2010), young females settling within or adjacent to their natal ranges results in closely-related neighbors. Kin clustering can provide a basis for the evolution of kin-based sociality (Hamilton 1964). The kin selection theory states that costly behaviors, such as cooperation, may be favored if oriented towards kin as the individuals can thus increase their inclusive fitness by helping relatives (Hamilton 1964). Relaxed territoriality is often positively correlated with relatedness, even in solitary species (Ratnayeke *et al.* 2002; Støen *et al.* 2005; Waser & Jones 1983). It remains unclear, however, if the extensive space sharing that is sometimes observed between related

neighbors is really due to a selective tolerance among kin (Ims 1989; Ratnayeke *et al.* 2002). Nevertheless, if local relatedness between individuals is generally high, the probability of interacting with relatives is also high and indirect fitness benefits can still be derived, even without kin recognition (Cornwallis *et al.* 2009).

A key step in the evolution of sociality is the shift from pair living to group living, yet the respective roles of ecological factors and relatedness in promoting spatial tolerance and allowing this social shift is still not well understood (Maher 2009a; Marino *et al.* 2012). Carnivores that live in groups but do not cooperate present interesting challenges in this respect, because they do not incur inclusive fitness gains, or even apparent direct gains, from group living (Macdonald 1983; Marino *et al.* 2012). In these species, the kin selection hypothesis has thus been eclipsed in favor of resource-based hypotheses that emphasize the role of food abundance and distribution (resource dispersion hypothesis, Macdonald 1983), annual fluctuations in food availability (constant territory size hypothesis, von Schantz 1984b) or rate of prey renewal (prey renewal hypothesis, Waser 1981) in explaining sociality. Yet, groups are usually composed of extended family members (Kleiman & Eisenberg 1973), thus still raising the role of relatedness in their formation.

Socially flexible species are of particular interest when studying the processes involved in social and spatial structuring, as the differences between populations may help to identify the underlying determinants of the adopted spacing patterns (Norén *et al.* 2012; Schradin 2013). The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is a territorial, socially monogamous but solitary forager (Audet *et al.* 2002). Its socio-spatial organization varies from the typical territorial mated pairs (Audet *et al.* 2002) to stable cooperative female-based social groups of up to six individuals (Goltsman *et al.* 2005). The resources/predation trade-off model of Norén *et al.* (2012) suggests that the social organization of small canids like arctic foxes depends on food abundance (with higher amounts facilitating group living by lowering costs linked to resource

depletion), and on the predation pressure incurred from larger predators (with high predation risks also promoting group living for protection and increased guarding of cubs). As a complement to this model, the kin selection hypothesis suggests that when conditions are favorable for group living, increased neighbor tolerance and group formation occur between closely-related individuals, as observed in Sweden (Elmhagen *et al.* 2014). At the circumpolar scale, there is no spatial genetic structure in arctic foxes due to the connectivity offered by the sea ice and the high mobility of this species (Carmichael 2006; Dalen *et al.* 2005; Geffen *et al.* 2007; Norén *et al.* 2011a; Tarroux *et al.* 2010), but fine-scale population genetic structures were recently found in Svalbard and Alaska (Ehrich *et al.* 2012; Goldsmith *et al.* 2016). The resources/predation trade-off model and the kin selection hypothesis have already been used in conjunction. For example, a regional kin structure among adult females indicated some degree of natal philopatry in Svalbard (Ehrich *et al.* 2012), and Norén *et al.* (2012) suggested that the higher territorial overlaps observed in resource-rich coastal habitats of Svalbard could be due to female kin clustering, although this remains to be tested.

Here, we use the arctic fox as a model to better understand the determinants of spacing patterns and group formation, and thus the evolution of sociality, in mammalian carnivores. We investigate the two hypotheses introduced above regarding the role of resources and relatedness on spacing patterns of the arctic fox (**Table 1.1**). We worked on a High-Arctic population on Bylot Island (Nunavut, Canada) during the summer season. This population primarily feeds on collared lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus*, which are present at low density, and brown lemmings, *Lemmus trimucronatus*, which show fluctuations in abundance with peak densities every 3–4 years (Gruyer *et al.* 2008). The presence of a Greater snow goose, *Chen caerulescens atlantica*, nesting colony within the study area provides a spatially-restricted area of very high food abundance. No large mammalian predators are present on the island, except for the red fox, *Vulpes vulpes*, which is only

occasionally present (Bertheaux *et al.* 2015; Gauthier *et al.* 2013). Avian predators such as snowy owls, *Bubo scandiacus*, and ravens, *Corvus corax*, can occasionally prey on cubs, but these are very rare events (Chevallier *et al.* 2015). We combined genetic analyses with satellite-tracking and field observations to determine the socio-spatial organization and genetic structure of our study population. We consider spatial tolerance as the tolerance between neighbors (measured as home range overlaps, expressing the degree of territoriality) or the tolerance of subordinates on the territory (group formation) (Macdonald 1983; Maher & Lott 2000; Wiens 1976).

Table 1.1 Hypotheses and predictions relating the social and spatial organization of arctic foxes to food resources and individual relatedness on Bylot Island (Nunavut, Canada).

Hypotheses Predictions	Source
Resources/predation trade-off hypothesis	1
P ₁) Social structure dominated by mated pairs in the absence of strong predation pressure; Appearance of complex groups if food resources are abundant, such as :	1
- within the goose nesting colony	
- during lemming peak years	
P ₂) Relaxed territoriality if resources are abundant, such as :	1, 2
- within the goose nesting colony	
- during lemming peak years	
Kin selection hypothesis	3
P ₃) Female kin clustering	4
P ₄) When conditions favor group formation, relatedness mediates spatial tolerance :	5
- group formation	
- relaxed territoriality	

Hypotheses and predictions were based on findings in the following sources : 1, Norén *et al.* (2012); 2, Eide *et al.* (2004); 3, Hamilton (1964); 4, Ehrich *et al.* (2012) and 5, Elmhagen *et al.* (2014). Type in boldface represents predictions supported by our results.

The resources/predation trade-off hypothesis predicts, in an ecosystem like Bylot Island, a majority of simple units (pairs) due to the virtual absence of predation

pressure, with groups (more than two individuals) appearing when resources are abundant, such as in the goose colony or during years of peak lemming abundance (P_1). We also predict a relaxed territoriality between neighbors when resources are abundant (P_2). Based on the kin selection hypothesis, we predict female kin clustering (indicating female philopatry), as it was observed in other populations of arctic foxes (P_3). We further predict that when conditions facilitate group formation, relatedness influences spatial tolerance (P_4).

1.4 *Materials and methods*

1.4.1 Study site and capture of animals

We worked on the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W) in Sirmilik National Park of Canada, Nunavut, during summers 2003–2012. The 600-km² study area comprises approximately 60 km of coastline extending 5–15 km inland and includes 109 arctic fox dens (**Fig. 1.1**). The arctic fox is the main mammalian predator in the study area. The red fox, when present, consists of one breeding pair (Gauthier *et al.* 2013). From 2003–2012, we captured adults between May and August using padded leghold traps (Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd., Euclid, OH, USA) and juveniles using collapsible live traps (Tomahawk cages traps # 202, Tomahawk Live Trap Company, Tomahawk, WI, USA). We weighted, sexed and ear-tagged each individual (Rototags, Dalton Supplies Ltd., Henley-on-Thames, United Kingdom). If necessary, we anaesthetized adults through injection of medetomidine (0.05 mL/kg) and ketamine (0.03 mL/kg), using atipemazole (0.05 mL/kg) as antidote. Tissue samples from ear plugs were collected and stored in 70% ethanol for genetic analyses. From 2007–2012, 107 collars equipped with Argos Platform Transmitter Terminals (PTT, Model KiwiSat 202 or 303, Sirtrack Ltd., Hawkes Bay, New Zealand; 95g–115g; < 5% of body mass) were deployed on 85 adults (see Lai *et al.* 2015; Tarrow *et al.* 2010 for details). The PTT transmitted daily or every two days for a 3 to 4-hour period (13:00–17:00 UTC, corresponding to 07:00–11:00 local

time) with a repetition rate of 60 seconds. Fox capture and handling procedures were approved by the Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (permit # CPA32-08-62(R2)).

From 2003–2012, all dens were visited at least twice during summer, once in early May and once in late June. From 2007–2012, dens showing signs of activity (digging, hairs, tracks, prey remains, presence of adults or pups) in May were monitored until the end of July using infrared automatic color cameras (Silent Image PM35C31, RapidFire Professional PC85, and HyperFire PC800; Reconyx, Holmen, WI, USA). Also from 2007–2012, visual observations were performed at selected dens in June and July during at least three 12-hour sessions (details in Cameron *et al.* 2011). From den visits, observations, or pictures from monitoring cameras, we considered a den as “occupied” if fox pups were seen or heard (with or without adults) or if adults were observed regularly visiting the den (even if no pups were observed). If foxes used multiple dens during the same summer, we considered the natal den as the primary den. The number of adults at a den and their identity if tagged were determined during observation sessions or from the pictures taken from monitoring cameras.

Lemming availability was assessed from 2007–2012 by estimating density of brown and collared lemmings in July of each year via capture–mark–recapture methods, using live–trapping data from two 11-ha grids located in the northern part of the study area (see Gauthier *et al.* 2013 for details). From the densities estimated, we classified the summer as a high lemming year (2008, 2010, 2011; 2.73–12.83 ind./ha) or low lemming year (2007, 2009, 2012; 0.09–0.24 ind./ha). We recorded the contour of the goose colony with a helicopter and GPS every year in late June. Fox dens located ≤ 500 m from the colony boundary were considered to be inside the colony, while others were considered to be outside of the colony.

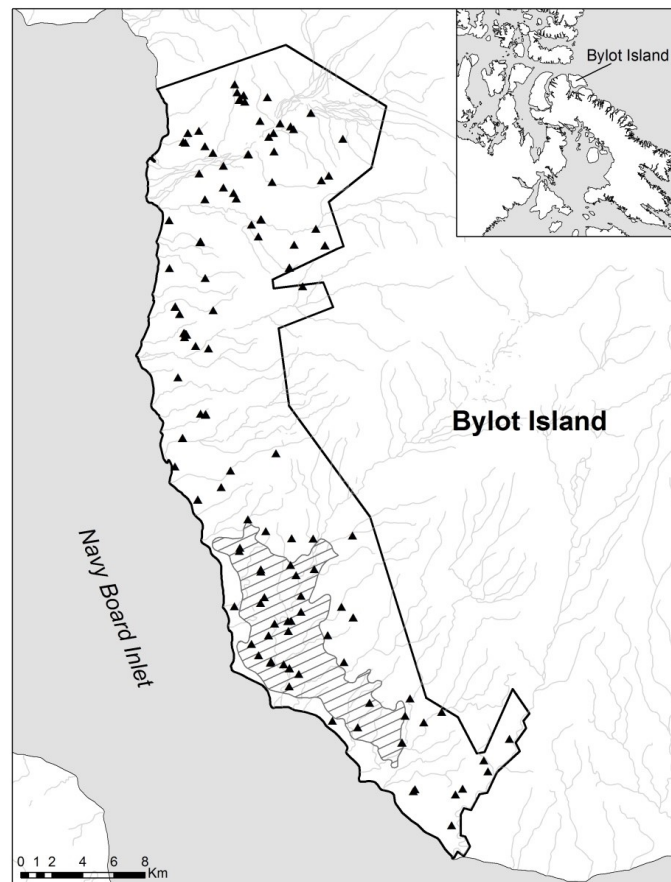


Figure 1.1 Map of the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W), Nunavut, Canada, showing the study area (black line), known arctic fox dens (triangles) and the snow goose nesting colony (dashed area). Insert shows location of Bylot Island in the Eastern High Canadian Arctic.

1.4.2 Genetic analyses

Genetic relatedness between individuals was assessed using nine unlinked microsatellite loci optimized for arctic foxes (Cameron *et al.* 2011; Carmichael *et al.* 2006): CPH9, CPH15, CXX140, CXX147, CXX173, CXX250, 745, 758, 771 (Appendix A : **Table A2**). The method used for genotyping is described in Cameron *et al.* (2011). The number of alleles per locus and deviations from Hardy–Weinberg (HW) equilibrium using the global test were computed in the GENETOP software. The presence of null alleles was tested using the MICRO–CHECKER v2.2.3 software

(Van Oosterhout *et al.* 2004). Relatedness between individuals was assessed using the program ML-Relate v1.0, which uses a maximum likelihood approach and calculates the Wright's (1922) coefficient of relatedness ($ML-r$) between all possible dyads of individuals (Kalinowski *et al.* 2006). $ML-r$ is on an absolute scale and ranges from 0 to 1, with 0 and 1 representing unrelated individuals and identical individuals, respectively.

1.4.3 Spatial analyses

Argos locations were filtered using a speed filter implemented in R (see S1 File in Christin *et al.* 2015). Briefly, all positions without a precision class were first removed, filtering in only positions with a location class of LC 3, 2 and 1, respectively corresponding to positioning errors having a 68% probability of being < 250 m, < 500 m, and < 1,500 m (CLS 2011). Locations were then projected in the *Universal Transverse Mercator*, North American Datum 83 system, and any location requiring unrealistic speed values from the previous one ($> 7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ cruising speed, with possible 12-min acceleration bouts of $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) was removed. We previously evaluated Argos telemetry accuracy on Bylot Island and reported some of the lowest published errors for this system (Christin *et al.* 2015), likely due to increased satellite coverage at high latitudes. We kept for analyses one location per transmission period, based on the smallest location error, in order to reduce spatial autocorrelation in further analyses. We mapped locations using ArcMap 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA).

We used data from 1 May to 30 September to evaluate territoriality. We delineated home ranges with the fixed kernel method at the 90% isopleth (home ranges) and 50% isopleth (core areas) using the *adehabitatHR* library in R 3.2.2 (R Development Core Team). We used a constant smoothing parameter h (0.8) for all individuals corresponding to the rounded mean of the smoothing parameters estimated by the reference method (h_{ref}) for each individual home range (Costello 2010). We plotted

home range size against an incremental number of locations added randomly (Harris *et al.* 1990) and determined that a minimum of 20 locations was required to reach an asymptotic range size. Thus, for home range overlap analyses, we used only foxes for which we had more than 20 locations (mean (\pm SD) = 83.4 ± 35.8 ; median = 79; min = 23). This resulted in 78 individuals, for a total of 138 fox–years (Appendix A: **Table A1**). The degree of home range overlap between individuals, as a measure of territoriality (López-Bao *et al.* 2014; Maher & Lott 1995), was estimated using the Minta index, which varies between 0 and 1, with 0 and 1 representing no overlap and complete overlap, respectively (Minta 1992) :

$$\text{Minta index} = \left(\frac{\text{HR overlap}}{\text{HR of A}} \times \frac{\text{HR overlap}}{\text{HR of B}} \right)^{\frac{1}{2}}$$

where *HR of A* and *HR of B* are the home range sizes of animals A and B, respectively, and *HR overlap* is the area of overlap between the two home ranges. Foxes were considered neighbors if their home ranges overlapped (Kamler *et al.* 2013a; Kitchen *et al.* 2005). In addition, we also estimated the home range overlap of pair mates. We did not include collared individuals from groups composed of more than two individuals to estimate home range overlap of pair mates, as we could not determine if the collared female was a dominant or subordinate individual (n = 4 group–years). We considered the overlap between two home ranges as being inside the goose colony if the center of the overlapping area was ≤ 500 m away from the colony boundary.

To complement our analyses based on tracking data, we also calculated the distance between dens occupied by neighboring foxes (satellite–tracked or not). For individuals (n = 10) to which we could not associate any den, we assumed that the den was located at the center of the home range, as is usually the case (mean distance (\pm SE) between natal den and center of home range = 1.26 ± 0.10 km, n = 140 fox–years).

1.4.4 Statistical analyses

We used permutation tests to assess the influence of the goose colony and of the phase of the lemming cycle on the occurrence of groups (P_1) and on the territoriality of neighbors (P_2). Permutations tests represented the most appropriate approach to test P_1 and P_2 due to non-normality of data and small or unbalanced sample sizes. We ran 10,000 permutations for each test and worked in four steps. First (P_1), we used permutation chi-square tests to assess the effect of the goose colony (inside vs. outside) and of lemming phase (low vs. high density) on the proportion of simple social units (pair mates or a single parent), groups (more than two individuals) and unknown units (pups but parents not observed). Second (P_2), we used permutation F-tests to compare the home range and core area overlap between pair mates, neighbors of the same sex and neighbors of the opposite sex. Third (P_2), we used permutation t-tests to assess the effect of the goose colony (inside vs. outside) and of lemming phase (low vs. high density) on the overlap of neighboring home ranges and core areas. Fourth (P_2), we used permutation t-tests to assess the effect of the goose colony (inside vs. outside) and of lemming phase (low vs. high density) on the nearest neighbor distance for occupied dens.

To examine whether spatial genetic structure occurred within the population (P_3), we correlated relatedness ($ML-r$) and geographic (Euclidian) distance separating individuals within dyads, considering separately female-female dyads, male-male dyads, male-female dyads, and dyads established irrespective of sex. Dyads having individuals in common are not independent, thus we used Mantel tests (Mantel 1967) with 10,000 permutations to test the significance of the correlations. Geographic distances between individuals were calculated from the location of their den (74% of individuals), from the centre of the home range if the den was unknown (4%), or from the trapping location of the individual (22%). Foxes present in the study area for \geq two summers usually remained in the same area (mean distance from one year to

another (\pm SE) = 1.39 ± 0.20 km, including 53% of instances where individuals kept the same den), therefore we used their mean location when using the total dataset. Distance matrices were rank-transformed before computing the Mantel statistic (Mantel r), which is equivalent to performing the non-parametric Spearman's correlation (Legendre & Fortin 2010). Not all genotyped individuals were present at the same time in the study area, thus we used partial Mantel tests to account for temporal separation (Wagner *et al.* 2007). The partial Mantel test is an extension of the Mantel test where the correlation between the two distance matrices is evaluated while controlling for the effect of a third matrix (Anderson & Legendre 1999; Smouse *et al.* 1986). In our case, cells in the third matrix had a value of 1 when individuals of a dyad were alive at the same time, and a value of 0 otherwise (Wagner *et al.* 2007). In addition, for analyses of dyads composed of individuals of different sex, pair mates (which are close in space but unrelated, Cameron *et al.* 2011) were also deducted (value of 0) using the third matrix. Since large interannual fluctuations in abundance of food resources can influence juvenile dispersal distances (Angerbjörn *et al.* 2004b; Messier *et al.* 2012), we checked with partial Mantel tests whether some spatio-genetic structuration may have occurred only during some years (one test done for each year) or over the course of lemming cycles (one test done for each lemming cycle).

To test P_4 , we similarly assessed whether relatedness ($ML-r$) was correlated with home range or core area overlap (Minta index) of collared foxes, using partial Mantel tests for all dyads and the different sex dyads separately (see above). We averaged overlap across years for fox dyads tracked during \geq two summers (the mean percentage of change of overlap (\pm SE) from one year to another was $8.74 (\pm 0.79)$ for home ranges and $11.27 (\pm 2.57)$ for core areas). We also divided the dataset by summer to check for interannual variation. Partial Mantel tests were performed using the *ecodist* library in R (Goslee & Urban 2007). We present all further summary statistics as means \pm SE.

1.5 Results

1.5.1 Occurrence of groups and composition

From 2007 to 2012, the social units observed at occupied dens ($n = 130$) were mostly simple units (93.1%) composed of a mated pair ($n = 107$) or a single individual ($n = 14$), the rest being groups composed of three adults (4.6%, $n = 6$). For three dens (2.3%), pups were observed but no adult was seen. All groups were located inside the goose colony (**Fig. 1.2**). The proportion of groups was thus significantly higher inside (9.84% of social units) than outside the goose colony (permutation chi-square test, $p = 0.009$). Within the goose colony, groups represented 8.8% of social units when lemming densities were high and 11.1% when lemming densities were low, a difference that was not significant (permutation chi-square test, $p = 0.61$).

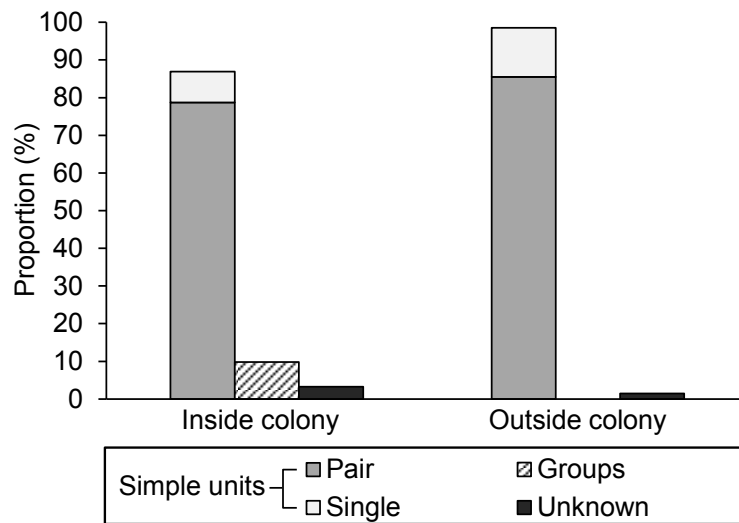


Figure 1.2 Proportion of social units for occupied dens inside ($n = 61$) and outside ($n = 69$) the goose colony. *Simple units* consisted of pair mates or a single parent, *groups* consisted of three individuals and *unknown* corresponded to dens where cubs were observed but no parent was seen.

Groups were composed of one male and one female, with the third individual being a female in three social groups (sex unknown for the three other groups). We captured the three individuals of two social groups and in both cases, the individuals were

neither related to each other, nor to the female having previously occupied the den ($ML-r < 0.15$). Overall, our results thus fit our prediction P₁, except for the absence of effect of the lemming cycle on the occurrence of social groups.

1.5.2 Influence of resources on territoriality

We obtained 57,425 filtered locations from 78 individuals (43 females and 35 males) tracked from one to four summers each, for a total of 138 fox-years (72 female-years and 66 male-years). Home range overlap among pair mates was high (mean overlap = 0.84 ± 0.01 ; core areas : mean overlap = 0.73 ± 0.02). The mean overlap between neighboring ranges was 0.23 ± 0.02 for female-female dyads, 0.26 ± 0.02 for male-male dyads and 0.25 ± 0.02 for male-female dyads (**Table 1.2**). Overlaps between neighbors could be high with maximums of 0.64 for female-female dyads, 0.67 for male-male dyads, and 0.80 for male-female dyads. Of these overlapping home ranges, 38.4% also overlapped at the core areas. The mean core area overlap was 0.13 ± 0.02 for female-female dyads, 0.11 ± 0.02 for male-male dyads and 0.12 ± 0.01 for male-female dyads (**Table 1.2**). Overlap between pair mates was significantly greater than that between neighbors (permutation F-tests, home range overlap : $F_{3,447} = 116.59$, $p = 0.001$; core area overlap : $F_{3,190} = 216.10$, $p = 0.001$), whereas there was no significant difference in overlap between neighbors of the same sex (male or female) and neighbors of the opposite sex (permutation F-tests, home range overlap : $F_{2,414} = 0.66$, $p = 0.55$; core area overlap : $F_{2,157} = 0.77$, $p = 0.76$). Within the goose colony, mean overlap of neighboring ranges was significantly higher than outside the goose colony for male-male dyads (permutation t-test, $t_{90} = 1.96$, $p = 0.04$) and male-female dyads ($t_{213} = 2.50$, $p = 0.02$), but not female-female dyads ($t_{108} = 0.69$, $p = 0.46$) (**Fig. 1.3**). While minimum and maximum home range overlaps were approximately the same inside and outside the goose colony (Minta index : 0–0.70), the distributions of overlaps inside the goose colony was more uniform (significantly platykurtic) while the distribution of overlaps outside the

goose colony tended to skew to the right of the mean value and peak towards lower values (Appendix A : **Fig. A1**). However, either inside or outside the goose colony, mean overlap was not significantly influenced by lemming abundance for all dyad types (permutation t-tests, all $p > 0.06$). Mean core area overlap was neither influenced by the colony, nor the lemming abundance (permutation t-tests, all $p > 0.16$). Based on space use data, a relaxed territoriality was thus apparent in the goose colony, but territoriality was not influenced by a high lemming abundance, which partially fits our prediction P₂.

Table 1.2 Home range (HR) and core area overlap between pair mates and between female (F) and male (M) neighbors for adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada).

Overlap	Pair mates	Neighbors		
		F-F dyads	M-M dyads	M-F dyads
HR overlap [min, max], n	0.84 ± 0.01 [0.69–0.95], 34	0.23 ± 0.02 [<0.01–0.64], 110	0.26 ± 0.02 [<0.01–0.67], 92	0.25 ± 0.02 [<0.01–0.80], 215
Core area overlap [min, max], n	0.73 ± 0.02 [0.37–0.90], 34	0.13 ± 0.02 [<0.01–0.53], 39	0.11 ± 0.02 [<0.01–0.58], 37	0.12 ± 0.01 [<0.01–0.65], 84

The mean distance of the nearest neighboring den was 2.24 ± 0.11 km for dens inside the goose colony and 3.76 ± 0.18 km for dens outside the goose colony (**Fig. 1.4**), a difference that was significant (permutation t-test, $t_{141} = -6.82$, $p = 0.001$). Nearest neighbor distances did not significantly differ according to the phase of the lemming cycle (permutation t-test, $t_{141} = 1.59$, $p = 0.11$, **Fig. 1.4**). The distance between used dens thus confirmed a spacing pattern that is more aggregated inside the goose colony than outside, but the pattern was not influenced by a high lemming abundance, again partially supporting our prediction P₂.

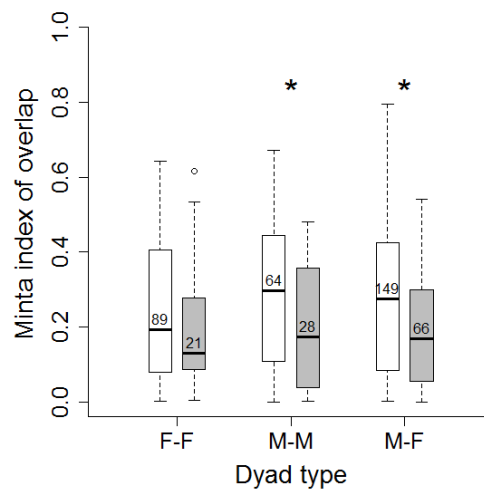


Figure 1.3 Overlap of neighboring home ranges located inside (white boxes) or outside (grey boxes) the goose colony for female–female (F–F), male–male (M–M) and male–female (M–F) dyads of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. Sample sizes are indicated within boxes. Stars indicate a significant difference between groups ($p < 0.05$). Boxplots indicate the median of the lower and upper half of the data (lower and upper hinges), the median (line segment in the box), and the maximum and minimum values (upper and lower whiskers), with outliers indicated by open circles.

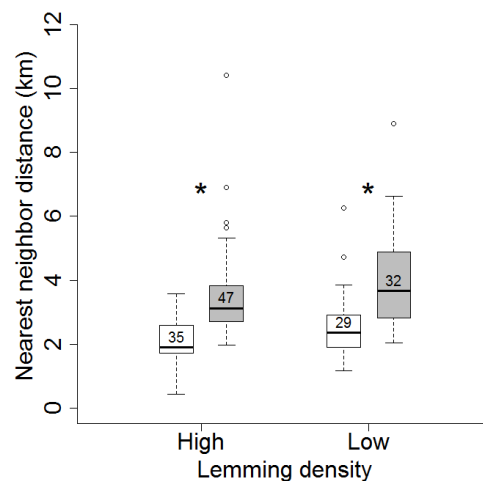


Figure 1.4 Nearest neighbor distances of occupied dens located inside (white boxes) or outside (grey boxes) the goose colony for arctic foxes of Bylot Island. Sample sizes are indicated within boxes. Stars indicate a significant difference between groups ($p < 0.05$). Boxplots indicate the median of the lower and upper half of the data (lower and upper hinges), the median (line segment in the box), and the maximum and minimum values (upper and lower whiskers), with outliers indicated by open circles.

1.5.3 Microsatellite analysis

We obtained the genotypes of 157 individuals (76 males and 81 females) captured from 2003 to 2012, including those used in Cameron *et al.*'s (2011) study of extra-pair mating, for a total of 276 fox-years. The number of alleles per locus ranged from 6 to 17, with an average of 10.9, and expected heterozygosities per locus (H_e) varied from 0.64 to 0.88, with an average of 0.80 (**Table 1.3**). We detected no null alleles. We found significant deviations from the HW equilibrium with a deficit of heterozygotes at one of the nine loci when testing the entire population (**Table 1.3**). Pairwise relatedness coefficients ($ML-r$) for the whole dataset of 157 individuals (12,246 dyads) ranged from 0 to 0.93 (mean = 0.08; median = 0.01). Within this dataset, first-order relatives (parent-offspring or full siblings; $ML-r > 0.5$) represented 3%, second-order relatives (cousins; $ML-r > 0.15-0.5$) represented 15% and unrelated individuals ($ML-r < 0.15$) represented 82%.

Table 1.3 Polymorphism (Number of alleles), expected heterozygosity (H_e), and p -value for Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) test at nine microsatellite loci used to study arctic foxes at Bylot Island (Nunavut, Canada). Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level.

Locus	No. of alleles	H_e	HWE p -values
CXX173	6	0.73	0.99
CXX771	17	0.83	0.76
CXX250	10	0.85	0.12
CXX147	11	0.81	0.06
CPH15	13	0.88	0.11
CPH9	6	0.64	0.98
CXX758	14	0.83	< 0.01
CXX140	13	0.80	0.91
CXX745	8	0.80	0.38

1.5.4 Kin clustering and influence of relatedness on territoriality

When using the total dataset, we detected a significant positive relationship between relatedness and geographic distance for female–female dyads (Mantel $r = 0.04$, $p = 0.03$). This indicated that females located further apart were more closely related than those located closer together (an indicator of dispersal, contrary to our prediction P₃). The very low correlation coefficient suggested however that relatedness explained only 0.2% of the total variance in geographic distance between females, which gave low biological meaning to this relationship. There was no significant correlation between relatedness and geographic distance in the other dyad types (all dyads, male–male and male–female), and when considering only individuals inside or outside the colony (**Table 1.4**).

Table 1.4 Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads (dyads of individuals present at the same time and corresponding to the dyad type evaluated); correlation coefficient from partial Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level.

	Dyad type	No. ind	No. valid dyads	Mantel r	p -value
All individuals	All	157	3893	-0.01	0.69
	Female–Female	81	1061	0.04	0.03
	Male–Male	76	883	-0.03	0.84
	Male–Female	157	1949	-0.01	0.66
Individuals inside goose colony*	All	88	1124	0.00	0.42
	Female–Female	44	298	0.04	0.14
	Male–Male	44	268	0.01	0.43
	Male–Female	88	558	0.01	0.37
Individuals outside goose colony*	All	71	812	-0.02	0.76
	Female–Female	38	236	0.00	0.55
	Male–Male	33	167	0.02	0.37
	Male–Female	71	409	-0.02	0.76

* Note that two individuals were found inside or outside the colony in different years.

When dividing the dataset by year or by lemming cycles, again no significant correlation was found for all dyad types (Appendix A : **Tables A3** and **A4**), except for a positive correlation for male–male dyads in 2007 (Mantel $r = 0.25$; $p = 0.01$). We did not try to interpret this single significant result given that 52 Mantel tests were performed when breaking the dataset according to dyad types, years, and lemming cycles. Overall, we did not detect any pattern of kin clustering; we thus conclude that our data did not fit our prediction P₃.

Using the total dataset and all overlaps, we detected no correlation between relatedness and range overlap (home range and core area) for all dyad types. However, when considering only overlaps inside the goose colony, we detected a significant correlation between relatedness and home range overlap for all dyads (Mantel $r = 0.06$, $p = 0.03$), which appeared to be driven by the male–female dyads (Mantel $r = 0.07$, $p = 0.03$) (**Table 1.5**). The same pattern was found for core area overlap (all dyads : Mantel $r = 0.06$, $p = 0.02$; male–female dyads : Mantel $r = 0.07$, $p = 0.02$) (**Table 1.5**). This indicated that male–female dyads inside the goose colony that shared a higher portion of their range were more related, but again relatedness explained only 0.5% of the total variance in range overlap between individuals, which gave low biological meaning to this relationship. No correlation was found for the other dyad types inside the goose colony, for all dyad types outside the goose colony (**Table 1.5**), and when dividing the dataset by summers (Appendix A : **Tables A5** and **A6**). We thus conclude that, contrary to our prediction P₄, relatedness explained relatively little of the home range overlap variation in our population.

Table 1.5 Relationship between relatedness and home range overlap (K90) or core area overlap (K50) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads (dyads of individuals present at the same time and corresponding to the dyad type evaluated); correlation coefficient from partial Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -values indicate statistical significance at the 0.05 level.

Dyad type		No. ind	No. valid dyads	Overlap K90		Overlap K50	
				Mantel r	p -value	Mantel r	p -value
All overlaps	All	78	1684	0.03	0.06	0.03	0.08
	Female–Female	43	453	–0.01	0.65	–0.02	0.67
	Male–Male	35	381	0.03	0.20	–0.01	0.59
	Male–Female	78	850	0.04	0.05	0.03	0.07
Overlaps inside colony	All	48	637	0.06	0.03	0.06	0.02
	Female–Female	28	189	0.02	0.31	0.01	0.38
	Male–Male	20	127	0.09	0.11	0.02	0.39
	Male–Female	48	321	0.07	0.03	0.07	0.02
Overlaps outside colony	All	61	983	0.00	0.52	–0.01	0.67
	Female–Female	33	260	0.01	0.39	0.01	0.44
	Male–Male	28	226	–0.09	0.96	–0.05	0.82
	Male–Female	61	497	0.01	0.40	–0.01	0.65

1.6 Discussion

Our results partly confirm the resources/predation trade-off hypothesis, namely a majority of mated pairs in the absence of predation pressure with groups occurring in the richer area of the goose colony (P_1), although not during lemming peaks. Overlap of neighboring home ranges was generally greater inside of the goose colony, and occupied dens were located 1.7 times closer inside the goose colony than outside, showing a relaxed territoriality inside the goose colony, in agreement with P_2 . Contrary to our expectations, we found no kin clustering within the population (no support for P_3). We also found no support for a temporal change in spatial genetic structure linked to lemming cycles, revealing that annual food fluctuations did not change the pattern of juvenile dispersal. Despite variations of home range overlaps in

our population, they were not explained by relatedness (no support for P₄). Overall, our results suggest the high food abundance in the goose nesting colony provides conditions favorable for spatial and social tolerance, however the hypothesis of tolerance mediated towards kin was not supported.

1.6.1 Effect of resource abundance on the socio–spatial organization

The relatively low occurrence of groups in our population despite the consistently high abundance of food in the goose colony may indicate that a rearrangement of the spacing pattern of mated pairs prevails over group living when predation pressure is absent. Contrary to the resources/predation hypothesis, the proportion of groups did not vary with lemming cycles. This was also reported in Scandinavia where red fox predation promotes group formation even at low lemming densities, as well as in another Canadian population (Karrak Lake, Nunavut), where it was attributed to lemming fluctuations being not as high as in Scandinavia (Norén *et al.* 2012). The latter may also be the case in our population. However, note that the highest number of groups we found in a given year ($n = 3$ in 2011) was when lemming density was the highest during the study period (Gauthier *et al.* 2013). Two of these groups persisted during the subsequent lemming crash. This may suggest that the diminution of food resources does not necessarily prompt the dominant pair to chase the additional adult (one den had pups during the low lemming year, while the other did not). Although the sample size was low, these observations may point out to an effect of lemming peaks, in addition to the goose colony, in the initial formation of groups. The cohesiveness of social groups below the carrying capacity of the environment was observed in arctic foxes on Mednyi Island (Goltsman *et al.* 2005), in red foxes (Baker *et al.* 2000) and in Ethiopian wolves, *Canis simensis* (Marino *et al.* 2012), which remained in groups despite the available space present after a population crash. In the two latter species, subordinates remained in groups instead of dispersing and avoiding the costs of delayed breeding. Groups thus increased in size and expanded

their territory until pack fission subdivided space among related packs (Baker *et al.* 2000; Marino *et al.* 2012). Whether arctic foxes adopt such strategy remains to be evaluated.

1.6.2 Absence of kin clustering

Local population genetic structure of arctic foxes has been previously studied using killed animals (e.g., Carmichael 2006; Ehrich *et al.* 2012; Meinke *et al.* 2001; Norén *et al.* 2009), but rarely with live populations (but see Norén *et al.* 2011b). Previous studies have suggested that sampling during spring or summer could reveal a stronger genetic pattern by limiting the number of temporary immigrants or dispersing juveniles in the dataset (Ehrich *et al.* 2012; Norén *et al.* 2011b). Despite the fact that our study is the first to have worked with a high proportion of resident adults over several years, we did not detect any genetic structuring. Like Bylot Island, Svalbard is connected to other regions by the sea ice and has no important geographical barriers for arctic foxes. The relatedness among adults decreased slightly with distance on Svalbard, but the relationship was very weak ($R^2 = 0.0007$, $p = 0.027$) (Ehrich *et al.* 2012). Among adult females, which showed the clearest pattern of philopatry, the median distance reported between first-order relatives (parent-offspring and full siblings) was 35.7 km, compared to 63.1 km for half-siblings and 56.1 km for unrelated females (Ehrich *et al.* 2012). Our study area (approx. 60×10 km) may have been too small to capture philopatry at that scale. However, these relatively large distances may indicate that arctic foxes in areas connected to the sea ice may not display strict philopatry (individuals that stay in their natal home range or that move to a site immediately adjacent to the natal home range, Tannerfeldt & Angerbjörn 1996). Information about juvenile dispersal in our study population is scarce. Out of a total of 260 pups that were tagged from 2003 to 2012, only 11 were resighted as adults within the study area (4.2 % in 10 years), of which only 3 successfully bred.

The very low proportion of tagged juveniles re-observed within the study area may underlie a high mortality rate or high dispersal rate over long distances (or both).

1.6.3 Absence of an influence of relatedness on spatial tolerance

While the higher food abundance in the goose colony promoted a higher spatial tolerance (closer neighboring dens, higher home range overlaps and social groups), it was surprising that interactions were generally not directed towards kin. Other canid species do not necessarily relax territoriality in favor of kin, even when ecological conditions are favorable for group living, as seen in island foxes (*Urocyon littoralis*) which stay as strictly territorial mated pairs (Roemer *et al.* 2001). In bat-eared foxes (*Otocyon megalotis*), female kin clustering and group living occur in areas of high food density but the higher range overlaps between groups are not oriented towards kin and may rather be in response to the predation by jackals, *Canis mesomelas* (Kamler *et al.* 2013a; Kamler *et al.* 2013b). Although species-specific factors could be in play, other factors that mediate social interactions (positively or negatively) may override relatedness.

In arctic foxes, which hunt solitarily and where only adults that are the parents help with pup rearing (Elmhagen *et al.* 2014; Strand *et al.* 2000), benefits of group living should not originate from cooperative hunting and alloparental care. Generally, groups composed of unrelated individuals seek direct benefits from grouping, such as group augmentation allowing a higher per capita access to food (Verdolin & Slobodchikoff 2009) or predator defense (Kamler *et al.* 2013a). Larger groups may allow a better defense of the territory against conspecifics when competition for space is high (Marino *et al.* 2012). Reasons for groups of unrelated individuals remain unclear in our study area.

Social organization and interactions can be disrupted by a high mortality among adults (Haber 1996; McDonald *et al.* 2008; Wittemyer *et al.* 2009). Red foxes formed

unstable groups of unrelated individuals in a resource-rich rural area marked by a relatively high hunting mortality (Henry 2004). While the degree of home range overlap was not influenced by relatedness, communal pup rearing (two litters in the same den) occurred between two highly-related females (Henry 2004). Litter merging also involve mainly first-order relatives (mother-daughter and sisters) in arctic foxes (Elmhagen *et al.* 2014). Familiarity (prior association with a conspecific) is typically used as an indirect mechanism of kin recognition, although some species have independent kin recognition mechanisms (König 1994). Arctic foxes do not actively discriminate against close relatives when choosing a mate (Geffen *et al.* 2011) and can raise offsprings that are not their own due to extra-pair mating (Cameron *et al.* 2011), thus the question of kin recognition and kin discrimination is still open. We propose that familiarity between first-order relatives may mediate cooperative behaviors such as communal pup rearing (whether in a highly-related population or not), but that resource factors can induce a higher spatial tolerance, independent of relatedness.

1.7 Conclusion

In conclusion, arctic foxes adopted a configuration of mainly mated pairs in the absence of predation, with a relaxed territoriality within the goose colony. We found no genetic structuring, and while the degree of territoriality varied among neighbors, this variation was not explained by relatedness. This would suggest that, when conditions turn favorable for group living, arctic foxes may not show a selective tolerance among kin. To further explain the shift from pairs or spatial groups to family groups in the absence of predation, other environmental conditions promoting philopatry, such as habitat saturation, may be needed so that local relatedness would increase and thus tolerance become directed towards relatives as a consequence. In this context, family groups may be more stable than unrelated groups due to social familiarity and be favored by selection.

Acknowledgements

We thank our many field assistants and the Parks Canada Agency of Sirmilik National Park of Canada for their help. This study was supported by Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs program, Kenneth M. Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Natural Resources Canada, Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie and EnviroNorth, the NSERC CREATE training program in northern environmental sciences.

CHAPITRE II

MOVEMENT TACTICS OF A MOBILE PREDATOR IN A META-ECOSYSTEM WITH FLUCTUATING RESOURCES : THE ARCTIC FOX IN THE HIGH ARCTIC

Sandra Lai, Joël Bêty et Dominique Berteaux

Accepté pour publication dans *Oikos*, 2016. (doi : 10.1111/oik.3948)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (SL, DB)

Récolte des données (SL, DB)

Analyse des données (SL)

Interprétation des résultats (SL, JB, DB)

Rédaction du manuscrit (SL)

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

Financement (DB)

2.1 *Résumé*

Le mouvement des animaux est un processus fondamental qui façonne les écosystèmes à plusieurs niveaux, du devenir des individus jusqu'aux patrons globaux de la biodiversité. La dynamique spatio-temporelle des ressources alimentaires est un facteur majeur influençant le mouvement animal et génère des patrons allant de la résidence à la migration et au nomadisme. Les prédateurs de la toundra arctique font face à un environnement fortement variable marqué par les populations de rongeurs cycliques, une forte saisonnalité, et la disponibilité temporaire de la banquise, qui donne accès à des ressources marines en hiver. Ce type d'environnement peut favoriser les mouvements sur de longues distances pour suivre les ressources dans le cas des espèces mobiles. Nous avons étudié ici les mouvements hivernaux du renard arctique, un prédateur majeur de la toundra souvent décrit comme étant un migrateur saisonnier ou un nomade. Nous avons utilisé six ans de données de télémétrie satellitaire collectées auprès de 66 adultes de l'île Bylot (Nunavut, Canada) pendant la période de disponibilité de la banquise. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les mouvements sur de longues distances étaient influencés par les changements spatio-temporels de la disponibilité des ressources alimentaires et par des caractéristiques individuelles. Nous avons observé que, malgré les changements annuels et saisonniers importants de l'abondance et de la distribution des ressources, la majorité des individus demeuraient résidents, en particulier ceux qui étaient localisés dans une zone caractérisée par une ressource pulsatoire hautement prévisible (une colonie nicheuse d'oies) et d'abondantes ressources mises en réserve (œufs). Les renards compensaient le manque de ressources terrestres en faisant des allers-retours sur la banquise plutôt qu'en partant à la recherche d'une région avec plus de lemmings ou en se relocalisant complètement sur la banquise pendant l'hiver. Des caractéristiques individuelles influençaient aussi les patrons de mouvements : l'âge influençait positivement la probabilité de devenir nomade, indiquant ainsi que les renards plus âgés pourraient être expulsés de leurs territoires. Nos résultats montrent

comment ces prédateurs mammaliens ajustent leurs mouvements afin de privilégier la résidence malgré les fortes fluctuations spatio-temporelle des ressources alimentaires. Une meilleure compréhension des mouvements des prédateurs selon la dynamique des ressources aide à identifier les échelles auxquelles ils agissent, ce qui constitue un aspect essentiel du fonctionnement et de la connectivité des méta-écosystèmes.

Mots-clés : Mouvement animal, Renard arctique, Suivi satellitaire Argos, Ressources alimentaires, Migration, Tactiques de mouvement, Nomadisme, Résidence, Banquise

2.2 *Abstract*

Animal movement is a fundamental process shaping ecosystems at multiple levels, from the fate of individuals to global patterns of biodiversity. The spatio-temporal dynamic of food resources is a major driver of animal movement and generates patterns ranging from range residency to migration and nomadism. Arctic tundra predators face a strongly fluctuating environment marked by cyclic microtine populations, high seasonality, and the potential availability of sea ice, which gives access to marine resources in winter. This type of relatively poor and highly variable environment can promote long-distance movements and resource tracking in mobile species. Here, we investigated the winter movements of the arctic fox, a major tundra predator often described as a seasonal migrant or nomad. We used six years of Argos satellite telemetry data collected on 66 adults from Bylot Island (Nunavut, Canada) tracked during the sea ice period. We hypothesized that long-distance movements would be influenced by spatio-temporal changes in resource availability and individual characteristics. Despite strong annual and seasonal changes in resource abundance and distribution, we found that a majority of individuals remained resident, especially those located in an area characterized by highly predictable pulse resources (goose nesting colony) and abundant cached food items (eggs). Foxes compensated terrestrial food shortage by commuting to the sea ice rather than using long-distance tracking or moving completely onto the sea ice for winter. Individual characteristics also influenced movement patterns: age positively influenced the propensity to engage in nomadism, suggesting older foxes may be driven out of their territories. Our results show how these mammalian predators can adjust their movement patterns to favor range residency despite strong spatio-temporal fluctuations in food resources. Understanding the movement responses of predators to prey dynamics helps identifying the scales at which they work, which is a critical aspect of the functioning and connectivity among meta-ecosystems.

Keywords : Animal movement, Arctic fox, Argos satellite tracking, Food resources, Migration, Movement tactics, Nomadism, Range residency, Sea ice

2.3 Introduction

Animal movements determine not only the fate of individuals, but also shape population dynamics, ecosystem connectivity and patterns of biodiversity at multiple scales (Jeltsch *et al.* 2013; Liedvogel *et al.* 2013). The causes and consequences of animal movement have long been challenging questions in ecology (Nathan *et al.* 2008), although spatio-temporal resource dynamics are clearly major drivers of movements (Alerstam *et al.* 2003; Mueller & Fagan 2008; Somveille *et al.* 2015). Movement patterns belong to three general categories : (1) range residency, where individuals reside in relatively small areas within the species' distribution range; (2) migration, often defined as back and forth, long-distance movements between breeding and non-breeding grounds or between different habitats, and (3) nomadism, or long-distance movements with routes that can vary widely among individuals or seasons (Avgar *et al.* 2014; Mueller & Fagan 2008; Roshier & Reid 2003). On one side, range residency is generally associated with resources relatively abundant with little spatial variability. On the other side, migration allows the exploitation of spatio-temporally variable resources that change in a predictable manner, while nomadism is expected to arise when resources have an unpredictable distribution in space and time (Andersson 1980; Jonzén *et al.* 2011; Mueller & Fagan 2008). While a species usually displays a single movement pattern over its range, some variability often occurs between populations or between individuals of a given population (Austin *et al.* 2004; Chan 2001; Freitas *et al.* 2009; Mysterud *et al.* 2011). Individual variation in movement behaviour has been widely documented, but the drivers promoting different strategies are not always completely identified (Chapman *et al.* 2011).

Individual characteristics such as age and sex can influence movement patterns in combination with environmental factors (Austin *et al.* 2004; Singh *et al.* 2012; Vasko *et al.* 2011). Sex-specific differences can arise from different survival or foraging tactics (Nicholson *et al.* 1997; Singh *et al.* 2012) or from different needs of males and

females to defend important resources, such as a high-quality territory and nest-hole (Korpimäki 1986, 1987). Residency is usually predicted to be positively related to age, as the remaining number of reproductive events diminishes through time and the costs of changing territory may therefore not be compensated for (Morris 1982; Switzer 1993). However, older individuals may become unable to defend their territory against conspecifics and may be forced to leave (Way & Timm 2008).

Boreal and arctic predators face a strongly seasonal environment often characterized by cyclic prey populations, a relatively unpredictable resource which typically triggers long-distance movements (Jonzén *et al.* 2011; Korpimäki & Norrdahl 1991; Löfgren *et al.* 1986; Poole 1997; Therrien *et al.* 2014). However, access to an alternative prey when the main cyclic prey becomes rare can allow residency in some populations of nomadic avian predators (Clulow *et al.* 2011; Korpimäki 1986). Among mammalian arctic predators, the arctic fox (*Vulpes lagopus*) is often described as a seasonal migrant or nomadic specialist (Barraquand *et al.* 2014; Chesemore 1968a; Fay & Follmann 1982). Although winter migrations and a link between large-scale movements and rodent population crashes have often been suspected in arctic foxes (Eberhardt *et al.* 1982; Wrigley & Hatch 1976), tests using genetic tools were not entirely conclusive (Meinke *et al.* 2001; Norén *et al.* 2011b) and these hypotheses have not yet been systematically tested using telemetry. As a facultative migrant neither restricted by movement capacity nor complex social structure, the arctic fox is an ideal model species for understanding the factors that may constrain the prevalence of migration and nomadism in terrestrial predators. Arctic foxes rely on food sources that are highly variable in both space and time (Angerbjörn *et al.* 2004a). While they typically specialize on lemmings (*Dicrostonyx* and *Lemmus* spp.), they can also rely on other food sources (Elmhagen *et al.* 2000). Individuals with access to migratory birds in summer can cache many eggs in their den and territory (Careau *et al.* 2007; Samelius *et al.* 2007). The consumption of food cached in summer during the following winter and spring has been deduced from

analyses of winter fox scats (Bantle & Alisauskas 1998; Gilg 2006) and stable isotope analyses (Samelius *et al.* 2007). During the cold season, extraterritorial movements to access marine resources on the sea ice, as well as large-scale movements, including loop migrations where the outward and return journeys follow different paths (Dingle & Drake 2007), have been observed (Rioux *et al.* in press; Tarroux *et al.* 2010). The arctic fox in this terrestrial and marine meta-ecosystem thus also represents a good model to test hypotheses about the movements of a predator faced with alternative tactics such as migration, nomadism, and residency.

In a 6-year study, we investigated the winter movements of 66 adult arctic foxes tracked during 1–3 years each (97 fox-years) in the Canadian High Arctic. Our use of satellite telemetry to track individuals year-round and over two complete lemming cycles, in a context where some (but not all) foxes also had access to a large nesting goose colony and where marine resources were available on the neighboring sea ice in winter, provided us with a unique opportunity to examine the influence of spatio-temporal resource variation and individual characteristics, such as sex and age, on movement tactics. We hypothesized that the movement tactic used by individuals would be influenced by spatio-temporal changes in resource availability, as well as by individual characteristics. Foxes should remain resident if they can find sufficient food resources to sustain themselves, otherwise they should quit their territory to track the rodent resource or move onto the sea ice habitat. We tested the hypothesis through comparison of our observations with the following predictions :

P₁. Higher densities of the preferred prey, lemmings, should promote residency while lower densities should trigger migration or nomadism.

P₂. Foxes with territories in the goose colony have access to cached eggs and should be less likely to become nomads or migrants during winter than foxes without access to such food. In addition, if they leave their territory during winter, foxes should be

more likely to migrate back in spring due to the high spatio-temporal predictability of geese.

P₃. During low lemming years or outside of the goose colony, resident foxes should do more trips to the sea ice to compensate with marine food the scarcity of terrestrial food.

P₄. The propensity to leave the territory should increase with age as old senescent individuals could be excluded from their territories.

2.4 *Materials and methods*

2.4.1 Study site

We worked in the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W) in the Sirmilik National Park of Canada, Nunavut. The 600-km² study area comprises approximately 60 km of coastline and extends 5–15 km inland (see detailed description in Gauthier *et al.* 2013). Two lemming species are present, the brown lemming (*L. trimucronatus*), which shows 3–4 year cycles of abundance, and the collared lemming (*D. groenlandicus*), present at low density (Gruyer *et al.* 2008). Greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) arrive in late May to breed in a large but spatially-restricted colony and leave in early September (Gauthier *et al.* 1996). The goose nesting colony covers approximately 60 km² (Appendix B : **Fig. B1**), with a mean nest density of 4.17 nests ha⁻¹ (Gauthier *et al.* 2013). Despite some inter-annual fluctuations, the nesting density and reproductive success of geese did not show any temporal trend over the two last decades (Gauthier *et al.* 2013). The study area is bordered by land-fast ice from late October to late July, giving foxes access to marine carcasses left by polar bears (*Ursus maritimus*) during winter and to ringed seal (*Phoca hispida*) pups after mid-March (Gagnon & Berteaux 2009; Smith 1976).

2.4.2 Capture and satellite tracking data

All known dens (*ca.* 100) were visited at least twice during summer, once in early May and once in late June. Dens showing signs of activity (digging, hairs, tracks, prey remains, presence of adults or pups) in May were monitored until the end of July using infrared automatic color cameras (Silent Image PM35C31, RapidFire Professional PC85, and HyperFire PC800; Reconyx, Holmen, WI, USA). Pictures from cameras and visual observations performed at selected dens in June and July during at least three 12-hour sessions were used to determine the identity of adults using the dens and the presence of pups. We captured adults between May and August, as described in Tarroux *et al.* (2010). We determined their sex upon capture. We estimated their age from pictures of dentition (front and sides) taken during captures, based on a tooth wear notation system calibrated with the dentitions of foxes which age was known from tooth cementum layer counts (C. Chevallier, G. Gauthier, D. Berteaux, in prep). Mean (\pm SD) estimated age was 3.4 ± 1.7 years (Appendix B : **Table B1**). From 2007 to 2012, we fit 85 adults with 107 collars equipped with Argos Platform Transmitter Terminals (PTT, Model KiwiSat 202 or 303 with temperature sensor, Sirtrack Ltd., Hawkes Bay, New Zealand; 95g–115g; < 5% of body mass). Fox handling procedures were approved by the Animal Care Committee of Université du Québec à Rimouski (permit # CPA32–08–62(R2)). We used for analyses only foxes which held territories during the summer preceding the recorded winter movement and for which we had the complete winter track, starting 25 October (when sea ice is formed) and ending at least 16 April but up to 31 May, depending on individuals (mid–April to late–May corresponds to the birth season). This resulted in 66 individuals (38 females and 28 males) tracked from 1–3 years, for a total of 97 fox–years. The PTT transmitted daily or every two days for a 3 to 4 hour period (13:00–17:00 UTC, corresponding to 07:00–11:00 local time) with a repetition rate of 60 seconds. Duty cycles of the PTT varied slightly between years and collars (details in Appendix B : **Table B1**). Argos locations were filtered using a speed filter

(see S1 File in Christin *et al.* 2015) implemented in R 3.1.0. (R Development Core Team). First, we kept only positions with a location class of LC 3, 2 and 1, respectively corresponding to positioning errors having a 68% probability of being < 250 m, < 500 m, and < 1500 m (CLS 2011). Locations were then projected in the *Universal Transverse Mercator*, North American Datum 83 system, and any location requiring unrealistic speed values from the previous one (> 7 km/h cruising speed, with possible 12-min acceleration bouts of 10 km/h) was removed. We set speed values from data obtained from GPS collars in the same fox population (Christin *et al.* 2015). We kept for analyses one location per transmission period, based on the smallest location error, in order to reduce spatial autocorrelation in further analyses. We mapped locations using ArcMap 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA).

2.4.3 Categorization of extraterritorial movements and movement tactics

Since arctic foxes can repeatedly use the same den across years (Angerbjörn *et al.* 2004a) and may keep their breeding territory after the summer (Rioux *et al.* in press), we used the summer home range as reference against which to compare winter movements. An animal's home range is usually described as the area with a defined probability of occurrence of the individual during a specified time period (Kernohan *et al.* 2001). For territorial species, such as canids, the territory is an area of exclusive use by the territory holders and is maintained through several behaviours, such as active defence, scent marking and territorial calls (Kleiman 1977; Kleiman 2011). Although we cannot confirm the exact area of exclusive use within a home range from telemetry data only, we hereafter refer to a fox's home range estimated from satellite-tracking data as a "territory", for ease of interpretation. We used locations from 1 June to 30 September to delineate territories, using the fixed kernel method at the 90% isopleth. We used a constant smoothing parameter h (0.8) for all individuals corresponding to the rounded mean of the smoothing parameters estimated by the reference method (h_{ref}) for each individual territory (Costello 2010). We plotted

territory size against an incremental number of locations added randomly to estimate the sample size after which additional locations resulted in a minimal increase in range size (Harris *et al.* 1990). Using 18 ranges with > 110 locations, we found that range size reached 90% of its maximum value by 22 locations on average. All individuals used in this study had a number of locations higher than this threshold. The mean (\pm SD) number of locations used for territory calculation was 76 ± 28 (median = 67). Kernels were estimated with the *adehabitatHR* library in R.

To compare data from PTTs with different duty cycles, we subsampled winter locations to one every second day. To examine movement types out of the territory, we extracted all extraterritorial movements, defined as \geq one location > 2 km away from the limit of the territory. This 2 km distance represents approximately half the average radius of a territory and also extends beyond the largest class of Argos errors (up to 1500 m). For each extraterritorial movement, we calculated the duration (number of consecutive days with no location in the territory), the minimum distance travelled (sum of straight-line distances between successive locations) and the maximum distance to the territory (largest straight-line distance between a location and the nearest territory boundary). Extraterritorial movements without a return to the territory before the next reproductive season were identified as nomadic movements (**Fig. 2.1A**). Extraterritorial movements reaching the sea ice and followed by a return to the territory were identified as excursions. We plotted the duration of excursions ($n = 509$) against the minimum distance travelled during each trip to perform a piecewise regression (Crawley 2007) and we identified a breakpoint at 38 days (Appendix B : **Fig. B3**). We classified excursions lasting < 38 days as commuting trips (short-term and short-distance round-trip journeys, Hofer & East 1993), while the remaining were categorized as loop migrations (long-term and long-distance movements). In addition to these differences in duration and distances, movements categorized as loop migrations all reached areas beyond the neighboring land-fast ice of Navy Board Inlet and Eclipse Sound (**Fig. 2.1B**), while commuting trips were

largely restricted to this area (**Fig. 2.1D**). This further confirmed that this breakpoint identified two distinct types of movements. Based on the three movement types identified (nomadic movements, commuting trips, loop migrations) and using the entire winter track of foxes, we classified movement tactics into three categories : (1) *resident*– foxes remained in their territories with possible commuting trips, (2) *migrant*– foxes left for a least one loop migration and returned to their territory, (3) *nomad*– foxes left and did not return to their territory before 31 May or died while undertaking a nomadic movement. Foxes were considered on 31 May to be alive (PTT moving or fox seen alive), dead (PTT not moving and low temperatures from sensor) or of unknown status (PTT failure and fox not resighted).

2.4.4 Resource variables

We assessed lemming availability by estimating density of brown and collared lemmings in July of each year via capture–mark–recapture methods, using live–trapping data from two 11–ha grids located in the northern part of the study area (see Gauthier *et al.* 2013 for details). Since no trapping occurred during winter, we considered winter densities as the average between those estimated during the previous and next summers. Our 2007–2013 study period covers two lemming cycles, with lemming densities peaking in summers 2008 and 2011 (**Fig. 2.2**). We recorded the contour of the goose colony with a helicopter and GPS every year in late June. Using stable isotopes, Tarroux *et al.* (2012) showed that the use of this food source (especially eggs) by foxes was marginal beyond an estimated distance of 6.2 km from the edge of the colony. To allow the influence of the colony to decrease as the distance to its edge increased until it became irrelevant after a certain threshold, we used two distance-dependent decay functions, one exponential and one Gaussian. Both are often used to model the effects of habitat edges or human features on wildlife species (Aue *et al.* 2012; Nielsen *et al.* 2009; Ries *et al.* 2004; Takahata *et al.* 2014). The exponential decay function was of the form e^{-ax} , while the Gaussian

decay function was $e^{-(\alpha x)^2}$, with α representing the decay constant and x the distance of the center of a fox territory from the closest edge of the colony (km). Both functions were set to decrease to a decay score of 0.05 at 6.2 km, meaning that a fox had almost no access to the colony after this distance. Decay scores ranged from 1 to 0, with scores of 1 inside the colony and scores nearing 0 at large distances. As shown in **Fig. B2** (Appendix B), the exponential decay function decreases more rapidly than the Gaussian decay function.

2.4.5 Statistical analyses

We compared parameters of the three movement types (nomadic movements, commuting trips, loop migrations) using Student's *t* or Wilcoxon signed-rank tests, depending on data normality. As migrants and nomads were few (see results), we combined both groups in subsequent analyses. We used a randomisation chi-square test with 1000 randomisations to assess if the proportion of residents vs. migrants/nomads varied between winters. We compared the risk of winter mortality between residents and migrants/nomads using a mixed Cox proportional hazards analysis with year and fox identity as random effects. We used a right-censored design with time-at-risk based on the time (days) since the start of the winter period (25 October).

We used an information-theoretic approach to identify which predictor variables influenced the propensity of individuals to become a nomad or migrant (P_1 , P_2 and P_4). We removed from the analyses eight fox-years (five individuals) for which age was unknown. Using GLMMs with binomial family and logit link, and fox identity as a random effect, we built candidate models including the two resource covariates (lemming density and distance decay to the goose colony), the two individual covariates (age and sex), and two-way interactions between the covariates. We checked collinearity among predictor variables prior to statistical analyses, using correlations, scatterplots and boxplots. We conducted model selection using Akaike's

information criterion corrected for small sample size (AIC_c) and AIC_c weights (Burnham & Anderson 2002), considering models with $\Delta AIC_c < 2$ as having substantial empirical support (Anderson 2008). We used multi-model inference to calculate the unconditional parameter estimates (β_i) and the 95% confidence intervals (CI) for the regression coefficient of each predictor variable. Only variables with a 95% CI around β_i that did not overlap zero were considered to have a significant effect (Burnham & Anderson 2002).

We then studied the commuting behaviour using data from the resident foxes only. We first extracted for each resident the number of commuting trips over the winter. Since tracking periods varied between foxes, we transformed the total number of commuting trips to a monthly frequency (30 days) to allow comparison across individuals. To assess the influence of the environmental and individual covariates on the frequency of commuting trips (P_3), we used linear mixed models with the model structure and procedure described previously. The response variable was square root-transformed to meet the assumptions of normality in its distribution. We performed mixed models with the *lme4* and the *coxme* libraries, and model selection and averaging with the *MuMIn* library in R. Results were similar with both distance decay functions, therefore we discuss the results of model selection for both functions but present the coefficients with the Gaussian decay function only. The results with the exponential decay function are available in Appendix B (**Table B3** and **B4**).

2.5 Results

2.5.1 Movement types and movement tactics

From July 2007 to May 2013, we recorded 229657 Argos locations from 66 individuals ($n = 97$ fox-years), which were reduced to 142686 after filtering (62.1% rejection rate, Appendix B : **Table B1**). We recorded 14 mortalities (6 in the nomad/migrant category, 8 in the resident category) and only two foxes had an

unknown fate. Commuting trips (excursions < 38 days) were the most common type of extraterritorial movement during winter (95.5%, $n = 503$). The frequency of commuting trips per individual ranged from 0 to 2.9 trips per month (mean \pm SE = 0.8 ± 0.1). Nomadic movements (3.4%, $n = 18$) and loop migrations (1.1%, $n = 6$) were rare. Out of the 66 tracked individuals, 56 performed at least one commuting trip. Fifteen foxes performed nomadic movements, three did loop migrations and an additional three did a loop migration followed by a nomadic movement during the same winter. Duration, maximum distances to the territory and minimum total distances travelled did not differ significantly between males and females, whatever the type of movement (Wilcoxon signed-rank tests, all $p > 0.20$). Commuting trips were relatively short-termed, lasting on average (\pm SE) 2.7 ± 0.1 days ($n = 503$). The average duration of commuting trips was 26–28 times shorter than that of loop migrations or nomadic movements, respectively, whereas average minimum distances moved by foxes were 37–48 times shorter in the former case than in the latter one (**Table 2.1**). Nomadic movements and loop migrations covered the whole Canadian archipelago and crossed over to Greenland and the Northwest territories of Canada (**Fig. 2.1A** and **2.1B**), while commuting trips occurred on the land-fast ice of Navy Board Inlet and Eclipse Sound (**Fig. 2.1C** and **2.1D**). Movement parameters were not significantly different between loop migrations and nomadic movements (Student's t -tests, all $p > 0.29$; **Table 2.1**). Since three foxes that undertook a loop migration also dispersed as nomads during the same winter, out of 97 fox-years, 78.3% were classified as resident, 18.6% as nomad and 3.1% as migrant. Residency was always the most prevalent movement tactic in winter (range : 55.5–100%; **Fig. 2.2**) but the proportion of residents vs. the two other tactics varied between years (randomisation chi-square test, $p = 0.046$). We tracked 18 individuals over two years and six over three years and thus obtained 30 cases allowing comparison of movement tactics between successive winters. In 66.7% of cases, foxes remained resident, 23.3% switched from resident to nomad and 10% switched between migrant and resident. When nomads or migrants occurred during winter, their mean (\pm SE) annual mortality

rate was $30.1 \pm 7.1\%$, while it was $8.5 \pm 5.3\%$ for residents. The Cox regression indicated that the movement tactic was significantly related to survival, with the risk of dying of nomads/migrants being 3.4 times higher than that of residents (coefficient = 1.21, SE = 0.59; $p = 0.039$).

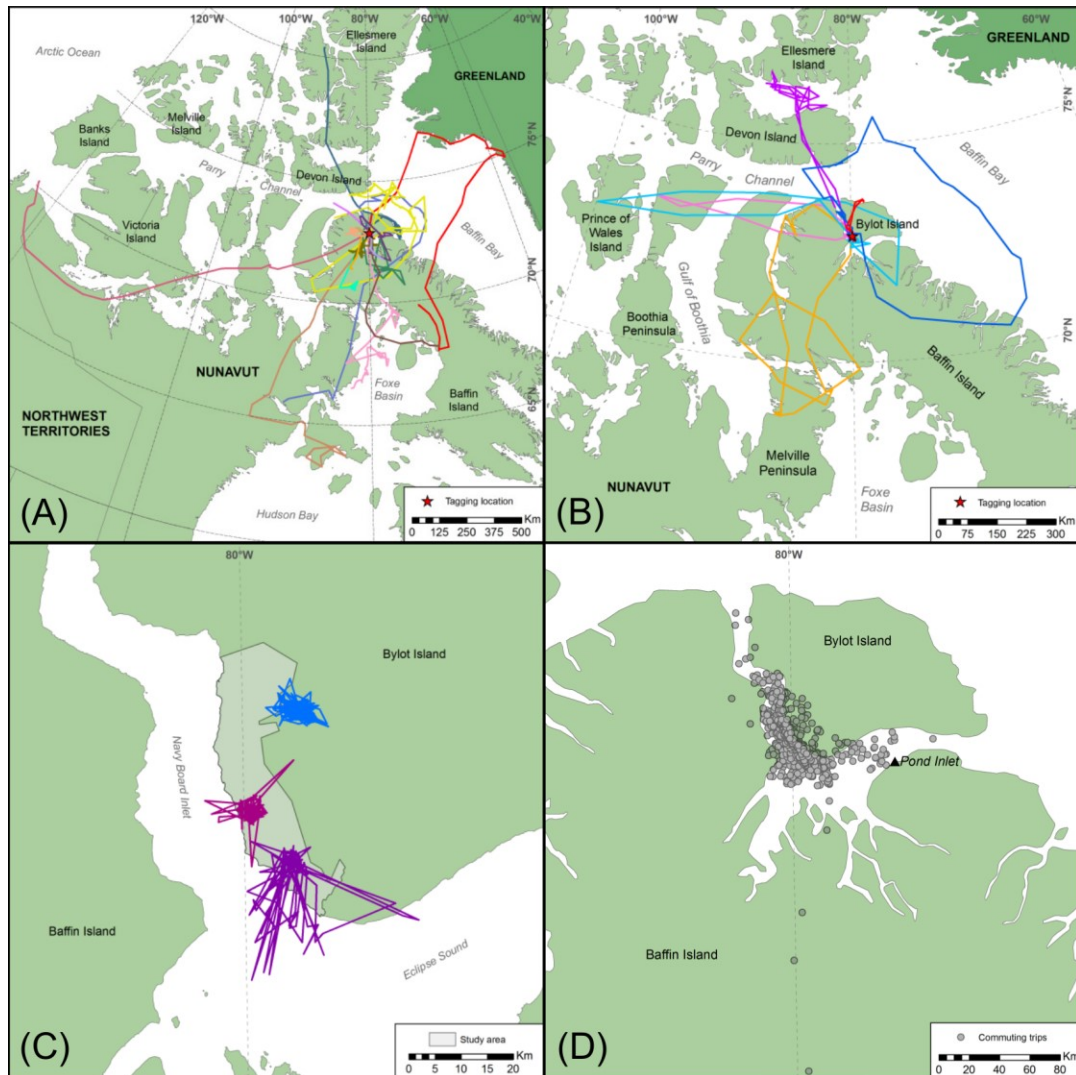


Figure 2.1 Filtered tracks (A to C) and point locations (D) of adult arctic foxes from Bylot Island equipped with Argos Platform Transmitter Terminals during six winters (25 October 2007 to 31 May 2013). Tracks display (A) nomadic movements (n = 18), (B) loop migrations (n = 6) and (C) examples of complete winter tracks (n = 3) showing range residency and commuting trips to the sea ice, while point locations (D) depict the total area covered by all commuting trips (n = 503).

Table 2.1 Mean (\pm SE) duration, minimum distance travelled and maximum distance to the territory for adult arctic foxes making commuting trips, loop migrations and nomadic movements in the Canadian Arctic, 2007–2013.

Type of movement	n	Duration (days)	Min. distance travelled (Km)	Max. distance to territory (Km)
Commuting trip	503	2.7 \pm 0.1	32.3 \pm 1.5	11.1 \pm 0.6
Loop migration	6	70.2 \pm 9.6	1565.4 \pm 305.4	449.9 \pm 79.1
Nomadic movement	18	75.2 \pm 11.6	1214.7 \pm 227.9	487.8 \pm 112.8

2.5.2 Factors influencing winter tactics and the frequency of commuting trips

When using the Gaussian decay function, two models explaining the propensity to become a nomad or migrant were within $\Delta\text{AIC}_c < 2$ and included distance to the goose colony and age (**Table 2.2, A**). When using the exponential decay function, only one model (Colony + Age) was within $\Delta\text{AIC}_c < 2$ (Appendix B : **Table B3, A**). This supports our prediction on the effect of the colony (P_2), but does not support our prediction on the influence of lemming density (P_1). According to multi-model averaging, the propensity of a fox to become a nomad or migrant decreased by 70.5% (odds ratio : 0.29; 95% CI [0.08; 0.98]) as the distance of its territory to the goose colony decreased from far to inside the colony (**Table 2.2, B**). Age affected the propensity to quit the territory, as expected (P_4) : a fox was 1.56 times more likely (95% CI [1.14; 2.19]) to become a nomad or migrant for every additional year of age (**Table 2.2, B**). None of the foxes performing loop migrations had a territory inside the goose colony, thus providing no support to the prediction that the highly spatio-temporally predictable goose colony would promote fox migration (P_2).

Regarding the frequency of commuting trips by resident foxes, four models were within $\Delta\text{AIC}_c < 2$, irrespective of the distance decay function used. Models included the distance to the goose colony, lemming density, sex, and the interaction between the distance to the goose colony and lemming density (**Table 2.3, A** and Appendix B : **Table B4, A**). According to multi-model averaging, the frequency of commuting

trips decreased with increasing lemming densities, the decline being steeper as foxes were located further away from the goose colony, in accordance with P_3 . Depending on the decay function used, the frequency of sea ice excursions for foxes at the periphery of the colony was either intermediate between those inside the colony and those far from it (Gaussian decay function, **Fig. 2.3**) or closer to the frequency of foxes far from the colony (exponential decay function, Appendix B : **Fig. B4**). Finally, while sex was retained in the best models, with a tendency of males to commute to the sea ice more often than females, the influence of sex was minimal as the 95% CI of the parameter estimates overlapped zero (**Table 2.3, B**).

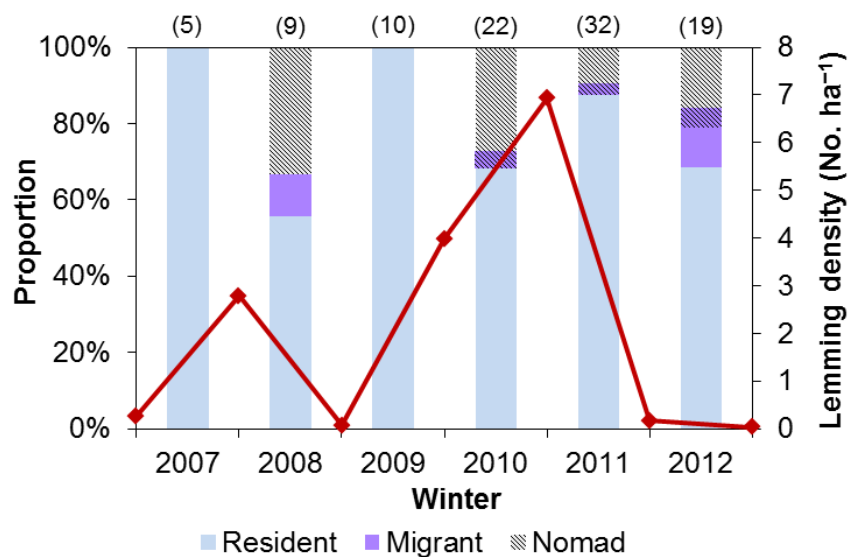


Figure 2.2 Proportion of movement tactics used by adult arctic foxes during the sea ice season (25 October to 31 May) on Bylot Island, Nunavut, Canada during six years covering two lemming cycles. Numbers on top of bars indicate the number of individuals followed each year. The red line shows the density index of lemmings.

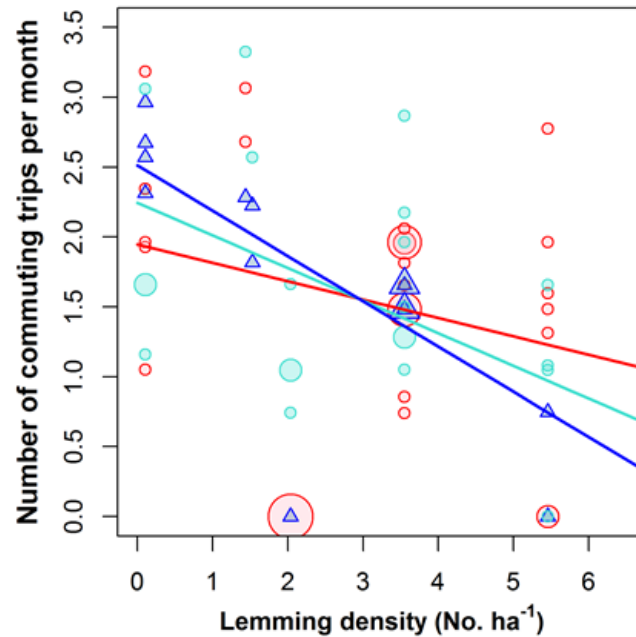


Figure 2.3 Relationship between winter lemming density and monthly number of commuting trips to the sea ice by resident adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We illustrate the general fit of the model obtained after averaging the best linear mixed models ($\Delta AIC_c < 2$), with regression lines depicting foxes with territories moving away from the goose colony, going from inside (distance = 0 km; red line) to the middle of the periphery (distance = 3.1 km; cyan line) and to far away (distance > 6.2 km; blue line). The number of commuting trips ($2^{\sqrt{\cdot}}$ values) is shown for territories located inside (red circles), within the periphery (cyan circles) and outside (blue triangles) of the goose colony. Size of data points in the plot reflects the number of observations (1 to 4 per point).

Table 2.2 General linear mixed effect regression models with logit link for the occurrence of nomadism and migration and fox identity as a random variable, for adult arctic foxes ($n = 89$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AIC_c), AIC_c difference (Δ_i), and AIC_c weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence interval for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). The confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = Gaussian distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha⁻¹.

(A) Model	k	AIC_c	Δ_i	w_i
Age + Cln	4	92.29	0.00	0.21
Age	3	94.16	1.86	0.08
Age + Cln + Lmm	5	94.42	2.13	0.07
Age + Cln + Sex	5	94.49	2.20	0.07
Age + Cln + Age×Cln	5	94.52	2.23	0.07
Age + Cln + Lmm + Age×Lmm	6	96.05	3.75	0.03
Null	2	101.39	9.10	0.00
(B) Parameter	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
Intercept	-2.36	0.80	-3.94	-0.79
Age	0.45	0.17	0.13	0.78
Cln	-1.22	0.61	-2.42	-0.02

Table 2.3 Linear mixed effect regression models with fox identity as a random variable for the monthly frequency of commuting trips, for adult arctic foxes ($n = 68$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's Information Criterion adjusted for small sample size (AIC_c), AIC_c difference (Δ_i), and AIC_c weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Model-averaged parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence intervals for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). Confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = Gaussian distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha^{-1} , *Sex* (M = males).

(A) Model	k	AIC_c	Δ_i	w_i
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm	7	168.89	0.00	0.17
Lmm + Sex	5	170.39	1.49	0.08
Cln + Lmm + Cln×Lmm	6	170.53	1.64	0.08
Lmm	4	170.83	1.94	0.07
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm + Lmm×Sex	8	171.15	2.26	0.06
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm + Cln×Sex	8	171.23	2.34	0.05
Age + Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm	8	171.37	2.48	0.05
Lmm + Sex + Lmm×Sex	6	172.11	3.22	0.03
Age + Cln + Lmm + Cln×Lmm	7	172.58	3.69	0.03
Age + Lmm + Sex	6	172.58	3.69	0.03
Cln + Lmm + Sex	6	172.64	3.75	0.03
Age + Lmm	5	172.64	3.75	0.03
Null	3	179.24	10.35	0.00
(B) Parameter	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
Intercept	2.39	0.39	1.63	3.15
Cln	-0.90	0.40	-1.67	-0.13
Lmm	-0.32	0.14	-0.59	-0.05
Sex(M)	0.36	0.19	-0.01	0.74
Cln×Lmm	0.31	0.12	0.06	0.55

2.6 Discussion

Through satellite tracking of 66 individuals over six years covering two complete lemming cycles, we found that arctic foxes from the south plain of Bylot Island did use a flexible movement strategy. However, the responses to resource variation were not all in line with our predictions. Though movement tactics involving long-distance movements exist in the study population, they were rare (especially migration), and residency was the main tactic used. The propensity of an individual to become a nomad or migrant during winter did increase for foxes with territories further away from the goose colony. Surprisingly, this was not linked to the abundance of the main prey, lemmings. Lemming density, however, affected the frequency of sea ice trips, which was higher as foxes were further away from the goose colony and increased more markedly as lemming densities decreased for these foxes. These results are in line with studies in birds suggesting that the access to alternative food sources can favor residency over nomadism in predators specializing on cyclic rodents (Clulow *et al.* 2011; Korpimäki 1986), but the added particularity of our study model was the presence of a food source outside of the territory.

We describe, for the first time in arctic foxes, a pattern of range residency coupled with a commuting system. Commuting trips allowing individuals to keep their territories despite a shortage of food inside territories have previously been observed in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*; Hofer & East 1993), red foxes (*Vulpes vulpes*; Tsukada 1997) and wolves (Messier 1985). Our results thus lend further support to the hypothesis that this type of predator commuting system appears when prey abundance strongly fluctuates inside territories, whereas a predictable food source is within reaching distance of the territory (Hofer & East 1993; Tsukada 1997). However, as reported for coyotes, the availability of a nearby feeding range does not necessarily ensure its use, even when the amount of resources is low inside the

territory (Patterson & Messier 2001). The establishment of a commuting system over other movement tactics in predators is not yet completely understood (Hofer & East 1993). Arctic foxes are capable of detecting resources over dozens of kilometers (Lai *et al.* 2015), which may allow them to efficiently locate marine resources in the vicinity of their territories. Resident foxes seemed to obtain sufficient resources on the land–fast ice of the narrow inlet (10–30 km wide) separating Bylot Island from Baffin Island (**Fig. 2.1C** and **2.1D**) and they usually left their territory for less than three days in a row. Territorial scent marks can persist up to 25 days in wolves (Peters & Mech 1975). If this applies to foxes, commuting trips allow them to obtain marine food without a high risk of losing their territory, since their absence may not exceed the lifetime of scent marks. Taken together, these may explain why our study population uses a commuting system rather than a seasonal migration from the tundra to the sea ice or long–distance tracking of the lemming resource, which both could have been expected from arctic foxes based on the literature.

The prevalence of range residency in winter despite lemming fluctuations shows a strong attachment of foxes to their territories. Interestingly, the rare loop migrants that we detected all had their territories outside of the goose colony, highlighting site fidelity even without a predictable resource. In short–lived species, it is important to consider if the expected future reproductive success can compensate for the cost incurred upon long–distance movements (Switzer 1993). Wild arctic foxes live only 3–4 years on average (Angerbjörn *et al.* 2004a; Audet *et al.* 2002). Instead of tracking the rodent resource, it may be more beneficial for a fox to keep a territory once it is acquired and reproduce when the conditions allow, a site–tenacious strategy similar to that of the long–tailed skua (*Stercorarius longicaudus*, Andersson 1976; Barraquand *et al.* 2014). This strategy may be even more advantageous for foxes that have access to additional resources, such as those in the goose colony, as suggested by their decreased propensity to become nomads or migrants. A territory close to the goose nesting colony is valuable not only because eggs can be easily stored, thus

potentially increasing winter survival, but also because they give higher breeding prospects in summer, especially during low lemming abundance (Giroux *et al.* 2012). Foxes may be more attached to areas where food availability is higher. In northern Alaska, arctic foxes in the Prudhoe Bay oil field were resident over the winter while individuals located in an undeveloped area presented mixed tactics including long-distance movements on the sea ice, a difference likely attributable to anthropogenic foods available in the Prudhoe Bay area (Lehner 2012; Pamperin 2008). However, in the alpine tundra of Norway, arctic foxes ($n = 3$ dens followed) also appear to adopt a “sit-and-wait” strategy, maintaining their territories instead of tracking lemming availability (Strand *et al.* 1999). Tracking other arctic fox populations facing different ecological conditions will thus be an important future step. Although we did not observe the mass emigrations of foxes described in the literature (Wrigley & Hatch 1976), this could be because we did not track juveniles. Future work should focus on this segment of the population.

The likelihood of foxes to become nomads or migrants highly increased with age. The exclusion of older individuals from their territories may further be supported by the fact that dens left by these foxes were sometimes occupied by new breeders (Appendix B : **Table B2**). It is unknown, however, if the new individuals arrived in the territory before or after the original territory holder left. Breeding dispersal allowing offspring to stay at the natal site may be a form of parental investment in female North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*), with older females more likely to bequeath their territories (Berteaux & Boutin 2000). In the case of arctic foxes, this would however require both members of the pair to leave the territory, which was not always the case (Appendix B : **Table B2**). Further investigation is needed to clarify if territory acquisition occurs through takeover, inheritance or filling of vacancy.

Fitness costs and benefits of the different tactics must be assessed to understand ultimate causes of tactics, but this is difficult. Mortality is often greater for animals moving into unfamiliar areas (Ferrerias *et al.* 2004; Hellgren *et al.* 2005; Schwartz & Franzmann 1992), although it is not always the case (Koopman *et al.* 2000; Noyce & Garshelis 2011). In our study, the mortality rate was > 3 times higher for migrants and nomads than for residents, suggesting high risks associated with moving out of the familiar territory in the Arctic. In addition, reproduction was likely unsuccessful following five of the six loop migrations recorded, since foxes came back to their dens very late in the breeding season (late April or May). Of the 10 nomads that survived until spring, only four had settled and may have raised young (Appendix B : **Table B2**). These observations suggest that long–distance movements may not be the optimal tactic in this population. Previous research on mobile terrestrial carnivores also suggested that large–scale resource tracking could be more costly than switching to a secondary prey (Valeix *et al.* 2012). This contrasts with avian rodent predators, for which breeding dispersal to track the spatial variation in rodent abundance improves breeding performance, especially in females (Terraube *et al.* 2015; Therrien *et al.* 2014). To better understand the costs and benefits of each movement tactic in arctic foxes, other parameters known to influence movements could be evaluated by future research. In particular, reproductive success during the previous season may strongly influence movement decisions, with many bird species adopting a “win–stay, lose–switch” strategy, where site fidelity follows breeding success and dispersal follows breeding failure (Greenwood & Harvey 1982; Haas 1998; Hoover 2003). We did not have information on the previous breeding success (presence of pups) for all collared foxes and thus could not add this parameter in the analysis. However, examination of the foxes for which we had information indicated that the proportion of successful and failed breeders seemed similar among the nomads/migrants (80% vs 20%, $n = 20$) and the residents (72% vs 28%, $n = 67$; chi–square test, $p = 0.46$). This suggests that the previous reproductive success may not affect the winter movement tactic in arctic foxes, while also highlighting that a very high proportion of

nomads/migrants were previously successful breeders. Other parameters to consider may include population density (Nelson 1995), body condition (Brodersen *et al.* 2014) and seal carcass availability.

Through the translocation of nutrients and influence on predator–prey interactions, cross–ecosystem foraging by a highly mobile predator has important implications for community structure and ecosystem function (Lundberg & Moberg 2003; Nifong *et al.* 2015). Understanding winter movement patterns of arctic foxes is thus important for modelling ecosystem processes. For example, Gilg (2006) did not consider arctic fox winter predation when studying lemming dynamics in Greenland, assuming that foxes become “partly nomadic” in winter. Yet mixed movement tactics including high levels of residency can occur, as we have shown. Considering winter predation on lemmings by arctic foxes is critical on Bylot Island, where top–down forces shape ecosystem functioning (Legagneux *et al.* 2014). Our results also show the spatial scales at which the arctic fox, as a “mobile link” (Jeltsch *et al.* 2013; Lundberg & Moberg 2003), can affect communities and ecosystems. Allochthonous marine resources contributing to the Bylot terrestrial ecosystem (Tarrowx *et al.* 2012) mainly originate locally, from the Navy Board Inlet and Eclipse Sound regions, while arctic fox nomadism can disperse pathogens and parasites at a very large scale across the Nearctic. As seen in other top predators foraging between adjacent ecosystems, individual-level behaviours, such as prey preference, can influence intrapopulation variation in movement patterns, which can in turn have an impact on ecosystem connectivity (Nifong *et al.* 2015). Compared to foxes close to the goose colony, which may rely more on cached food such as eggs, foxes located further away cross more often between the terrestrial and marine environments and may thus be more involved in the local ecosystem connectivity. Finally, potential negative impacts of the diminishing sea ice on arctic foxes have been raised (Pamperin *et al.* 2008; Roth 2002). While an earlier break–up of the sea ice may indeed impair long–distance

movements, especially for homing foxes, resident populations may be less impacted if commuting trips occur mostly during winter.

In summary, we found that low lemming densities trigger winter fox movements only at a local scale, while access to a goose colony influences movements at both local and large scales. Hence, arctic foxes cope with food shortage by regularly crossing ecosystem boundaries instead of migrating or tracking food resources over long distances. This study using a terrestrial but mobile arctic predator shows the behavioural adjustments used to maintain range residency in a highly variable environment favoring migration or nomadism. Our results can thus help predict movement patterns in other species depending on cyclic prey (for example, Lynx species feeding on cyclic hares), or those relying on fluctuating migratory prey. Future studies of the determinants of movement strategies in flexible species should thus take into account their mobility, dietary flexibility and diversity of alternative food sources, whether resources are inside or outside of the territory, as well as the fitness outcomes of movement patterns.

Acknowledgements

We thank our field assistants and the Parks Canada Agency of Sirmilik National Park of Canada for their help. We also thank Dr. Leif Egil Loe for providing helpful comments on an earlier draft. This study was supported by Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs program, Kenneth M. Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Natural Resources Canada, Fonds de recherche du Québec – Nature et technologie and EnviroNorth, the NSERC CREATE training program in northern environmental sciences.

CHAPITRE III

SPATIO–TEMPORAL HOTSPOTS OF SATELLITE–TRACKED ARCTIC FOXES REVEAL A LARGE DETECTION RANGE IN A MAMMALIAN PREDATOR

Sandra Lai, Joël Bêty et Dominique Berteaux

Movement Ecology, 2015. Issue 3:37 (doi : 10.1186/s40462-015-0065-2)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (SL, DB)

Récolte des données (SL, DB)

Analyse des données (SL)

Interprétation des résultats (SL, JB, DB)

Rédaction du manuscrit (SL)

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

Financement (DB)

3.1 Résumé

Mise en contexte

L'échelle à laquelle les animaux perçoivent leur environnement est un déterminant important de leur valeur sélective, mais peu de mesures empiriques du champ de détection des animaux sont disponibles, en particulier chez les prédateurs mammaliens. En utilisant un suivi satellitaire Argos journalier de 26 renards arctiques adultes (*Vulpes lagopus*) pendant un seul hiver dans le Haut Arctique Canadien, nous avons évalué la distance de détection des renards arctiques en identifiant des zones de forte activité sur la banquise.

Résultats

Tout en maintenant leurs territoires sur la toundra, ces prédateurs de nature solitaire ont occasionnellement utilisé la banquise, où ils formaient parfois des agrégations spatio-temporelles, probablement lorsqu'ils consommaient des carcasses de mammifères marins. Nous avons isolé 35 mouvements réalisés par 13 individus formant cinq agrégations. Les renards ont parcouru plus de 10 km, et jusqu'à 40 km, pour rejoindre ces agrégations, qui duraient de 1 à 2 semaines et pouvaient attirer jusqu'à 12 individus. La probabilité qu'un renard rejoigne une agrégation n'était influencée ni par sa distance à la zone d'agrégation, ni par la distance de son domaine vital à la côte.

Conclusions

Les distances parcourues observées pourraient indiquer que les renards arctiques disposent d'une distance de détection élevée. Nos résultats suggèrent également leur capacité à détecter des sources de nourriture sur la banquise à partir de leurs domaines vitaux terrestres. Tout en relevant l'existence de grandes lacunes au niveau de la capacité de détection des ressources des prédateurs mammaliens, notre étude

fournit des mesures de distances de détection utiles pour l'interprétation et la modélisation des mouvements des animaux. Elle permet aussi une meilleure compréhension du comportement d'approvisionnement et de la capacité de navigation de prédateurs terrestres.

Mots-clés : Suivi satellitaire Argos, *Vulpes lagopus*, Banquise, Agrégations spatio-temporelles, Distance de détection, Charognage, Modèle de pont brownien dynamique

3.2 Abstract

Background

The scale at which animals perceive their environment is a strong fitness determinant, yet few empirical estimates of animal detection ranges exist, especially in mammalian predators. Using daily Argos satellite tracking of 26 adult arctic foxes (*Vulpes lagopus*) during a single winter in the High Canadian Arctic, we investigated the detection range of arctic foxes by detecting hotspots of fox activity on the sea ice.

Results

While maintaining territories in the tundra, these solitary foragers occasionally used the sea ice where they sometimes formed spatio-temporal hotspots, likely scavenging on marine mammal carcasses. We detected 35 movements by 13 individuals forming five hotspots. Foxes often traveled more than 10 km, and up to 40 km, to reach hotspots, which lasted one-two weeks and could gather up to 12 individuals. The likelihood of a fox joining a hotspot was neither influenced by its distance from the hotspot nor by the distance of its home range to the coast.

Conclusions

Observed traveling distances may indicate a high detection range in arctic foxes, and our results suggest their ability to detect food sources on the sea ice from their terrestrial home range. While revealing a wide knowledge gap regarding resource detection abilities in mammalian predators, our study provides estimates of detection range useful for interpreting and modeling animal movements. It also allows a better understanding of foraging behavior and navigation capacity in terrestrial predators.

Keywords : Argos satellite tracking, *Vulpes lagopus*, Sea ice, Spatio-temporal hotspots, Detection range, Scavenging, Dynamic Brownian bridge movement model

3.3 *Background*

The scale at which animals perceive their environment determines their ability to locate resources and avoid predators (Lima & Zollner 1996; Schoener 1971), and is thus a key ingredient of individual fitness. Accordingly, it is central to a broad range of ecological fields, including behavioral ecology, movement ecology, landscape ecology and evolutionary ecology (Lima & Zollner 1996; Olden *et al.* 2004; Pe'er & Kramer-Schadt 2008; Schoener 1971). This information is for example critical when modeling animal movements, especially in information-based approaches, where an animal's decisions need to be set according to its perceptual range or sensory abilities (Garber & Hannon 1993; Olden *et al.* 2004; Pe'er & Kramer-Schadt 2008). However, because it is very difficult to estimate, there are few empirical measures of the distance over which animals can assess their environment (Doerr & Doerr 2005; Janson & Di Bitetti 1997; Lima & Zollner 1996). The detection range of a species, defined here as the distance over which individuals can discover a resource (Janson & Di Bitetti 1997; Wilmers *et al.* 2003), involves sensory abilities, movement capacities, as well as social foraging tactics enabling information transfer about resource locations (Heinrich & Marzluff 1991; Marzluff *et al.* 1996; Selva *et al.* 2003; Wilmers *et al.* 2003; Wright *et al.* 2003). Empirical measurement of detection ranges usually relies on the visual observation of animals (Janson & Di Bitetti 1997; Nams 1997; Rolland *et al.* 2006) or their electronic tracking coupled with an assessment of resource acquisition (Cablak *et al.* 2008; Nevitt *et al.* 2008).

Scavengers should be excellent study models to analyze detection range of animals, for they need to locate carrion, a spatially and temporally aggregated resource pulse that can be readily identified by observers. Yet, whereas many studies have focused on the organization of scavenger guilds (DeVault & Rhodes 2002; Killengreen *et al.* 2012; Selva & Fortuna 2007; Selva *et al.* 2003; Selva *et al.* 2005), little work has been done on the ability of individuals to scavenge (DeVault *et al.* 2003). Carrion can

attract and concentrate high numbers of consumers, whether they are of local or distant origin (Wilmers *et al.* 2003). High carrion detection performance is attributed to birds like ravens (*Corvus corax*) and bald eagles (*Haliaeetus leucocephalus*) (Selva & Fortuna 2007; Wilmers *et al.* 2003), which have an excellent vision (Dabrowska 1975), can cover large distances at little costs (Ruxton & Houston 2004) and also benefit from social information transfer (Heinrich & Marzluff 1991; Marzluff *et al.* 1996). Mammals are usually considered to be less efficient than birds at locating carrion (Ruxton & Houston 2004; Wilmers *et al.* 2003).

Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) are facultative scavengers that can feed on marine carrion found on the sea ice during winter (Chesemore 1968b; Frafjord 1993; Roth 2002). They can gather in great numbers around marine mammal carcasses (Chesemore 1968b), have a good sense of smell (Mullen & Pitelka 1972; Smith 1976), are able to cover large distances at a fast pace (Tarroux *et al.* 2010), and therefore provide an opportunity to investigate animal detection abilities. From an ecosystem perspective, arctic foxes moving from the land to scavenge on the sea ice can function as active mobile links and resource linkers (Lundberg & Moberg 2003), enhancing the connectivity and energy transfers between the marine and terrestrial ecosystems (Roth 2002; Tarroux *et al.* 2012). Considering the risks and energetic costs of searching resources outside of the usual home range, their ability to detect food in an unfamiliar environment such as the sea ice may influence their foraging decisions and thus their movement patterns, which may in turn influence the flow of nutrients from the sea to the tundra. Therefore, it is important to investigate the detection range of such mobile species. Here, we show through satellite tracking that arctic foxes foraging on the sea ice can reveal an unexpectedly long-distance detection range in a mammalian scavenger.

We answer two specific objectives. First, using the tendency of foxes to gather near carrion, we locate areas intensively used by foxes on the sea ice and identify the

number of individuals at these spatio-temporal hotspots, the distances traveled by foxes to reach them, the individual variation in timing of arrival, and the time spent by foxes at hotspots. Second, by analyzing their pattern of use of the sea ice and their participation in hotspots, we assess the detection range of arctic foxes.

3.4 *Methods*

3.4.1 Study area

We worked in the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W), which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. The 600 km² study area encompasses approximately 60 km of coastline and extends up to 15 km inland. The arctic fox is the main terrestrial predator of the area, feeding primarily on brown (*Lemmus sibiricus*) and collared lemmings (*Dicrostonyx groendilanicus*), but also on greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) (Gauthier *et al.* 2004). Arctic foxes are socially monogamous and family groups (three or more individuals) are very rare in our population (Cameron *et al.* 2011). Land-fast ice surrounds Bylot from late October to late July (Canadian Ice Service 2013). Arctic foxes in the area partly forage during winter on marine mammal carcasses from beached animals or kills left by polar bears (*Ursus maritimus*) (Gagnon & Berteaux 2009). They can prey on ringed seal (*Phoca hispida*) pups (Smith 1976) when they become available in mid-March (Smith & Stirling 1975).

3.4.2 Capture and satellite tracking

As part of an ongoing study on arctic fox ecology, 6 to 26 adults were collared annually with Argos Platform Terminal Transmitters from 2007 to 2010 (KiwiSat 202, Sirtrack Ltd., Hawkes Bay, New Zealand; 95g–115g). Collars weighed 2.5–4.4% of individuals' body mass. We captured adults between May and August using padded leghold traps (Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd., Euclid, OH, USA). If necessary, we anaesthetized animals through injection of medetomidine (0.05 mL/kg)

and ketamine (0.03 mL/kg). We used atipemazole (0.05 mL/kg) as an antidote. All capture and handling of animals was approved by the appropriate authority and ethical committee (Université du Québec à Rimouski, permit # CPA32-08-62-R2). Field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2009-2218).

We collared in 2010 the highest number of individuals ($n = 26$) since the beginning of the study. In addition, foxes foraged primarily on land during the winter 2010–2011, making relatively few excursions on the sea ice (see Results). Preliminary analyses showed that large sample size coupled with occasional extraterritorial movements provided ideal conditions to identify spatio-temporal fox hotspots, therefore we report here data from the winter 2010–2011. Collars transmitted from 14:00–17:00 UTC (08:00–11:00 local time) with a repetition rate of 60 seconds. Sixteen collars transmitted daily all year, while 10 others transmitted daily from 15 October to 15 May and every second day the rest of the year.

3.4.3 Spatial analyses

We filtered Argos locations with a speed filter implemented in R 3.2.0 (R Development Core Team). First, we kept only positions with a location class of LC 3, 2 and 1, respectively corresponding to errors < 250 m, between 250–500 m, and between 500–1500 m (CLS 2011). We then projected locations in the Universal Transverse Mercator, North American Datum 83 system and calculated the speed between successive locations. We removed any location requiring unrealistic speed values from the previous one ($> 7 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ speed, with possible 12-min acceleration bouts of $10 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$). We set speed values from GPS data collected from the same population (D. Berteaux, unpublished data). After the removal of a location, the filter recalculated and evaluated again the speed between the new successive locations. We mapped locations using ArcMap 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA). The mean (\pm SD) number of locations per day per collar was 5.3 ± 2.1 . We used locations from 25

October 2010 to 1 June 2011, starting from when the sea ice was completely formed around Bylot up to the beginning of cub rearing. Seven foxes dispersed during winter (see Appendix C : **Table C.1**) and thus moved completely out of the area. We excluded them from analyses starting from the day they left the study area.

We used the dynamic Brownian bridge movement model (dBBMM) implemented in the R package *move* (Kranstauber & Smolla 2015) to estimate home ranges as well as individual- and population-level space use. The dBBMM combines the Brownian bridge movement model (BBMM) and the behavioral change point analysis to estimate the utilization distribution (UD) of an animal based on its movement path and a varying Brownian motion variance (σ_m^2) parameter that reflects changes in the movement behavior of the animal along the trajectory (Kranstauber *et al.* 2012). Like the BBMM, the dBBMM takes into account the elapsed time between consecutive locations (temporal autocorrelation) as well as the location error. The Brownian bridge approach is well suited for the study of mobile link species as it considers both the spatial and temporal aspects of movement (Pages *et al.* 2013). To determine if a behavioral change occurred during the movement path, the dBBMM relies on a user-defined sliding window encompassing w locations along the path, and compares fit of models that use either one or two estimates of σ_m^2 for the window. Models using two estimates of σ_m^2 split the window in two parts at all possible breakpoints. The model with the lowest Bayesian Information Criterion (BIC) value is chosen. The sliding window produces several estimates of σ_m^2 for each segment, which are then averaged for the segment. The dBBMM requires a user-defined margin of at least 3 locations on each end of the window in which no breakpoint can be estimated (Kranstauber *et al.* 2012). The choice of the window and margin sizes should match the time interval within which behavioral changes are expected to occur (Kranstauber *et al.* 2012). Following this recommendation and after visual inspection of our data, we chose a window of 9 locations (corresponding to approximately two days) with a margin of 3

locations. We used the error radius provided by CLS (CLS 2011), the company operating the Argos system, for each location.

We delineated the inland home range of each individual by calculating the dBBMM UD using locations on land and extracted the 50% cumulative probability contours (core areas, **Fig. 3.1**). We then used dBBMMs to locate areas on the sea ice used intensively by foxes. Since the sea ice period covered more than seven months, we divided it into smaller periods of 30 days to analyze sets of fox locations that were rather aggregated temporally. We used time slices of 30 days because carrion in cold climates can sometimes remain for at least a month during winter (Green *et al.* 1997; Selva *et al.* 2003). Starting from 25 October 2010, we used a time window of 30 days moved in 2-week increments, so that time slices overlapped with each other. For each time slice, we calculated the dBBMM UD for each individual. We then summed the cell values of all individual UDs in order to obtain the population-level UD (Palm *et al.* 2015; Sawyer *et al.* 2009). Although arctic foxes can scavenge on and gather around terrestrial mammal carrion, such as caribou (*Rangifer tarandus*) or muskox (*Ovibos moschatus*) carcasses, we did not expect scavenging on land since there are no large herbivores in the study area. To facilitate visualization of the UD of the sea ice, we thus subtracted *ad hoc* all land cell probabilities and re-scaled the resulting UD so that it summed to 1. One fox using repeatedly the same area sometimes led to high cell values in the population-level UD. In addition, pair mates foraging on the sea ice close to their home ranges also yielded high cell values along the coast (see **Fig. 3.1D**). For these reasons, we also calculated how many of the individual 75% UDs (corresponding to the moderate to high-use areas) occurred within each cell of the population-level UD (Sawyer *et al.* 2009). Resulting cell values ranged from 1 to n , with $n \leq$ the total number of individuals present during the analyzed time slice (Sawyer *et al.* 2009). Finally, we identified highly-used areas visited by several foxes (“hotspots”), by selecting cells used by \geq three foxes (**Fig. 3.1**).

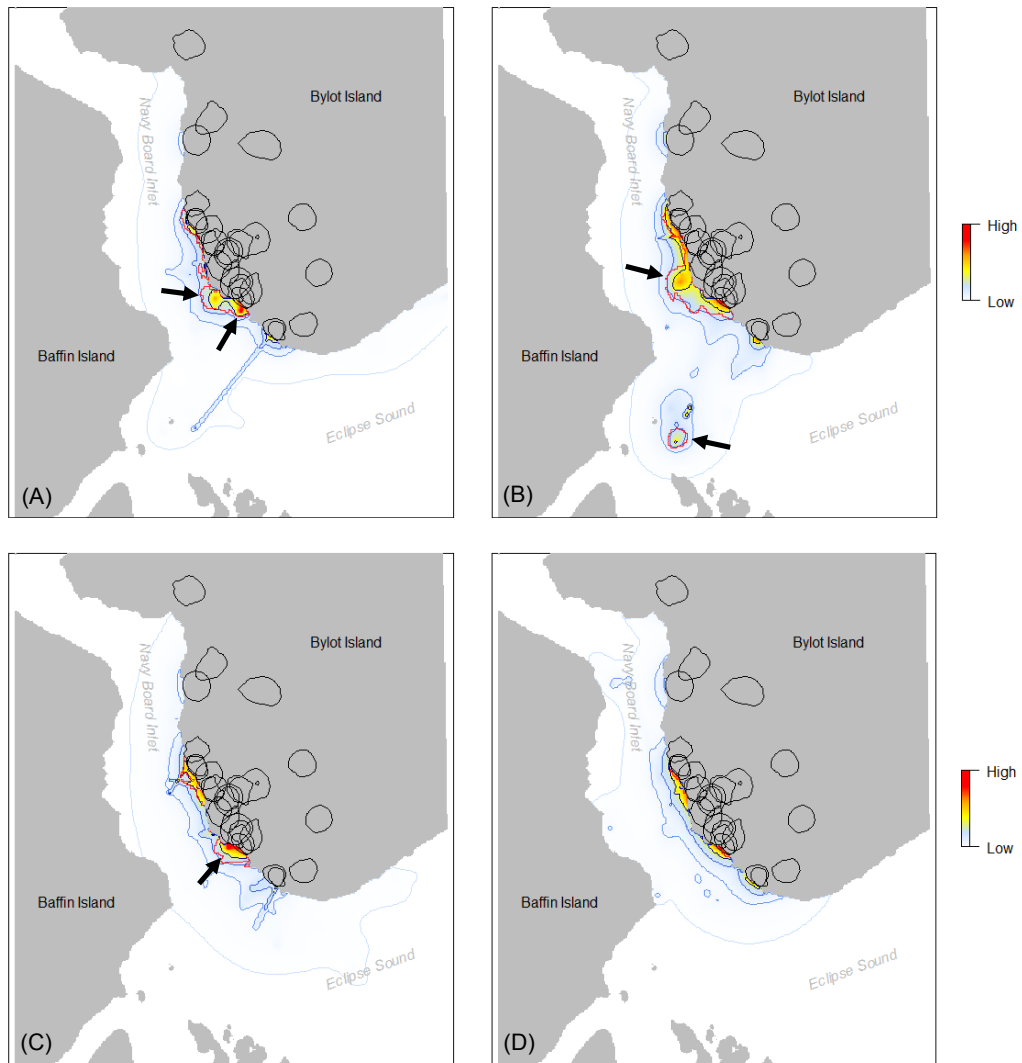


Figure 3.1 Estimated population-level use of the sea ice by arctic foxes using dynamic Brownian bridge movement models. Estimations for the month of **a** December, **b** January and **c** February, with black arrows indicating the spatio-temporal hotspots detected on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011. The 25, 50, 75 and 99 % cumulative probability contours are shown in blue, with the darkest shades indicating the highest probabilities. Areas where more than 3 foxes occurred are delimited by a red line. Individual home ranges on Bylot Island are delimited by black lines. **d** Estimation for the month of November, when no hotspot was detected (shown for reference). Note that the coastline can appear as a relatively highly used area due to the back-and-forth crossing of foxes from their inland range to the sea ice, and to the home ranges located along the coast.

Once hotspots were located, we identified individuals using each hotspot by intersecting fox locations on the sea ice with hotspot areas. We considered locations on the sea ice to be outside of fox home ranges if their distance to the home range boundary was higher than their associated Argos location error. The synchronous use of a given spot by several foxes is the most likely to reveal a carrion feeding event, thus we checked if foxes using a given area did so synchronously by analyzing the chronology of fox presence at the hotspots (**Fig. 3.2**). We kept only the hotspots where \geq one fox was present during \geq two consecutive days.

The thresholds used in our hotspot identification process are sometimes subjective, but they result in a conservative method most likely to identify carrion feeding events in a context where field validation was not possible due to the severe winter conditions of the High Arctic. Examples of hotspots that would have been selected through more liberal thresholds are shown in the Appendix C : **Fig. C.1**.

We determined the center of each hotspot as the location with the highest UD value. For foxes visiting a hotspot, we calculated their distance from the hotspot as the distance they traveled between their last location the day before they joined the hotspot and the hotspot's center, whether the foxes were in their tundra home range or out on the sea ice. For foxes not detected within a given hotspot, their distance to the hotspot was measured as their closest distance to the hotspot's center during its existence.

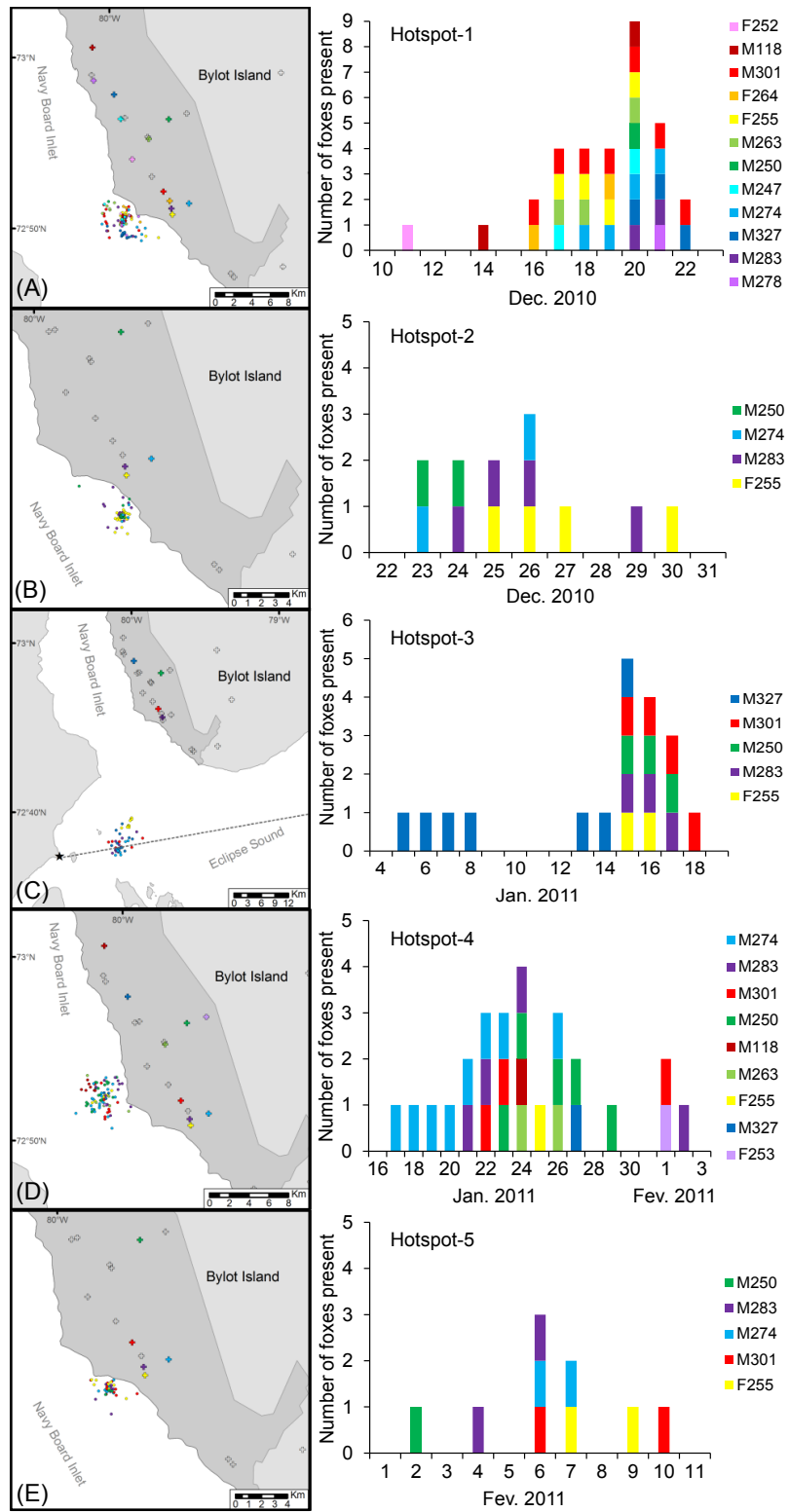


Figure 3.2 (See legend on next page)

(See figure on previous page)

Figure 3.2 Fox locations for five spatio-temporal hotspots (**a-e**: Hotspot-1 to Hotspot-5) on the sea ice. Histograms show the chronology of arctic fox presence for each hotspot detected on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011. Individual foxes are labeled with a letter (*M* for males and *F* for females) followed by their identity number. Crosses indicate the fox home range centers, with colored crosses for foxes detected at hotspots. The study area is depicted in dark grey. A star in (**c**) shows where Pond Inlet hunters had stored some whale meat, with the dashed line indicating the straight route from the whale cache to Pond Inlet

3.4.4 Statistics

We used a mixed logistic regression to assess whether the probability that a fox joined a hotspot depended on its distance from it. Foxes that had not dispersed from Bylot Island were used as sampling units ($n = 20\text{--}22$ individuals per hotspot, for a total of 108 fox-hotspot pairs), with fox and hotspot identities included as random grouping variables. As a fox closer to the coast may be more aware of events occurring on the sea ice, we also assessed if the likelihood that a fox joined a hotspot depended on the distance of its home range center to the coastline. We compared each model with a null model using a likelihood-ratio test. We similarly assessed the relationship between the day of arrival of a fox at a hotspot and the length of its stay in this hotspot using a linear mixed effect model with foxes present at the hotspot as sampling units ($n = 4\text{--}12$ individuals per hotspot, for a total of 35 fox-hotspot pairs) and hotspot identity included as a random grouping variable. We could not add fox identity as a second random factor in this analysis because of the low sample size. This variable was however not significant ($L = 1.86 \times 10^{-8}$, $df = 1$, $p = 0.99$) when tested as a single random effect using a likelihood-ratio test and restricted maximum likelihood (REML) models (Zuur *et al.* 2009). Finally, we assessed if the distance that a fox traveled to a hotspot influenced the length of its stay at the hotspot, using the same procedure as when testing the effect of day of arrival. The number of days at the hotspot was log-transformed for this analysis to meet assumptions of normality

and homogeneity of variances. We present summary statistics as means \pm SD. We ran mixed models using the *nlme* (Pinheiro *et al.* 2011) and *lme4* (Bates *et al.* 2013) libraries in R 3.2.0.

3.5 Results

3.5.1 Information gathered on fox movements

The 26 tracked foxes (14 males and 12 females) yielded 47634 locations which were reduced, after filtering, to 23779 locations of LC 3, 2 or 1 (Appendix C : **Table C.1**). Seven foxes (5 males and 2 females) dispersed during winter and one female died. Twenty-four individuals were tracked during 2–7 months each (two collars failed in early November). From 25 October 2010 to 1 June 2011, these 24 foxes remained inland 85.8 ± 11.2 % (range : 65–100 %) of days tracked.

3.5.2 Spatio-temporal hotspots on the sea ice

Thirty-five movements to the sea ice by 13 individuals formed five spatio-temporal hotspots on the land-fast ice of Navy Board Inlet (**Fig. 3.2**). Four to 12 foxes visited a given hotspot, with a maximum of nine foxes present on the same day at Hotspot-1 (**Fig. 3.2A**). Foxes traveled on average 11.9 ± 9.9 km (range : 1.6–40.6 km, $n = 35$; **Fig. 3.3**) to join a hotspot. The maximum, 40.6 km travel distance, was recorded for a fox joining Hotspot-3 in January. The hotspots lasted 12 ± 3.3 days (range : 8–17 days) and individual foxes were present on average 2.8 ± 1.8 days at a given hotspot. The date of arrival and the minimum number of days spent at a site (1 to 8 days), however, varied considerably among individuals (**Fig. 3.2**). In 16 (45.7%) of 35 instances when a fox joined a hotspot, the individual visited two or three times, with trips back to the territory between visits. Neither the distance of a fox to a hotspot, nor the distance between a fox territory and the coast influenced the likelihood of that fox joining the hotspot (respectively, coefficient -0.07 , SE 0.05; $\chi^2 = 1.48$, $df = 1$, $p = 0.22$ and coefficient -0.43 , SE 0.29; $\chi^2 = 3.03$, $df = 1$, $p = 0.08$). Foxes arriving late at

a hotspot stayed fewer days than those arriving early. On average, a fox decreased the length of its stay at a hotspot by one day for every four days passing since the beginning of the hotspot (coefficient -0.23 , SE 0.08 ; $\chi^2 = 4.16$, $df = 1$, $p = 0.04$). However, the distance a fox traveled to a hotspot did not influence the length of its stay (coefficient 0.01 , SE 0.01 ; $\chi^2 = 0.94$, $df = 1$, $p = 0.33$).

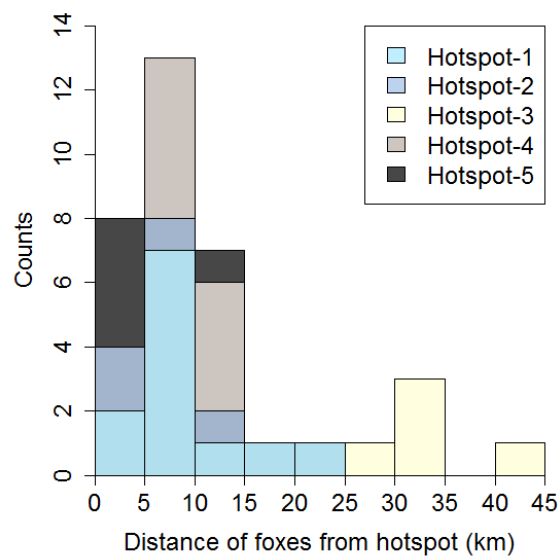


Figure 3.3 Frequency distribution of distances traveled by foxes to reach spatio-temporal hotspots on the sea ice. The 35 movements shown were performed by 13 arctic foxes moving to five spatio-temporal hotspots on the sea ice of Navy Board Inlet (Nunavut, Canada) during winter 2010–2011

3.5.3 Use of the sea ice by foxes joining hotspots

From October to mid-March (when carrion is the only substantial food available on the sea ice), the 13 foxes that were detected at least once at a hotspot remained inland 83.7 ± 9.1 % (range : 66.7–95.6 %) of the days they were tracked. These foxes were located at hotspots 35.2 ± 24.1 % of the days they used the sea ice. However, for nearly half of these foxes (6 out of 13), 44.8% to 75% of their days spent on the sea ice were at a hotspot (**Table 3.1**). In addition, while the sea ice is already accessible

in October, four individuals were first detected on the sea ice when visiting a hotspot (three foxes to Hotspot-1 in December and one to Hotspot-4 in January). Foxes were inside their home range before moving to a hotspot, except four times (out of 35) when they were already on the sea ice. In 30 times out of 35 (85.7 %), foxes were back inside their home range the day after leaving a hotspot (three were back two days after). The spatial and temporal dynamics of arctic foxes converging to hotspots is best illustrated through animated maps (see Appendix C : **Additional file 3**).

3.6 *Discussion*

3.6.1 Attraction to hotspots and detection range

Satellite-tracked arctic foxes converged at specific areas on the sea ice of the Canadian Arctic. Individuals joining a hotspot usually left their inland home range to do so, and traveled back to it when they left the hotspot. These foxes remained mainly inland during winter (> 80% of the time), with some foxes present at identified hotspots during a relatively high proportion of the days they spent on the sea ice. In addition to the use of the sea ice by foxes being relatively low and often associated with visits to hotspots, four individuals left their inland home range for the first time of the winter to go to a hotspot. These results may indicate that foxes did not forage on the sea ice routinely during that winter, but rather used this habitat opportunistically, when the availability of carrion was detected, possibly from the home range. On these occasions, foxes traveled long distances to reach sea ice hotspots, often more than 10 km and up to 40 km. Altogether, the above suggests that foxes may be attracted to carrion from a relatively long distance. Note that although some fox trips on the sea ice appeared unrelated to any hotspot, not all foxes were collared in the area, and these trips could thus have led to undetected hotspots.

Table 3.1 Presence on land, on the sea ice, and at hotspots of 26 satellite-tracked arctic foxes.

Fox ID	Proportion of days on land	Nb. of hotspot visited	Nb. of days on sea ice	Proportion of sea ice days at hotspots (Nb. of days)
M283 ^a	85.9	4	20	75% (15)
M263	94.2	2	8	62.5% (5)
M274	78.7	4	26	61.5% (16)
M250	83.6	5	23	52.2% (12)
M301 ^a	77.0	4	32	50.0% (16)
F255	78.4	5	29	44.8% (13)
M327	66.7	3	29	34.5% (10)
F264 ^a	94.9	1	7	28.6% (2)
F253 ^a	95.6	1	6	16.7% (1)
M247	87.3	1	18	11.1% (2)
M118	70.5	2	33	9.1% (3)
F252	88.7	1	16	6.3% (1)
M278	86.5	1	19	5.3% (1)
M166	64.0	0	41	-
F168	68.2	0	14	-
F277	89.9	0	14	-
F276	93.3	0	9	-
F318	94.3	0	8	-
M275	96.1	0	2	-
F256	100	0	0	-
F270	100	0	0	-
F272	100	0	0	-
F273	100	0	0	-
M271	100	0	0	-
M333	100	0	0	-
M334	100	0	0	-

Data range from 25 October 2010 to 15 March 2011, when the only substantial food source on the sea ice is carrion. Foxes that were present at hotspots are shown in the top half of the table, followed by those that were not. *F* females, *M* males.

^a indicates individuals for which the first presence on the sea ice was a visit to a hotspot.

The dark and cold conditions prevailing during the study prevented us from sampling food sources on the sea ice, yet we can assume that food of marine origin was present. In addition, since all hotspots were detected from December–February, before seal pups were born, this food must have been carrion. Whereas all species of arctic whales leave the area before winter (Laidre *et al.* 2008), ringed seals remain abundant all year round. They are fed upon by polar bears, who sometimes act as surplus killers in addition to often eating seals only partially (Amstrup 2003; Stirling 1974; Stirling & Derocher 1990). Hunters from Pond Inlet, the closest Inuit community, also hunt seals, but they usually do not leave remains on the ice (C.–A. Gagnon, personal communication). A likely, testable hypothesis is therefore that hotspots occurred around ringed seal carrion left by polar bears. The size (several km²) of hotspots may be explained by a combination of 1– polar bears leaving clusters of carcasses rather than single carcasses, 2– foxes moving in the vicinity of carcasses between meals, and 3– Argos location error.

An alternative, non–mutually exclusive hypothesis may explain the specific case of Hotspot–3 (**Fig. 3.2C**). A few days before this hotspot was formed, Pond Inlet hunters transported by sledge, some bowhead whale meat that had been retrieved from a cache set up the previous summer; some meat may have been inadvertently lost on the ice (A. Maher, Parks Canada agency, personal communication).

3.6.2 Mechanisms involved in long–range food detection

The concurrent visit of the same areas by several individuals may indicate that they are guided by the same cues. Mammal scavengers rely mostly on olfaction to find carcasses (DeVault & Rhodes 2002; Selva *et al.* 2005), thus a logical hypothesis is that arctic foxes used long–range olfactory detection to detect carrion on the sea ice. The good olfactory capability of arctic foxes is well known as they can detect frozen lemmings under 46–77 cm of packed snow (Mullen & Pitelka 1972) or a subnivean seal lair (the excavated snow cavity made by a seal above a breathing hole) through

snow depths of over 150 cm (Smith 1976). Our study may provide, however, the first estimates of long-range food detection for this species. It is noteworthy that marine mammal carcasses are very smelly and scent sources are rare on the sea ice, so that any new carrion may be readily detected. In addition, prevailing winter winds in Pond Inlet, located 60 km from our study area, are from the south and southwest (Hudson *et al.* 2001), and could thus carry scents from the sea ice to fox territories (Fig. 1). On the other hand, the cold winter temperatures might hamper the generation and propagation of odors.

Among other arctic mammals, polar bears are notorious for their excellent sense of smell (Stirling 1974; Stirling & Latour 1978). Their scent detection distances vary from 2–3 km for a seal to 16 km for a large carcass (Kolenosky 1987) and even 60 km according to a popular publication (Brown 1993), although the evidence is unclear in this last case. Unfortunately, olfaction-based detection distances have rarely been studied experimentally in mammals, and the few distances obtained through experiments (Hirsch 2010; Nams 1991) are well below those reported here. Interestingly, however, observers following scent detection dogs (*Canis familiaris*) tracking seal lair or excavation (Kelly & Quakenbush 1990; Smith 1976) or whale scats at sea (Rolland *et al.* 2006) reported scent detection distances of up to 2–3 km. Some telemetry studies report higher distances, but with some caveats. For example, cattle carcass pits attracted resident and transient coyotes (*Canis latrans*) from 12.2 km and 20.5 km, respectively (2004), but it is unclear whether coyotes detected carcasses remotely or were just revisiting productive sites. To our knowledge, the only strong evidence for a detection distance approaching estimates provided by our study is that of Nevitt *et al.* (2008) who found through GPS tracking that the wandering albatross (*Diomedea exulans*) is capable of olfactory detection from over 20 km.

Other foraging tactics could be involved, such as the following of cues left by polar bears in the same way coyotes, ravens and red foxes (*Vulpes vulpes*) track wolf trails in the snow to find their kills (Mech 1966; Paquet 1991; Selva 2004; Stahler *et al.* 2002), conspecific cueing mediated through chemical communication such as scent marks or scent trails as suggested for black bear (*Ursus americanus*) (Noyce & Garshelis 2014), coarse-level local enhancement (Pöysä 1992) or inter-guild social information (Kane *et al.* 2014). Until the nature of the items attracting foxes is clearly identified, some uncertainty remains about the method of detection and the exact activities of foxes on the sea ice, thus requiring further investigation. Moreover, some fox trips to the sea ice appeared unrelated to any hotspot. Foxes may thus also move onto the sea ice without *a priori* knowledge of food location. All of these hypotheses regarding long-range detection need testing and the arctic fox study system could offer productive avenues for experimental research, especially in late winter when light and temperature constraints are relaxed in the Arctic. In particular, the experimental use of seal carcasses, coupled with Argos telemetry and camera traps (Hamel *et al.* 2013), could yield new evidence. The use of tracking devices with finer spatial and temporal resolutions than Argos, such as GPS, would also allow a more precise estimation of detection distances, through e.g. detailed analysis of movement paths (Nevitt *et al.* 2008).

3.6.3 Behavioral and ecological implications of long-distance detection range

Because of the patchiness and unpredictability of marine resources, foraging on the sea ice is usually considered to be more risky for foxes than foraging on land (Roth 2002, 2003). Our finding that marine resources may be detected from within the fox territories may challenge this view, at least when local conditions (distance of territories from the coast, presence of seal carcasses on the sea ice, direction of prevailing winds) make our results transferable. The large detection range of foxes may allow them to adopt a dual habitat selection strategy; they defend the inland

territory that is essential for breeding and summer feeding, while occasionally traveling on the sea ice to feed upon marine resources when detected. Foxes closer to a hotspot were not more likely to move out of their ranges to feed on the sea ice than foxes located further away, indicating that some foxes may choose to remain on the land even if carrion is available. Foraging on the sea ice may indeed present other constraints, such as the competition with conspecifics at the carcass, the risks of interacting with a dominant species such as the polar bear, or simply the energetic costs of traveling. In addition, the prolonged absence of a territory holder may increase the risk of intruders settling in the territory, as seen in birds (Davies & Houston 1983; Krebs 1982). In red foxes, territory takeover can occur from 3 to 8 days after the death of its owner (Giuggioli *et al.* 2011; Potts *et al.* 2013; Tsukada 1997). The attachment to the home range of arctic foxes was also highlighted by the fact that individuals joining successive hotspots returned to their inland home ranges in between, instead of remaining on the sea ice. The distance of foxes to the coast also did not influence the probability to join a hotspot, showing that foxes with home ranges not located directly on the coast are also able to detect carrion. Hotspots lasted about one–two weeks. Foxes coming from further away from the hotspot did not stay longer than the ones from a closer range, but the last foxes arriving spent less time there than did the first ones arriving, indicating that while the resource found may offset the costs of travel, it was depleted relatively rapidly. Additional knowledge on the nature and availability of winter carcasses in the study area, as well as on potential scavenger competitors, is needed to untangle the costs and benefits of alternative winter foraging strategies.

In general, the lack of information on resource detection abilities could lead to erroneous conclusions in animal movement research. For example, a straight–line movement of an animal towards a resource can result either from goal–oriented navigation based on a cognitive map or from a discovery made using long–range detection. Distinguishing between these alternatives requires measuring detection

distances for specific resources (Janson & Di Bitetti 1997). Our results also suggest that detection ranges may be underestimated for some mammalian scavengers, with implications regarding the appropriate spatial scale at which study results should be interpreted. Furthermore, a better knowledge of the detection ranges of various scavenger species would help to understand the sequence of exploitation of carrion by different competitor species, and hence the potential effect of such resource pulses on community ecology. Finally, fox hotspots also represent locations where many individuals are close to each other, thereby increasing the risks of transmission of diseases such as rabies (Rausch 1958). Rabies is a contact disease whose epidemiology with arctic foxes is still largely unknown (Mørk & Prestrud 2004). Knowing from how far away foxes in a population can be coming into contact can help in modeling the spatial spread of epidemic outbreaks.

3.7 *Conclusions*

Our results, based on the most extensive set of satellite tracking data obtained to date on territorial arctic foxes, provide the first indication that this species may have a large food detection range that extends far beyond the boundaries of the territory. This study presents estimates of detection range useful for interpreting and modeling movements of this mobile predator. The ability to detect a food source from a long distance may shape foxes' decisions to stay inland or move onto the sea ice during winter. As mobile links, foraging arctic foxes contribute to the transfer of resources from the marine to the terrestrial ecosystem (Roth 2002; Tarroux *et al.* 2012). A large detection range enhances the efficiency of resource searches (Wilmers *et al.* 2003) and may thus intensify the exploitation of marine resources by a terrestrial predator, causing cascading effects on tundra community dynamics. In this context, it is important to consider the long-range food detection abilities of arctic foxes and other arctic predators.

Acknowledgements

We thank C. Chicoine, A. Lalis, F. Taillefer, A. Tarroux and E. Tremblay for field help in 2010, and the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization and the Parks Canada Agency for allowing us to work in Sirmilik National Park of Canada. Per Fauchald and two anonymous reviewers provided helpful comments on an earlier draft. This study was supported by Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs program, Kenneth M. Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, and the Polar Continental Shelf Program. SL received a scholarship from Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies and EnviroNorth, the NSERC CREATE training program in northern environmental sciences.

CHAPITRE IV

CONCLUSION

4.1 *L'originalité et l'importance de l'étude*

4.1.1 L'originalité et l'importance du contexte de l'étude

La compréhension des mouvements et de l'organisation des individus dans l'espace est d'une importance considérable, aussi bien pour des raisons théoriques que pour des raisons appliquées (Nathan *et al.* 2008). Nous avons étudié plusieurs aspects de l'écologie du mouvement (**Fig. 4.1**) d'un prédateur majeur de la toundra, très mobile (Eberhardt *et al.* 1983b), d'une grande flexibilité écologique (Angerbjörn *et al.* 2004b; Norén *et al.* 2012) et constituant un lien trophique important entre les écosystèmes terrestre et marin (Tarroux *et al.* 2012), dans un contexte de ressources fortement dynamiques. Le rôle des prédateurs (aviaires et terrestres) dans le fonctionnement des écosystèmes arctiques (Gauthier *et al.* 2011; Legagneux *et al.* 2014) et dans la dynamique cyclique des rongeurs (Gilg *et al.* 2003) est de plus en plus reconnu, rendant d'autant plus importantes la quantification et la compréhension de l'utilisation de l'espace des prédateurs terrestres qui, contrairement aux prédateurs aviaires, sont présents dans l'Arctique toute l'année.

Le renard arctique dans la plaine sud de l'île Bylot vit dans un système marqué par la présence des quatre gradients de ressources mentionnés à la section 0.3 (abondance, hétérogénéité spatiale, variabilité temporelle et prédictibilité temporelle). L'abondance des ressources varie temporellement, de manière interannuelle et cyclique, avec les lemmings, et annuellement, avec la présence saisonnière des oies

en été et des phoques en hiver. En plus d'une forte hétérogénéité spatiale des ressources au sein de l'aire d'étude en été — les renards ayant accès ou non à la colonie d'oies —, le changement de disponibilité spatiale des proies se poursuit après le départ des oies par l'apparition d'un nouveau milieu (la banquise) donnant accès à des ressources marines en hiver. De ces trois types de ressources (lemmings, oies, phoques), la colonie nicheuse des oies fournit la ressource la plus spatio-temporellement prévisible, car elle est toujours présente au même endroit à la même période. Les jeunes phoques naissant sur la banquise de mi-mars à avril, cette ressource peut être aussi considérée comme temporellement prévisible, tout en étant plus dispersée spatialement que la colonie d'oies. Quoique d'une abondance variable et relativement imprévisible d'une année à l'autre, les lemmings sont, quant à eux, disponibles sur la toundra toute l'année. La présence de tous ces gradients de ressources offre une occasion unique d'étudier et de tester des hypothèses sur les comportements d'un prédateur en réponse à ces variations.

En plus de ce contexte particulier, cette étude utilise un suivi satellitaire d'une envergure sans précédent en ce qui a trait au renard arctique (et exceptionnelle dans le cas d'un carnivore terrestre) : elle s'étend sur six années consécutives, couvre le cycle annuel entier du renard arctique et a impliqué la pose de 107 colliers sur 85 adultes. Il s'agit aussi de la première étude combinant des données télémétriques avec des données génétiques et individuelles sur des renards capturés vivants en été et dont la tanière est connue grâce au suivi intensif de l'aire d'étude. La combinaison de ces approches a permis d'évaluer des hypothèses proposées à la suite de travaux faits dans d'autres populations, mais qui nécessitaient ce genre de données pour être testées.

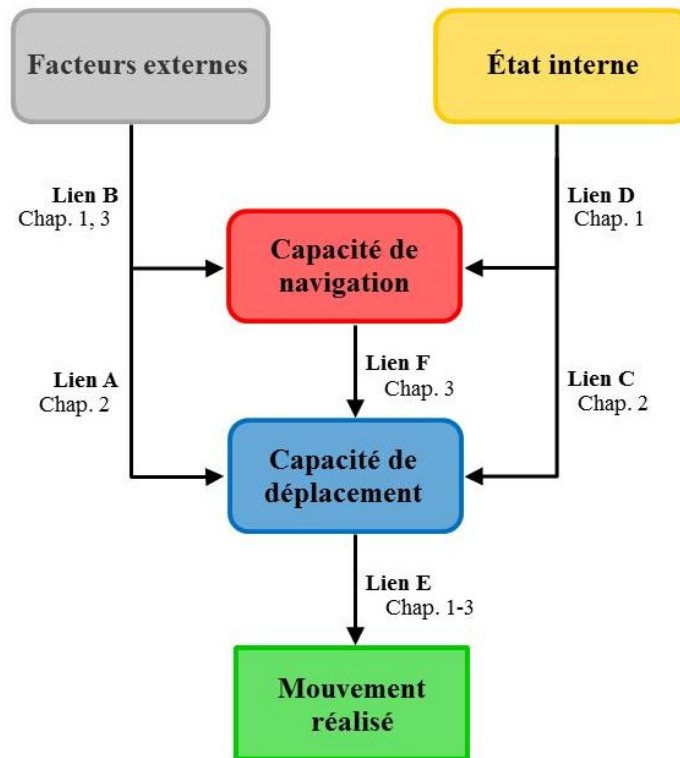


Figure 4.1 Composantes et liens du cadre de l'écologie du mouvement considérés dans les chapitres de cette étude. Le chapitre 1 évalue l'influence de l'abondance des proies (lemmings, oies des neiges) et de l'état interne (sexe, parenté) sur l'organisation spatiale des individus (respectivement, liens B et D) ; il permet également de déduire le patron de dispersion natale (lien E) par l'étude de la structure génétique de la population. Le chapitre 2 évalue l'influence de la disponibilité des ressources (lemmings, colonie d'oies des neiges, ressources marines sur la banquise) et de l'état interne (sexe, âge) sur les mouvements hivernaux (respectivement, lien A et C) ; il décrit aussi les types de mouvement utilisés (capacité de déplacement) et le patron de mouvement choisi par les individus selon les conditions (lien E). Le chapitre 3 donne une estimation de la distance de détection des ressources sur la banquise des renards (capacité de navigation) et évalue l'influence de divers facteurs (distance de la ressource, distance de la côte, date d'arrivée) (lien B) sur le choix d'aller exploiter ou non ces ressources marines (liens E et F). Adapté de Holyak *et al.* (2008) et de Morelle *et al.* (2014).

4.1.2 L'originalité et l'importance des questions abordées

La tolérance spatiale et l'évolution de la socialité

La variation intraspécifique des systèmes sociaux constitue un moyen pour les individus de s'adapter à des conditions environnementales changeantes et contribue à assurer la résilience d'une espèce (Schradin 2013). Dans le contexte actuel des changements climatiques et autres perturbations liées aux activités humaines, qui entraînent des bouleversements rapides dans les écosystèmes, l'étude de cette variation devient particulièrement importante, car contrairement à l'adaptation génétique, elle permet une réponse immédiate. Or, les mécanismes qui la régulent et les limites de cette flexibilité chez les individus ou les populations restent encore mal connus. De plus, comme relevé par Schradin *et al.* (2012), l'étude de la flexibilité sociale est aussi pertinente pour comprendre les sociétés humaines, considérant que l'espèce humaine est elle-même caractérisée par une forte flexibilité sociale et des sociétés monogames, polygames et polyandres. Chez les canidés, une prévalence de la monogamie sociale est accompagnée d'un degré de socialité qui varie très fortement : selon l'espèce ou au sein d'une même espèce, des individus peuvent vivre solitairement, en couple, en petit groupe familial ou en meute (Kleiman 2011; Kleiman & Eisenberg 1973). De nombreuses études ont ainsi cherché à comprendre les bases écologiques (Carr & Macdonald 1986; Macdonald 1983; Marino *et al.* 2012; von Schantz 1984a), évolutives (Kleiman & Eisenberg 1973) et génétiques (Kukekova *et al.* 2010; Sparkman *et al.* 2012) qui ont mené à la vie en groupe et ainsi à la socialité.

À quel point et de quelle manière les mouvements des animaux sont contraints par des interactions sociales ? Ces questions sont importantes, car elles peuvent influencer la démographie et, par conséquent, la viabilité des populations (Somers *et al.* 2008). En effet, une forte territorialité peut limiter la taille de la population effective (le nombre de reproducteurs) et réduire ainsi les occasions de reproduction,

ralentissant la croissance de la population (Saltz *et al.* 2000). Les espèces à reproduction communautaire, où un couple reproducteur accepte la présence de subordonnés sur son territoire, peuvent permettre une augmentation de la population, même si l'espace disponible est très limité. Ainsi, chez le lycaon (*Lycaon pictus*), une espèce sociale fortement menacée, dans un district au Kenya où la densité des animaux a triplé en neuf ans, la taille des domaines vitaux est restée constante, tandis que le nombre d'individus dans les meutes et le chevauchement entre les domaines vitaux des meutes a augmenté. Ce comportement a favorisé un rétablissement rapide de la population (Woodroffe 2011a; Woodroffe 2011b). À l'opposé, chez le renard gris insulaire (*Urocyon littoralis*), qui est également menacé, les couples répondaient autrefois à une forte densité en réduisant la taille de leurs domaines vitaux sans en augmenter le chevauchement ni la taille du groupe (Roemer 2004; Roemer *et al.* 2001). La façon dont les individus d'une espèce se partagent l'espace est donc un facteur important à prendre en considération pour le rétablissement des espèces menacées. La territorialité est répandue chez les carnivores et, actuellement, jusqu'à 27 % des espèces carnivores sont menacées (IUCN 2015).

De nombreuses études sur les déterminants de l'organisation socio-spatiale des mammifères mesurent un seul facteur (par ex., l'apparement), quoique la possibilité d'une influence du facteur non pris en compte soit évoquée dans la discussion (ex., López-Bao *et al.* 2014; Maher 2009b; Moyer *et al.* 2006; Ratnayeke *et al.* 2002; Schenk *et al.* 1998). Nous avons examiné deux hypothèses de recherche complémentaires qui concernent simultanément l'abondance des ressources (dont une variant spatialement, et l'autre, temporellement) et l'apparement, dans une même population sans pression de prédation importante, afin de déterminer l'influence de ces facteurs sur l'organisation spatiale du renard arctique. L'avantage d'étudier une espèce socialement flexible mais qui forme majoritairement des couples est de permettre de déterminer les circonstances incitant les couples à passer à une vie en groupe, et ainsi de mieux comprendre les premières étapes de la socialité.

Les mouvements hivernaux

Le lien entre patrons de mouvement et dynamique des ressources, particulièrement étudié chez les oiseaux (ex., Roshier & Reid 2003), a également été très examiné chez les ongulés (ex., Avgar *et al.* 2013; Mueller *et al.* 2011; Singh *et al.* 2012) et chez d'autres espèces mobiles, comme les chauves-souris (Rojas-Martínez *et al.* 1999). La question est moins étudiée chez les prédateurs terrestres. Chez les carnivores terrestres, la migration au sens strict est très rare et concerne surtout des cas de prédateurs qui suivent une proie elle-même migratrice (Avgar *et al.* 2014). Des excursions extraterritoriales régulières vers des zones de ressources abondantes et prévisibles, comme une aire d'hivernage de cervidés, sont cependant rapportées, notamment chez les loups, *Canis lupus* (Cook *et al.* 1999; Messier 1985) et les hyènes tachetées, *Crocuta crocuta* (Hofer & East 1993). Cependant, tel qu'observé chez les coyotes, *Canis latrans*, la présence d'une telle ressource ne garantit pas toujours son exploitation (Patterson & Messier 2001). Cela indique que les circonstances de la mise en place d'un système d'excursions extraterritoriales régulières ne sont pas encore bien connues.

Les capacités de déplacement des renards arctiques ont été déduites depuis quelques décennies à partir d'observations directes ou de recaptures d'individus marqués (Chesemore 1968a; Macpherson 1968; Wrigley & Hatch 1976). Cependant, la difficulté de suivre les renards dans les conditions extrêmes de l'hiver arctique a empêché jusqu'à très récemment de bien documenter les mouvements pendant cette période, qui couvre pourtant les deux tiers de l'année. Au cours des dernières années, la miniaturisation des émetteurs satellites a rendu possible leur utilisation sur les renards arctiques (Pamperin *et al.* 2008) et a ainsi permis le suivi d'individus à longueur d'année. Les premières études publiées utilisant la télémétrie satellitaire se sont concentrées sur les capacités de mouvement des renards, confirmant des distances de déplacement de plusieurs milliers de kilomètres à des vitesses soutenues

(90 km/jour), ainsi que la capacité à réaliser une boucle de migration et à passer plusieurs mois exclusivement sur la banquise (Pamperin *et al.* 2008; Tarroux *et al.* 2010). Le renard arctique serait ainsi assez mobile pour pouvoir suivre sur une grande échelle les changements d'abondance de sa proie cyclique (Tarroux *et al.* 2010). Le lien entre les mouvements de grande envergure (migration ou dispersion) et le déclin de l'abondance des lemmings, souvent suspecté (Wrigley & Hatch 1976) ou testé avec plus ou moins de succès avec des outils génétiques (Meinke *et al.* 2001; Norén *et al.* 2011b), n'a cependant jamais été évalué par télémétrie. En plus des lemmings, nous avons considéré les autres ressources présentes et testé l'hypothèse proposée par Mueller et Fagan (2008), tout en tenant compte du fait qu'un prédateur terrestre peut aussi réaliser de courtes excursions extraterritoriales. Bien que les carnivores aient possiblement des contraintes spécifiques comparativement aux oiseaux (locomotion plus coûteuse) ou aux grands herbivores (nature territoriale), cela donne l'occasion de tester la généralité du modèle et de le raffiner en l'évaluant dans d'autres groupes taxonomiques.

Un autre aspect peu connu des mouvements hivernaux concerne l'utilisation de la banquise. Quoique le fait que des ressources marines soient consommées en hiver ait été confirmé (Roth 2002; Smith 1976), une variabilité de l'utilisation de ces ressources au sein d'une population peut exister (Tarroux *et al.* 2012). Nous avons utilisé la télémétrie satellitaire afin d'identifier des facteurs influençant l'exploitation des ressources sur la banquise, notamment la capacité de détection des renards. L'évaluation de distances de détection est habituellement réalisée par un observateur qui suit visuellement l'animal (ex., Gross *et al.* 1995; Janson & Di Bitetti 1997; Nams 1997; Rolland *et al.* 2006), mais cela ne peut se faire que si l'animal n'est pas dérangé par la présence humaine. Récemment, des distances de détection ont été estimées en couplant l'analyse des changements de direction brusques dans le trajet d'un animal suivi par télémétrie à des observations permettant de confirmer l'obtention de la ressource (ex., Cablk *et al.* 2008; Nevitt *et al.* 2008). Nous avons

adapté cette méthode afin de proposer une approche novatrice permettant de cerner des zones d'activité intensive et d'estimer ainsi les distances de détection chez le renard arctique, une méthode rendue possible par le suivi satellitaire intensif dans l'aire d'étude.

4.2 *La discussion des principaux résultats*

Nous avons étudié comment la population de renards arctiques de la plaine sud de l'île Bylot se distribuait spatialement selon les fluctuations saisonnières et multiannuelles des ressources. Les résultats indiquent que l'influence de la colonie d'oies sur la population est très importante, aussi bien en ce qui concerne l'organisation socio-spatiale en été (Chap. 1) que les mouvements en hiver (Chap. 2). L'unité sociale de base de notre population était composée du couple, avec seulement quelques cas de groupes (trois individus), tous localisés dans la colonie d'oies (**Fig. 1.2**), ce qui est partiellement en accord avec le modèle théorique de Norén *et al.* (2012) prédisant l'organisation sociale du renard arctique en fonction de la pression de prédation et de l'abondance des ressources (**Fig. 0.3**). La territorialité des renards diminuait dans la colonie d'oies, comme observé dans une autre population exploitant une colonie d'oiseaux marins (Eide *et al.* 2004). Les chevauchements entre domaines vitaux étaient généralement plus grands dans la colonie d'oies (**Fig. 1.3**), et les tanières occupées étaient plus proches les unes des autres (**Fig. 1.4**). Il semble ainsi qu'en l'absence de prédateurs les couples de notre population répondent à la colonie d'oies par un changement du patron d'espacement, qui devient plus agrégé, plutôt qu'en tolérant des subordonnés sur leur territoire. Cependant, les chevauchements plus grands n'étaient généralement pas influencés par le degré d'apparentement (**Tableau 1.3**), contrairement à nos prédictions découlant de l'hypothèse de la sélection de parentèle. En Suède, les groupes se forment par la rétention de jeunes ou par le regroupement de membres apparentés au premier degré (Elmhagen *et al.* 2014). Il est à noter que la population de renards arctiques fenno-scandinave est passée très

proche de l'extinction à la fin du 20^e siècle, avec seulement 40–60 individus restants (Angerbjörn *et al.* 2013). Elle est présentement fragmentée en quatre sous-populations, toutes de petite taille (Dalén *et al.* 2006), augmentant probablement ainsi les chances d'interagir avec des membres apparentés. Contrairement à cette situation, nous avons montré que la population de l'île Bylot était généralement peu apparentée et qu'elle ne présentait pas de structure d'apparentement forte (**Tableau 1.2**), ce qui indique une absence de philopatrie. Ce résultat est contraire à nos prédictions, qui étaient basées sur l'étude d'Ehrich *et al.* (2012) à Svalbard, où un certain degré de philopatrie avait été relevé chez les femelles malgré la présence de la banquise et l'absence de barrières géographiques. Il concorde par contre bien avec la classification de la population canadienne dans un grand ensemble comprenant l'Amérique du Nord et le nord du Groenland (Norén *et al.* 2011a). En accord avec ce regroupement génétique, l'étendue des déplacements des renards de l'île Bylot en situation de migration ou de nomadisme couvre d'ailleurs cet ensemble géographique (**Fig. 2.1A** et **2.1B**). Ainsi, malgré l'abondance de nourriture dans la zone restreinte de la colonie d'oies, qui entraîne effectivement une diminution de la territorialité et la présence de groupes, la tolérance spatiale observée est indépendante du degré de parenté, ce qui pourrait quand même représenter une étape préliminaire vers l'évolution de la vie en groupe (et la socialité).

En plus de la pression de prédation et l'abondance des ressources, il serait important pour mieux comprendre l'organisation socio-spatiale de tenir simultanément compte d'autres facteurs, comme la saturation de l'habitat (Emlen 1982; Koenig & Pitelka 1981), le taux de mortalité (Doncaster & Macdonald 1991) et aussi possiblement la tendance chez les canidés à la cohésion des groupes (renard roux, Baker *et al.* 2000; loup d'Éthiopie, Marino *et al.* 2012). L'île Mednyi, où les ressources sont abondantes et où la prédation de renards est absente, constitue le seul endroit où les renards arctiques montrent de la reproduction communautaire. Sur cette île, la saturation de l'habitat était importante (jusqu'à 1500 renards vers la fin du 19^e siècle sur une île de

186 km²), et une forte territorialité des groupes familiaux, puis un maintien d'une organisation en groupes malgré l'espace devenu disponible à la suite d'une diminution majeure de la population ont été observés tour à tour (Goltsman *et al.* 2005). Elmhagen *et al.* (2014) ont mentionné que les groupes sociaux ont été communs en Suède au 19^e siècle. Les tanières en montagne sont creusées dans des formations fluvioglaciales sablonneuses, qui sont limitées dans la toundra alpine (Dalerum *et al.* 2002; Elmhagen *et al.* 2014), causant peut-être à cette époque une situation de saturation de l'habitat (Elmhagen *et al.* 2014). Au contraire, en Islande, où l'unité sociale de base est le couple, la très forte pression de chasse, qui existe depuis plus de 700 ans (Hersteinsson *et al.* 1989), pourrait avoir contribué à maintenir une grande disponibilité des tanières. Un fort taux de mortalité tend aussi à déstabiliser les liens sociaux (Sparkman *et al.* 2011; Wallach *et al.* 2009). Dans notre population d'étude, quelques observations indiquent que des groupes formés dans la colonie au cours d'une année de pic de lemmings très élevé pouvaient se maintenir pendant le creux des lemmings l'année suivante. Cela suggère d'un côté un effet des lemmings en plus de la colonie d'oies et, de l'autre, une certaine cohésion des groupes une fois formés. Cette hypothèse pourrait être testée dans une population où la proportion de groupes est plus élevée et où la pression de prédation par le renard roux est maintenue faible, par exemple à Helags, en Suède.

Nous avons confirmé que, en dehors de la saison d'élevage des jeunes, les renards pouvaient effectuer des mouvements sur de très longues distances, allant parfois à plus de 1800 km de l'île Bylot et au-delà de l'archipel arctique canadien vers le Groenland ou l'Alaska (**Fig. 2.1**, **Tableau 2.1**). Les résultats de notre étude ont souligné que, malgré leur capacité à effectuer ces mouvements, les individus de la population étaient principalement résidents (**Fig. 2.2**), notamment dans la colonie d'oies, peu importe la densité de lemmings (**Tableau 2.2**). Au lieu de partir à la recherche d'une région où les lemmings étaient plus abondants ou de passer tout l'hiver sur la banquise, les renards compensaient une faible densité de lemmings en

hiver par une augmentation des excursions courtes sur la banquise avoisinnante, notamment en dehors de la colonie d'oies (**Fig. 2.3**, **Tableau 2.3**). Cette tendance était beaucoup moins marquée dans le cas des renards de la colonie, suggérant que les œufs cachés pourraient fournir une ressource alternative. Quelques mouvements de migration ont cependant été observés ($n = 6$; **Fig 2.1B**), correspondant ainsi aux « mouvements saisonniers » mentionnés dans la littérature scientifique (Chesemore 1968a; Eberhardt *et al.* 1982; Fay & Follmann 1982; Wrigley & Hatch 1976). La migration est cependant très rare dans notre population (**Fig. 2.2**). La proximité relative de la côte et la distance de détection des renards sur la banquise, de plusieurs dizaines de kilomètres (**Fig. 3.3**), contribueraient possiblement à favoriser la mise en place d'un système d'excursions régulières à partir du domaine vital terrestre. Ces excursions sont généralement de courte durée (3 jours en moyenne) et confinées à la banquise côtière de l'étroit chenal (10-30 km de large) entre l'île Bylot et l'île Baffin (**Fig. 2.1D**). Bien que nous ne disposions pas d'information sur l'abondance et la distribution des phoques dans cette zone, la banquise côtière stable entre les îles de l'archipel arctique canadien fournit des habitats d'hivernage et de reproduction importants pour les phoques annelés (McLaren 1958; Smith *et al.* 1991), ce qui placerait des ressources marines proches des domaines vitaux de l'aire d'étude. Nous avons noté que certains renards ne se rendaient pas forcément sur un site de carcasse donné, même si leur territoire était situé à une distance apparemment propice à la détection de la carcasse. De plus, entre deux visites à des zones d'activité, au lieu de se rendre d'un site à l'autre en restant sur la banquise, les renards retournaient à leurs domaines vitaux avant de ressortir. Cela peut souligner le fait que les renards préfèrent rester dans les terres ou ont besoin de retourner régulièrement défendre le domaine vital. De grands morceaux de carcasses de phoques (adultes et jeunes) ont déjà été trouvés sur des tanières de renards, parfois à 2 km de la côte (observation personnelle), indiquant que ces ressources peuvent être ramenées dans les terres.

Les mouvements nomadiques (**Fig 2.1A**) ont été effectués par une petite proportion des renards étudiés (**Fig. 2.2**), contrairement à ce qui a été observé dans la toundra alpine suédoise, où la dispersion post-reproduction n'a pas du tout été détectée (Tannerfeldt & Angerbjörn 1996). Il est possible que ces renards nomades partent à la recherche d'un meilleur territoire. Cependant, la forte mortalité des individus qui quittent leur domaine vital en hiver, le fait que très peu de ces renards se soient installés dans un nouveau territoire à la période de reproduction (**Tableau B.2**) et leur âge plus avancé (**Tableau 2.2**) semblent indiquer qu'il ne s'agirait pas d'une tactique optimale. Comme mentionné par Way et Timm (2008), les informations sur les comportements et les mouvements des canidés plus âgés restent encore anecdotiques, étant donné que les études sont typiquement de courte durée, que les animaux meurent relativement jeunes ou que leurs colliers émetteurs ne durent pas toute leur vie. Chez les loups et les coyotes, il a été rapporté que les individus plus âgés pouvaient être expulsés par un nouvel individu reproducteur et devenir nomades (Holyan *et al.* 2005; Way & Timm 2008). En concordance avec cette idée, certaines des tanières ou certains des partenaires laissés par les individus qui se sont dispersés avaient été monopolisés par d'autres renards (**Tableau B.2**).

Au niveau de la distribution spatiale de la population, les renards arctiques de notre population d'étude présentent ainsi un patron d'espacement plus agrégé au niveau de la colonie d'oies et restent majoritairement résidents toute l'année. Une fois un domaine vital acquis, il peut être avantageux pour un renard de le garder à long terme d'année (et même durant plusieurs années) même si les ressources terrestres peuvent diminuer en hiver, surtout si ce domaine est bien placé, comme dans la colonie d'oies. Au niveau individuel, l'âge influence l'occurrence des mouvements de grande envergure (les renards plus âgés ont plus tendance à quitter l'île en hiver). Une combinaison de facteurs externes et internes génère donc les patrons d'utilisation de l'espace. Les composantes de l'écologie du mouvement étudiées et leur influence sur les mouvements de la population sont résumés dans le **Tableau 4.1**.

Tableau 4.1 Résumé des connaissances obtenues sur l'écologie du mouvement des renards arctiques de la plaine sud de l'île Bylot (Nunavut, Canada).

Composante de l'écologie du mouvement	Description	Effet sur le mouvement
État interne		
<i>Sexe</i>	Mâle/Femelle	Aucun effet sur les excursions courtes ou les mouvements de grande envergure en hiver Peu d'effet sur l'organisation socio-spatiale en été Aucun biais dans la dispersion natale
<i>Âge</i>	En années	Est lié à des mouvements de grande envergure en hiver
<i>Degré de parenté</i>	Coefficient de parenté	Aucun effet sur l'organisation socio-spatiale en été
Capacité de déplacement		
<i>Types de mouvements hivernaux</i>	- Courtes excursions extraterritoriales - Migration - Nomadisme	Stratégie de mouvement hivernale flexible
Capacité de navigation		
<i>Distance de détection</i>	Jusqu'à 40 km pour les ressources marines	Orientation efficace vers les ressources sur la banquise Influence possiblement le choix de s'alimenter sur terre ou sur la banquise en hiver
Facteurs externes		
<i>Ressource locale</i>	Lemmings	Faible densité de lemmings : augmente la fréquence des courtes excursions en hiver Aucun effet sur les déplacements de grande envergure en hiver Peu d'effet sur l'organisation socio-spatiale en été Aucun effet des variations sur la dispersion natale
<i>Ressources saisonnières (allochtones)</i>	Colonie d'oies Ressources marines (banquise)	Diminue la territorialité et favorise la formation de groupes en été Favorise la résidence en hiver Suscitent de courtes excursions extraterritoriales, un système permettant la résidence

4.3 *Les implications et perspectives*

4.3.1 Au niveau de l'écologie de l'espèce

Les domaines vitaux, la territorialité et l'organisation sociale du renard arctique avaient déjà fait l'objet de plusieurs études (voir références citées dans Audet *et al.* 2002), même si les tailles d'échantillons de certaines études étaient très petites. Une connaissance plus avancée de ces sujets fait du renard arctique un modèle adéquat pour répondre à des questions plus fondamentales (voir section 4.4.3). Pour ce qui est de l'écologie de l'espèce, notre étude a surtout permis de dévoiler tout un pan de son écologie hivernale, incluant les types de mouvements, la stratégie de mouvement de la population, les déterminants individuels et écologiques de la tactique de mouvement adoptée et la capacité de détection de ressources marines. Notre étude fournit notamment les premières estimations de la capacité de détection de proies (carcasses) à longue distance par cette espèce. Un autre résultat suprenant est l'absence de mouvements de masse pendant les creux de lemmings. On peut alors se demander quels individus sont impliqués dans les émigrations liées aux phases de décroissance des populations de lemmings décrites dans la littérature scientifique. Tant dans les articles scientifiques (Chesemore 1968a) que dans le savoir traditionnel inuit (Gagnon 2007), il a été suggéré que les jeunes individus plutôt que les adultes étaient la portion de population responsable des émigrations massives. Les jeunes de l'année, de même que les « flotteurs » (les jeunes des années précédentes qui ne sont pas encore installés sur un territoire), constituent une composante peu connue de notre population. La mortalité juvénile, qui semble être forte sur l'île Bylot, rend relativement « risqué » (et coûteux) le déploiement de colliers satellites sur des jeunes : sur cinq jeunes munis de colliers dans notre aire d'étude, quatre étaient morts dès le 1^{er} octobre, avant même la formation de la banquise, et le dernier était encore en cours de dispersion lorsque son collier a arrêté de fonctionner à la mi-décembre (D. Berteaux, données non publiées). Néanmoins, la dispersion juvénile reste un trait

de vie du renard arctique extrêmement important à éclaircir pour les populations ayant accès à la banquise. La dispersion des jeunes pourrait avoir un plus grand impact sur les flux génétiques circumpolaires que la dispersion des adultes, étant donné que nous avons trouvé que la mortalité des nomades adultes était forte et que les individus tendaient à être âgés. De même, suivre par télémétrie satellitaire d'autres populations de renards situées beaucoup plus loin dans les terres et pour qui des allers-retours vers la banquise seraient plus coûteux permettrait de vérifier les facteurs déterminants de la stratégie de mouvement hivernale employée par chaque population. Les conséquences de chaque tactique de mouvement (résidence, migration, nomadisme) sur la survie à long terme et le succès reproducteur des individus restent aussi à évaluer.

La capacité à détecter des ressources marines de loin (et possiblement à partir du domaine vital terrestre) suggère que trouver de la nourriture une fois sur la banquise pourrait être relativement peu risqué. Un phoque, même jeune, représente une source d'énergie importante pour un renard (Smith 1976). Malgré cela, l'utilisation de la banquise n'augmentant que lors de creux de lemmings, les renards semblent favoriser les ressources terrestres. Comme mentionné auparavant, n'ayant pas de données sur la disponibilité des ressources marines, la réponse fonctionnelle des renards envers ces ressources n'est pas connue. Des variations de la disponibilité des carcasses de phoques liées à l'activité des ours polaires dans la région (activité qui n'est pas documentée non plus) rend cette ressource imprévisible. La compétition intraspécifique ou les interactions avec les ours polaires peuvent aussi diminuer son attrait. Une prochaine étape serait donc l'étude de ces autres facteurs qui peuvent moduler l'exploitation des ressources sur la banquise. La détermination du mécanisme de détection des renards (capacités sensorielles, approvisionnement social, suivi des ours...) est aussi nécessaire. Ce mécanisme pourrait être révélé par un suivi GPS en fournissant des trajets à une plus fine échelle temporelle et spatiale.

Finalement, nous avons montré que l'âge, un facteur individuel, pouvaient influencer les mouvements. D'autres mesures de l'état interne des renards arctiques (condition corporelle, stress, personnalité...) mériteraient d'être prises en considération. De plus, tel que révélé par Schradin *et al.* (2012), des mécanismes endocriniens peuvent contrôler le passage d'un mode de vie solitaire à la vie en groupe chez la souris rayée africaine (*Rhabdomys pumilio*). Dans notre aire d'étude, les individus étant capturés une fois en été (entre mai et août), l'obtention de ces paramètres peut être relativement difficile. Cependant, l'utilisation de micro-capteurs sur le collier pourrait permettre de continuer à récolter des données sur les animaux après leur capture (ex. microphones miniaturisés permettant d'enregistrer les signaux sonores résultant d'interactions sociales, Couchoux *et al.* 2015). La capacité de navigation (capacités sensorielles, perceptuelles, cognitives...), encore plus difficile à mesurer mais tout aussi importante, reste un aspect peu connu de la biologie du renard arctique. Cela est vrai autant à une fine échelle (déplacements dans le domaine vital) qu'à une grande échelle (retour à la tanière après un déplacement de centaines de kilomètres).

4.3.2 Au niveau de l'écologie arctique

Notre étude a permis de mieux cerner comment les ressources, notamment les subsides allochtones (œufs d'oies des neiges et ressources marines), affectaient l'utilisation de l'espace du principal prédateur terrestre dans l'aire d'étude. Les différents modes de mouvements (courtes excursions, migration, nomadisme, etc.) peuvent avoir des effets directs sur les écosystèmes, par exemple, par l'exploitation des ressources, ou des effets indirects, à travers les changements de répartition des individus, mais ils agissent à des échelles spatio-temporelles différentes (Jeltsch *et al.* 2013). Comprendre les mouvements d'un vecteur mobile comme le renard arctique est particulièrement utile pour la modélisation du fonctionnement des écosystèmes arctiques. Le renard arctique, décrit comme un migrateur saisonnier et donc parfois considéré comme absent de la toundra en hiver, n'est pas toujours inclus comme un

prédateur des lemmings en hiver (par ex., Gilg 2006). Or, malgré une certaine variation inter-annuelle des tactiques de mouvement, la population de la plaine sud de l'île Bylot reste majoritairement présente en hiver. De plus, les excursions sur la banquise durent seulement quelques jours en moyenne, aussi il n'y a pas de période où les lemmings s'affranchissent du renard. Bien que Gilg *et al.* (2006) aient montré que le renard arctique montrait une réponse fonctionnelle de type III, indiquant qu'à une très faible densité de lemmings le renard se concentrait sur d'autres ressources (relâchant ainsi la pression sur les lemmings), le renard reste toujours présent. Ainsi, tenir compte de la prédation du renard en hiver dans les modèles visant à comprendre la dynamique cyclique des populations de petits rongeurs est essentiel, particulièrement à l'île Bylot, où les forces descendantes sont très importantes dans le fonctionnement de l'écosystème (Legagneux *et al.* 2014).

Au niveau du lien entre les écosystèmes terrestre et marin, les excursions du renard sur la banquise sont restreintes à la région entre l'île Bylot et l'île Baffin, indiquant que le flux de ressources marines entrant dans l'écosystème terrestre de Bylot (Tarroux *et al.* 2012) provient de cette zone. Cela suggère aussi que la prédation des renards arctiques de notre aire d'étude sur les jeunes phoques au printemps se limite également à cette région. À l'échelle continentale (néarctique, voir holarctique), compte tenu des distances couvertes (**Fig. 2.1**), les mouvements de grande envergure peuvent disséminer (ou ramener vers l'île Bylot) des parasites comme des cestodes (*Echinococcus* sp.) ou des pathogènes comme le virus de la rage, qui posent des risques pour les communautés humaines et animales nordiques. Les agrégations de renards arctiques autour des carcasses sur la banquise favorisent également la promiscuité d'individus de domaines vitaux normalement séparés de plusieurs kilomètres. Les comportements, les paramètres du mouvement et les distances rapportés dans cette étude peuvent servir à la modélisation en épidémiologie.

4.3.3 Au niveau de la biologie fondamentale

La tolérance spatiale et l'évolution de la socialité

Encore peu d'études ont tenté d'évaluer simultanément l'influence de l'apparement et de la distribution des ressources sur l'organisation socio-spatiale des prédateurs (mais voir Elbroch *et al.* 2015; Verdolin & Slobodchikoff 2009). De nombreuses études considèrent une augmentation du chevauchement de domaines vitaux entre individus apparementés directement comme une expression de la sélection de parentèle (ex., Kitchen *et al.* 2005; Rodgers *et al.* 2015). Mais, même au sein d'une population très apparementée (résultant d'un comportement philopatric) où le chevauchement entre les domaines vitaux voisins est généralement élevé, certains individus partageant un espace commun sont peu ou nullement apparementés. Aussi, la question de savoir si la tolérance spatiale observée est une conséquence ou non des liens de parenté reste ouverte (Innes *et al.* 2012; Ratnayeke *et al.* 2002). En considérant simultanément la distribution et les variations d'abondance des ressources (colonie d'oies et lemmings) et de l'apparement dans notre population, nous avons montré qu'en l'absence de prédateurs, seule la colonie d'oies entraînait une diminution de la territorialité et favorisait la formation de groupes, mais sans tolérance sélective envers la parenté. L'absence de l'influence de l'apparement sur la tolérance spatiale dans notre population fait écho aux résultats rapportés pour d'autres carnivores, comme le puma, *Puma concolor* (Elbroch *et al.* 2015; Nicholson *et al.* 2011), l'ours noir (Schenk *et al.* 1998) et le renard roux (Henry 2004). Le partage de l'espace peut être considéré comme une des premières étapes menant à des formes plus complexes de socialité chez les mammifères. L'absence de philopatrie dans notre population a ainsi servi à révéler que, initialement, la tolérance spatiale découlant d'une plus grande abondance de ressources se ferait sans discrimination. Cela contraste néanmoins avec le fait que les groupes sociaux, notamment chez les canidés, se forment par l'association continue des jeunes avec leurs parents (Kleiman

& Eisenberg 1973). Nous suggérons donc que, en l'absence de prédation, des conditions environnementales favorisant la philopatrie, comme la saturation de l'habitat, ou une plus faible mortalité permettant l'établissement de liens stables, sont nécessaires pour que des groupes familiaux se forment.

L'écologie spatiale et l'écologie du mouvement

Le suivi de carnivores terrestres présente des contraintes importantes, notamment la difficulté de les capturer et ainsi d'obtenir des tailles d'échantillon suffisantes. Malgré ces défis, tester chez des carnivores des théories spatiales développées dans d'autres groupes taxonomiques peut contribuer à avancer les connaissances et la compréhension générale de l'utilisation de l'espace par les êtres vivants (Young & Shivik 2006). Cette étude a ainsi permis de nuancer l'hypothèse de Mueller et Fagan (2008) dans le cas de prédateurs terrestres mobiles : un système d'excursions locales peut permettre la résidence annuelle d'un prédateur dépendant principalement d'une ressource variable imprévisible (ici, les lemmings). Cette étude soutient l'hypothèse selon laquelle l'accès à des proies alternatives permet à un prédateur de rester résident pendant l'absence de sa proie cyclique. Bien que cela ait été rapporté chez des prédateurs aviaires spécialistes des petits rongeurs, il s'agit de la première démonstration chez un prédateur mammifère. Ainsi, il peut y avoir un découplage entre les ressources dans le domaine vital et la tactique de mouvement (l'individu peut y rester même s'il n'y a pas suffisamment de ressources). La mise en place de ce système nécessite une zone d'alimentation prévisible contenant une ressource alternative (ici, des ressources marines sur la banquise) et à portée de l'animal à partir de son domaine vital (Hofer & East 1993; Tsukada 1997). Pour un prédateur mobile comme le renard arctique, qui est capable de parcourir 90 km/jour (Tarrow *et al.* 2010), la banquise côtière est facilement accessible. Pour un prédateur, la distance qui sépare la zone d'alimentation hivernale du domaine vital influence probablement son

choix entre un système d'excursions ou une relocalisation temporaire dans cette zone en hiver.

Nos résultats peuvent servir à mieux prédire les patrons spatiaux d'autres prédateurs qui dépendent de proies cycliques. Par exemple, dans un contexte similaire à celui du renard arctique, le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et le lynx roux (*Lynx rufus*) se spécialisent sur les lièvres (*Lepus* sp.), des proies aux cycles d'une périodicité de 10 ans. Il a été rapporté que, dépendamment des populations ou même des individus d'une même population, les phases de décroissance des populations de lièvres entraînaient des réponses différentes chez les lynx : un changement de leur régime alimentaire, la dispersion des adultes ou des migrations saisonnières vers des zones où l'abondance des lièvres demeure élevée (Knick 1990; Poole 1997).

La navigation et la modélisation

La distance de détection de ressources est inconnue pour beaucoup de mammifères (Janson & Di Bitetti 1997; Lima & Zollner 1996). Notre mesure de distance de détection des ressources sur la banquise (jusqu'à 40 km) par les renards est donc importante, d'autant plus qu'il s'agit de l'une des distances de détection les plus élevées trouvées dans la littérature scientifique. Cette mesure peut être utile pour l'interprétation des patrons de mouvements de prédateurs mammaliens et pour la modélisation spatiale. Notamment, dans de nombreuses approches de modélisation animale, les mouvements des individus sont réalisés en fonction de sa perception de l'environnement ou de ses capacités sensorielles (Garber & Hannon 1993; Lima & Zollner 1996; Olden *et al.* 2004; Pe'er & Kramer-Schadt 2008). Dans le cas des modélisations écosystémiques impliquant un prédateur se déplaçant entre deux milieux pour s'approvisionner (ex., Nevai & Van Gorder 2012), le système d'excursions du renard arctique peut fournir un modèle concret et des données quantifiées du mouvement, comme la fréquence des mouvements entre les deux milieux différents, ou des aspects du comportement, comme la réponse du prédateur

aux densités de l'une ou l'autre des ressources exploitées, qui peuvent servir à raffiner ces modèles.

Au niveau de l'écologie des charognards, la connaissance des capacités de détection des espèces peut permettre de mieux interpréter les interactions intra-guildes. Un charognard ayant un vaste champ de détection est généralement plus compétitif, étant donné qu'il peut plus facilement détecter une carcasse et y arriver en premier (DeVault *et al.* 2003). De plus, l'absence d'une espèce à une carcasse est parfois expliquée par une capacité de détection moindre (ex., Selva & Fortuna 2007). Cependant, d'autres raisons sont possibles. Par exemple, dans le parc national de Yellowstone, les coyotes utilisent les carcasses laissées par les loups, mais pas celles qui sont laissées par les chasseurs, une absence attribuée à la méfiance des coyotes envers les humains (Wilmers *et al.* 2003). Connaître les distances de détection des espèces permettrait de mieux interpréter si l'absence d'une espèce provient de son incapacité à détecter les carcasses de loin ou si d'autres causes sont en jeu. Tel que montré au Chap. 3, la télémétrie satellitaire, éventuellement associée à des carcasses placées expérimentalement et à des appareils photos automatiques, fournit un moyen de mesurer les distances de détection chez d'autres espèces de charognards.

4.3.4 Au niveau de la gestion et de la conservation

La variation individuelle des mouvements influence les échanges entre populations, la colonisation et la dynamique des populations. Cette variation nécessite donc d'être prise en considération lors de la prédiction des réponses écologiques d'une espèce aux changements climatiques et à la fragmentation de l'habitat (Clobert *et al.* 2009; Jeltsch *et al.* 2013). Dans le cas du renard arctique, il a été suggéré que le déclin de l'étendue de la banquise et les modifications de la phénologie de fonte dus aux changements climatiques pouvaient avoir un effet négatif sur les renards arctiques en limitant notamment leur accès aux ressources marines en automne et au printemps (Pamperin *et al.* 2008; Roth 2002). Bien qu'une fonte de la banquise plus hâtive au

printemps puisse poser un problème pour les renards migrants tentant de revenir à leurs tanières, la proportion de renards migrants est très faible dans notre population. De plus, la banquise côtière au sud de l'île Bylot se brise actuellement en juin-juillet, plusieurs mois après le début de la saison d'accouplement des renards (février-mars) et la naissance des jeunes dans les tanières (avril-mai). La majorité de la population étant résidente en hiver, les changements de la phénologie de la banquise ne devraient pas avoir un effet majeur sur la population tant que la banquise reste disponible au moins une partie de l'hiver. Par contre, des changements au niveau de la banquise peuvent affecter les populations de phoques (Ferguson *et al.* 2005) et d'ours polaires (Regehr *et al.* 2007), et donc la disponibilité des carcasses de phoques par l'intermédiaire de modifications de l'activité des ours polaires. Il demeure ainsi important de quantifier la disponibilité de ce subside au cours de l'hiver afin de mieux comprendre son influence sur les déplacements des renards.

Au niveau des changements liés aux activités humaines, la tendance d'une population naturelle à demeurer résidente lorsque les ressources sont suffisamment abondantes en hiver pourrait contribuer à expliquer pourquoi les renards arctiques deviennent facilement résidents près des installations humaines, où des subsides anthropiques sont disponibles (Lehner 2012). De plus, la diminution de la territorialité dans la colonie d'oies implique qu'une plus grande densité de renards peut se maintenir dans des zones où les ressources sont abondantes et concentrées, ce qui est souvent le cas des ressources d'origine humaine. D'un autre côté, ces mêmes comportements pourraient favoriser le rétablissement de populations. Par exemple, la population de renards arctiques fenno-scandinave est présentement en rétablissement (Angerbjörn *et al.* 2013; Angerbjörn *et al.* 2004a) et reste confinée aux hautes altitudes de la toundra alpine (Landa *et al.* 1998). Le programme de nourrissage artificiel mis en place dans certaines régions s'apparente à des subsides allochtones naturels, et une plus grande proportion de groupes a déjà été observée en réponse à l'ajout de cette ressource (Elmhagen *et al.* 2014). La pression de prédation par le renard roux est relativement

élevée en Fenno-scandinavie (Norén *et al.* 2012). Placer les stations de nourrissage artificiel de manière concentrée dans l'espace, créant ainsi une ressource localisée et abondante (comme une colonie d'oiseaux), pourrait favoriser la formation de groupes. Cela pourrait être bénéfique, car une recolonisation de l'espace par des groupes fournirait par la même occasion une meilleure protection contre les prédateurs. Finalement, l'expansion du renard roux, dont la présence dans l'Arctique canadien est relativement récente (Gallant 2014), pourrait servir à vérifier si la prédation par un compétiteur mène à la formation de groupes (apparentés ou non) dans notre population.

4.4 *Les limites de l'étude*

4.4.1 Le suivi satellitaire Argos

La technologie Argos est beaucoup moins précise que la technologie GPS. L'imprécision des localisations peut se répercuter sur les analyses spatiales et limiter le type d'analyses possibles. Cette technologie présente cependant des avantages non négligeables dans notre contexte de recherche. Elle permet entre autres de suivre les individus en temps réel sur une grande échelle spatiale durant l'hiver arctique sans avoir besoin de récupérer les colliers. Comme mentionné précédemment, la précision des localisations sur notre site d'étude a été testée, révélant que les colliers que nous avons utilisés fournissent les estimations d'erreur les plus faibles rapportées pour la technologie Argos (Christin *et al.* 2015). En accord avec les recommandations de cette étude, nous avons employé un filtre de vitesse appliqué sur les localisations de meilleure classe (LC 3, 2, 1) et travaillé à des échelles spatiales plus grandes que l'erreur de localisation. De plus, l'erreur de localisation a pu être incluse dans certaines analyses, comme dans les analyses dBBMs (Chap. 3).

Malgré l'ampleur du suivi satellitaire réalisé, un suivi de six ans couvre seulement deux cycles de lemmings, ce qui reste encore peu. Il serait possible que la densité de

lemmings en hiver déclenche en fait de la dispersion chez les adultes de deux manières : directement lors des creux de lemmings (les renards quittant leur territoire pour trouver des ressources ailleurs) et indirectement lorsque la densité de lemmings augmente, par l'intermédiaire de nouveaux immigrants arrivant dans l'aire d'étude et qui chasseraient les renards les moins compétitifs (notamment les plus âgés). En effet, le nombre de renards adultes augmente d'un été à l'autre quand les populations de lemmings sont en phase ascendante (D. Berteaux, données non publiées), mais le faible nombre de jeunes marqués ré-observés et l'absence de structuration génétique (Chap. 1) semblent indiquer que les nouveaux arrivants ne proviennent pas de l'aire d'étude. La question d'une possible interaction entre les densités de lemmings et de renards se retrouve aussi en été, mais elle reste difficile à tester à cause des tailles d'échantillon plus faibles en 2007-2009, au début du suivi satellitaire. De plus, les renards présents en été ne sont pas tous munis d'un collier. Les mesures de territorialité peuvent ainsi être sous-estimées. Prolonger le suivi durant un ou plusieurs autres cycles de lemmings et tenter d'obtenir une mesure de la densité de renards au cours de l'année permettraient de distinguer l'influence des lemmings de l'influence de la compétition intraspécifique.

4.4.2 L'approche corrélative et l'extrapolation

Malgré les tendances observées dans notre population, les études corrélatives ne permettent pas d'établir clairement les relations de cause à effet. Les études corrélatives peuvent, par contre, aider à repérer les variables d'intérêt ou d'exclure certaines variables lors de la conception de projets expérimentaux.

Le patron annuel d'utilisation de l'espace de notre population de renards arctiques, qui dispose de la plus grande colonie nicheuse de grandes oies des neiges au Canada et de l'accès à la banquise dans une zone propice aux phoques, pourrait représenter un cas particulier. Néanmoins, la présence de populations d'oiseaux marins ou terrestres

formant de vastes colonies sur des falaises ou sur la toundra est commune dans tout l'Arctique en été, de sorte que la restriction spatiale d'un prédateur mobile par des subsides allochtones représente probablement une situation courante.

4.5 *Bilan*

Nous avons mis en évidence 1) un patron social composé majoritairement de couples, mais avec un degré de territorialité variable en saison estivale, 2) différentes tactiques de mouvement hivernales (résidence avec système d'excursions courtes locales, migration et nomadisme) et 3) une capacité de détection sur la banquise de plusieurs dizaines de kilomètres. Nous avons aussi approfondi la compréhension des relations entre dynamique des ressources, état interne des individus et patrons spatiaux pour ce prédateur terrestre qui dépend d'une proie cyclique mais qui est capable de se déplacer entre deux écosystèmes. Les résultats de cette recherche, dont certains ont été à l'encontre des hypothèses de travail et des observations sur cette espèce réputée comme étant très mobile, montrent, d'une part, la flexibilité comportementale de ce prédateur et, d'autre part, la façon dont il s'ajuste spatialement selon divers gradients de ressources. Les espèces mobiles utilisent le mouvement pour s'adapter aux changements de conditions environnementales, une adaptation comportementale dont il faut tenir compte dans le cadre des changements climatiques et des autres perturbations liées aux activités humaines. Le renard arctique constitue un vecteur mobile de ressources (échanges entre milieux marin et terrestre) et de processus trophique (prédation). Ses patrons spatiaux et temporels sont importants à prendre en considération pour comprendre le fonctionnement et la résilience des écosystèmes arctiques, et pour mieux appréhender les questions de gestion et de conservation des populations.

APPENDICE A

Table A.1 Summary of the summer tracking records of 78 adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters (PTT) on Bylot Island, Nunavut, Canada from May 2007 to September 2012 (138 fox-years). The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M). Duty cycles for the PTTs : Type 1– 4hr ON/20hr OFF from 1 June to 15 August, 4hr ON/44hr OFF from 15 August to 31 May; Type 2 – 3hr ON/21hr OFF from 15 October to 15 May, 3hr ON/45hr OFF from 16 May to 14 October; Type 3– 3h ON/21h OFF every day.

Summer year	Fox ID	PTT type	First location	Last location	No. days tracked	No. raw locations	No. filtered locations
2007	F125	1	2007-08-16	2007-09-29	45	206	175
2007	F131	1	2007-07-25	2007-09-29	67	292	245
2007	F168	1	2007-08-08	2007-09-29	53	202	185
2007	M122	1	2007-08-17	2007-09-29	44	185	159
2007	M161	1	2007-07-25	2007-09-29	67	230	203
2007	M166	1	2007-07-30	2007-09-29	62	220	190
2008	F116	1	2008-07-04	2008-09-29	88	765	465
2008	F125	1	2008-05-02	2008-09-29	151	876	417
2008	F131	1	2008-05-02	2008-06-29	59	287	149
2008	F168	1	2008-05-02	2008-09-29	151	851	477
2008	F182	1	2008-05-27	2008-08-31	97	846	359
2008	F201	1	2008-07-04	2008-09-29	88	722	379
2008	F217	1	2008-07-13	2008-09-29	79	611	248
2008	F26	1	2008-05-15	2008-09-29	138	808	288
2008	F3	1	2008-05-23	2008-09-30	131	805	457
2008	M118	1	2008-06-08	2008-09-29	114	1048	627
2008	M144	1	2008-06-13	2008-09-29	109	887	461
2008	M166	1	2008-05-02	2008-09-29	151	921	427
2008	M183	1	2008-06-10	2008-09-29	112	1033	596
2008	M184	1	2008-06-19	2008-09-29	103	880	474
2008	M215	1	2008-07-10	2008-09-29	82	680	394
2008	M94	1	2008-06-16	2008-09-29	106	950	523
2009	F168	2	2009-06-23	2009-09-30	100	479	255

2009	F248	2	2009-06-23	2009-09-30	100	462	220
2009	F251	2	2009-06-09	2009-09-30	114	508	258
2009	F252	2	2009-06-14	2009-09-30	109	482	216
2009	F253	2	2009-06-09	2009-09-30	114	489	197
2009	F255	2	2009-07-04	2009-09-30	89	424	172
2009	F256	3	2009-07-30	2009-09-30	63	527	270
2009	M118	1	2009-05-02	2009-09-29	151	1236	638
2009	M144	1	2009-05-02	2009-09-29	151	1241	571
2009	M183	3	2009-05-02	2009-09-30	152	1018	434
2009	M184	1	2009-05-22	2009-09-29	131	1156	666
2009	M247	3	2009-06-15	2009-09-30	108	923	448
2009	M250	3	2009-06-25	2009-09-30	98	839	364
2009	M257	3	2009-07-03	2009-09-30	90	777	401
2009	M269	3	2009-07-14	2009-09-30	79	758	277
2010	F168	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1233	569
2010	F248	2	2010-05-01	2010-07-28	89	405	149
2010	F252	2	2010-05-31	2010-09-30	123	520	214
2010	F253	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1028	436
2010	F255	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1110	472
2010	F256	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1282	571
2010	F264	3	2010-06-25	2010-09-30	98	986	537
2010	F270	2	2010-06-19	2010-09-30	104	557	232
2010	F272	3	2010-06-28	2010-09-30	95	954	463
2010	F273	2	2010-06-01	2010-09-30	122	612	283
2010	F276	2	2010-07-02	2010-09-30	91	460	218
2010	F277	2	2010-06-09	2010-09-30	114	534	213
2010	F318	2	2010-07-22	2010-09-30	71	390	196
2010	F328	3	2010-07-23	2010-08-16	25	242	134
2010	M118	3	2010-07-28	2010-09-30	65	695	433
2010	M166	3	2010-07-08	2010-09-30	85	813	390
2010	M183	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1480	556
2010	M247	3	2010-07-23	2010-09-30	70	729	393
2010	M250	2	2010-05-01	2010-09-30	153	816	444
2010	M257	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1405	685
2010	M263	3	2010-05-01	2010-09-30	153	1556	667
2010	M271	2	2010-06-20	2010-09-30	103	513	218
2010	M274	2	2010-06-22	2010-09-30	101	512	186
2010	M275	3	2010-06-01	2010-09-30	122	1180	464
2010	M278	2	2010-06-09	2010-09-30	114	623	279

2010	M283	3	2010-07-10	2010-09-30	83	839	438
2010	M301	3	2010-07-10	2010-09-30	83	756	347
2010	M327	3	2010-07-22	2010-09-30	71	575	262
2010	M333	3	2010-08-03	2010-09-30	59	625	293
2011	F252	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1212	481
2011	F253	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1704	786
2011	F256	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1479	661
2011	F264	2	2011-05-01	2011-09-29	152	832	471
2011	F276	2	2011-05-01	2011-09-30	153	793	313
2011	F277	2	2011-05-01	2011-09-30	153	868	382
2011	F318	2	2011-05-01	2011-09-30	153	824	399
2011	F323	2	2011-05-30	2011-09-29	123	734	287
2011	F335	3	2011-05-20	2011-09-30	134	1434	685
2011	F338	3	2011-06-22	2011-09-30	101	1117	308
2011	F341	2	2011-05-31	2011-09-30	123	678	229
2011	F342	2	2011-06-04	2011-09-29	118	706	281
2011	F343	3	2011-06-13	2011-09-30	110	1209	510
2011	F347	3	2011-06-21	2011-09-30	102	1181	399
2011	F348	3	2011-06-14	2011-09-30	109	1172	534
2011	F349	2	2011-06-20	2011-09-29	102	609	248
2011	F350	3	2011-06-06	2011-09-30	117	1099	539
2011	F352	2	2011-06-24	2011-09-29	98	550	191
2011	F353	2	2011-07-02	2011-09-30	91	502	189
2011	F367	2	2011-07-15	2011-09-29	77	449	191
2011	F368	2	2011-07-08	2011-09-29	84	419	171
2011	F382	3	2011-07-20	2011-09-30	73	762	444
2011	M183	3	2011-06-20	2011-09-30	103	1183	493
2011	M184	2	2011-07-18	2011-09-29	74	439	219
2011	M247	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1729	963
2011	M275	2	2011-07-01	2011-09-29	91	523	201
2011	M278	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1439	712
2011	M283	3	2011-05-01	2011-06-06	37	400	170
2011	M301	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1680	664
2011	M327	3	2011-06-24	2011-09-30	99	1028	500
2011	M333	3	2011-05-01	2011-09-30	153	1717	839
2011	M336	3	2011-05-23	2011-09-30	131	1419	583
2011	M337	3	2011-05-23	2011-09-25	126	1377	518
2011	M339	3	2011-06-23	2011-09-30	100	1084	421
2011	M340	3	2011-05-30	2011-09-30	124	1419	604

2011	M344	3	2011-06-19	2011-09-30	104	1191	649
2011	M346	2	2011-06-24	2011-09-29	98	600	275
2011	M351	3	2011-06-10	2011-09-30	113	1261	579
2011	M364	2	2011-07-06	2011-09-29	86	496	214
2011	M369	2	2011-07-10	2011-09-29	82	497	237
2011	M371	3	2011-07-15	2011-09-30	78	889	418
2011	M374	2	2011-07-10	2011-09-30	83	435	189
2012	F256	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1596	710
2012	F323	3	2012-05-01	2012-09-29	152	899	416
2012	F335	3	2012-05-01	2012-06-20	51	556	303
2012	F338	3	2012-05-01	2012-09-28	151	1434	310
2012	F341	3	2012-05-01	2012-09-28	151	903	410
2012	F343	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1532	725
2012	F347	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1666	749
2012	F349	3	2012-05-01	2012-06-15	46	260	106
2012	F350	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1578	821
2012	F352	3	2012-05-01	2012-09-29	152	860	311
2012	F353	3	2012-05-01	2012-08-25	117	707	290
2012	F367	3	2012-05-01	2012-09-29	152	904	482
2012	F401	3	2012-05-23	2012-09-30	131	1411	660
2012	F402	3	2012-05-29	2012-08-10	74	815	392
2012	F428	3	2012-07-17	2012-09-30	76	773	370
2012	F430	3	2012-07-22	2012-09-30	71	779	364
2012	F432	3	2012-07-30	2012-09-30	63	698	378
2012	M183	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1694	678
2012	M184	3	2012-05-01	2012-09-29	152	916	450
2012	M257	3	2012-06-13	2012-09-30	110	1179	650
2012	M327	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1124	572
2012	M333	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1648	805
2012	M339	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1630	739
2012	M340	3	2012-05-01	2012-09-30	153	1628	698
2012	M346	3	2012-05-01	2012-09-15	138	819	427
2012	M364	3	2012-05-01	2012-09-29	152	936	373
2012	M369	3	2012-05-01	2012-09-29	152	938	417
2012	M374	3	2012-05-01	2012-09-30	153	821	394
2012	M407	3	2012-06-08	2012-09-30	115	1248	715
2012	M417	3	2012-06-25	2012-09-30	98	1008	536

Table A.2 Characteristics of the nine unlinked microsatellite markers used for arctic foxes of Bylot Island, Nunavut, Canada.

Locus	Primer sequence (5'–3')	Repeated unit	Size range (bp)	Annealing temp (°C)
CPH9^a	HEX - CAG AGA CTG CCA CTT TAA ACA CAC AAA GTT CTC AAA TAC CAT TGT GTT ACA	(GT) ₁₈	139–161	59
CPH15^a	FAM - GCC TAT ATA AAA TGC ATC TGA GC CCG TGA CTC CTG TCT TCT GAC	(AC) ₁₈	145–167	58
CXX140^b	FAM - CAG AGG TGG CAT AGG GTG AT TCG AAG CCC AGA GAA TGA CT	(GT) ₁₅	136–156	55
CXX147^b	FAM - CCA TGG GAA ACC ACT TGC ACT TCA TCA TGT CTG GAA GCG	(AC) ₂₀	165–185	55
CXX173^b	HEX - ATC CAG GTC TGG AAT ACC CC TCC TTT GAA TTA GCA CTT GGC	(TG) ₁₇	121–129	55
CXX250^b	HEX - TTA GTT AAC CCA GCT CCC CCA TCA CCC TGT TAG CTG CTC AA	(AC) ₁₈ A ₂ (TC) ₄	122–140	55
745^c	FAM - TTT ATG GTC TCC ATG AGG GC TCC CTG CAT TTC CTT ATT TCA	Dinucleotide	265–281	55
758^c	HEX - AAG CAT CCA GAA TCC CTG G GTT GAT TGG GAG ATA ATC CAC A	Dinucleotide	207–241	55
771^c	HEX - GAG GAA GCC TAT GGT AGC CA CAA GAC CTG AAT TCC TTG TTC C	Dinucleotide	98–118	55

^a Fredholm M, Wintero AK (1995) Variation of short tandem repeats within and between species belonging to the Canidae family. *Mammalian Genome* 6:11–18.

^b Ostrander EA, Sprague GF, Rine J (1993) Identification and characterization of dinucleotide repeat (CA)_n markers for genetic mapping in dog. *Genomics* 16:207–213.

^c Mellersh CS, Langston AA, Acland GM et al. (1997) A linkage map of the canine genome. *Genomics* 46:326–336.

Table A.3 Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Bold p -value indicates statistical significance at the 0.05 level. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size.

Dyad type	Summer year	No. ind	No. of valid dyads	Mantel r	p -value
All	2003	6	14	-0.41	0.92
	2004	13	75	0.03	0.44
	2005	13	75	0.01	0.48
	2006	27	348	0.03	0.32
	2007	25	292	0.03	0.34
	2008	27	342	-0.03	0.71
	2009	20	183	0.04	0.40
	2010	34	548	-0.00	0.54
	2011	49	1158	-0.02	0.71
	2012	62	1873	-0.01	0.58
F-F	2003	3	3	0.00	0.66
	2004	6	15	0.13	0.33
	2005	7	21	0.14	0.43
	2006	11	55	-0.06	0.69
	2007	13	78	0.00	0.50
	2008	13	78	-0.21	0.95
	2009	9	36	0.03	0.47
	2010	16	120	0.11	0.13
	2011	27	351	0.06	0.14
	2012	34	561	0.05	0.13
M-M	2003	3	3	0.50	0.67
	2004	7	21	0.05	0.49
	2005	6	15	0.33	0.09
	2006	16	120	0.04	0.36
	2007	12	66	0.25	0.01
	2008	14	91	-0.04	0.68
	2009	11	55	-0.03	0.59
	2010	18	153	-0.12	0.91
	2011	22	231	0.00	0.52
	2012	28	377	-0.04	0.77

M-F	2003	6	8	-0.27	0.80
	2004	13	39	0.04	0.39
	2005	13	39	0.10	0.27
	2006	27	173	0.05	0.18
	2007	25	148	0.04	0.25
	2008	27	173	0.00	0.54
	2009	20	92	0.03	0.40
	2010	34	275	-0.02	0.66
	2011	49	577	-0.02	0.71
	2012	62	936	0.00	0.50

Table A.4 Relationship between relatedness and geographic distances for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations.

Dyad type	Lemming cycle	No. ind	No. of valid dyads	Mantel r	p -value
All	2003–2005	21	140	-0.03	0.68
	2006–2008	56	850	0.03	0.16
	2009–2012	68	1607	-0.03	0.82
F-F	2003–2005	10	32	-0.001	0.51
	2006–2008	25	179	0.01	0.43
	2009–2012	36	450	0.05	0.14
M-M	2003–2005	11	35	-0.03	0.64
	2006–2008	31	246	0.01	0.41
	2009–2012	32	356	-0.008	0.58
M-F	2003–2005	21	73	-0.003	0.54
	2006–2008	56	425	0.03	0.16
	2009–2012	68	801	-0.02	0.78

Table A.5 Relationship between relatedness and home range overlap (K90) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size.

Dyad type	Summer year	No. ind	No. of valid dyads	Mantel r	p -value
All	2007	6	12	0.05	0.39
	2008	16	117	0.10	0.13
	2009	15	100	0.10	0.17
	2010	29	396	0.03	0.28
	2011	42	849	0.03	0.18
	2012	30	428	0.00	0.47
F-F	2007	3	3	-0.87	1.00
	2008	9	36	0.18	0.16
	2009	7	21	0.19	0.22
	2010	14	91	0.03	0.35
	2011	22	231	-0.02	0.60
	2012	17	136	-0.14	0.94
M-M	2007	3	3	-0.50	1.00
	2008	7	21	-0.03	0.49
	2009	8	28	-0.01	0.50
	2010	15	105	0.17	0.05
	2011	20	190	-0.03	0.65
	2012	13	78	-0.07	0.73
M-F	2007	6	6	-0.22	0.74
	2008	16	60	0.04	0.32
	2009	15	51	0.10	0.18
	2010	29	200	0.05	0.19
	2011	42	428	0.03	0.21
	2012	30	214	-0.03	0.69

Table A.6 Relationship between relatedness and core area overlap (K50) for dyads of adult arctic foxes of Bylot Island (Nunavut, Canada) : number of individuals and valid dyads; correlation coefficient from Mantel tests (Mantel r) and p -values after 10,000 permutations. Grey shading indicates years with less than 10 individuals, for which results must be taken with care due to low sample size.

Dyad type	Summer year	No. ind	No. of valid dyads	Mantel r	p -value
All	2007	6	12	-0.05	0.54
	2008	16	117	-0.03	0.61
	2009	15	100	-0.07	0.72
	2010	29	396	0.04	0.23
	2011	42	849	0.04	0.13
	2012	30	428	0.06	0.11
F-F	2007	3	3	-0.87	1.00
	2008	9	36	-0.12	0.74
	2009	7	21	0.08	0.32
	2010	14	91	0.02	0.39
	2011	22	231	-0.02	0.60
	2012	17	136	-0.06	0.75
M-M	2007	3	3	-0.50	1.00
	2008	7	21	-0.22	0.99
	2009	8	28	-0.37	0.97
	2010	15	105	0.10	0.15
	2011	20	190	0.01	0.42
	2012	13	78	-0.12	0.85
M-F	2007	6	6	-0.28	0.82
	2008	16	60	-0.10	0.87
	2009	15	51	-0.03	0.59
	2010	29	200	0.06	0.13
	2011	42	428	0.03	0.17
	2012	30	214	0.01	0.41

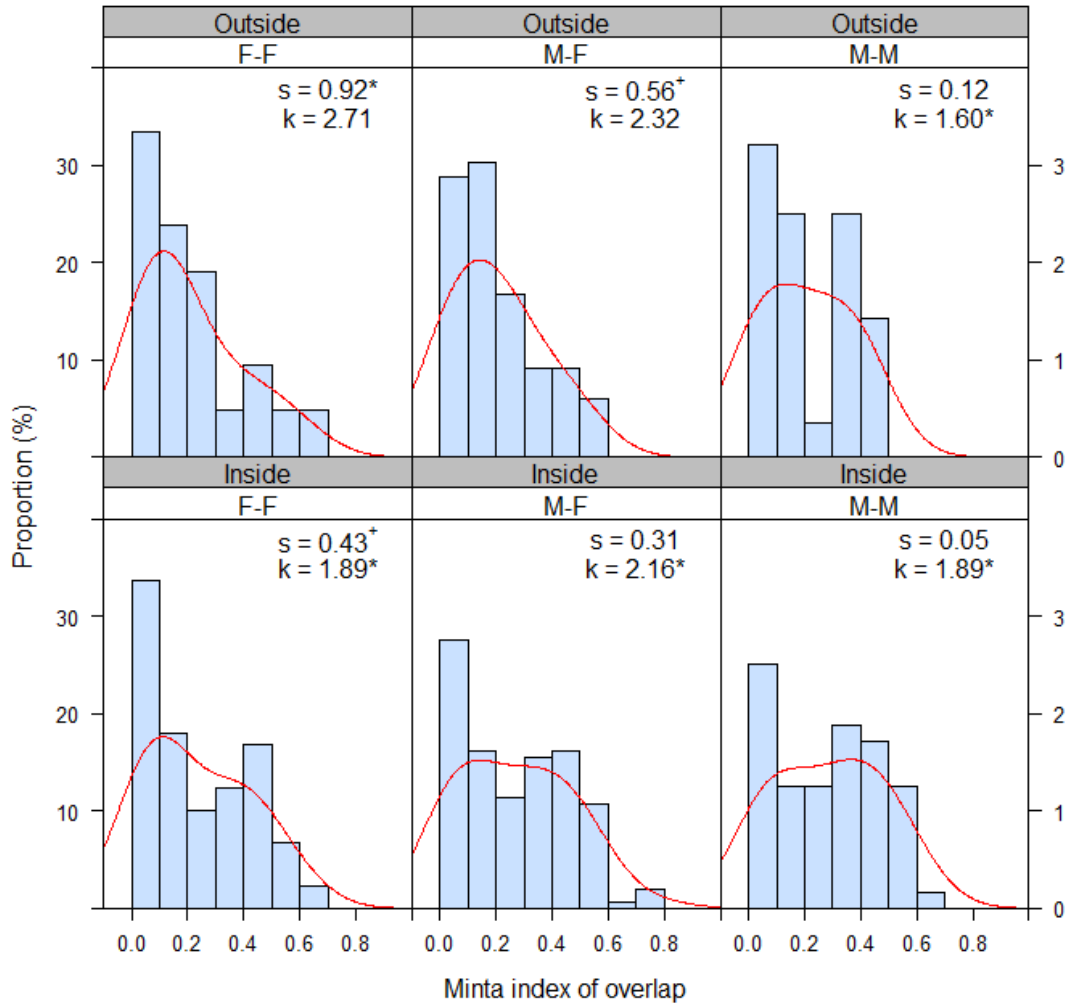


Figure A.1 Frequency distribution of home range overlap outside (top panels) and inside (bottom panels) the goose colony for female–female (F–F), male–female (M–F) and male–male (M–M) dyads of arctic foxes of Bylot Island, Canada. Red curves show the kernel density plots associated with each distribution. Skewness (s) and Pearson’s measure of kurtosis (k) are indicated on the upper right of each panel. Positive values of skewness indicate a right–skewed distribution (the mean is on the right of the peak value) and negative values of skewness indicate a left–skewed distribution (the mean is on the left of the peak value). Values of kurtosis less than 3 indicate a platykurtic distribution (flat top near the mean with no distinct peak), values equal to 3 indicate a normal distribution and greater than 3 indicate a leptokurtic distribution (values more concentrated around the mean). Significance level : ⁺ $p < 0.1$; * $p < 0.05$

APPENDICE B

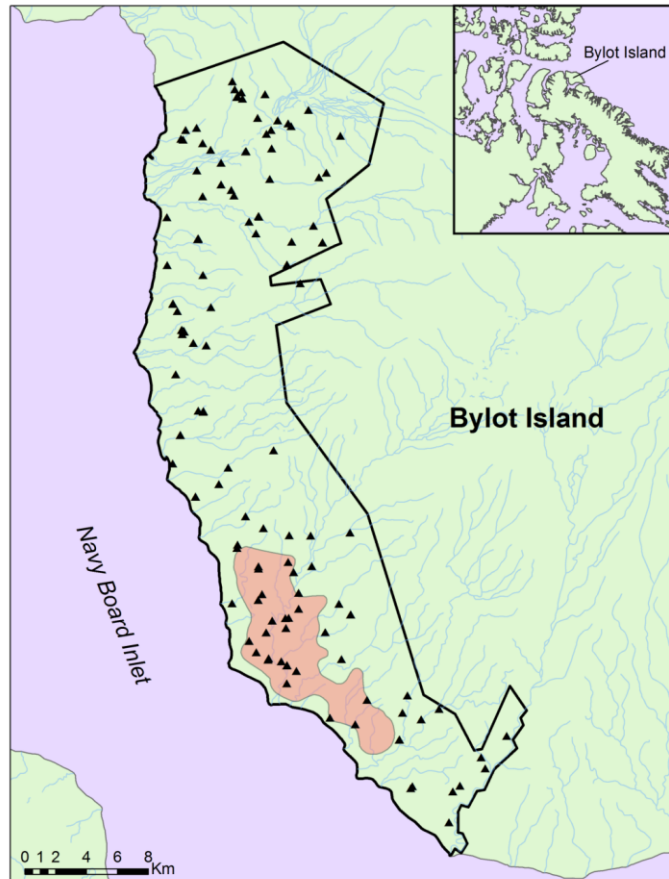


Figure B.1 Map of the south plain of Bylot Island (73°N, 80°W), Nunavut, Canada, showing the study area (black line), known arctic fox dens (triangles) and the location of the snow goose nesting colony (red area). Insert shows location of Bylot Island in the eastern High Canadian Arctic.

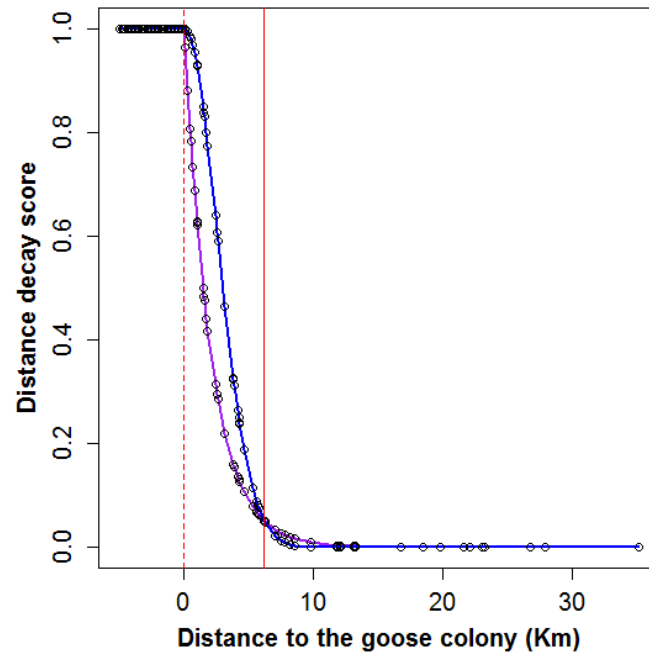


Figure B.2 Distance-dependent decay functions used to represent the access to the goose nesting colony by arctic foxes. The exponential decay function (purple line) takes the form $e^{-\alpha x}$ and the Gaussian decay function (blue line) $e^{-(\alpha x)^2}$, where α is the decay constant and x is the distance of the center of a fox territory from the closest edge of the colony (km). Both functions are set to decrease to a decay score of 0.05 at 6.2 km (red solid line), meaning that a fox had almost no access to the colony after this threshold. Foxes with decay scores of 1 have the center of their territory inside the colony ($x = 0$ km, red dashed line), while the foxes at the periphery ($0 < x < 6.2$ km) have decreasing decay scores. On average (per year), 35% of foxes were inside the colony, 34% were at the periphery and 31% did not have access to the colony for the first analysis (propensity to become a nomad or migrant) while 39% of foxes were inside the colony, 32% were at the periphery and 29% did not have access to the colony for the second analysis (frequency of sea ice excursions).

Table B.1 Summary of the annual tracking records of 66 adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters (PTT) on Bylot Island, Nunavut, Canada from July 2007 to May 2013 (97 fox-years). The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M) whereas the right column indicates whether foxes were resident (R), migrant (M) or nomad (N). Duty cycles for the PTTs : Type 1– 4hr ON/20hr OFF from 1 June to 15 August, 4hr ON/44hr OFF from 15 August to 31 May; Type 2– 3hr ON/21hr OFF from 15 October to 15 May, 3hr ON/45hr OFF from 16 May to 14 October; Type 3– 3h ON/21h OFF every day. †Track ending at the death of the animal, *track ending due to PTT failure (complete failure or discontinuous transmission), **track ending due to PTT failure for individuals that were not resighted (unknown fate).

Winter year	Fox ID	Age	PTT type	Date of first location	Date of last location	Starting date of migration or nomadism	No. days tracked	No. raw locations	No. filtered locations	Movement tactic
2007	F125	NA	1	2007-08-16	2008-05-30		289	1603	834	R
2007	F131	6	1	2007-07-25	2008-05-30		311	1709	1158	R
2007	F168	1	1	2007-08-08	2008-05-30		297	1534	959	R
2007	M161	NA	1	2007-07-25	2008-05-26*		307	1588	1030	R
2007	M166	2	1	2007-07-30	2008-05-30		306	1703	864	R
2008	F116	2	1	2008-07-04	2009-05-30	2009-01-29	331	1641	1146	N
2008	F125	NA	1	2008-06-01	2009-05-30		364	2001	1059	R
2008	F201	5	1	2008-07-04	2009-01-11†	2008-10-29	192	1072	699	N
2008	F217	2	1	2008-07-13	2009-01-11†	2008-12-04	183	993	517	N
2008	M118	3	1	2008-06-08	2009-05-30		357	2034	1364	R
2008	M144	3	1	2008-06-13	2009-05-30		352	1834	1191	R
2008	M183	2	1	2008-06-10	2009-05-30		355	1917	1381	R
2008	M184	5	1	2008-06-19	2009-05-30	2009-03-12	346	2098	1298	M
2008	M215	5	1	2008-07-10	2009-05-20		315	1680	1140	R
2009	F168	3	2	2009-06-23	2010-05-31		343	2254	1538	R
2009	F248	3	2	2009-06-23	2010-05-31		343	2175	1263	R
2009	F251	1	2	2009-06-09	2010-05-29*		355	2002	1188	R
2009	F252	4	2	2009-06-14	2010-04-16*		307	1907	1250	R
2009	F253	3	2	2009-06-09	2010-05-31		357	2197	1284	R
2009	F255	4	2	2009-07-04	2010-05-31		332	2223	1376	R
2009	F256	NA	3	2009-07-30	2010-05-29		304	2405	1607	R
2009	M183	3	3	2009-06-01	2010-05-31		365	2799	1636	R
2009	M250	5	3	2009-06-25	2010-05-30*		340	2566	1587	R
2009	M257	2	3	2009-07-03	2010-05-31		333	2577	1684	R
2010	F168	4	3	2010-06-02	2011-05-31	2010-12-12	364	2712	1855	N
2010	F252	5	2	2010-06-02	2011-05-09*		342	2130	1279	R

2010	F253	4	3	2010-06-02	2011-05-31		364	2695	1611	R
2010	F255	5	3	2010-06-04	2011-05-25*	2011-03-06	356	2623	1746	N
2010	F256	NA	3	2010-06-01	2011-05-31		365	2781	1634	R
2010	F264	2	3	2010-06-25	2011-05-22*		332	2657	1810	R
2010	F272	4	3	2010-06-28	2011-01-19†		206	1574	956	R
2010	F273	3	2	2010-06-01	2011-05-31*		365	2209	1434	R
2010	F276	1	2	2010-06-07	2011-05-29		357	2338	1340	R
2010	F277	NA	2	2010-06-09	2011-05-30		356	2274	1457	R
2010	F318	2	2	2010-07-22	2011-05-31		314	2197	1443	R
2010	M118	5	3	2010-07-28	2011-05-31	2011-02-12	308	2580	2039	N
2010	M166	5	3	2010-07-08	2011-05-31*	2011-03-20	328	1972	1135	N
2010	M247	5	3	2010-07-23	2011-05-31		313	2622	2028	R
2010	M250	6	2	2010-06-09	2011-04-30*	2011-03-18	326	1979	1400	N
2010	M263	3	3	2010-06-01	2011-05-01*		335	2680	1413	R
2010	M274	3	2	2010-06-22	2011-03-08†	2011-02-24	260	1623	927	N
2010	M278	2	2	2010-06-09	2011-05-19*		345	2327	1391	R
2010	M283	4	3	2010-07-10	2011-05-31		326	2648	1878	R
2010	M301	3	3	2010-07-10	2011-05-31		326	2572	1422	R
2010	M333	2	3	2010-08-03	2011-05-31		302	2531	1748	R
2010	M334	3	3	2010-08-07	2011-05-31†	2011-01-26	298	2471	1271	N
2011	F252	6	3	2011-06-20	2012-05-31		347	3052	1827	R
2011	F256	NA	3	2011-06-01	2012-05-31		366	2964	1776	R
2011	F264	3	2	2011-06-01	2012-05-30	2012-03-22	365	3136	1466	N
2011	F323	1	2	2011-06-01	2012-05-30		365	2429	1383	R
2011	F335	5	3	2011-06-01	2012-05-31		366	3020	1996	R
2011	F338	6	3	2011-06-22	2012-05-31		345	2777	975	R
2011	F341	5	2	2011-06-02	2012-05-31		365	2363	1289	R
2011	F342	NA	2	2011-06-04	2011-12-28†		208	1220	680	R
2011	F343	4	3	2011-06-13	2012-05-31		354	2904	1825	R
2011	F347	1	3	2011-06-21	2012-05-31		346	2935	1655	R
2011	F348	5	3	2011-06-14	2012-05-19†	2012-02-14	341	2828	1999	N
2011	F349	2	2	2011-06-20	2012-05-30		346	2353	1202	R
2011	F350	1	3	2011-06-06	2012-05-31		361	2821	1653	R
2011	F352	1	2	2011-06-24	2012-05-30		342	2332	1221	R
2011	F353	1	2	2011-07-02	2012-05-31		335	2293	1306	R
2011	F367	3	2	2011-07-15	2012-05-30		321	2221	1404	R
2011	F368	3	2	2011-07-08	2012-05-15**		313	1855	998	R
2011	F382	4	3	2011-07-20	2012-05-31	2012-01-15	317	2647	1840	N
2011	M183	5	3	2011-06-20	2012-05-31		347	2929	1655	R

2011	M184	8	2	2011-07-18	2012-05-30		318	2227	1447	R
2011	M247	6	3	2011-06-01	2012-04-06†		311	2830	1901	R
2011	M275	3	2	2011-07-01	2012-05-10*		315	2142	1052	R
2011	M278	3	3	2011-06-15	2012-05-26†		347	2925	2202	R
2011	M327	3	3	2011-06-24	2012-05-31		343	2535	1861	R
2011	M333	3	3	2011-06-01	2012-05-31		366	3036	2016	R
2011	M339	2	3	2011-06-23	2012-05-31		344	2825	1609	R
2011	M340	1	3	2011-06-01	2012-05-31		366	3069	1648	R
2011	M346	4	2	2011-06-24	2012-05-30		342	2327	1409	R
2011	M351	1	3	2011-06-10	2012-05-26*	2012-03-12	352	2437	1533	N
2011	M364	1	2	2011-07-06	2012-05-30		330	2351	1203	R
2011	M369	1	2	2011-07-10	2012-05-30		326	2261	1498	R
2011	M374	5	2	2011-07-10	2012-05-31		327	2208	1394	R
2012	F323	2	3	2012-06-01	2013-04-22**		326	2116	1364	R
2012	F343	5	3	2012-06-01	2013-05-31	2013-04-11	365	2542	1632	M
2012	F347	2	3	2012-06-01	2013-05-31		365	3100	2108	R
2012	F350	2	3	2012-06-01	2013-05-31		365	3011	2089	R
2012	F352	2	3	2012-06-01	2013-05-07*		341	2169	1144	R
2012	F367	4	3	2012-06-01	2013-03-31†		304	2029	1348	R
2012	F401	1	3	2012-06-01	2012-12-05†		188	1589	931	R
2012	F402	1	3	2012-06-01	2013-03-30†		303	2611	1558	R
2012	F428	5	3	2012-07-17	2013-05-31	2013-05-19	319	2594	1612	N
2012	F430	3	3	2012-07-22	2013-05-31		314	2626	1784	R
2012	F432	2	3	2012-07-30	2013-05-31		306	2543	1766	R
2012	M183	6	3	2012-06-01	2013-05-31	2013-04-05	365	3085	1858	N
2012	M184	9	3	2012-06-01	2013-04-19*	2013-01-10	323	2148	1294	M
2012	M257	4	3	2012-06-13	2013-05-31		353	2982	2002	R
2012	M333	4	3	2012-06-01	2013-05-31	2012-12-27	365	3087	2175	N
2012	M339	3	3	2012-06-01	2013-05-31		365	3078	2044	R
2012	M340	2	3	2012-06-01	2013-05-26†		360	3163	1897	R
2012	M407	6	3	2012-06-08	2013-05-31		358	2949	2059	R
2012	M417	5	3	2012-06-25	2012-11-23†	2012-10-25	152	1276	828	N

Table B.2 Additional information on the fate of adult arctic foxes equipped with Argos Platform Terminal Transmitters on Bylot Island, Nunavut, Canada, that performed migratory (M) and/or nomadic (N) movements. The first letter of the fox ID identifies females (F) and males (M). Superscript letters next to fox IDs indicate members of the same pair that were tracked during the same winter. † indicates the death of the animal.

Winter year	Fox ID	Movement type	Fate of the pair mate	Fate of the den	Notes
2008	F116	N	Still at the same den	Kept by the pair mate, no cub observed	
2008	F201	N†	Unknown	Not occupied	
2008	F217	N†	Pair mate M215 stayed resident	Kept by the pair mate, no cub observed	
2008	M184	M	Unknown	Reclaimed by the fox, no cub observed	
2010	F168 ^a	N	Pair mate M166 dispersed first	Taken over by new pair, cubs observed	Settled in new territory in April
2010	M166 ^a	N	Pair mate F168 dispersed later	Taken over by new pair, cubs observed	Settled in new territory in May
2010	F255	N	Pair mate M283 stayed resident and paired with new female	Kept by the pair mate, cubs observed	Settled in new territory in April
2010	M118	M+N	Paired with new male	Kept by the pair mate, cubs observed	Nomadic movement occurred the next day after its return to former home range
2010	M250	N	Pair mate F253 stayed resident but did not keep the den	Taken over by new pair, cubs observed	
2010	M274	N†	Unknown	Taken over by new pair, cubs observed	
2010	M334	N†	N/A	N/A	Settled in new territory in April, but died on 31 May
2011	F264	N	None, as pair mate was shot by a hunter during summer	Taken over by new pair, no cub observed	
2011	F348 ^b	N†	Pair mate M351 dispersed later	Not occupied	
2011	M351 ^b	N	Pair mate F348 dispersed first and died	Not occupied	
2011	F382	M+N	Unknown	Not occupied	Settled in new territory in May
2012	F343 ^c	M	Pair mate M417 dispersed first and died	Taken over by new pair, no cub observed	Settled in a home range adjacent to its previous one in June
2012	M417 ^c	N†	Pair mate F343 migrated	Taken over by new pair, no cub observed	
2012	F428	M+N	N/A	N/A	Nomadic movement occurred the next day after its return to former home range

2012	M183	N	None, as pair mate died during summer	Taken over by new pair, no cub observed
2012	M184	M	Pair mate F367 stayed resident but died while M184 was away	Reclaimed by the fox, no cub observed
2012	M333	N	Still at the same den	Kept by the pair mate, no cub observed

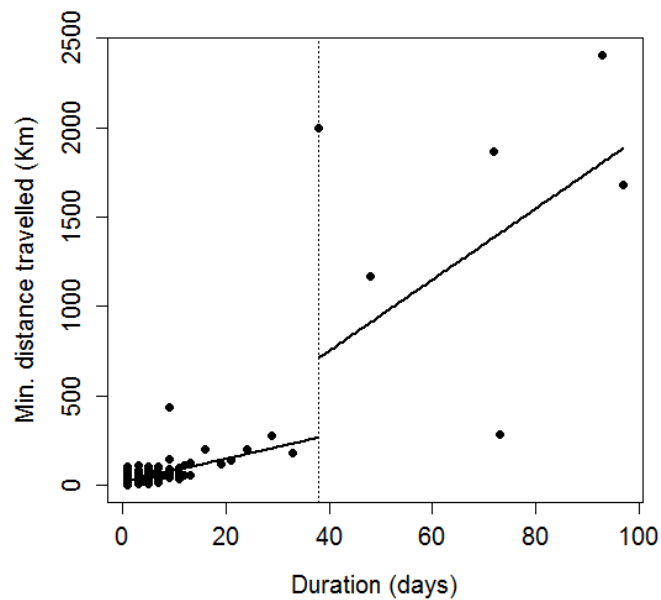


Figure B.3 Two-linear segment piecewise regression between the duration and the minimum distance travelled during extraterritorial excursions. The selected breaking point (38 days) yielded the lowest residual standard error and was used to separate commuting trips from loop migrations.

Table B.3 General linear mixed effect regression models with logit link for the occurrence of nomadism and migration, and fox identity as a random variable, for adult arctic foxes ($n = 89$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's information criterion adjusted for small sample size (AIC_c), AIC_c difference (Δ_i), and AIC_c weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence interval for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). The confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = exponential distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha^{-1} .

(A) Model	k	AIC_c	Δ_i	w_i
Age + Cln	4	91.64	0.00	0.22
Age + Cln + Lmm	5	93.78	2.14	0.08
Age + Cln + Sex	5	93.85	2.21	0.07
Age + Cln + Age \times Cln	5	93.88	2.24	0.07
Age	3	94.16	2.52	0.06
Age + Cln + Lmm + Age \times Lmm	6	95.48	3.84	0.03
Age + Cln + Sex + Cln \times Sex	6	95.56	3.92	0.03
Null	2	101.39	9.75	0.00
(B) Parameter	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
Intercept	-2.19	0.75	-3.80	-0.81
Age	0.45	0.17	0.14	0.81
Cln	-1.35	0.64	-2.68	-0.13

Table B.4 Linear mixed effect regression models with fox identity as a random variable for the monthly frequency of commuting trips, for adult arctic foxes ($n = 68$ fox-years) studied on Bylot Island, Nunavut, Canada. (A) Variables, number of parameters (k), Akaike's information criterion adjusted for small sample size (AIC_c), AIC_c difference (Δ_i), and AIC_c weight (w_i) for all models up to $\Delta_i < 4$ and the null model. (B) Model-averaged parameter estimates, unconditional standard errors (SE) and 95% confidence intervals for variables of the selected models ($\Delta_i < 2$). Confidence limits with a 95% confidence interval not overlapping 0 are in bold. Variable abbreviations : *Age* = individual's age in years, *Cln* = exponential distance decay to the goose colony (from 0, far to 1, inside the colony), *Lmm* = lemming density in no. ha^{-1} , *Sex* (M = males).

(A) Model	k	AIC_c	Δ_i	w_i
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm	7	169.49	0.00	0.15
Lmm + Sex	5	170.39	0.90	0.09
Cln + Lmm + Cln×Lmm	6	170.78	1.30	0.08
Lmm	4	170.83	1.35	0.08
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm + Lmm × Sex	8	171.66	2.17	0.05
Cln + Lmm + Sex + Cln×Lmm + Cln × Sex	8	171.89	2.40	0.04
Age + Cln + Lmm + Sex + Cln × Lmm	8	172.02	2.54	0.04
Lmm + Sex + Lmm × Sex	6	172.11	2.63	0.04
Age + Lmm + Sex	6	172.58	3.10	0.03
Age + Lmm	5	172.64	3.16	0.03
Cln + Lmm + Sex	6	172.70	3.22	0.03
Age + Cln + Lmm + Cln × Lmm	7	172.97	3.49	0.03
Cln + Lmm	5	173.06	3.57	0.02
Null	3	179.24	9.76	0.00
(B) Parameter	Estimate	SE	Lower limit	Upper limit
Intercept	2.32	0.36	1.62	3.02
Cln	-0.88	0.40	-1.68	-0.09
Lmm	-0.29	0.12	-0.53	-0.05
Sex(M)	0.35	0.19	-0.02	0.72
Cln×Lmm	0.29	0.12	0.05	0.54

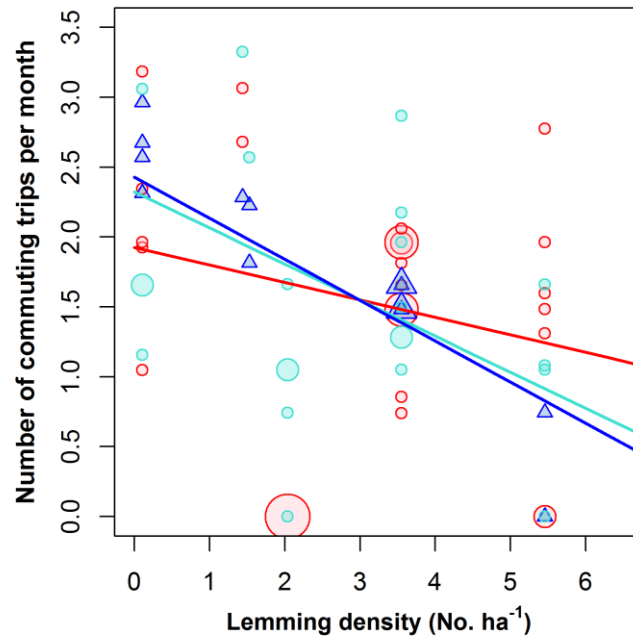


Figure B.4 Relationship between winter lemming density and monthly number of commuting trips to the sea ice by resident adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada. We illustrate the general fit of the model obtained after averaging the best linear mixed models ($\Delta AIC_c < 2$), with regression lines depicting foxes with territories moving away from the goose colony, going from inside (distance = 0 km; red line), to the middle of the periphery (distance = 3.1 km; cyan line) and to far from the colony (distance > 6.2 km; blue line). Distances to the goose colony were expressed as exponential decay scores. The number of commuting trips ($2\sqrt{\text{value}}$) is shown for territories located inside (red circles), within the periphery (cyan circles) and outside (blue triangles) of the goose colony. Size of data points in the plot reflects the number of observations (1 to 4 per point).

APPENDICE C

Table C.1 Summary of the winter tracking records of 26 arctic foxes from Bylot Island, Nunavut, Canada. *F* females, *M* males. †Track ending at the death of the animal, *track ending due to collar failure.

Fox ID	First location	Last location	Nb. days tracked	Nb. raw locations	Nb. filtered locations	Start of dispersal
F168	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2224	1223	13 Dec 2010
F252	25 Oct 2010	9 May 2011*	197	1966	975	
F253	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2298	1145	
F255	25 Oct 2010	25 May 2011	213	2207	1231	8 Mar 2011
F256	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2220	1044	
F264	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2174	1133	
F270	25 Oct 2010	2 Nov 2010*	9	96	66	
F272	25 Oct 2010	19 Jan 2011†	87	1235	375	
F273	25 Oct 2010	31 May 2011	219	2012	1052	
F276	25 Oct 2010	29 May 2011*	217	2117	959	
F277	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2211	1177	
F318	25 Oct 2010	31 May 2011	219	2229	1152	
M118	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2366	1427	14 Feb 2011
M166	26 Oct 2010	31 May 2011	218	1468	631	22 Mar 2011
M247	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2397	1510	
M250	25 Oct 2010	30 Apr 2011	188	1729	955	19 Mar 2011
M263	25 Oct 2010	1 May 2011*	189	1939	788	
M271	25 Oct 2010	12 Nov 2010*	19	178	89	
M274	25 Oct 2010	8 Mar 2011†	135	1977	675	26 Feb 2011
M275	25 Oct 2010	16 Dec 2010*	53	510	284	
M278	25 Oct 2010	19 May 2011*	207	2193	1036	
M283	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2351	1293	
M301	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2226	977	
M327	25 Oct 2010	21 Feb 2011*	120	649	334	
M333	25 Oct 2010	1 Jun 2011	220	2365	1315	

M334	25 Oct 2010	31 May 2011	219	2297	933	27 Jan 2011
Mean			181.1	1832.1	914.6	
SD			66.7	701.4	399.2	

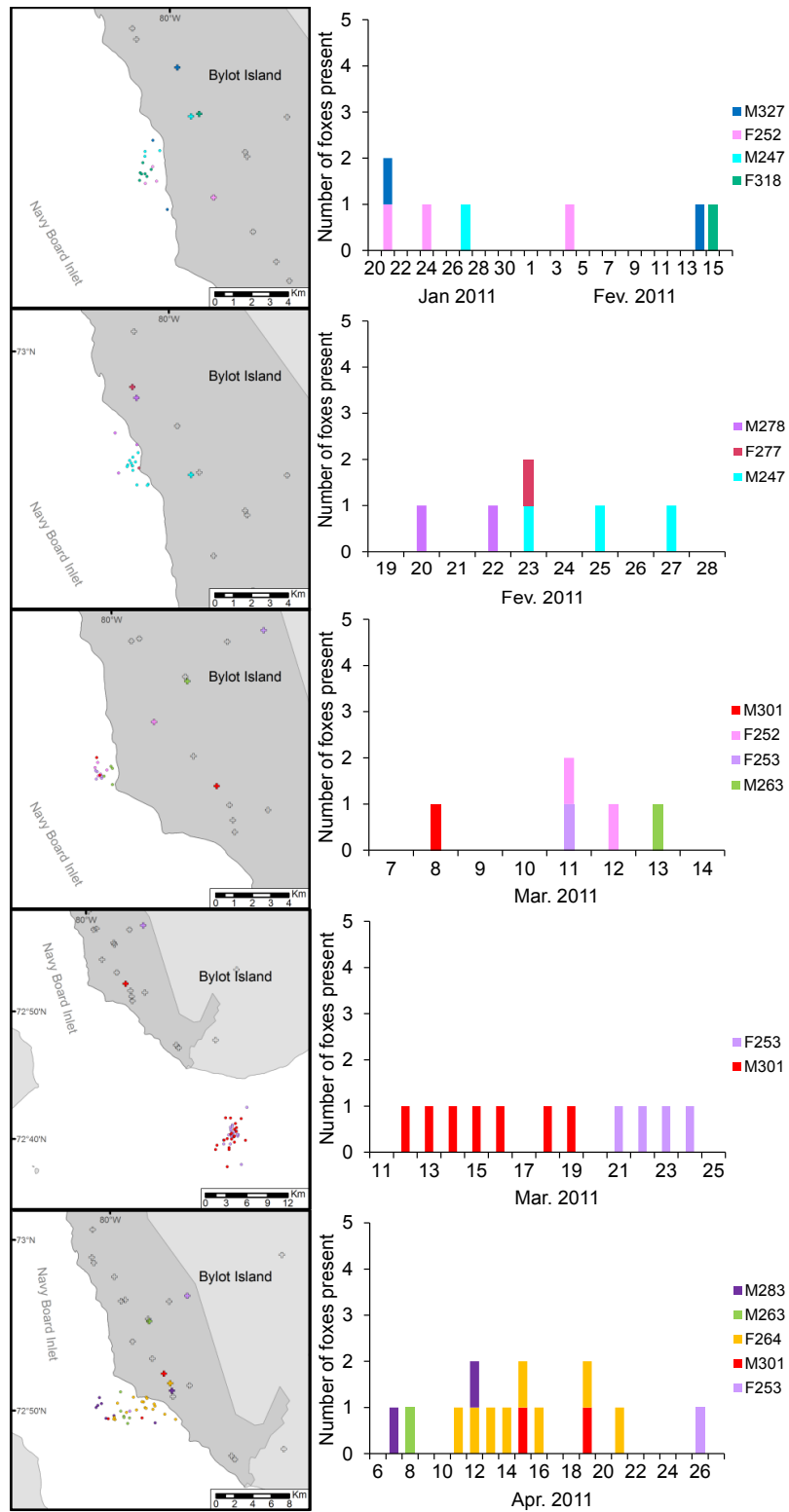


Figure C.1 (See legend on next page)

(See figure on previous page)

Figure C.1 Examples of hotspots not retained by our hotspot selection process. While selected spatio-temporal hotspots (more than one fox present at least two consecutive days) typically showed a high concentration of locations at their center and relatively high temporal synchrony, hotspots that were not selected show a more sequential use of the area or a less clustered pattern of fox locations. Histograms show the chronology of fox presence for each hotspot. Individual foxes are labeled with a letter (*M* for males and *F* for females) followed by their identity number. Crosses indicate fox home range centers, with colored crosses identifying foxes detected at hotspots. The study area is depicted in dark grey.

Additional file 3 : Animation of arctic fox movements. Locations of tracked arctic foxes are shown from 25 October 2010 to 31 May 2011. For each day (indicated at the bottom left of maps), locations of each given fox are connected to locations of the same fox from the previous day, in order to show movement paths. Locations of fox hotspots are depicted by white ellipses and their names correspond to those in **Fig. 3.2**. The 40-km travel of individual M327 appears at 0:36. (MP4 20092 kb)

http://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1186%2Fs40462-015-0065-2/MediaObjects/40462_2015_65_MOESM3_ESM.mp4

BIBLIOGRAPHIE

A.C.I.A. (2005) *Arctic Climate Impact Assessment*: Cambridge University Press. 1042 p.

Alerstam, T., Hedenström, A. et Åkesson, S. (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103, 247-260.

Amstrup, S. C. (2003) *The Polar Bear - Ursus maritimus*. Dans Feldhamer, G.A., Thompson, B.C. et Chapman, J.A. (Eds). *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. p. 587-610.

Anderson, D. R. (2008) *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence*. New York: Springer. 184 p.

Anderson, M. J. et Legendre, P. (1999) An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 62, 271-303.

Andersson, M. (1976) Population ecology of the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *Journal of Animal Ecology*, 45, 537-559.

Andersson, M. (1980) Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds. *Journal of Animal Ecology*, 49, 175-184.

Andersson, M. et Erlinge, S. (1977) Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 29, 591-597.

Andersson, M. et Götmark, F. (1980) Social organization and foraging ecology in the arctic skua *Stercorarius parasiticus*: a test of the food defendability hypothesis. *Oikos*, 35, 63-71.

- Angerbjörn, A., Eide, N. E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R. A., Killengreen, S., Landa, A., Meijer, T., Mela, M., Niemimaa, J., Norén, K., Tannerfeldt, M., Yoccoz, N. G. et Henttonen, H. (2013) Carnivore conservation in practice: replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 50, 59-67.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P. et Tannerfeldt, M. (2004a) *Arctic fox (Alopex lagopus)*. Dans MacDonald, D.W. et Sillero-Zubiri, C. (Eds). *Canids : foxes, wolves, jackals and dogs - 2004 status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland: IUCN. p. 117-123.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P. et Tannerfeldt, M. (2004b) *Consequences of resource predictability in the Arctic fox - two life history strategies*. Dans MacDonald, D.W. et Sillero-Zubiri, C. (Eds). *Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford: Oxford University Press. p. 163-172.
- Angerbjörn, A., Tannerfeldt, M., Bjarvall, A., Ericson, M., From, J. et Norén, E. (1995) Dynamics of the arctic fox population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 55-68.
- Anthony, R. M. (1997) Home ranges and movements of arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic*, 50, 147-157.
- Audet, A. M., Robbins, C. B. et Larivière, S. (2002) *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, 713, 1-10.
- Aue, B., Ekschmitt, K., Hotes, S. et Wolters, V. (2012) Distance weighting avoids erroneous scale effects in species-habitat models. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 102-111.
- Austin, D., Bowen, W. D. et McMillan, J. I. (2004) Intraspecific variation in movement patterns: modeling individual behaviour in a large marine predator. *Oikos*, 105, 15-30.
- Avgar, T., Mosser, A., Brown, G. S. et Fryxell, J. M. (2013) Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology*, 82, 96-106.
- Avgar, T., Street, G. et Fryxell, J. M. (2014) On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 481-490.

- Baker, P. J., Funk, S. M., Harris, S. et White, P. C. L. (2000) Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour*, *59*, 127-146.
- Bantle, J. L. et Alisauskas, R. T. (1998) Spatial and temporal patterns in arctic fox diets at a large goose colony. *Arctic*, *51*, 231-236.
- Barraquand, F., Høye, T. T., Henden, J.-A., Yoccoz, N. G., Gilg, O., Schmidt, N. M., Sittler, B. et Ims, R. A. (2014) Demographic responses of a site-faithful and territorial predator to its fluctuating prey: long-tailed skuas and arctic lemmings. *Journal of Animal Ecology*, *83*, 375-387.
- Bates, D., Maechler, M. et Bolker, B. (2013) lme4: linear mixed-effects models using Eigen and syntax. R package 1.0-4.
- Beckmann, J. P. et Berger, J. (2003) Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. *Journal of Zoology*, *261*, 207-212.
- Bekoff, M. (1977) Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *The American Naturalist*, *111*, 715-732.
- Bernhardt, J. R. et Leslie, H. M. (2013) Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *5*, 371-392.
- Berteaux, D. et Boutin, S. (2000) Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology*, *81*, 1311-1326.
- Berteaux, D., Gallant, D., Sacks, B. N. et Statham, M. J. (2015) Red foxes (*Vulpes vulpes*) at their expanding front in the Canadian Arctic have indigenous maternal ancestry. *Polar Biology*, *38*, 913-917.
- Bêty, J., Gauthier, G., Giroux, J. F. et Korpimäki, E. (2001) Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, *93*, 388-400.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E. et Giroux, J.-F. (2002) Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and Arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, *71*, 88-98.

- Bozek, C. K., Prange, S. et Gehrt, S. D. (2007) The influence of anthropogenic resources on multi-scale habitat selection by raccoons. *Urban Ecosystems*, 10, 413-425.
- Brodersen, J., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Skov, C., Hansson, L. A. et Brönmark, C. (2014) Fixed and flexible: coexistence of obligate and facultative migratory strategies in a freshwater fish. *PLoS One*, 9, e90294.
- Brown, G. (1993) *The great bear almanac*. New York: The Lyons Press. 325 p.
- Brown, J. L. et Orians, G. H. (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 239-262.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002) *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. New York, USA: Springer.
- Burt, W. H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24, 346-352.
- Cablk, M., Sagebiel, J., Heaton, J. et Valentin, C. (2008) Olfaction-based detection distance: a quantitative analysis of how far away dogs recognize tortoise odor and follow it to source. *Sensors*, 8, 2208-2222.
- CAFF (2013) *Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity*. Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna.
- Cameron, C., Berteaux, D. et Dufresne, F. (2011) Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. *Behavioral Ecology*, 22, 1364-1373.
- Canadian Ice Service (2013) Environment Canada. Récupéré le 01 November 2013 de <http://ice-glaces.ec.gc.ca>
- Careau, V., Giroux, J. F. et Berteaux, D. (2007) Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 87-96.
- Carmichael, L. E. (2006) Genetics of North American arctic fox populations. Iqaluit: Government of Nunavut, Department of Environment. 37 p.

- Carmichael, L. E., Szor, G., Berteaux, D., Giroux, M. A. et Strobeck, C. (2006) Free love in the far North: plural breeding and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 338-343.
- Carr, G. M. et Macdonald, D. W. (1986) The sociality of solitary foragers : a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour*, 34, 1540-1549.
- Caut, S., Angulo, E., Pisanu, B., Ruffino, L., Faulquier, L., Lorvelec, O., Chapuis, J.-L., Pascal, M., Vidal, E. et Courchamp, F. (2012) Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands. *PLoS ONE*, 7, e39125.
- Chambers, G. K. et MacAvoy, E. S. (2000) Microsatellites: consensus and controversy. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 126, 455-476.
- Chan, K. (2001) Partial migration in Australian landbirds: a review. *Emu*, 101, 281-292.
- Chapman, B., Bronmark, C., Nilsson, J. et Hansson, L. (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120, 1764 - 1775.
- Cheke, R. A. et Tratalos, J. A. (2007) Migration, patchiness, and population processes illustrated by two migrant pests. *BioScience*, 57, 145-154.
- Chesemore, D. L. (1968a) Distribution and movements of white foxes in northern and western Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 46, 849-854.
- Chesemore, D. L. (1968b) Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Can J Zool*, 46, 1127-1130.
- Chevallier, C., Lai, S. et Berteaux, D. (2015) Predation of arctic fox (*Vulpes lagopus*) pups by common ravens (*Corvus corax*). *Polar Biology*, 39, 1335-1341.
- Chisholm, J. R. M. et Kelley, R. (2001) Marine ecology: worms start the reef-building process. *Nature*, 409, 152-152.
- Christin, S., St-Laurent, M.-H. et Berteaux, D. (2015) Evaluation of Argos telemetry accuracy in the High-Arctic and implications for the estimation of home-range size. *PLoS ONE*, 10, e0141999.

- Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S. et Massot, M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12, 197-209.
- CLS (2011) Argos user's manual. Récupéré le 01 November 2011 de <http://www.argos-system.org/manual/>
- Clulow, S., Peters, K. L., Blundell, A. T. et Kavanagh, R. P. (2011) Resource predictability and foraging behaviour facilitate shifts between nomadism and residency in the eastern grass owl. *Journal of Zoology*, 284, 294-299.
- Comiso, J. C., Parkinson, C. L., Gersten, R. et Stock, L. (2008) Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophysical Research Letters*, 35, L01703.
- Cook, S. J., Norris, D. R. et Theberge, J. B. (1999) Spatial dynamics of a migratory wolf population in winter, south-central Ontario (1990-1995). *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1740-1750.
- Cornwallis, C. K., West, S. A. et Griffin, A. S. (2009) Routes to indirect fitness in cooperatively breeding vertebrates: kin discrimination and limited dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 2445-2457.
- Costello, C. M. (2010) Estimates of dispersal and home-range fidelity in American black bears. *Journal of Mammalogy*, 91, 116-121.
- Costello, C. M., Creel, S. R., Kalinowski, S. T., Vu, N. V. et Quigley, H. B. (2008) Sex-biased natal dispersal and inbreeding avoidance in American black bears as revealed by spatial genetic analyses. *Molecular Ecology*, 17, 4713-4723.
- Couchoux, C., Aubert, M., Garant, D. et Réale, D. (2015) Spying on small wildlife sounds using affordable collar-mounted miniature microphones: an innovative method to record individual daylong vocalisations in chipmunks. *Scientific Reports*, 5, 10118.
- Crawley, M. J. (2007) *The R book*. Chichester, England: Wiley & Sons Ltd. 950 p.
- Croteau, E. K., Heist, E. J. et Nielsen, C. K. (2010) Fine-scale population structure and sex-biased dispersal in bobcats (*Lynx rufus*) from southern Illinois. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 536-545.

- Dabrowska, B. B. (1975) Investigations on visual acuity of some corvine species. *Folia Biol (Krakow)*, 23, 311-332.
- Dalen, L., Fuglei, E., Hersteinsson, P., Kapel, C. M. O., Roth, J. D., Samelius, G., Tannerfeldt, M. et Angerbjörn, A. (2005) Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 79-89.
- Dalén, L., Kvaløy, K., Linnell, J. D. C., Elmhagen, B., Strand, O., Tannerfeldt, M., Henttonen, H., Fuglei, E., Landa, A. et Angerbjörn, A. (2006) Population structure in a critically endangered arctic fox population: does genetics matter? *Molecular Ecology*, 15, 2809-2819.
- Dalerum, F. et Angerbjörn, A. (2000) Arctic fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv valley, East Greenland, during a summer with low lemming density. *Arctic*, 53, 1-8.
- Dalerum, F., Tannerfeldt, M., Elmhagen, B., Becker, D. et Angerbjörn, A. (2002) Distribution, morphology and use of arctic fox *Alopex lagopus* dens in Sweden. *Wildlife Biology*, 8, 185-192.
- Davies, N. B. et Houston, A. I. (1983) Time allocation between territories and flocks and owner-satellite conflict in foraging pied wagtails, *Motacilla alba*. *Journal of Animal Ecology*, 52, 621-634.
- Dean, W. R. J., Barnard, P. et Anderson, M. D. (2009) When to stay and when to go: trade-offs for southern African arid-zone birds in times of drought. *South African Journal of Science*, 105, 24-28.
- DeVault, T. L., Rhodes, J. O. E. et Shivik, J. A. (2003) Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102, 225-234.
- DeVault, T. L. et Rhodes, O. E. (2002) Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. *Acta Theriologica*, 47, 185-192.
- Dingle, H. et Drake, V. A. (2007) What is migration? *BioScience*, 57, 113-121.

- Doerr, E. D. et Doerr, V. A. (2005) Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Oecologia*, *142*, 1-10.
- Doncaster, C. P. et Macdonald, D. W. (1991) Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology*, *60*, 423-439.
- Duncan, R. S. et Chapman, C. A. (1999) Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications*, *9*, 998-1008.
- Eberhardt, L. E., Garrott, R. A. et Hanson, W. C. (1983a) Den use by arctic foxes in northern Alaska. *Journal of Mammalogy*, *64*, 97-102.
- Eberhardt, L. E., Garrott, R. A. et Hanson, W. C. (1983b) Winter movements of Arctic foxes, *Alopex lagopus*, in a petroleum development area. *Canadian field-naturalist*, *97*, 66-70.
- Eberhardt, L. E., Hanson, W. C., Bengtson, J. L., Garrott, R. A. et Hanson, E. E. (1982) Arctic fox home range characteristics in an oil-development area. *Journal of Wildlife Management*, *46*, 183-190.
- Ehrich, D., Carmichael, L. et Fuglei, E. (2012) Age-dependent genetic structure of arctic foxes in Svalbard. *Polar Biology*, *35*, 53-62.
- Eide, N. E., Eid, P. M., Prestrud, P. et Swenson, J. E. (2005) Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology*, *11*, 109-121.
- Eide, N. E., Jepsen, J. U. et Prestrud, P. (2004) Spatial organization of reproductive arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology*, *73*, 1056-1068.
- Elbroch, L. M., Lendrum, P. E., Quigley, H. et Caragiulo, A. (2015) Spatial overlap in a solitary carnivore: support for the land tenure, kinship or resource dispersion hypotheses? *Journal of Animal Ecology*.
- Elmhagen, B., Hersteinsson, P., Norén, K., Unnsteinsdottir, E. et Angerbjörn, A. (2014) From breeding pairs to fox towns: the social organisation of arctic fox

- populations with stable and fluctuating availability of food. *Polar Biology*, 37, 111-122.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P. et Angerbjörn, A. (2000) The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 251, 139-149.
- Emlen, S. T. (1982) The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *The American Naturalist*, 119, 29-39.
- Fay, F. H. et Follmann, E. H. (1982) *The Arctic Fox (Alopex lagopus) Species Account 3917*. Juneau, Alaska: USDOC, NOAA, OCSEAP. 27 p.
- Ferguson, S. H., Stirling, I. et McLoughlin, P. (2005) Climate change and ringed seal (*Phoca hispida*) recruitment in western Hudson Bay. *Marine Mammal Science*, 21, 121-135.
- Ferreras, P., Delibes, M., Palomares, F., Fedriani, J. M., Calzada, J. et Revilla, E. (2004) Proximate and ultimate causes of dispersal in the Iberian lynx *Lynx pardinus*. *Behavioral Ecology*, 15, 31-40.
- Frafjord, K. (1993) Food-habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic*, 46, 49-54.
- Frafjord, K. (2002) Predation on an introduced vole *Microtus rossiaemeridionalis* by arctic fox *Alopex lagopus* on Svalbard. *Wildlife Biology*, 8, 41-47.
- Frafjord, K. et Prestrud, P. (1992) Home range and movements of Arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Polar Biology*, 12, 519-526.
- Freitas, C., Kovacs, K. M., Ims, R. A., Fedak, M. A. et Lydersen, C. (2009) Deep into the ice: over-wintering and habitat selection in male Atlantic walruses. *Marine Ecology Progress Series*, 375, 247-261.
- Gagnon, C.-A. et Berteaux, D. (2009) Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: a question of scale. *Ecology and Society*, 14, 19.
- Gagnon, C. A. (2007) *Complémentarité entre savoir écologique Inuit et connaissances scientifiques: le cas de l'écologie du renard arctique, du renard roux et de la grande oie des neiges dans la région de Mittimatalik, Nunavut*,

- Canada. [Master thesis]. Rimouski, Canada: Université du Québec à Rimouski. 132 p.
- Gallant, D. (2014) *Le renard roux dans l'arctique canadien : expansion géographique, changements climatiques et interactions avec le renard arctique* [Ph.D. thesis]. Rimouski, Canada: Université du Québec à Rimouski.
- Gallant, D., Slough, B. G., Reid, D. G. et Berteaux, D. (2012) Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon. *Polar Biology*, 35, 1421-1431.
- Garber, P. et Hannon, B. (1993) Modeling monkeys: A comparison of computer-generated and naturally occurring foraging patterns in two species of neotropical primates. *International Journal of Primatology*, 14, 827-852.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Tarroux, A., Therrien, J.-F., Mckinnon, L., Legagneux, P. et Cadieux, M.-C. (2011) The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, 18, 223-235.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. et Berteaux, D. (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368, 20120482.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F. et Rochefort, L. (2004) Trophic interactions in a High Arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 119-129.
- Gauthier, G., Legagneux, P., Valiquette, M.-A., Cadieux, M.-C. et Therrien, J.-F. (2015) Diet and reproductive success of an Arctic generalist predator: Interplay between variations in prey abundance, nest site location, and intraguild predation. *The Auk*, 132, 735-747.
- Gauthier, G., Rochefort, L. et Reed, A. (1996) The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, 23, 253-259.
- Geffen, E., Kam, M., Hefner, R., Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Dalèn, L., Fuglei, E. V. A., Norén, K., Adams, J. R., Vucetich, J., Meier, T. J., Mech, L. D.,

- VonHoldt, B. M., Stahler, D. R. et Wayne, R. K. (2011) Kin encounter rate and inbreeding avoidance in canids. *Molecular Ecology*, 20, 5348-5358.
- Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalen, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., Fuglei, E., White, P. A., Goltsman, M., Kapel, C. M. O. et Wayne, R. K. (2007) Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology*, 16, 4241-4255.
- Getz, W. M. et Saltz, D. (2008) A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19066-19071.
- Gilg, O. (2006) Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos*, 113, 193-216.
- Gilg, O., Hanski, I. et Sittler, B. (2003) Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science*, 302, 866-868.
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G. et Bêty, J. (2012) Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an Arctic predator. *J Anim Ecol*, 81, 533 - 542.
- Giuggioli, L., Potts, J. R. et Harris, S. (2011) Animal interactions and the emergence of territoriality. *PLoS Computational Biology*, 7, e1002008.
- Giuggioli, L., Potts, J. R., Rubenstein, D. I. et Levin, S. A. (2013) Stigmergy, collective actions, and animal social spacing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 16904-16909.
- Goldsmith, E. W., Renshaw, B., Clement, C. J., Himschoot, E. A., Hundertmark, K. J. et Hueffer, K. (2016) Population structure of two rabies hosts relative to the known distribution of rabies virus variants in Alaska. *Molecular Ecology*, 25, 675-688.
- Goltsman, M., Kruchenkova, E. P., Sergeev, S., Volodin, I. et Macdonald, D. W. (2005) 'Island syndrome' in a population of arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island. *Journal of Zoology*, 267, 405-418.

- Gompper, M. E., Gittleman, J. L. et Wayne, R. K. (1998) Dispersal, philopatry, and genetic relatedness in a social carnivore: comparing males and females. *Molecular Ecology*, 7, 157-163.
- Gompper, M. E. et Wayne, R. K. (1996) *Genetic relatedness among individuals within carnivore societies*. Dans Gittleman, J.L. (Ed). Carnivore behavior, ecology, and evolution, vol 2 Ithaca, NY, USA: Cornell University Press. p. 429-452.
- Goslee, S. C. et Urban, D. L. (2007) The *ecodist* package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *2007*, 22, 19.
- Green, G. I., Mattson, D. J. et Peek, J. M. (1997) Spring feeding on ungulate carcasses by grizzly bears in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management*, 61, 1040-1055.
- Greenwood, P. J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140-1162.
- Greenwood, P. J. et Harvey, P. H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 1-21.
- Gross, J. E., Zank, C., Hobbs, N. T. et Spalinger, D. E. (1995) Movement rules for herbivores in spatially heterogeneous environments: responses to small scale pattern. *Landscape Ecology*, 10, 209-217.
- Gruyer, N., Gauthier, G. et Berteaux, D. (2008) Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86, 910-917.
- Haas, C. A. (1998) Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. *The Auk*, 115, 929-936.
- Haber, G. C. (1996) Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology*, 10, 1068-1081.
- Hamel, S., Killengreen, S. T., Henden, J.-A., Eide, N. E., Roed-Eriksen, L., Ims, R. A. et Yoccoz, N. G. (2013) 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, 105-113.

- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16.
- Hanski, I., Hansson, L. et Henttonen, H. (1991) Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology*, 60, 353-367.
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollard, T. et Wray, S. (1990) Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20, 97-123.
- Heinrich, B. et Marzluff, J. (1991) Do common ravens yell because they want to attract others? *Behav Ecol Sociobiol*, 28, 13-21.
- Hellgren, E. C., Onorato, D. P. et Skiles, J. R. (2005) Dynamics of a black bear population within a desert metapopulation. *Biological Conservation*, 122, 131-140.
- Henry, C. (2004) *Organisation socio-spatiale d'une population de renards roux (Vulpes vulpes) en milieu rural: nature des relations et degrés de parenté entre individus de mêmes groupes spatiaux* [PhD thesis]. Strasbourg, France: Université Louis Pasteur. 152 p.
- Hersteinsson, P., Angerbjorn, A., Frafjord, K. et Kaikusalo, A. (1989) The arctic fox in fennoscandia and Iceland - Management problems. *Biological Conservation*, 49, 67-81.
- Hirsch, B. T. (2010) Tradeoff between travel speed and olfactory food detection in ring-tailed coatis (*Nasua nasua*). *Ethology*, 116, 671-679.
- Hofer, H. et East, M. L. (1993) The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. I. Social organization. *Animal Behaviour*, 46, 547-557.

- Holyan, J., Boyd, D. K., Mack, C. M. et Pletscher, D. H. (2005) Longevity and productivity of three wolves (*Canis lupus*), in the wild. *The Canadian Field-Naturalist*, 119, 446-447.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. et Spiegel, O. (2008) Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 19060-19065.
- Hoover, J. P. (2003) Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology*, 84, 416-430.
- Hörnfeldt, B. (2004) Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. *Oikos*, 107, 376-392.
- Hudson, E., Aihoshi, D., Gaines, T., Simard, G. et Mullock, J. (2001) The Weather of Nunavut and the Arctic. Graphic Area Forecast 36 and 37. 245 p.
- Ims, R. A. (1989) Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. *Ecology*, 70, 607-616.
- Ims, R. A. et Fuglei, E. (2005) Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience*, 55, 311-322.
- Innes, R. J., McEachern, M. B., Van Vuren, D. H., Eadie, J. M., Kelt, D. A. et Johnson, M. L. (2012) Genetic relatedness and spatial associations of dusky-footed woodrats (*Neotoma fuscipes*). *Journal of Mammalogy*, 93, 439-446.
- IPCC (2007) *Summary for Policymakers*. Dans Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. et Miller, H.L. (Eds). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- IUCN (2015) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. Récupéré le 15 December 2015 de <http://www.iucnredlist.org>
- Janson, C. H. et Di Bitetti, M. S. (1997) Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 41, 17-24.

- Jarne, P. et Lagoda, P. J. L. (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 424-429.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schroder, B., Buchmann, C., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Bohning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U. et Bauer, S. (2013) Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology*, 1, 6.
- Johannessen, O. M., Bengtsson, L., Miles, M. W., Kuzmina, S. I., Semenov, V. A., Alekseev, G. V., Nagurnyi, A. P., Zakharov, V. F., Bobylev, L. P., Pettersson, L. H., Hasselmann, K. et Cattle, H. P. (2004) Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus*, 56, 328-341.
- Jonzén, N., Knudsen, E., Holt, R. D. et Sæther, B.-E. (2011) *Uncertainty and predictability: the niches of migrants and nomads*. Dans Milner-Gulland, E.J., Fryxell, J.M. et Sinclair, A.R.E. (Eds). *Animal migration: a synthesis*: Oxford University Press. p. 91-109.
- Julien, J.-R., Legagneux, P., Gauthier, G., Morrison, R. I. G., Therrien, J.-F. et Bêty, J. (2013) Contribution of allochthonous resources to breeding in a high-arctic avian predator. *Polar Biology*, 37, 193-203.
- Kalinowski, S. T., Wagner, A. P. et Taper, M. L. (2006) ML-RELATE: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes*, 6, 576-579.
- Kamler, J. F., Ballard, W. B., Gilliland, R. L. et Mote, K. (2004) Coyote (*Canis latrans*) movements relative to cattle (*Bos taurus*) carcass areas. *Western North American Naturalist*, 64, 53-58.
- Kamler, J. F., Gray, M. M., Oh, A. et Macdonald, D. W. (2013a) Genetic structure, spatial organization, and dispersal in two populations of bat-eared foxes. *Ecology and Evolution*, 3, 2892-2902.
- Kamler, J. F., Stenkewitz, U. et Macdonald, D. W. (2013b) Lethal and sublethal effects of black-backed jackals on cape foxes and bat-eared foxes. *Journal of Mammalogy*, 94, 295-306.

- Kane, A., Jackson, A. L., Ogada, D. L., Monadjem, A. et McNally, L. (2014) Vultures acquire information on carcass location from scavenging eagles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20141072.
- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Ostbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A. M., Mysterud, I., Solhoy, T. et Stenseth, N. C. (2008) Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, 456, 93-97.
- Kelly, B. P. et Quakenbush, L. T. (1990) Spatiotemporal use of lairs by ringed seals (*Phoca hispida*). *Can J Zool*, 68, 2503-2512.
- Kernohan, B. J., Gitzen, R. A. et Millspaugh, J. J. (2001) *Analysis of animal space use and movements*. Dans Millspaugh, J.J. et Marzluff, J.M. (Eds). Radio tracking and animal populations. San Diego, California, USA.: Academic Press. p. 126-166.
- Killengreen, S. T., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Henden, J.-A. et Schott, T. (2007) Structural characteristics of a low Arctic tundra ecosystem and the retreat of the Arctic fox. *Biological Conservation*, 135, 459-472.
- Killengreen, S. T., Lecomte, N., Ehrich, D., Schott, T., Yoccoz, N. G. et Ims, R. A. (2011) The importance of marine vs. human-induced subsidies in the maintenance of an expanding mesocarnivore in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1049-1060.
- Killengreen, S. T., Strømseng, E., Yoccoz, N. G. et Ims, R. A. (2012) How ecological neighbourhoods influence the structure of the scavenger guild in low arctic tundra. *Diversity and Distributions*, 18, 563-574.
- Kitchen, A. M., Gese, E. M., Waits, L. P., Karki, S. M. et Schauster, E. R. (2005) Genetic and spatial structure within a swift fox population. *Journal of Animal Ecology*, 74, 1173-1181.
- Kleiman, D. G. (1977) Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52, 39-69.
- Kleiman, D. G. (2011) Canid mating systems, social behavior, parental care and ontogeny: are they flexible? *Behavior Genetics*, 41, 803-809.

- Kleiman, D. G. et Eisenberg, J. F. (1973) Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour*, 21, 637-659.
- Knick, S. T. (1990) Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in Southeastern Idaho. *Wildlife Monographs*, 3-42.
- Koenig, W. D. et Pitelka, F. A. (1981) *Ecological factors and kin selection in the evolution of cooperative breeding in birds*. Dans Alexander, R.D. et Tinkle, D.W. (Eds). Natural selection and social behavior. New York: Chiron Press Inc. p. 261-280.
- Kolenosky, G. B. (1987) *Polar Bear*. Dans Novak, M., Baker, J.A., Obbard, M.E. et Malloch, B. (Eds). Wild furbearer management and conservation in North America. North Bay, Ontario: Ontario Fur Trappers Association p. 474-485.
- König, B. (1994) Fitness effects of communal rearing in house mice: the role of relatedness versus familiarity. *Animal Behaviour*, 48, 1449-1457.
- Koopman, M. E., Cypher, B. L. et Scrivner, J. H. (2000) Dispersal patterns of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy*, 81, 213-222.
- Korpimäki, E. (1986) Gradients in population fluctuations of Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in Europe. *Oecologia*, 69, 195-201.
- Korpimäki, E. (1987) Selection for nest-hole shift and tactics of breeding dispersal in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *Journal of Animal Ecology*, 56, 185-196.
- Korpimäki, E. et Norrdahl, K. (1991) Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology*, 72, 814-826.
- Kranstauber, B., Kays, R., LaPoint, S. D., Wikelski, M. et Safi, K. (2012) A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of Animal Ecology*, 81, 738-746.
- Kranstauber, B. et Smolla, M. (2015) move: Visualizing and Analyzing Animal Track Data. R package 1.4-496.

- Krebs, C. J., Kenney, A. J., Gilbert, S., Danell, K., Angerbjorn, A., Erlinge, S., Bromley, R. G., Shank, C. et Carriere, S. (2002) Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1323-1333.
- Krebs, J. R. (1982) Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 185-194.
- Kukekova, A. V., Trut, L. N., Chase, K., Kharlamova, A. V., Johnson, J. L., Temnykh, S. V., Oskina, I. N., Gulevich, R. G., Vladimirova, A. V., Klebanov, S., Shepeleva, D. V., Shikhevich, S. G., Acland, G. M. et Lark, K. G. (2010) Mapping loci for fox domestication: deconstruction/reconstruction of a behavioral phenotype. *Behavior Genetics*, 41, 593-606.
- Lai, S., Bêty, J. et Berteaux, D. (2015) Spatio-temporal hotspots of satellite-tracked arctic foxes reveal a large detection range in a mammalian predator. *Movement Ecology*, 3, 1-10.
- Laidre, K. L., Stirling, I., Lowry, L. F., Wiig, Ø., Heide-Jørgensen, M. P. et Ferguson, S. H. (2008) Quantifying the sensitivity of arctic marine mammals to climate-induced habitat change. *Ecological Applications*, 18, S97-S125.
- Landa, A., Strand, O., Linnell, J. D. C. et Skogland, T. (1998) Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 448-457.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M. C., Bilodeau, F., Bolduc, E., McKinnon, L., Tarroux, A., Therrien, J. F., Morissette, L. et Krebs, C. J. (2012) Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93, 1707-1716.
- Legagneux, P., Gauthier, G., Lecomte, N., Schmidt, N. M., Reid, D., Cadieux, M. C., Berteaux, D., Bety, J., Krebs, C. J., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Morrison, R. I. G., Leroux, S. J., Loreau, M. et Gravel, D. (2014) Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change*, 4, 379-383.
- Legendre, P. et Fortin, M.-J. (2010) Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 10, 831-844.

- Lehner, N. S. (2012) *Arctic fox winter movement and diet in relation to industrial development on Alaska's North slope* [M.Sc. thesis]. Fairbanks, Alaska: University of Alaska Fairbanks.
- Lewis, L. R., Behling, E., Gousse, H., Qian, E., Elphick, C. S., Lamarre, J.-F., Bêty, J., Liebezeit, J. et Rozzi, R. (2014) First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant birds. *PeerJ*, 2, e424.
- Liedvogel, M., Chapman, B. B., Muheim, R. et Åkesson, S. (2013) The behavioural ecology of animal movement: reflections upon potential synergies. *Animal Migration*, 1, 39.
- Lima, S. L. et Zollner, P. A. (1996) Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 131-135.
- Löfgren, O., Hörnfeldt, B. et Carlsson, B. G. (1986) Site tenacity and nomadism in Tengmalm's owl (*Aegolius funereus* (L.)) in relation to cyclic food production. *Oecologia*, 69, 321-326.
- López-Bao, J. V., Rodríguez, A., Delibes, M., Fedriani, J. M., Calzada, J., Ferreras, P. et Palomares, F. (2014) Revisiting food-based models of territoriality in solitary predators. *Journal of Animal Ecology*, 83, 934-942.
- Lundberg, J. et Moberg, F. (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6, 87-98.
- Macdonald, D. W. (1983) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, 379-384.
- Macpherson, A. H. (1968) Apparent recovery of translocated arctic fox. *Canadian Field-Naturalist*, 82, 287-289.
- Maher, C. R. (2009a) Effects of relatedness on social interaction rates in a solitary marmot. *Animal Behaviour*, 78, 925-933.
- Maher, C. R. (2009b) Genetic relatedness and space use in a behaviorally flexible species of marmot, the woodchuck (*Marmota monax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 857-868.

- Maher, C. R. et Lott, D. F. (1995) Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, 49, 1581-1597.
- Maher, C. R. et Lott, D. F. (2000) A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist*, 143, 1-29.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Marino, J., Sillero-Zubiri, C., Johnson, P. et Macdonald, D. (2012) Ecological bases of philopatry and cooperation in Ethiopian wolves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 1005-1015.
- Marzluff, J. M., Heinrich, B. et Marzluff, C. S. (1996) Raven roosts are mobile information centres. *Animal Behaviour*, 51, 89-103.
- McDonald, R. A., Delahay, R. J., Carter, S. P., Smith, G. C. et Cheeseman, C. L. (2008) Perturbing implications of wildlife ecology for disease control. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 53-56.
- McKinnon, L., Berteaux, D. et Bêty, J. (2014) Predator-mediated interactions between lemmings and shorebirds: A test of the alternative prey hypothesis. *The Auk*, 131, 619-628.
- McLaren, I. A. (1958) The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) in the eastern Canadian Arctic. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 118, 1-97.
- Mech, L. D. (1966) *The Wolves of Isle Royale*. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office. 210 p.
- Meinke, P. G., Kapel, C. M. O. et Arctander, P. (2001) Genetic differentiation of populations of Greenlandic Arctic fox. *Polar Research*, 20, 75-83.
- Messier, F. (1985) Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 239-245.

- Messier, G. D., Garant, D., Bergeron, P. et Réale, D. (2012) Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Molecular Ecology*, *21*, 5363-5373.
- Minta, S. C. (1992) Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecological Applications*, *2*, 178-188.
- Moberg, F. et Folke, C. (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, *29*, 215-233.
- Morelle, K., Lehaire, F. et Lejeune, P. (2014) Is wild boar heading towards movement ecology? A review of trends and gaps. *Wildlife Biology*, *20*, 196-205.
- Mørk, T. et Prestrud, P. (2004) Arctic rabies - A review. *Acta Veterinaria Scandinavica*, *45*, 1-9.
- Morris, D. W. (1982) Age-specific dispersal strategies in iteroparous species: Who leaves when? *Evolutionary Theory*, *6*, 53-65.
- Moyer, M. A., McCown, J. W., Eason, T. H. et Oli, M. K. (2006) Does genetic relatedness influence space use pattern? A test on Florida black bears. *Journal of Mammalogy*, *87*, 255-261.
- Mueller, T. et Fagan, W. F. (2008) Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions. *Oikos*, *117*, 654-664.
- Mueller, T., Olson, K. A., Dressler, G., Leimgruber, P., Fuller, T. K., Nicolson, C., Novaro, A. J., Bolgeri, M. J., Wattles, D., DeStefano, S., Calabrese, J. M. et Fagan, W. F. (2011) How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography*, *20*, 683-694.
- Mullen, D. A. et Pitelka, F. A. (1972) Efficiency of winter scavengers in the Arctic. *Arctic*, *25*, 225-231.
- Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V. et Meisingset, E. (2011) Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? *Oikos*, *120*, 1817-1825.

- Nams, V. O. (1991) Olfactory search images in striped skunks. *Behaviour*, 119, 267-284.
- Nams, V. O. (1997) Density-dependent predation by skunks using olfactory search images. *Oecologia*, 110, 440-448.
- Nathan, R. (2008) An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 19050-19051.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. et Smouse, P. E. (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059.
- Nelson, M. E. (1995) Winter range arrival and departure of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *Canadian Journal of Zoology*, 73, 1069-1076.
- Neumann, W., Martinuzzi, S., Estes, A., Pidgeon, A., Dettki, H., Ericsson, G. et Radeloff, V. (2015) Opportunities for the application of advanced remotely-sensed data in ecological studies of terrestrial animal movement. *Movement Ecology*, 3, 8.
- Nevai, A. L. et Van Gorder, R. A. (2012) Effect of resource subsidies on predator-prey population dynamics: a mathematical model. *Journal of Biological Dynamics*, 6, 891-922.
- Nevitt, G. A., Losekoot, M. et Weimerskirch, H. (2008) Evidence for olfactory search in wandering albatross, *Diomedea exulans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 4576-4581.
- Nicholson, K. L., Krausman, P. R., Munguia-Vega, A. et Culver, M. (2011) Spatial and temporal interactions of sympatric mountain lions in Arizona. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 1151-1163.
- Nicholson, M. C., Bowyer, R. T. et Kie, J. G. (1997) Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. *Journal of Mammalogy*, 78, 483-504.

- Nielsen, S. E., Cranston, J. et Stenhouse, G. B. (2009) Identification of priority areas for grizzly bear conservation and recovery in Alberta. *Journal of Conservation Planning*, 5, 38-60.
- Nifong, J. C., Layman, C. A. et Silliman, B. R. (2015) Size, sex and individual-level behaviour drive intrapopulation variation in cross-ecosystem foraging of a top-predator. *Journal of Animal Ecology*, 84, 35-48.
- Norén, K., Angerbjörn, A. et Hersteinsson, P. (2009) Population structure in an isolated Arctic fox, *Vulpes lagopus*, population: the impact of geographical barriers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 18-26.
- Norén, K., Carmichael, L., Dalén, L., Hersteinsson, P., Samelius, G., Fuglei, E., Kapel, C. M. O., Menyushina, I., Strobeck, C. et Angerbjörn, A. (2011a) Arctic fox *Vulpes lagopus* population structure: circumpolar patterns and processes. *Oikos*, 120, 873-885.
- Norén, K., Carmichael, L., Fuglei, E., Eide, N., Hersteinsson, P. et Angerbjörn, A. (2011b) Pulses of movement across the sea ice: population connectivity and temporal genetic structure in the arctic fox. *Oecologia*, 166, 973-984.
- Norén, K., Hersteinsson, P., Samelius, G., Eide, N. E., Fuglei, E., Elmhagen, B., Dalén, L., Meijer, T. et Angerbjörn, A. (2012) From monogamy to complexity: social organization of arctic foxes (*Vulpes lagopus*) in contrasting ecosystems. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 1102-1116.
- Noyce, K. V. et Garshelis, D. L. (2011) Seasonal migrations of black bears (*Ursus americanus*): causes and consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 823-835.
- Noyce, K. V. et Garshelis, D. L. (2014) Follow the leader: social cues help guide landscape-level movements of American black bears (*Ursus americanus*). *Canadian Journal of Zoology*, 92, 1005-1017.
- Oksanen, L., Fretwell, S., Arruda, J. et Niemela, P. (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, 118, 240-261.
- Oksanen, L. et Oksanen, T. (2000) The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*, 155, 703-723.

- Olden, J. D., Schooley, R. L., Monroe, J. B. et Poff, N. L. (2004) Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *J Anim Ecol*, 73, 1190-1194.
- Pages, J. F., Bartumeus, F., Hereu, B., López-Sanz, À., Romero, J. et Alcoverro, T. (2013) Evaluating a key herbivorous fish as a mobile link: a Brownian bridge approach. *Marine Ecology Progress Series*, 492, 199-210.
- Palm, E. C., Newman, S. H., Prosser, D. J., Xiao, X., Ze, L., Batbayar, N., Balachandran, S. et Takekawa, J. Y. (2015) Mapping migratory flyways in Asia using dynamic Brownian bridge movement models. *Movement Ecology*, 3, 3.
- Pamperin, N. J. (2008) *Winter movements of arctic foxes in northern Alaska measured by satellite telemetry* [M.Sc. thesis]. Fairbanks, Alaska: University of Alaska Fairbanks.
- Pamperin, N. J., Follmann, E. H. et Person, B. T. (2008) Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*, 31, 1421-1426.
- Paquet, P. C. (1991) Winter spatial relationships of wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Mammalogy*, 72, 397-401.
- Patterson, B. R. et Messier, F. (2001) Social organization and space use of coyotes in Eastern Canada relative to prey distribution and abundance. *Journal of Mammalogy*, 82, 463-477.
- Pe'er, G. et Kramer-Schadt, S. (2008) Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecol Model*, 213, 73-85.
- Peters, R. P. et Mech, L. D. (1975) Scent-marking in wolves. *American Scientist*, 63, 628-637.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. et Sarkar, D. (2011) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package 3.1-102.
- Pitelka, F. A., Tomich, P. Q. et Treichel, G. W. (1955) Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska. *Ecological Monographs*, 25, 85-117.

- Pokrovsky, I., Ehrich, D., Ims, R., Kulikova, O., Lecomte, N. et Yoccoz, N. (2014) Diet, nesting density, and breeding success of rough-legged buzzards (*Buteo lagopus*) on the Nenetsky Ridge, Arctic Russia. *Polar Biology*, 37, 447-457.
- Poole, K. G. (1997) Dispersal patterns of lynx in the Northwest Territories. *Journal of Wildlife Management*, 61, 497-505.
- Potts, J. R., Harris, S. et Giuggioli, L. (2013) Quantifying behavioral changes in territorial animals caused by sudden population declines. *The American Naturalist*, 182, E73-E82.
- Pöysä, H. (1992) Group foraging in patchy environments: The importance of coarse-level local enhancement. *Ornis Scandinavica* 23, 159-166.
- Prestrud, P. (1991) Adaptations by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic*, 44, 132-138.
- Prestrud, P. (1992) Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1276-1283.
- Ratnayeke, S., Tuskan, G. A. et Pelton, M. R. (2002) Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the raccoon, *Procyon lotor*. *Molecular Ecology*, 11, 1115-1124.
- Rausch, R. (1958) Some observations on rabies in Alaska, with special reference to wild Canidae. *Journal of Wildlife Management*, 22, 246-260.
- Regehr, E. V., Lunn, N. J., Amstrup, S. C. et Stirling, I. A. N. (2007) Effects of earlier sea ice breakup on survival and population size of polar bears in western Hudson bay. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2673-2683.
- Ries, L., Robert J. Fletcher, J., Battin, J. et Sisk, T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 491-522.
- Rioux, M.-J., Lai, S., Casajus, N., Bêty, J. et Berteaux, D. (in press) Winter home range fidelity and extraterritorial movements of Arctic fox pairs in the Canadian High Arctic. *Polar Research*.

- Rodgers, T. W., Giacalone, J., Heske, E. J., Janečka, J. E., Jansen, P. A., Phillips, C. A. et Schooley, R. L. (2015) Socio-spatial organization and kin structure in ocelots from integration of camera trapping and noninvasive genetics. *Journal of Mammalogy*, 96, 120-128.
- Roemer, G. W. (2004) *The evolution, behavioural ecology, and conservation of island foxes*. Dans Macdonald, D.W. et Sillero-Zubiri, C. (Eds). *The Biology and Conservation of Wild Canids*. Oxford: Oxford University Press. p. 173-184.
- Roemer, G. W., Smith, D. A., Garcelon, D. K. et Wayne, R. K. (2001) The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*). *Journal of Zoology*, 255, 1-14.
- Rogers, L. L. (1987) Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. *Wildlife Monograph*, 97, 1-72.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Del Coro Arizmendi, M., Alcántara-Eguren, A. et Arita, H. T. (1999) Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*, 26, 1065-1077.
- Rolland, R. M., Hamilton, P. K., Kraus, S. D., Davenport, B., Gillett, R. M. et Wasser, S. K. (2006) Faecal sampling using detection dogs to study reproduction and health in North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*). *Journal of Cetacean Research and Management*, 8, 121-125.
- Roshier, D. et Reid, J. (2003) On animal distributions in dynamic landscapes. *Ecography*, 26, 539-544.
- Roth, J. D. (2002) Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, 133, 70-77.
- Roth, J. D. (2003) Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 72, 668-676.
- Ruxton, G. D. et Houston, D. C. (2004) Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 431-436.

- Saltz, D., Rowen, M. et Rubenstein, D. I. (2000) The effect of space-use patterns of reintroduced Asiatic wild ass on effective population size. *Conservation Biology*, 14, 1852-1861.
- Samelius, G. et Alisauskas, R. T. (2000) Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *Arctic*, 53, 279-288.
- Samelius, G., Alisauskas, R. T., Hobson, K. A. et Larivière, S. (2007) Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology*, 76, 873-880.
- Sawyer, H., Kauffman, M. J., Nielson, R. M. et Horne, J. S. (2009) Identifying and prioritizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. *Ecological Applications*, 19, 2016-2025.
- Schenk, A., Obbard, M. E. et Kovacs, K. M. (1998) Genetic relatedness and home-range overlap among female black bears (*Ursus americanus*) in northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1511-1519.
- Schmitz, O. J., Post, E., Burns, C. E. et Johnston, K. M. (2003) Ecosystem responses to global climate change: moving beyond color mapping. *BioScience*, 53, 1199-1205.
- Schoener, T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369-404.
- Schradin, C. (2013) Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368, 20120346.
- Schradin, C., Lindholm, A. K., Johannesen, J. E. S., Schoepf, I., Yuen, C.-H., König, B. et Pillay, N. (2012) Social flexibility and social evolution in mammals: a case study of the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Molecular Ecology*, 21, 541-553.
- Schwartz, C. C. et Franzmann, A. W. (1992) Dispersal and survival of subadult black bears from the Kenai Peninsula, Alaska. *Journal of Wildlife Management*, 56, 426-431.

- Selva, N. (2004) *The role of scavenging in the predator community of Białowieża Primeval Forest (E Poland)* [Ph.D thesis]. Sevilla, Spain: University of Sevilla.
- Selva, N. et Fortuna, M. A. (2007) The nested structure of a scavenger community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1101-1108.
- Selva, N., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. et Wajrak, A. (2003) Scavenging on European bison carcasses in Białowieża Primeval Forest (eastern Poland). *Ecoscience*, 10, 303-311.
- Selva, N., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W. et Wajrak, A. (2005) Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 1590-1601.
- Silk, J. B. (2007) The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362, 539-559.
- Singh, N. J., Börger, L., Dettki, H., Bunnefeld, N. et Ericsson, G. (2012) From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*, 22, 2007-2020.
- Slatkin, M. (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236, 787-792.
- Smith, T. G. (1976) Predation of ringed seal pups (*Phoca hispida*) by the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, 54, 1610-1616.
- Smith, T. G., Hammill, M. O. et Taugbøl, G. (1991) A review of the developmental, behavioural and physiological adaptations of the ringed seal, *Phoca hispida*, to life in the Arctic winter. *Arctic*, 44, 124-131.
- Smith, T. G. et Stirling, I. (1975) The breeding habitat of the ringed seal (*Phoca hispida*). The birth lair and associated structures. *Canadian Journal of Zoology*, 53, 1297-1305.
- Smouse, P. E., Long, J. C. et Sokal, R. R. (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35, 727-732.

- Somers, M. J., Graf, J. A., Szykman, M., Slotow, R. et Gusset, M. (2008) Dynamics of a small re-introduced population of wild dogs over 25 years: Allee effects and the implications of sociality for endangered species' recovery. *Oecologia*, *158*, 239-247.
- Somveille, M., Rodrigues, A. S. L. et Manica, A. (2015) Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 664-674.
- Soper, J. D. (1944) The mammals of southern Baffin Island, Northwest Territories, Canada. *Journal of Mammalogy*, *25*, 221-254.
- Sparkman, A. M., Adams, J. R., Steury, T. D., Waits, L. P. et Murray, D. L. (2012) Evidence for a genetic basis for delayed dispersal in a cooperatively breeding canid. *Animal Behaviour*, *83*, 1091-1098.
- Sparkman, A. M., Waits, L. P. et Murray, D. L. (2011) Social and demographic effects of anthropogenic mortality: A test of the compensatory mortality hypothesis in the red wolf. *PLoS ONE*, *6*, e20868.
- Spong, G., Stone, J., Creel, S. et Björklund, M. (2002) Genetic structure of lions (*Panthera leo* L.) in the Selous Game Reserve: implications for the evolution of sociality. *Journal of Evolutionary Biology*, *15*, 945-953.
- Stahler, D. R., Heinrich, B. et Smith, D. W. (2002) Common ravens, *Corvus corax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour*, *64*, 283-290.
- Stapp, P., Polis, G. A. et Sanchez Pinero, F. (1999) Stable isotopes reveal strong marine and El Nino effects on island food webs. *Nature*, *401*, 467-469.
- Stenseth, N. C. (1999) Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos*, *87*, 427-461.
- Stenseth, N. C. et Ims, R. A. (1993) The biology of lemmings. London: Academic Press. pp. 683 p.
- Stirling, I. (1974) Midsummer observations on the behavior of wild polar bears (*Ursus maritimus*). *Canadian Journal of Zoology*, *52*, 1191-1198.

- Stirling, I. et Derocher, A. E. (1990) Factors affecting the evolution and behavioral ecology of the modern bears. *International Conference on Bear Research and Management*, 8, 189-204.
- Stirling, I. et Latour, P. B. (1978) Comparative hunting abilities of polar bear cubs of different ages. *Canadian Journal of Zoology*, 56, 1768-1772.
- Støen, O.-G., Bellemain, E., Sæbø, S. et Swenson, J. (2005) Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 191-197.
- Strand, O., Landa, A., Linnell, J. D. C., Zimmermann, B. et Skogland, T. (2000) Social organization and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, 81, 223-233.
- Strand, O., Linnell, J. D. C., Krogstad, S. et Landa, B. (1999) Dietary and reproductive responses of arctic foxes to changes in small rodent abundance. *Arctic*, 52, 272-278.
- Switzer, P. V. (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 7, 533-555.
- Takahata, C., Nielsen, S. E., Takii, A. et Izumiyama, S. (2014) Habitat selection of a large carnivore along human-wildlife boundaries in a highly modified landscape. *PLoS ONE*, 9, e86181.
- Tannerfeldt, M. et Angerbjörn, A. (1996) Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, 19, 209-220.
- Tannerfeldt, M. et Angerbjörn, A. (1998) Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos*, 83, 545-559.
- Tannerfeldt, M., Elmhagen, B. et Angerbjörn, A. (2002) Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia*, 132, 213-220.
- Tarroux, A., Berteaux, D. et Bêty, J. (2010) Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology*, 33, 1021-1026.

- Tarroux, A., Bêty, J., Gauthier, G. et Berteaux, D. (2012) The marine side of a terrestrial carnivore: Intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes. *PLoS ONE*, 7, e42427.
- Terraube, J., Vasko, V. et Korpimäki, E. (2015) Mechanisms and reproductive consequences of breeding dispersal in a specialist predator under temporally varying food conditions. *Oikos*, 124, 762-771.
- Therrien, J. F., Gauthier, G., Pinaud, D. et Bêty, J. (2014) Irruption movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting a pulsed resource. *Journal of Avian Biology*, 45, 536–544.
- Tsukada, H. (1997) A division between foraging range and territory related to food distribution in the red fox. *Journal of Ethology*, 15, 27-37.
- Valeix, M., Hemson, G., Loveridge, A. J., Mills, G. et Macdonald, D. W. (2012) Behavioural adjustments of a large carnivore to access secondary prey in a human-dominated landscape. *Journal of Applied Ecology*, 49, 73-81.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. et Shipley, P. (2004) Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4, 535-538.
- Vasko, V., Laaksonen, T., Valkama, J. et Korpimäki, E. (2011) Breeding dispersal of Eurasian kestrels *Falco tinnunculus* under temporally fluctuating food abundance. *Journal of Avian Biology*, 42, 552-563.
- Verdolin, J. L. et Slobodchikoff, C. N. (2009) Resources, not kinship, determine social patterning in the territorial Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Ethology*, 115, 59-69.
- von Schantz, T. (1984a) 'Non-breeders' in the red fox *Vulpes vulpes*: A case of resource surplus. *Oikos*, 59-65.
- von Schantz, T. (1984b) Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altricial vertebrates. *Oikos*, 42, 48-58.

- Wagner, A. P., Creel, S., Frank, L. G. et Kalinowski, S. T. (2007) Patterns of relatedness and parentage in an asocial, polyandrous striped hyena population. *Molecular Ecology*, 16, 4356-4369.
- Wallach, A. D., Ritchie, E. G., Read, J. et O'Neill, A. J. (2009) More than mere numbers: The impact of lethal control on the social stability of a top-order predator. *PLoS ONE*, 4, e6861.
- Waser, P. (1981) Sociality or territorial defense? The influence of resource renewal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8 231–237.
- Waser, P. M. et Jones, W. T. (1983) Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 58, 355-390.
- Way, J. G. et Timm, B. C. (2008) Nomadic behavior of an old and formerly territorial eastern Coyote, *Canis latrans*. *Canadian Field-Naturalist*, 122, 316-322.
- Wiens, J. A. (1976) Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 81-120.
- Wilmers, C. C., Stahler, D. R., Crabtree, R. L., Smith, D. W. et Getz, W. M. (2003) Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecology Letters*, 6, 996-1003.
- Wittemyer, G., Okello, J. B. A., Rasmussen, H. B., Arctander, P., Nyakaana, S., Douglas-Hamilton, I. et Siegismund, H. R. (2009) Where sociality and relatedness diverge: the genetic basis for hierarchical social organization in African elephants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3513-3521.
- Woodroffe, R. (2011a) Demography of a recovering African wild dog (*Lycaon pictus*) population. *Journal of Mammalogy*, 92, 305-315.
- Woodroffe, R. (2011b) Ranging behaviour of African wild dog packs in a human-dominated landscape. *Journal of Zoology*, 283, 88-97.
- Wright, J., Stone, R. E. et Brown, N. (2003) Communal roosts as structured information centres in the raven, *Corvus corax*. *Journal of Animal Ecology*, 72, 1003-1014.

- Wright, S. (1922) Coefficients of inbreeding and relationship. *American Naturalist*, 56, 836–840.
- Wrigley, R. E. et Hatch, D. R. M. (1976) Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic*, 29, 147-158.
- Young, J. K. et Shivik, J. A. (2006) What carnivore biologists can learn from bugs, birds, and beavers: a review of spatial theories. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1703-1711.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Savelieve, A. A. et Smith, G. M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer-Verlag. 574 p.