



Université du Québec
à Rimouski

**ÉTUDE DES DÉTERMINANTS DU TAUX DE
DÉPLACEMENT QUOTIDIEN DU RENARD ARCTIQUE À
L'ÎLE BYLOT (NUNAVUT)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

PAR

© LOUIS-PIERRE OUELLET

Novembre 2025

Composition du jury :

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

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

Olivier Gilg, examinateur externe, Université de Bourgogne Franche Comté

Dépôt initial le 15 avril 2025

Dépôt final le 28 novembre 2025

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 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.

« La persévérance est un travail de fourmi qui aboutit souvent à des résultats de géant » – Samuel Smiles.

REMERCIEMENTS

Ce travail de maîtrise est le fruit de nombreuses discussions, échanges et collaborations précieuses, sans lesquels il n'aurait pu aboutir. Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes celles et ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à son élaboration.

Tout d'abord, un immense merci à mon superviseur, Dominique Berteaux, de m'avoir offert une opportunité unique qui a été bien plus qu'un projet scientifique. Ce fut une aventure nordique hors du commun, où j'ai pu non seulement mettre à profit mon esprit analytique, mais aussi me redécouvrir, approfondir ma passion pour la photographie animalière et repousser mes limites personnelles. Merci pour tes précieux conseils tout au long de cette aventure, mais surtout pour ton écoute bienveillante, ton soutien et la confiance que tu as accordée à mon intégrité intellectuelle, malgré les montagnes russes qu'a traversées ce projet. Cette étape de ma vie, riche en apprentissages et en émotions, restera pour toujours une source d'inspiration et un souvenir précieux que je porterai fièrement tout au long de mon cheminement, scientifique ou non.

Un merci tout particulier à toi, Jeanne Clermont, dont le soutien infaillible et l'enthousiasme constant ont été une véritable boussole tout au long de ce projet. Ta capacité à comprendre et à t'adapter à ma méthode de travail, parfois chaotique, m'a non seulement aidé à trouver un équilibre, mais aussi à structurer mes idées au moment où j'en avais le plus besoin. Tu as su transformer chaque moment de doute en une opportunité d'avancer avec clarté et détermination. Ta rigueur, tes conseils avisés et ton regard toujours positif sur chaque étape ont permis à ce projet d'atteindre un niveau que je n'aurais jamais imaginé sans toi. Tu as été bien plus qu'une encadrante : une véritable alliée et une source d'inspiration, et pour cela, je te serai toujours profondément reconnaissant.

Merci à mon entourage rimouskois : Simon, Vincent, Justine, Marie-Claude, Cédric et Cléophrée. Votre présence, votre écoute attentive et vos éclats de rire ont été une véritable bouffée d'air frais dans les moments les plus exigeants. Que ce soit par vos conseils avisés, vos niaiseries bien placées ou simplement votre capacité à m'offrir un espace pour décompresser, vous m'avez aidé à garder le cap et le moral, même dans les périodes les plus difficiles. Vous avez été des piliers dans cette aventure, et je suis profondément reconnaissant pour chaque instant partagé à vos côtés. J'ai déjà hâte à la prochaine bière ! Merci aussi au Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT) pour son soutien financier.

Merci à mes talentueux collègues et amis du labo Bêty-Berteaux. Je suis profondément reconnaissant envers cette petite communauté d'entraide et de bienveillance qui m'a soutenu tout au long de ce projet. Chacun d'entre vous, à votre manière, m'avez inspiré et motivé à repousser mes limites et à atteindre mes objectifs.

Un merci tout spécial aux membres de mes différentes équipes de terrain : Marylou, Mathieu, Laurianne et Véronique. Vos esprits brillants, votre communication exceptionnelle et votre motivation sans faille ont créé une dynamique de groupe qui a rendu notre vie commune sur le terrain incroyablement réconfortante et rassurante. Malgré le climat souvent impitoyablement nordique, vos petites rigolades et votre bonne humeur ont su réchauffer nos journées et les teinter de moments précieux que je n'oublierai jamais.

Et enfin, une immense part de ma reconnaissance revient à mes parents, Louis et Josée, et à mon ex-confidente, Coralie. À vous, mes piliers, qui avez su m'écouter avec une patience infinie, souligner mes efforts dans les moments où je doutais le plus, et m'offrir un refuge où tout pouvait être exprimé, sans crainte ni jugement. Vos épaules ont porté le poids de mes peines et essuyé mes larmes, mais vos mots, emplis de sagesse et d'amour, m'ont insufflé une force nouvelle, une motivation inébranlable et un optimisme qui m'ont permis d'aller toujours plus loin.

Coralie, ta présence a été une lumière, même à distance. Merci de m'avoir offert ta confiance et ta douceur inégalée, simplement, sans jamais rien attendre en retour. Vivre une

relation à distance tout au long de mon parcours de maîtrise n'a pas été chose facile, mais ton soutien indéfectible et ta capacité à transformer chaque moment partagé en une source de bonheur me rappellent à quel point j'ai eu de la chance de traverser cette expérience avec toi à mes côtés. Même si nos chemins se sont séparés pour le mieux, je resterai éternellement reconnaissant de la bonté naturelle que tu as su me porter et de ta patience face aux instabilités, merci plus de mille fois.

RÉSUMÉ

L'écologie du mouvement chez les prédateurs actifs, qui s'appuient largement sur leurs déplacements pour débusquer et capturer leurs proies, demeure mal comprise malgré son rôle central dans les interactions proie-prédateur et la dynamique des communautés. Dans cette étude, nous avons évalué l'influence de facteurs intrinsèques (sexe, statut reproducteur) et extrinsèques (densité de lemmings, abondance de nids d'oies, utilisation des milieux humides) sur le taux de déplacement quotidien de renards arctiques (*Vulpes lagopus*) territoriaux, dans la plaine sud-ouest de l'île Bylot (Nunavut, Canada). De 2018 à 2023, nous avons posé des colliers GPS sur 41 individus, recueilli plus de 1 500 déplacements quotidiens, puis modélisé ces données à l'aide de modèles additifs mixtes. Nos résultats révèlent que les renards reproducteurs parcourent chaque jour des distances nettement plus grandes que les renards non reproducteurs, alors que le sexe, pris isolément, exerce un effet minime sur leurs déplacements. Par ailleurs, lorsque la densité de lemmings est faible, les distances quotidiennes s'accroissent, reflétant une quête alimentaire plus étendue. À l'inverse, une plus forte abondance de nids d'oies coïncide avec des distances de déplacement plus élevées, sans doute en raison de la disponibilité temporaire et très localisée des œufs dans le paysage. L'utilisation de milieux humides présente aussi une relation positive mais non linéaire avec la distance parcourue, ce qui suggère des coûts de locomotion potentiellement plus élevés dans ces habitats complexes, bien qu'il faille interpréter ce constat avec prudence. Enfin, nous avons observé une forte variabilité interindividuelle, soulignant l'importance potentielle de paramètres comme la personnalité, l'âge ou la configuration du territoire. En combinant une connaissance fine de la biologie du renard, de la disponibilité des ressources et des particularités du paysage, cette étude met en évidence la façon dont les facteurs intrinsèques et extrinsèques façonnent conjointement le taux de déplacement d'un prédateur actif nordique, et révèle l'utilité écologique de ce paramètre pour la dynamique proie-prédateur dans des environnements spatialement variables.

Mots clés : Haut-Arctique, Prédateur actif, Écologie du mouvement, Renard arctique, *Vulpes lagopus*, Parc national Sirmilik, Île Bylot

ABSTRACT

The movement ecology of cursorial predators, which rely on locomotion to encounter and capture prey, remains poorly understood despite its importance for predator–prey interactions and community structure. Here, we examined how intrinsic (sex, reproductive status) and extrinsic (lemming density, goose nest abundance, wetland use) factors influence the daily travel rate of territorial Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) on Bylot Island (Nunavut, Canada). We deployed GPS collars on 41 foxes from 2018 to 2023, recorded over 1,500 daily travel distances, and modelled these data using generalized additive mixed models. Our results show that reproductive individuals travelled substantially longer distances each day than their non-reproductive counterparts, while sex alone had little influence on daily travel rate. Lemming scarcity increased daily travel rates, supporting the idea that foxes travel longer distances each day when key prey items are in limited supply. In contrast, higher goose nest abundance coincided with elevated travel rates, likely reflecting the spatially and temporally clustered nature of goose eggs. Wetland use also showed a positive but nonlinear relationship with travel distance, suggesting potentially higher locomotor costs in complex habitats, though this finding should be interpreted with caution. Finally, we observed considerable inter-individual variability, highlighting the potential roles of personality, age, and territory characteristics. By integrating detailed knowledge of fox life history, resource availability, and landscape configuration, this study underscores how both intrinsic and extrinsic drivers jointly shape the travel rates of a northern cursorial predator. These findings have broad implications for understanding predator–prey dynamics in spatially variable environments and illustrate the ecological significance of daily movement rate.

Keywords: High-Arctic, Cursorial predators, Movement ecology, Arctic fox, *Vulpes lagopus*, Sirmilik National Park, Bylot Island

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. LES STRATÉGIES D'ACQUISITION DE NOURRITURE CHEZ LES PRÉDATEURS TERRESTRES.....	3
2. LES FACTEURS INTERNES QUI INFLUENCENT LES MOUVEMENTS.....	5
2.1 Le rôle du sexe sur les déplacements des prédateurs mammifères terrestres.....	6
2.2 L'influence du statut reproducteur sur les déplacements des mammifères terrestres.....	8
3. LES FACTEURS EXTERNES QUI INFLUENCENT LES MOUVEMENTS.....	10
3.1 L'abondance et la répartition des ressources.....	11
3.2 La prévisibilité temporelle et spatiale des ressources à impulsion.....	12
3.3 La structure du paysage.....	14
4. MODÈLE D'ÉTUDE.....	16
5. SITE D'ÉTUDE.....	17
6. OBJECTIF GÉNÉRAL.....	18
7. OBJECTIF SPÉCIFIQUE, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS.....	18

CHAPITRE 1 ÉTUDE DES DÉTERMINANTS DU TAUX DE DÉPLACEMENT QUOTIDIEN DU RENARD ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT (NUNAVUT).....	21
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	21
1.2 INFLUENCE OF INTRINSIC AND EXTRINSIC FACTORS ON DAILY MOVEMENT RATES OF A CURSORIAL PREDATOR	23
1.3 ABSTRACT	23
1.4 INTRODUCTION.....	24
1.5 MATERIALS & METHODS	26
1.6 RESULTS.....	34
1.7 DISCUSSION	43
1.8 ACKNOWLEDGEMENTS	48
1.9 APPENDIX 1	49
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	53
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	56

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Global (\pm SD) and annual (\pm SD) means for daily distance traveled (km/day), home range size (km²), the number of available goose nests per home range, and wetland use (% time) for arctic foxes on Bylot Island (2018–2023). Minimum and maximum observed values are also provided.....35
- Table 2.** Parametric coefficients from the final generalized additive mixed model (GAMM) predicting arctic fox daily travel rate (N = 1518 daily travel rates from 41 GPS-collared individuals). The table provides the effect estimates, standard errors (SE), t-values, and p-values for each predictor, with significance levels indicated by asterisks (*p < 0.05, ***p < 0.001).....36
- Table 3.** Approximate significance of smooth terms and random effects in the final generalized additive mixed model (GAMM) predicting the daily travel rate of 41 GPS-collared arctic foxes (N = 1518 daily travel rates). The table shows the estimated degrees of freedom (edf), reference degrees of freedom (ref.df), F-values, and p-values for each term, with significance levels indicated by asterisks (***p < 0.001).39
- Table S1.** Overview of candidate generalized additive models for Arctic fox daily travel distance between 2018 and 2023, incorporating sex, reproductive status, lemming density, and key habitat variables. The table shows the number of parameters (K), AIC, Δ AIC, log-likelihood, and Akaike weights for each model.52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Spatial distribution of male and female fox home ranges on Bylot Island for four distinct years: (A) 2018, (B) 2019, (C) 2022, and (D) 2023. Each panel displays the extent of the fox home ranges within the study zone, with pink polygons indicating female home ranges and green polygons indicating male home ranges. Dashed lines mark the snow goose colony, while contour lines, lakes, and rivers provide topographical context. The maps were generated in QGIS 3.28 using the EPSG: WGS 84/UTM zone 17 N coordinate system, at a 1:32,000 scale.30
- Figure 2.** Distribution of wetlands (wet plains and wet polygon complexes) delineated across the study area on Bilot Island. The map was produced in QGIS 3.28 using WorldView-3 satellite imagery from July 2, 2020, and July 9, 2021 (synthetic 15 cm super-resolution), and referenced to EPSG: WGS 84/UTM zone 17 N at a 1:32,000 scale. Contour lines, rivers, lakes, and the study area boundary are displayed for context.32
- Figure 3:** Predicted daily travel distance (km) illustrating the interaction between sex (male vs. female) and reproductive status (non-reproductive in blue, reproductive in red) for arctic foxes monitored with GPS collars from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates from 41 individuals).....37
- Figure 4:** Predicted daily travel distance (km) illustrating the interaction between lemming density (high vs. low) and the estimated snow goose nest count in the home range of 41 GPS-collared arctic foxes tracked from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). The points in the background represent the observed (raw) daily distances plotted against goose nest abundance, while the colored lines and their 95% confidence intervals correspond to the two categories of lemming density.....40
- Figure 5.** Predicted daily travel distance (km) as a function of the day of the year, showing the model's spline (black) and its 95% confidence interval (grey) for 41 GPS-collared arctic foxes studied from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). Grey points in the background represent the raw daily distances. The vertical lines mark the start (red) and end (blue) of the incubation periods of the greater snow geese across the four study years (two years had an identical end date). Red and blue boxes illustrate the approximate range of incubation dates from 2018 to 2023.41

Figure 6. Predicted daily travel distance (km) as a function of the proportion of daily time spent in wetlands, showing the model’s spline (black) and its 95% confidence interval (grey) for 41 GPS-collared arctic foxes studied from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). The background points represent the observed daily distances in relation to wetland use..... 42

Figure S1. Inter-individual variability in mean daily distances traveled by individual Arctic foxes tracked from 2018 to 2023. Each year is represented by a different shade of gray (darker in 2018 to lighter in 2023). The global mean is represented by a dashed line, while its standard error is indicated by two thin dashed lines. 51

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le mouvement est une caractéristique universelle des organismes animaux ; il est fondamentalement lié à la recherche de nourriture et à la reproduction. Il s'agit aussi d'une réponse cruciale aux variations des conditions ambiantes, leur permettant de s'ajuster rapidement et efficacement à leur environnement (Nathan et al., 2008). En écologie, le mouvement est non seulement un comportement observable, mais également un processus qui façonne les dynamiques des populations et des communautés. L'écologie du mouvement, un domaine multidisciplinaire, examine les mécanismes qui sous-tendent les déplacements des organismes en s'appuyant sur trois composantes principales : les facteurs internes (comme les besoins énergétiques et reproducteurs), les capacités de mouvement spécifiques à chaque espèce, et les contraintes environnementales, telles que la disponibilité des ressources et la structure du paysage (Nathan et al., 2008). Comprendre ces dynamiques est essentiel pour relier les comportements individuels aux processus écologiques à plus grande échelle.

Parmi les nombreux contextes au sein desquels le mouvement est central, la prédation se distingue en tant que processus écologique clé. La relation prédateur-proie joue en effet un rôle primordial dans les écosystèmes en agissant comme une des principales forces influençant les processus évolutifs, la dynamique des populations et la structure des communautés (Prudic, 2009; Schmitz et al., 2010; Ritchie et al., 2012). Cette interaction écologique dépend fortement des schémas de déplacement des prédateurs, qui doivent localiser, poursuivre et capturer leurs proies tout en minimisant leurs coûts énergétiques. Le mouvement devient alors un outil stratégique pour maximiser le succès de capture tout en répondant aux pressions écologiques telles que la disponibilité des ressources ou la compétition intra- et interspécifique.

Les répercussions de la prédation sur les écosystèmes vont au-delà des effets directs résultant de la consommation d'individus; le concept du paysage de la peur soutient que la présence de prédateurs dans le paysage modifie les réponses comportementales des proies, entre autre via leurs déplacements et leur utilisation de l'espace, influençant ainsi la répartition spatiotemporelle de ces dernières (Brown et al., 1999; Mitchell, 2009; Laundré et al., 2010; Clermont et al., 2021; Ashby et al., 2022). Dans les environnements, comme la toundra arctique, où les ressources sont rares et réparties de façon très hétérogène dans l'espace et le temps, ces dynamiques prennent une importance accrue. La prédation peut alors agir comme une force descendante, limitant les populations de proies et modulant la richesse spécifique au sein des communautés animales (Hairston et al., 1960; Oksanen & Oksanen, 2000; Jiang & Morin, 2005). En régulant la distribution et l'abondance des espèces, elle contrôle les flux d'énergie à travers les niveaux trophiques et peut contribuer au maintien de la biodiversité en empêchant une espèce de dominer les autres (Prudic, 2009).

Le suivi des mouvements à fine échelle, grâce à des outils comme la télémétrie GPS, représente une approche particulièrement précise et pertinente pour évaluer les décisions des prédateurs en temps réel dans leur environnement naturel (Gunner et al., 2022; Casazza et al., 2023; English et al., 2024). Les données acquises permettent d'étudier les mécanismes sous-jacents aux déplacements et à l'acquisition de proies, apportant des informations clés sur le rôle de la prédation dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Dans ce mémoire, mon objectif est de contribuer à la compréhension des mécanismes comportementaux qui sous-tendent les schémas de déplacement des prédateurs terrestres hautement actifs. Nous nous concentrerons plus particulièrement sur les facteurs qui influencent les capacités de mouvement de ces prédateurs. Pour ce faire, je commencerai par définir les grandes stratégies d'acquisition de nourriture chez les prédateurs, en mettant en lumière leurs différences en termes de patrons de mouvement. Ensuite, j'examinerai comment les contraintes intrinsèques, telles que le sexe ou le statut reproducteur, combinées aux conditions environnementales variées auxquelles ils font face, modulent les schémas de déplacement de ces prédateurs. Je mettrai en évidence le rôle déterminant des caractéristiques

du paysage en tant que contraintes façonnant les comportements de mouvement des prédateurs actifs. Pour finir, après ces notions théoriques de l'écologie du mouvement des prédateurs actifs, j'introduirai mon sujet d'étude, soit le renard arctique (*Vulpes lagopus*) de l'île Bylot, situé dans l'écosystème du Haut-Arctique au Nunavut. En analysant les taux de déplacement quotidien de ce prédateur hautement actif, je mettrai en relation différents facteurs intrinsèques (sexe, statut reproducteur) et extrinsèques (disponibilité alimentaire, conditions environnementales, notamment dans les milieux humides). Mon objectif global est de déterminer l'influence relative de ces facteurs sur le taux de déplacement des renards arctiques durant la saison estivale.

1. LES STRATÉGIES D'ACQUISITION DE NOURRITURE CHEZ LES PRÉDATEURS TERRESTRES

La manière dont les prédateurs acquièrent leur nourriture est profondément influencée par leurs stratégies de mouvement, lesquelles varient selon leur mode de chasse (Schmitz, 2007 ; Tessier, 2019). Les stratégies et tactiques de chasse sont adaptées aux contextes écologiques spécifiques auxquels les prédateurs sont confrontés. Chez les prédateurs mammifères terrestres, on distingue deux grands types de stratégies d'approvisionnement qui impliquent le mouvement de manière différente.

Les prédateurs à embuscade, tels que le cougar (*Puma concolor*) et le tigre (*Panthera tigris*), adoptent une stratégie axée sur la maximisation du succès de capture des proies plutôt que sur leur probabilité de rencontre (Hopcraft et al., 2005; Balme et al., 2007; Malviya et Krishnamurthy, 2022). Cette approche repose sur la sélection d'habitats spécifiques, tels que des zones de végétation dense, offrant un couvert pour traquer et surprendre leurs proies (Malviya et Krishnamurthy, 2022). Leurs déplacements, généralement restreints à des zones bien définies, sont guidés par la qualité des micro-habitats, qui combinent un camouflage optimal et une proximité aux routes de déplacement des proies (Giuggioli et Bartumeus, 2012). Cette stratégie crée une perception localisée et hétérogène du risque de prédation chez

les proies, en raison de la concentration spatiale des signaux de présence des prédateurs (Schmitz, 2007).

En fonction des conditions environnementales, les mouvements des prédateurs à embuscade peuvent s'inscrire dans un modèle de mouvement intermittent (« saltatory search »), alternant des déplacements courts pour repérer des sites favorables et des phases prolongées d'immobilité, leur permettant de surveiller l'environnement et surprendre une proie (O'Brien et al. 1990; Souto et al., 2007). Ces schémas, tout comme ceux de la chasse stationnaire (« ambush » ou « sit-and-wait »), sont souvent associés à une fidélité marquée à des sites stratégiques et reflètent des pressions sélectives visant à optimiser l'efficacité énergétique et à minimiser les risques, tout en maximisant l'effet de surprise lors de la chasse (Giuggioli et Bartumeus, 2012).

À l'inverse, la deuxième stratégie d'acquisition de nourriture est celle utilisée par les prédateurs actifs. Elle est bien représentée chez les canidés comme le coyote (*Canis latrans*) et le loup gris (*Canis lupus*), qui parcourent de grandes distances pour maximiser leur probabilité de rencontre avec des proies potentielles (Lima & Dill, 1990; Hebblewhite et al., 2005). Leur endurance et leur capacité à couvrir de vastes territoires, souvent dans des habitats variés, sont essentielles pour assurer leur approvisionnement alimentaire. Ces prédateurs provoqueraient une perception du risque chez les proies nettement plus diffuse, modérée et homogène sur l'ensemble de leur domaine vital (Schmitz, 2007). Une notion centrale pour expliquer les schémas de déplacement des prédateurs actifs est celle de la marche de Lévy (« Levy walk »), un modèle de mouvement aléatoire non-brownien caractérisé par une alternance entre de nombreux déplacements courts et de rares déplacements longs (Viswanathan et al., 1999 ; Atkinson et al., 2002). Ce type de mouvement est observé dans divers contextes, notamment la plongée des prédateurs marins (Sims et al., 2008), les trajectoires d'insectes (Miramontes et al., 2014), la mobilité cellulaire (Harris et al., 2012), ainsi que les déplacements d'animaux terrestres et d'humains (Gonzalez et al., 2008; Sims et al., 2008; Reynolds, 2013). Dans l'étude et la modélisation des déplacements animaux, cette stratégie se révèle particulièrement pertinente pour décrire la recherche de

ressources dans des environnements où la disponibilité est à la fois imprévisible et dispersée. En explorant de vastes territoires via un enchaînement de petites et de grandes distances, la marche de Lévy permet souvent d'optimiser la couverture spatiale et d'améliorer l'efficacité de la quête alimentaire en comparaison avec les modèles browniens traditionnels (Pengbo et al., 2020). Des études empiriques menées chez un large éventail d'organismes illustrent que cette forme de déplacement constitue une stratégie polyvalente pour s'adapter à des conditions écologiques hétérogènes et dynamiques (Humphries et al., 2010; Sims et al., 2019). D'une perspective des prédateurs actifs, elle représente donc un mécanisme efficace pour accroître la probabilité de rencontre avec les proies tout en couvrant de grands espaces (Viswanathan et al., 1999; Sims et al., 2008).

En résumé, la manière dont les prédateurs terrestres se déplacent et utilisent l'espace influence profondément l'écologie des proies et détermine leurs propres patrons de mouvement. Les prédateurs actifs, par leur mobilité accrue et leur capacité à interagir avec une grande variété de proies et d'habitats, façonnent les dynamiques trophiques à une échelle spatiale étendue, qui les distingue des prédateurs à embuscade dont l'impact reste plus localisé. Ainsi, l'analyse de leurs déplacements offre un moyen de mieux saisir les mécanismes sous-jacents à leurs stratégies de chasse et d'éclairer la façon dont ces comportements interagissent avec les contraintes environnementales et biologiques locales. Une telle analyse contribue à approfondir notre compréhension de la dynamique spatiale de la recherche alimentaire et, par le fait même, des processus écologiques qui façonnent les relations entre prédateurs et proies au sein des écosystèmes terrestres.

2. LES FACTEURS INTERNES QUI INFLUENCENT LES MOUVEMENTS

Bien qu'une variété de facteurs influence le mouvement des organismes (Nathan et al., 2008), leurs déplacements résultent principalement d'interactions complexes entre des paramètres intrinsèques, comme le sexe, le statut reproducteur ou les besoins physiologiques propres aux individus étudiés (Nathan et al., 2008; Lewis & Rachlow, 2011; Buderman et

al., 2018), et des facteurs extrinsèques, tels que la disponibilité des ressources ou les conditions environnementales locales auxquelles ils sont confrontés (McLoughlin & Ferguson, 2000; Nathan et al., 2008; Finnegan et al., 2023).

2.1 Le rôle du sexe sur les déplacements des prédateurs mammifères terrestres

Le sexe joue un rôle pivot dans la variation des besoins énergétiques et des schémas de déplacement chez les mammifères terrestres, dont le dimorphisme sexuel peut entraîner des contraintes énergétiques distinctes entre mâles et femelles (Chelini et al., 2019 ; Somjee et al., 2022). Ces différences dans les stratégies de mouvement s'expliquent principalement par les rôles reproducteurs et certains comportements spécifiques liés au sexe (Smith et al., 2022).

Chez les prédateurs terrestres, les mâles présentent généralement une plus grande mobilité que les femelles, pour deux raisons principales. Premièrement, les mâles consacrent souvent une part importante de leurs déplacements à la recherche de partenaires. Ce comportement est particulièrement marqué pendant la saison des accouplements, lors de laquelle une grande mobilité permet de maximiser les opportunités de fécondation (Buderman et al., 2018; Lewis et Rachlow, 2011; Kristin et al., 2013 ; McNitt et al., 2020). Chez les ours polaires (*Ursus maritimus*), par exemple, les femelles se déplacent de manière plus linéaire, tandis que les mâles adoptent des mouvements plus tortueux et intensifs, probablement en raison de leur recherche active de femelles réceptives (Kristin et al., 2013). De manière similaire, chez les félidés comme le léopard (*Panthera pardus*) et le lynx roux (*Lynx rufus*), les mâles occupent des domaines vitaux plus vastes que les femelles, principalement pour maximiser les opportunités d'accouplement, ce qui engendre de plus grands déplacements (Johansson et al., 2018; McNitt et al., 2020). En outre, cette différence de taille de domaine vital est liée aux besoins de surveiller et défendre des zones englobant plusieurs territoires de femelles (Johansson et al., 2018; McNitt et al., 2020).

Dans ce sens, les mâles sont fréquemment impliqués dans des comportements territoriaux, tels que la patrouille, la défense et le marquage du territoire, ce qui amplifie leurs exigences de déplacement (Koga & Hayashi, 1993; McNitt et al., 2020). Par exemple, chez les lions mâles dominants (*Panthera leo*), les déplacements sont significativement plus importants que chez les mâles subordonnés et les femelles, en raison de la nécessité de maintenir leur territoire, de marquer leur présence et de le défendre activement contre les concurrents (Schaller, 2009 ; Hayward et al., 2009). Un schéma similaire est observé chez le loup gris, où les mâles dominants parcourent de plus grandes distances pour patrouiller et protéger le territoire de la meute contre les intrusions, tout en garantissant l'accès aux ressources et la cohésion du groupe (Mech & Boitani, 2003; Smith et al., 2022). Il est à noter que les plus grands territoires des mâles par rapport à ceux des femelles peuvent être maintenus en dehors de la saison des accouplements, peut-être à cause de la difficulté d'agrandir un territoire pendant seulement une petite partie de l'année (Gese, 2001).

Chez les femelles mammifères terrestres, la gestation et l'élevage des jeunes imposent des coûts énergétiques plus élevés, lesquels influencent directement leurs schémas de déplacement (Key & Ross, 1999; Finkler & Cullum, 2002). Durant ces périodes, la nécessité de pourvoir aux besoins alimentaires, tout en protégeant la progéniture, se traduit souvent par des déplacements plus sélectifs et centrés autour de la tanière. (Key & Ross, 1999; Mech et al., 2000; McNitt et al., 2020). Cette organisation spatiale reflète l'équilibre entre l'optimisation énergétique et les impératifs des soins parentaux, influençant à la fois l'amplitude et la configuration spatiale des déplacements.

La viviparité chez les mammifères implique un investissement énergétique important avant la naissance. Certes, les femelles en gestation ou allaitantes limitent souvent leurs mouvements à des zones localisées, à la fois pour limiter leurs dépenses d'énergie et celles de leur progéniture, tout en minimisant les risques de prédation pour celle-ci (Piontelli et al., 2015). Cette stratégie, directement influencée par leur condition physique pendant la gestation, joue un rôle clé dans la croissance des petits et le succès reproducteur, les états

nutritionnels maternels élevés étant corrélés à de meilleures valeurs sélectives pour les jeunes (Nazarova & Evsikov, 2008; Piontelli et al., 2015). Chez les guépards (*Acinonyx jubatus*), les femelles avec des petits se concentrent dans des zones riches en proies tout en évitant les prédateurs, afin de réduire les risques pour leurs jeunes (Laurenson, 1995a; Durant et al., 2000). Chez les ours bruns (*Ursus arctos*), les femelles ajustent leurs déplacements pour éviter les zones fréquentées par des mâles adultes, réduisant ainsi les risques d'infanticide (Ben-David et al., 2004). En revanche, il existe des situations où, malgré la tendance générale des femelles à restreindre leur rayon de déplacement, certains cas illustrent un élargissement temporaire des domaines vitaux, comme il a été observé chez les femelles de loup gris en période d'allaitement (Mech et al., 2000). Cela dit, pour répondre à l'intensification des différents besoins liés à la reproduction, on constate malgré tout une augmentation des déplacements, bien que focalisés sur la tanière comme point central (Mech et al., 2000).

Ces différences comportementales, dictées par les rôles spécifiques liés au sexe, soulignent l'influence du dimorphisme sexuel sur les schémas de mouvement (Buderman et al., 2018; Johansson et al., 2018; McNitt et al., 2020). Si les mâles se caractérisent souvent par leur mobilité accrue (liée notamment à la recherche de partenaires et à la défense de territoires), les femelles adoptent des déplacements plus sélectifs. De telles disparités soulignent l'importance de prendre en compte le sexe comme facteur déterminant pour mieux comprendre les décisions de mouvement chez les prédateurs actifs.

2.2 L'influence du statut reproducteur sur les déplacements des mammifères terrestres

La section précédente sur le rôle du sexe reposant sur les exigences de la reproduction, il est logique de s'attendre à ce que les individus d'un sexe donné modifient leurs déplacements suivant leur statut reproducteur. Cette attente est d'autant plus valable pour les prédateurs actifs, qui devraient donc ajuster leurs mouvements pour répondre aux besoins

spécifiques de la reproduction (Belchansky et al., 2001; Giuggioli et Bartumeus, 2012; Buderman et al., 2018).

Chez les mammifères terrestres, le système d'appariement (monogamie, polygamie, promiscuité, etc.) dépend de multiples facteurs écologiques et évolutifs, dont la répartition spatiale des individus, la compétition intrasexuelle et la vitesse de développement des jeunes (Clutton-Brock, 1991). Dans les systèmes polygynes, les soins parentaux sont majoritairement assurés par les femelles, tandis que les mâles investissent peu dans l'élevage de la progéniture (Clutton-Brock, 1991). Ce schéma s'explique notamment parce que, chez bon nombre d'espèces polygynes, les jeunes acquièrent rapidement une certaine autonomie ou bénéficient de mécanismes physiologiques compensant l'absence du mâle (p. ex. chez les ours, grâce à la réduction de la dépense métabolique en hibernation) (Tøien et al., 2011). Les femelles reproductrices doivent alors ajuster leurs déplacements en fonction des besoins des petits : chez l'orignal (*Alces alces*), elles migrent plus vite que les femelles non reproductrices (Singh & Ericsson, 2014), tandis que chez le lynx du Canada (*Lynx canadensis*), elles adoptent des mouvements plus tortueux pour maximiser l'accès aux ressources (Buderman et al., 2018).

La monogamie sociale, omniprésente chez les canidés (Macdonald et al., 2019), repose plutôt sur une coopération biparentale, où les deux membres du couple partagent les responsabilités liées à l'élevage des jeunes, ce qui s'avère souvent crucial dans les environnements contraignants (Jungwirth & Johnstone, 2018). Cette collaboration compense diverses pressions écologiques et favorise ainsi un meilleur succès reproducteur et une meilleure survie de la progéniture (Clutton-Brock, 1991). Dans ces systèmes, mâles et femelles reproducteurs augmentent généralement leurs déplacements par rapport aux individus non reproducteurs, pour chercher des ressources, protéger leur territoire ou répondre aux besoins énergétiques de leur progéniture (Poessel & Gese, 2013).

Néanmoins, certains cas montrent l'absence d'effet du statut reproducteur sur les déplacements, voire des effets contraires aux attentes. Par exemple, dans certaines populations de cougars, on n'observe que de faibles différences d'amplitude de déplacement

entre femelles reproductrices (gestantes ou allaitantes) et femelles non reproductrices, probablement parce que ces félins compensent leurs besoins énergétiques accrus en ajustant leur régime alimentaire ou leur rythme d'activité plutôt qu'en parcourant de plus grandes distances (Logan & Sweanor, 2001). De même, une étude réalisée dans le sud-ouest des États-Unis montre que certaines femelles coyotes n'augmentaient pas systématiquement leurs déplacements pendant la gestation ou l'allaitement ; dans cette région, l'abondance locale des proies et l'absence de concurrence marquée ont pu réduire la nécessité de parcourir de longues distances, menant parfois à des taux de déplacement similaires à ceux des individus non reproducteurs (Kamler et al., 2004). Ces exemples soulignent l'influence déterminante de facteurs comme la disponibilité des ressources et les pressions sociales, qui peuvent atténuer ou inverser l'effet du statut reproducteur sur les déplacements.

En définitive, malgré une grande variabilité observée, chez la plupart des mammifères terrestres les individus reproducteurs se déplacent globalement davantage que les non reproducteurs pour subvenir aux besoins de leur progéniture. Ceci illustre le rôle clé du statut reproducteur dans l'écologie du mouvement, tout en mettant en évidence la façon dont l'interaction entre contraintes biologiques et environnementales façonne les stratégies de déplacement.

3. LES FACTEURS EXTERNES QUI INFLUENCENT LES MOUVEMENTS

Les paramètres externes, tels que la disponibilité et la répartition des ressources, ainsi que la composition et la configuration du paysage, sont au cœur de la survie et du succès reproducteur des animaux. Ces facteurs écologiques ont conduit, au fil de l'évolution, à l'optimisation des stratégies de recherche et d'exploitation des ressources par la sélection naturelle. Par exemple, les habitats fragmentés ou complexes peuvent influencer la manière dont les animaux ajustent leurs déplacements pour minimiser les coûts énergétiques liés au mouvement : les animaux sont alors contraints d'allonger leurs trajets pour contourner des obstacles, de suivre des corridors naturels ou d'adopter des trajectoires plus tortueuses. Même

lorsque les ressources alimentaires ne constituent pas un facteur limitant, les animaux ont avantage à optimiser leurs comportements d’approvisionnement pour réduire le temps et l’énergie consacrés à ces activités. Cela leur permet d’allouer davantage de ressources à d’autres fonctions vitales, comme la reproduction, les soins parentaux ou encore la recherche de partenaires et la défense du territoire, bien détaillés dans les sections précédentes.

3.1 L’abondance et la répartition des ressources

L’abondance et la répartition des ressources ont souvent été désignées comme étant des paramètres d’influence principaux des déplacements, particulièrement chez les prédateurs actifs, déterminant ainsi leurs stratégies de recherche alimentaire et leur utilisation de l’habitat (Lai et al., 2017). L’abondance fait référence à la quantité de ressources disponibles dans une zone donnée, tandis que la répartition décrit leur dispersion spatiale et leur accessibilité. Ces deux facteurs modulent les décisions comportementales des prédateurs actifs, car ils permettent d’expliquer le coût énergétique associé à la recherche de nourriture (Charnov, 1976; Certain, 2007).

Dans les environnements riches en ressources et où celles-ci sont fortement agrégées, les prédateurs peuvent maximiser leur taux de capture avec un effort réduit, ce qui peut entraîner des domaines vitaux plus petits et des déplacements moindres (Noonan et al., 2023). Une méta-analyse menée par Newsome et al. (2015) démontre que 36 espèces de prédateurs terrestres dans 34 pays augmentent en abondance et réduisent leurs mouvements ainsi que la taille de leurs domaines vitaux en réponse à l’ajout de nouvelles ressources (ici d’origine anthropique).

Cependant, l’influence de l’abondance des ressources ne peut être dissociée de leur distribution spatiale. Une abondance élevée mais une dispersion accrue des ressources peut entraîner des déplacements similaires à ceux observés dans des environnements pauvres (Noonan et al., 2023). En effet, dans de telles conditions, certains individus peuvent être

contraints de migrer pour accéder efficacement aux ressources, tandis que d'autres peuvent augmenter leurs distances parcourues quotidiennement en vue d'obtenir un apport énergétique stable (Teitelbaum et al., 2015; Zickgraf et al., 2022; Noonan et al., 2023). Les récents travaux de Noonan et al. (2023) illustrent la flexibilité impressionnante des prédateurs terrestres dans leurs décisions de mouvement : bien qu'une exploration plus intensive soit requise dans les environnements pauvres, les prédateurs actifs ont tendance à maintenir un déplacement ciblé et structuré, quel que soit le niveau de productivité du milieu.

3.2 La prévisibilité temporelle et spatiale des ressources à impulsion

L'effet des ressources sur les déplacements des prédateurs n'est pas uniquement fonction de leur abondance et de leur répartition spatiale, mais aussi de leur variabilité temporelle. Les cycles saisonniers de disponibilité des proies influencent ainsi considérablement les stratégies de déplacement et l'utilisation de l'espace des prédateurs actifs (Giroux et al., 2012).

Un exemple clé de cette dynamique est la migration de certaines espèces d'herbivores, un déplacement saisonnier et cyclique entre deux régions (Hägerstrand, 1969), qui peut constituer pour les prédateurs un apport significatif en ressources allochtones dans un écosystème à un moment précis. Cet afflux temporaire de ressources à impulsion (ou ressources pulsées, « pulse resources » en anglais), crée une opportunité saisonnière permettant aux prédateurs d'augmenter leur acquisition alimentaire en ajustant leur stratégie de recherche alimentaire (Yang et al., 2008; Holt, 2008). Les afflux de ressources pulsées influencent la structure des communautés écologiques en modulant profondément la disponibilité alimentaire pour les consommateurs (Holt, 2008). Lorsqu'ils sont récurrents et prévisibles dans le temps et l'espace, ces afflux peuvent permettre aux consommateurs de concentrer leurs déplacements dans des zones d'abondance régulière (Holt, 2008; Grenier-Potvin et al., 2021).

Les prédateurs développent différentes stratégies pour exploiter les ressources prévisibles, ajustant leurs déplacements et leur comportement en fonction de la régularité des opportunités alimentaires. Certains prédateurs s'appuient sur leur mémoire spatiale pour ajuster leurs stratégies de déplacement en fonction de leurs expériences passées avec la disponibilité des ressources, optimisant ainsi leur apport alimentaire (Mueller, 2008; Fagan et al., 2013). Chez le cougar, il a été observé que les individus revisitent régulièrement d'anciens sites de chasse où ils ont déjà capturé des proies, suggérant qu'ils mémorisent et intègrent ces informations spatiales dans leurs stratégies de recherche (Elbroch et al., 2013). D'autres prédateurs modulent leur stratégie de chasse en réponse aux variations saisonnières des proies. Les coyotes ajustent par exemple leurs déplacements en période de mise bas des cerfs muets (*Odocoileus hemionus*), concentrant leur activité dans des zones où la probabilité de capturer des faons est plus élevée (Huggler et al., 2023). Cette réponse comportementale illustre une exploitation stratégique des ressources pulsées en fonction de leur prévisibilité temporelle. Dans les écosystèmes tempérés, la prévisibilité des ressources peut également provenir de cycles de fructification des plantes, influençant indirectement la distribution des proies. La martre des pins (*Martes martes*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*), par exemple, modifient leurs déplacements en réponse à l'augmentation saisonnière des populations de rongeurs, dont l'abondance est directement liée à la production de graines et de fruits par les arbres (Ostfeld & Keesing, 2000).

En Arctique, la disponibilité saisonnière des ressources, notamment due à la migration et à la nidification des oiseaux migrateurs, offre au même titre que les exemples précédents des opportunités d'alimentation éphémères pour les prédateurs. Chez le renard arctique, certains individus entreprennent des déplacements de longue distance en réponse aux fluctuations alimentaires, tandis que d'autres demeurent résidents lorsque les ressources restent prévisibles, comme durant les périodes de nidification des oies (Lai et al., 2017). Ces périodes créent des opportunités uniques permettant au renard arctique de maximiser ses gains énergétiques en exploitant une ressource abondante mais temporaire, ce qui se traduit par une intensification de la sélection des habitats riches en proies (Grenier-Potvin et al., 2021).

Ainsi, la disponibilité temporelle des ressources façonne profondément les stratégies de déplacement des prédateurs: qu'il s'agisse de réponses aux pulsations de ressources imprévisibles ou de l'exploitation ciblée de ressources saisonnières prévisibles et récurrentes, les prédateurs ajustent leurs mouvements en fonction des opportunités alimentaires disponibles. Toutefois, les variations spatiales et temporelles des ressources, bien qu'influentes sur la mobilité des prédateurs, restent indissociables des contraintes imposées par la structure du paysage. En effet, la configuration de l'environnement module également la manière dont ces prédateurs accèdent aux ressources et structurent leurs schémas de déplacement et leur utilisation de l'espace.

3.3 La structure du paysage

La configuration du paysage impose des limitations physiques qui structurent la dynamique des déplacements. Dans les habitats constitués de petites parcelles ou fragmentés (parfois caractérisés par une matrice hétérogène et des discontinuités naturelles ou anthropiques), la connectivité structurale peut être considérablement réduite, contraignant notamment les prédateurs à ajuster leurs trajectoires et à privilégier l'utilisation de corridors pour limiter les coûts énergétiques (Fahrig, 2003; Noonan et al., 2023). Chez les grands mammifères terrestres, une fragmentation importante de l'habitat peut se traduire par une réduction de la mobilité, comme l'illustrent des espèces évitant les zones discontinues malgré une abondance locale de ressources (Doherty et al., 2019). Les obstacles liés à l'anthropisation (routes, zones urbanisées) accentuent le phénomène d'entravement à la circulation de la faune et augmentent le risque de mortalité, notamment via les collisions routières (Taylor et al., 1993; Andrén, 1994 ; Fahrig, 2017). Chez des prédateurs terrestres, une connectivité insuffisante accroît généralement la probabilité que les prédateurs doivent traverser plusieurs fragments d'habitats afin d'accéder à une quantité de ressources comparable à celle d'un paysage homogène et continu (Doherty et al., 2019). La complexité topographique (reliefs, vallées, etc.) peut par ailleurs renforcer ou atténuer ces effets, en limitant l'accès à certaines parcelles ou en créant des passages naturels favorisant la mobilité (Schick et al., 2008). En revanche, dans un paysage où la connectivité est préservée ou dans

de grandes parcelles d'habitats, les déplacements offrent un accès plus direct aux ressources, ce qui encourage la résidence dans ces parcelles (Fahrig, 2003).

Les milieux humides (marais, tourbières, plaines inondées, mangroves, bandes riveraines et côtières, etc.) constituent un exemple révélateur de la complexité qui relie la configuration physique de l'habitat aux déplacements des prédateurs terrestres. Dans un premier temps, ces habitats peuvent représenter un obstacle à la mobilité en raison de leur accessibilité limitée et des coûts énergétiques accrus associés à la locomotion plus difficile dans ces habitats. La présence de sols instables, de végétation dense, d'eau stagnante ou de zones inondées peut limiter les déplacements ou contraindre les prédateurs terrestres à adopter des itinéraires plus énergivores pour contourner ces milieux (Grenier-Potvin et al., 2021). Les canidés limitent de manière générale leur utilisation des zones humides. Par exemple, dans certains agroécosystèmes, le coyote évite les milieux saturés en eau (Green et al., 2015). De même, chez le loup gris, diverses études menées dans le nord de l'Europe et du Canada suggèrent qu'ils peuvent éviter les grandes tourbières inondées ou ne les traverser qu'en hiver, lorsque le sol est gelé, faisant ainsi de ces milieux de potentiels refuges pour leurs proies principales (Rettie et Messier, 2000; James et Stuart-Smith, 2000; Courtois et al., 2008).

Néanmoins, les milieux humides peuvent être exploités par les prédateurs lorsque les bénéfices énergétiques surpassent les contraintes de locomotion, par exemple dans des contextes où les proies s'y concentrent. En plus de regorger d'une importante biomasse, tant en surface que sous terre (Shi et al., 2023), ces écosystèmes peuvent abriter une faune variée, dont de nombreux oiseaux migrateurs qui y trouvent refuge et ressources vitales (Gajjar et Solanki, 2021). Pour certains prédateurs typiquement terrestres, la présence d'eau ne constitue pas un obstacle, mais plutôt une opportunité : les espèces dotées d'aptitudes particulières à la nage, comme le jaguar (*Panthera onca*) ou le tigre, savent exploiter la forte densité de proies présentes. Par exemple, le jaguar ajuste son itinéraire en fonction de la saisonnalité des inondations dans les forêts tropicales, ciblant des zones humides temporaires lorsque la densité de proies y est plus élevée (Crawshaw & Quigley, 1991; Cavalcanti &

Gese, 2009). Dans les mangroves des Sundarbans (Bengale), l'eau saumâtre ne constitue pas non plus une barrière pour le tigre, qui traverse aisément de courtes étendues pour chasser sur différentes îles (Barlow, 2009).

En Arctique, bien que l'environnement soit souvent perçu comme vaste et ouvert, la saison estivale impose des contraintes physiques spécifiques aux déplacements des prédateurs. La fonte printanière engendre une augmentation des milieux humides et des zones marécageuses, rendant certaines régions difficiles d'accès pour les prédateurs terrestres (Bartsch et al., 2008). L'instabilité du pergélisol en surface, due aux cycles de gel et de dégel, modifie temporairement la topographie et peut créer des barrières naturelles influençant les itinéraires de déplacement (Callaghan et al., 2004 ; Liljedahl et al., 2007 ; Berteaux et al., 2017). Ces conditions influencent non seulement la locomotion, mais également la distribution des proies, modulant ainsi l'utilisation de l'espace par les carnivores terrestres.

En résumé, la configuration de l'habitat ne se résume pas à une simple contrainte ou une simple opportunité. Elle agit plutôt comme un ensemble de facteurs variables et parfois contradictoires, obligeant les prédateurs terrestres à constamment ajuster leurs déplacements.

4. MODÈLE D'ÉTUDE

À grande échelle, le renard arctique occupe une aire de répartition circumpolaire dans l'hémisphère Nord, couvrant la toundra et les côtes arctiques de l'Amérique du Nord, de l'Eurasie et du Groenland (Berteaux et al., 2017). Étant un prédateur territorial hautement actif, il peut parcourir de remarquables distances quotidiennes au sein de son domaine vital, pouvant aller jusqu'à 76,5 km par jour (Poulin et al., 2021).

Dans de nombreux écosystèmes arctiques, le renard arctique est le principal prédateur terrestre et exerce un impact considérable sur de nombreuses populations de proies (Fauteux et al., 2015; Fauteux et al., 2016). Prédateur opportuniste, il varie considérablement son régime alimentaire selon la saison et la région (Angerbjörn et al., 2004). Bien qu'il se

nourrisse souvent principalement de lemmings bruns (*Lemmus trimucronatus*) et de lemmings variables (*Dicrostonyx groenlandicus*), il exploite d'autres types de ressources quand les lemmings sont absents ou peu abondants, comme certaines espèces d'oiseaux migrateurs (ex. bernaches, oies, limicoles) ou encore des carcasses de diverses origines (Fuglei & Tarroux, 2019). En effet, les populations de lemmings présentent d'importantes fluctuations interannuelles d'abondance (Oksanen et al., 2008; Krebs, 2011 ; Legagneux et al., 2012). Pendant l'été, lorsque la fonte des neiges et les inondations saisonnières créent des milieux humides temporaires, le renard arctique pourrait également exploiter des niches plus localisées (p. ex. nids d'oiseaux aquatiques) (Nolet et al., 2013).

Le renard arctique présente une grande plasticité sociale, pouvant vivre en couple monogame ou en petits groupes familiaux (Audet et al., 2002). En période d'élevage des jeunes (fin mai à août sur l'île Bylot), il a été noté que les femelles ont tendance à rester davantage à la tanière pour allaiter et soigner les petits, tandis que les mâles intensifient leur activité de recherche de nourriture (Giroux et al., 2012; Fuglei & Roth, 2022).

5. SITE D'ÉTUDE

Notre site d'étude se situe sur l'île Bylot, au Nunavut (82°30'05" N, 62°20'20" W), dans le Parc national de Sirmilik. De 2018 à 2023, nos travaux de recherche ont été menés dans une plaine de 389 km² au sud-ouest de l'île (72°53' N, 79°54' W), caractérisée principalement par de la toundra mésique et des milieux humides polygonaux à centres surélevés (Duclos et al., 2006). On y retrouve également de la toundra xérique, des prairies humides, des lits de gravier, des lacs et des rivières. On retrouve sur l'île deux espèces de lemmings sympatriques soit le lemming brun et le lemming variable (Gauthier et al., 2011). Le lemming brun est l'espèce la plus abondante et également dominante dans les milieux humides, et la dynamique de la population est caractérisée par de forts pics de densité (jusqu'à 10 lemmings à l'hectare) aux 3 à 4 ans suivis d'effondrement rapide (Gruyer et al., 2008; Legagneux et al., 2012). Le lemming variable est généralement présent en plus faible densité et tend à se synchroniser

avec les fluctuations de population du lemming brun (Gruyer et al., 2008, 2010; Fauteux et al., 2015). Malgré sa latitude nordique, l'île Bylot abrite une faune relativement diversifiée, notamment de nombreux oiseaux migrateurs durant l'été (Gauthier et al., 2011), d'où son attribution de refuge d'oiseaux migrateurs.

Le renard arctique est le principal prédateur terrestre de l'île et n'a pas de prédateur local significatif. Une partie de la population de renards arctiques profite de la proximité de la plus grande colonie connue de la Grande Oie des Neiges (*Anser caerulescens atlanticus*), ce qui lui procure une source de nourriture (œufs et oisons) au cours de la saison estivale. Les individus ayant accès à cette colonie peuvent en tirer avantage, en particulier lors de faibles densités de lemmings, et parvenir ainsi à se reproduire même dans les années où les micromammifères sont rares (Chevallier et al., 2020). De plus, les renards ayant accès à la colonie présentent des domaines vitaux plus restreints, influençant de manière notable la dynamique de certaines populations de proies (Beardsell et al., 2022; Dulude de-Broin et al., 2023).

6. OBJECTIF GÉNÉRAL

L'objectif principal de cette étude est de déterminer l'influence relative de différents facteurs sur le taux de déplacement quotidien des renards arctiques durant la saison estivale. Plus précisément, cette étude vise à comprendre comment certains facteurs intrinsèques (sexe, statut reproducteur) et extrinsèques (disponibilité en ressources alimentaires et présence de milieux humides) façonnent la mobilité de ces prédateurs actifs. Cet objectif général nous permettra d'approfondir notre compréhension de la dynamique spatiale des déplacements et de la recherche alimentaire utilisée par cette espèce, en testant certaines hypothèses d'intérêt plus général en écologie du mouvement.

7. OBJECTIF SPÉCIFIQUE, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS

Trois hypothèses principales ont été formulées pour examiner l'influence de facteurs intrinsèques et extrinsèques sur le taux de déplacement quotidien des renards arctiques durant la saison estivale. La première hypothèse est que le sexe et le statut reproducteur des individus modulent leur taux de déplacement quotidien (**H1**). Ce taux, soit la distance parcourue en une journée, est un indicateur clé de l'effort de quête alimentaire et de l'utilisation de l'espace : il est notamment utilisé pour relier les déplacements animaux à différentes contraintes (ressources, conditions environnementales, besoins individuels, etc.) et constitue également un déterminant clé de l'intensité des interactions prédateur-proie (Beardsell et al., 2021 ; 2023). Nous prédisons que les mâles reproducteurs parcourent de plus longues distances chaque jour que les femelles reproductrices (**P1a**), dans la mesure où ces dernières passent davantage de temps à la tanière pour s'occuper des petits. Par ailleurs, indifféremment du sexe, les renards en reproduction devraient parcourir de plus grandes distances que ceux qui ne se reproduisent pas (**P1b**), puisqu'ils doivent chercher davantage de nourriture afin de subvenir aux besoins de leur progéniture.

La deuxième hypothèse émise est que l'abondance en ressources influence négativement le taux de déplacement quotidien (**H2**), puisqu'une abondance de nourriture permet de satisfaire les besoins nutritionnels avec moins de mouvements. Ainsi, nous prédisons que les lieux ou les moments associés à une plus grande disponibilité d'œufs d'oies (**P2a**) ou de lemmings (**P2b**) devraient être caractérisés par un plus faible taux de déplacement.

La troisième hypothèse postule que les caractéristiques du paysage, et plus particulièrement la présence de milieux humides au sein des territoires, influencent le taux de déplacement quotidien (**H3**). Nous avons prédit que les renards qui exploitent davantage les milieux humides parcourraient de plus longues distances chaque jour (**P3a**), car la navigation dans un environnement humide et complexe pourrait entraîner des parcours plus tortueux et étendus pour avoir accès aux ressources.

Pour répondre à ma première hypothèse, j'ai suivi les déplacements quotidiens de renards arctiques sexés et équipés de colliers GPS déployés sur 41 individus durant les étés

2018, 2019, 2022 et 2023. Les colliers enregistraient la position des animaux toutes les 4 minutes, permettant de quantifier la distance parcourue et connaître l'utilisation de différents types d'habitats, dont les milieux humides. Parallèlement, j'ai utilisé des caméras à déclenchement automatique près des tanières, connues grâce au suivi à long terme de la population de l'île, pour déterminer le statut reproducteur des individus suivis en confirmant la présence ou l'absence de renardeaux. Cette information m'a permis de m'attarder à l'influence du statut reproducteur sur les déplacements quotidiens des renards.

Pour tester mes seconde et troisième hypothèses, j'ai mis en relation les distances parcourues à des informations environnementales recueillies lors de différentes campagnes de terrain menées sur l'île. Cela inclut notamment le suivi à long terme par capture-marquage-recapture des lemmings bruns et à collier, qui renseigne sur les fluctuations cycliques et l'abondance annuelle de la population de ces micromammifères (Fauteux et al., 2015). Par ailleurs, j'ai estimé le nombre de nids d'œufs disponibles par renard et par année, selon l'habitat (mésique ou humide), à partir du recalcul de densité de nids effectué par Moisan et al. (2025). En complément, la cartographie précise des milieux humides (réalisée sous QGIS) m'a permis d'évaluer l'effet conjoint de l'abondance en ressources et de la configuration physique des habitats humides sur les distances parcourues par les renards.

Je suis par ailleurs conscient que des facteurs individuels (par exemple les traits de personnalité et l'âge) et la variabilité environnementale entre les années peuvent également contribuer à la variabilité des déplacements. C'est pourquoi nous avons inclus l'identifiant de chaque renard (ID) et l'année de l'étude comme effets aléatoires dans nos analyses, sans toutefois formuler d'hypothèses spécifiques à leur sujet.

CHAPITRE 1

ÉTUDE DES DÉTERMINANTS DU TAUX DE DÉPLACEMENT QUOTIDIEN DU RENARD ARCTIQUE À L'ÎLE BYLOT (NUNAVUT)

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

L'écologie du mouvement chez les prédateurs actifs, qui s'appuient largement sur leurs déplacements pour débusquer et capturer leurs proies, demeure mal comprise malgré son rôle central dans les interactions proie-prédateur et la dynamique des communautés. Dans cette étude, nous avons évalué l'influence de facteurs intrinsèques (sexe, statut reproducteur) et extrinsèques (densité de lemmings, abondance de nids d'oies, utilisation des milieux humides) sur le taux de déplacement quotidien de renards arctiques (*Vulpes lagopus*) territoriaux, dans la plaine sud-ouest de l'île Bylot (Nunavut, Canada). De 2018 à 2023, nous avons posé des colliers GPS sur 41 individus, recueilli plus de 1 500 déplacements quotidiens, puis modélisé ces données à l'aide de modèles additifs mixtes. Nos résultats révèlent que les renards reproducteurs parcourent chaque jour des distances nettement plus grandes que les renards non reproducteurs, alors que le sexe, pris isolément, exerce un effet minime sur leurs déplacements. Par ailleurs, lorsque les lemmings sont rares, les distances quotidiennes s'accroissent, reflétant une quête alimentaire plus étendue. À l'inverse, une plus forte abondance de nids d'oies coïncide avec des distances de déplacement plus élevées, sans doute en raison de la répartition très localisée et temporaire des œufs. L'utilisation de milieux humides présente aussi une relation positive mais non linéaire avec la distance parcourue, ce qui suggère des coûts de locomotion potentiellement plus élevés dans ces habitats complexes, bien qu'il faille interpréter ce constat avec prudence. Enfin, nous avons observé une forte variabilité interindividuelle, soulignant l'importance de paramètres comme la personnalité, l'âge ou la configuration du territoire. En combinant une connaissance fine de la biologie du renard, de la disponibilité des ressources et des particularités du paysage, cette étude met en

évidence la façon dont les facteurs intrinsèques et extrinsèques façonnent conjointement le taux de déplacement d'un prédateur actif nordique, et révèle l'importance écologique de ce paramètre pour la dynamique proie-prédateur dans des environnements spatialement variables.

Cet article intitulé « Étude des déterminants du taux de déplacements quotidien du renard arctique à l'Île Bylot (Nunavut) » sera soumis pour publication dans la revue scientifique « Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences ». En tant que première auteur, j'ai participé à l'élaboration de l'idée originale et des hypothèses ainsi qu'à la récolte d'une partie des données. J'ai également bâti la base de données, réalisé les analyses et fait l'interprétation des résultats. Le présent article a été rédigé par moi-même, en collaboration avec professeur Dominique Berteaux, docteure Jeanne Clermont et docteur Frédéric Dulude-de Broin. Les auteurs ont contribué à l'idée originale et aux hypothèses ainsi qu'à la récolte des données.

1.2 INFLUENCE OF INTRINSIC AND EXTRINSIC FACTORS ON DAILY MOVEMENT RATES OF A CURSORIAL PREDATOR

Louis-Pierre Ouellet^{1,2} ✉, Jeanne Clermont^{2,3}, Frédéric Dulude-de Broin^{2,4},

Dominique Berteaux^{1,2,5} ✉

¹Canada Research Chair on Northern Biodiversity, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, (Québec), Canada

²Centre d'Études Nordiques, Rimouski, Canada

³Université de Sherbrooke, Faculté des sciences, Département de biologie, Sherbrooke, (Québec), Canada

⁴Université Laval, Faculté de sciences et génie, Département de biologie, Québec, (Québec), Canada

⁵Quebec Center for Biodiversity Science, Rimouski, Canada



Corresponding authors: Louis-Pierre.Ouellet@uqar.ca and

Dominique_Berteaux@uqar.ca

1.3 ABSTRACT

The movement ecology of cursorial predators, which rely on locomotion to encounter and capture prey, remains poorly understood despite its importance for predator–prey interactions and community structure. Here, we examined how intrinsic (sex, reproductive status) and extrinsic (lemming density, goose nest abundance, wetland use) factors influence the daily travel rate of territorial Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) on Bylot Island (Nunavut, Canada). We deployed GPS collars on 41 foxes from 2018 to 2023, recorded over 1,500 daily travel distances, and modelled these data using generalized additive mixed models. Our results show that reproductive individuals travelled substantially farther each day than their non-reproductive counterparts, while sex alone had little influence on the movement. Lemming scarcity increased daily travel rates, supporting the idea that foxes range more widely when key prey items are limited. In contrast, higher goose nest abundance coincided with elevated travel rates, likely reflecting the spatially and temporally clustered nature of goose eggs. Wetland use also showed a positive but nonlinear relationship with travel distance, suggesting potentially higher locomotor costs in complex habitats, though this finding should be interpreted with caution. Finally, we observed considerable inter-individual variability, highlighting the potential roles of personality, age, and territory characteristics. By integrating detailed knowledge of fox life history, resource availability, and landscape configuration, this study underscores how both intrinsic and extrinsic drivers jointly shape

the travel rates of a northern cursorial predator. These findings have broad implications for understanding predator–prey dynamics in spatially variable environments and illustrate the ecological significance of daily movement rates.

1.4 INTRODUCTION

While movement is a fundamental trait of the animal kingdom, it plays an especially crucial role in predator-prey dynamics, shaping a wide range of morphological, physiological, and behavioral adaptations in both predators and prey. Among predators, the reliance on movement for foraging strategies spans a continuum from ambush predators, who maximize prey acquisition success through stealth rather than encounter rates (Hopcraft et al., 2005; Balme et al., 2007), to cursorial predators, who increase their chances of encountering prey by covering greater distances (Lima & Dill, 1990; Hebblewhite et al., 2005). For cursorial predators, daily travel rate—the distance flown, swum, walked, or run each day—is thus a key parameter in mechanistic models of functional responses (Beardsell et al., 2021, 2023), which drive important ecological processes at the population, community, and ecosystem scales. For example, untangling proximate mechanisms of species interactions in natural communities, and improving our ability to quantify interaction strength among prey species, depended on daily travel rate of predators in an intensively studied vertebrate community of the Arctic tundra (Beardsell et al., 2022).

Despite the crucial role of daily travel rate in predator-prey dynamics, particularly for cursorial predators, there remains a significant knowledge gap in understanding the determinants of this parameter. According to the conceptual model proposed by Nathan et al. (2008), factors influencing animal movement can be categorized into several domains: internal state factors driven by e.g. sex or reproductive status, external factors such as food abundance, landscape structure or meteorological conditions, and motion and navigation capacities affected by multiple characteristics of individuals, such as morphology or personality, which might correlate to their biomechanical properties and sensorial abilities. The difficulty of simultaneously collecting detailed data on all domains appears daunting in

free-living organisms, as it involves repeated measurement of individual movement patterns together with the key internal and external factors influencing movement.

Here we partly address this challenge by using a very well documented study model, that is, territorial arctic foxes (*Vulpes lagopus*) on Bylot Island (Nunavut, Canada). During the summer months, foxes from Bylot travel extensively on a daily basis across the open tundra (Poulin et al., 2021), where food resources (lemmings and bird nests) and landscape features such as wetland areas can be readily assessed (Gauthier et al., 2004; Tarroux et al., 2010; Giroux et al., 2012). Furthermore, the continuous daylight of the Arctic summer allows for continuous monitoring of dens with camera traps to assess reproductive status (Cameron et al., 2011), while also facilitating high-resolution GPS telemetry using collars equipped with solar panels (Clermont et al. 2021). This unique combination of conditions enables the integration into a single analytical model of detailed data on life history traits, resource availability, landscape characteristics, and daily travel rates.

We formulated three hypotheses to investigate factors influencing the daily travel rate of arctic foxes during the summer season. First (H1), we hypothesized that the sex and reproductive status of individuals influences their daily travel rate. We predicted that reproductive males would travel longer distances daily than reproductive females (P1a), as females spend more time at the den caring for offspring (Garrott et al., 1984; Samelius & Alisauskas, 2000), and that reproductive individuals would travel greater distances than non-reproductive ones (P1b) since they need to forage more extensively to provide food for their young (Giroux et al., 2012). Second (H2), we hypothesized that resource abundance affects daily travel rate, predicting that an increased abundance of goose eggs (P2a) and lemmings (P2b) would decrease the daily travel rate, as foxes can meet their nutritional needs with less movement when food is plentiful (Giroux et al., 2012; Bilodeau et al., 2013). Third (H3), we hypothesized that landscape features, particularly wetlands characterized by numerous ponds and small canals that can impede movements, affect the daily travel rate of arctic foxes. We predicted that foxes occupying territories with extensive wetland coverage would have higher daily travel rates (P3a), as navigating these complex terrains should necessitate more detours

and tortuous movements to meet their nutritional needs, ultimately leading to greater overall travel distances. Additionally, we recognized that individual differences (e.g., personality traits, age) and environmental variability across years might contribute to variations in daily travel rates. Therefore, we included individual ID and year of study as random effects in our analysis to account for these factors, although we did not formulate specific predictions for them.

1.5 MATERIALS & METHODS

Study system

In 2018, 2019, 2022, and 2023, we conducted our study within a 389 km² area of the southwestern plain of Bylot Island (72°53' N, 79°54' W), located in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. The ecosystem is primarily characterized by mesic tundra and high-center polygonal wetlands, with additional features including xeric tundra, wet meadows, gravel beds, lakes, and rivers (Duclos et al., 2006). The study area supports a diverse range of wildlife for its latitude, including migratory birds during the summer months (Gauthier et al., 2011). Arctic foxes have virtually no predators locally.

Fox tracking

From mid-May to late July, we captured arctic foxes using Softcatch #1 padded leg-hold traps (Oneida Victor Inc. Ltd.; Cleveland, OH, USA) and Tomahawk cage traps (Tomahawk Live Trap Company; Hazelhurst, WI, USA). Upon capture, each fox was sexed and we noted lactation status of females. We marked individuals with unique combinations of colored ear tags, allowing for subsequent identification through direct observation or analysis of images from camera traps (RapidFire™, HyperFire, and HyperFire 2; Reconyx, Holmen, WI, USA). We fitted captured foxes with GPS collars (RadioTag-14; Milsar,

Nicosia Cyprus) weighing 95 g (2.6–3.3% of the animal's body mass). The collars were programmed to record GPS locations every 4 minutes and were equipped with rechargeable batteries, solar panels, and UHF transmitters for remote data download. Camera traps installed at den sites enabled non-invasive monitoring of the reproductive status of marked individuals. Because arctic foxes live in pairs within shared territories, we assumed that pair members shared the same reproductive status. All capture and handling procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (CPA-64-16-169 R3), and field research was authorized by the Sirmilik National Park Joint Management Committee (SIR-2018-28021).

Daily travel rate of foxes

Following Poulin et al. (2021), we excluded all GPS fixes obtained within 48 hours of capture. We then estimated daily travel distances (from 00:00 to 24:00) by summing the linear distances between successive valid locations, using the `adehabitatLT` package (Calenge, 2006) in R 4.3.3 (R Core Team, 2024). With a 4-minute fix interval, we aimed to collect 360 locations per fox per day, but data gaps occasionally occurred. To avoid underestimating daily travel rates, we retained only days with at least 270 data points (75% of the total possible), ensuring adequate observational coverage and minimizing biases from incomplete data.

Home range estimation

Home range estimation was needed to evaluate goose nest abundance and wetland cover at the home range scale. We estimated summer home range of each fox using GPS data collected during the goose egg incubation periods: 18 June–11 July 2018, 11 June–4 July 2019, 19 June–12 July 2022, and 16 June–12 July 2023. Utilizing this specific period provided a consistent basis for comparing individuals, and the home range estimates did not differ significantly from those calculated during other summer periods, such as the goose

post-incubation period. For a few individuals who lacked sufficient data during the incubation period but had adequate data during the post-incubation period, we included their post-incubation GPS data to establish robust home range estimates.

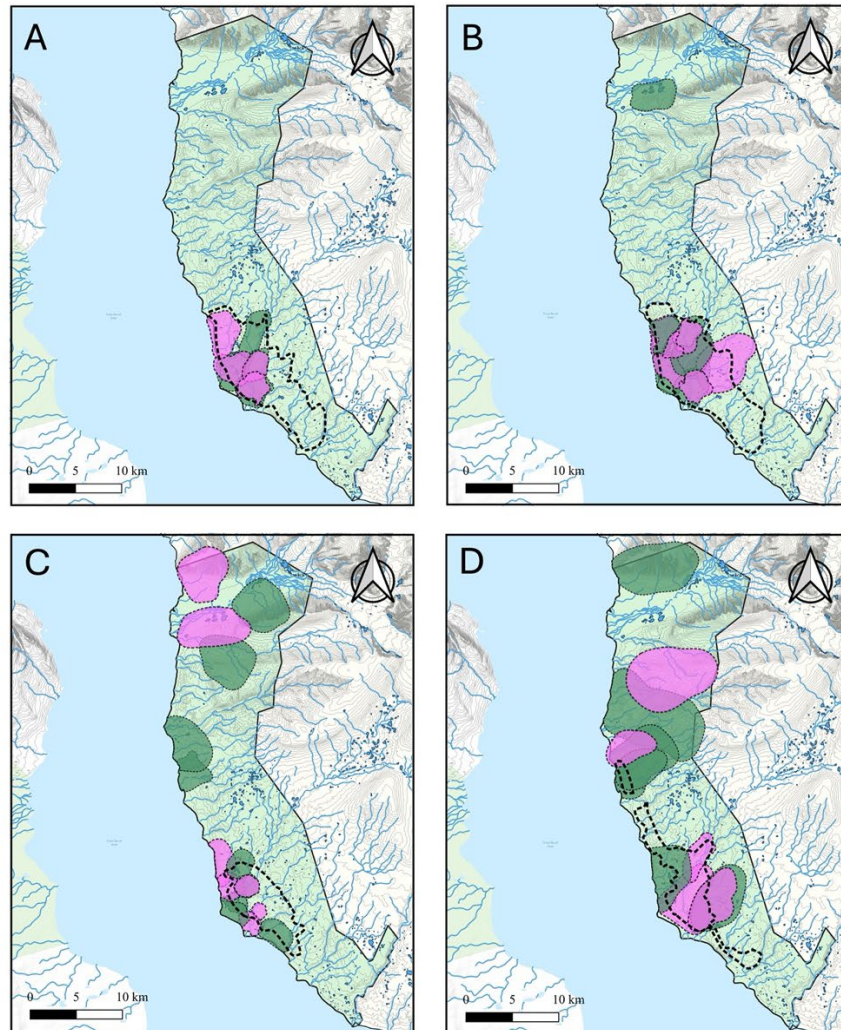
Home ranges were estimated using Autocorrelated Kernel Density Estimation (AKDE), which accounts for the temporal autocorrelation inherent in GPS tracking data, providing more accurate and reliable estimates of space use compared to traditional methods (Fleming et al., 2015). This approach allows for the integration of movement patterns and spatial fidelity to improve home range estimation. AKDE analyses were conducted following the methods described in Clermont et al. (2025, preprint).

Resource abundance

To assess the availability of the key food resources for foxes (i.e. lemmings and goose nests), we quantified lemming density in the study area each year and estimated goose nest abundance annually within each fox home range. Several species of waterfowl, shorebirds, and passerines also nest at low densities in the study area; however, as these constitute only incidental prey for foxes, we did not include them in our analysis.

Lemmings – On Bylot Island, brown lemmings undergo high-density population peaks every 3 to 4 years, while collared lemmings occur at lower densities and often synchronize their fluctuations with those of brown lemmings (Gruyer et al., 2008, 2010; Legagneux et al., 2012; Fauteux et al., 2015). Lemming abundance has been monitored since 2004 through live trapping and capture-mark-recapture techniques (Fauteux et al., 2015). During our study, lemming density was low in 2018 (2.7 individuals/km²), high in 2019 (191.2 individuals/km²), and low again in 2022 and 2023 (6.7 individuals/km²) (Fauteux et al., 2015; Duchesne et al., 2021; Bolduc et al., 2023). For our analyses, we categorized lemming density as low or high, as these categories reflect marked differences in the proportion of dens with breeding foxes (Juhasz et al., 2019) and are reliable predictors of predator response in this system (Duchesne et al. 2021, Clermont et al. 2023).

Snow goose nests – Approximately 20,000 pairs of Greater Snow Geese nest each year in a 70 km² colony (Gauthier et al., 2013), with most studied fox territories overlapping this colony (**Figure 1**). Goose eggs and goslings are an important food source for arctic foxes, which may consume them immediately, transport them to dens to feed young, or cache them in large quantities for later use (Careau et al., 2008; Giroux et al., 2012). The nesting period of geese (mid-June to early July) coincides with the peak period of parental care in arctic foxes, during which adults feed their young both milk and solid food at the den (Grenier-Potvin et al., 2021). After a 23-day incubation, 95% of nests hatch within ± 10 days, after which families disperse up to 30 km from the colony, causing a sharp decline in local goose density (Poussart et al., 2000; Lepage et al., 2000; Mainguy et al., 2006). We estimated annual goose nest abundance for each fox home range. First, we obtained mean annual snow goose nest density for mesic and wetland habitats within the colony from Moisan et al. (2025). Goose nest density varied substantially across years and habitats: in wet habitats, densities were 401 nests/km² in 2018, 540 nests/km² in 2019, 269 nests/km² in 2022, and 895 nests/km² in 2023; in mesic habitats, densities were 144 nests/km² in 2018, 208 nests/km² in 2019, 84 nests/km² in 2022, and 98 nests/km² in 2023. Second, we traced each year the goose colony boundary using a GPS receiver aboard a helicopter flying along the colony border, and adjusted the boundary using goose nest point counts conducted on the ground (Moisan et al. 2025). Third, we calculated the intersections between the colony polygon and the annual home range polygons in QGIS Firenze 3.28 (QGIS Development Team, 2024) to incorporate the specific habitat coverage for each home range. Finally, we combined the habitat-specific density estimates of goose nests to the habitat proportions within each fox home range. This allowed us to obtain a nest count per fox home range, representing the abundance of nests within each fox home range.



Legend :

	Females home range		Lakes		Rivers
	Males home range		Study zone		
	Snow goose colony		Contour lines		

Figure 1. Spatial distribution of male and female fox home ranges on Bylot Island for four distinct years: (A) 2018, (B) 2019, (C) 2022, and (D) 2023. Each panel displays the extent of the fox home ranges within the study zone, with pink polygons indicating female home ranges and green polygons indicating male home ranges. Dashed lines mark the snow goose colony, while contour lines, lakes, and rivers provide topographical context. The maps were generated in QGIS 3.28 using the EPSG: WGS 84/UTM zone 17 N coordinate system, at a 1:32,000 scale.

Wetland use by foxes

We used high-resolution, cloud-free satellite images from July 2nd 2020 and July 9th 2021 to visually identify and manually delineate wetlands across the study area using QGIS 3.28 (QGIS Development Team, 2024). The images were acquired by the WorldView-3 satellite, which has a native resolution of 30 cm. In addition to being orthorectified and georeferenced, Maxar's proprietary HD Technology was applied to each image to achieve a synthetic super-resolution of 15 cm. The delineated wetlands included wet plains and wet polygon complexes. We selected early July images because, at this time, wetlands become clearly visible following the melt of snow and ice in June, while temporary meltwater wetlands from late June have disappeared, providing a reliable representation of permanent wetland features (**Figure 2**).

To calculate wetland usage by foxes, we determined the proportion of time each individual spent daily in wetland areas. Time spent in wetlands was assessed using a binary classification based on whether valid GPS locations fell within wetland habitats or not. For each fox-day, we calculated the proportion by dividing the number of locations within wetlands by the total number of valid locations recorded that day, giving us a value between 0 and 1 (percentage of usage daily). To avoid overestimating the proportion of time spent in wetlands, we excluded areas occupied by lakes from the home range area in our calculations.

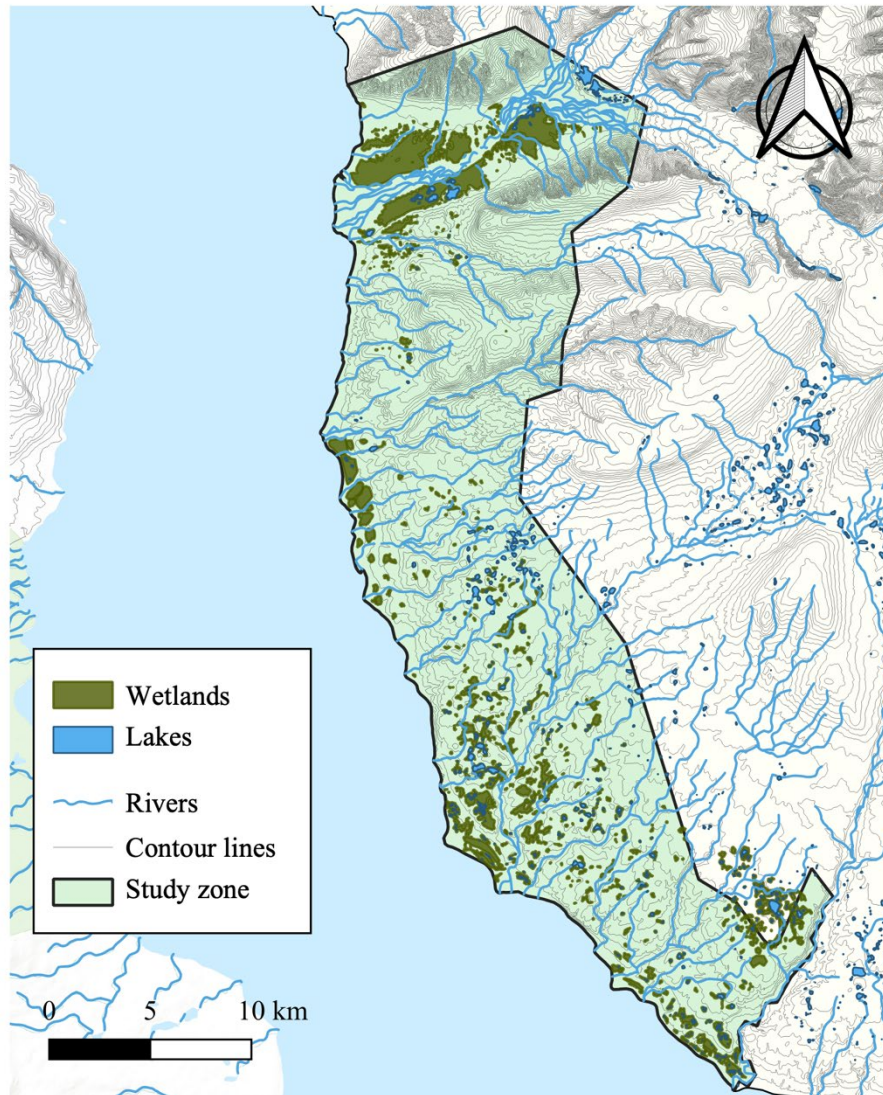


Figure 2. Distribution of wetlands (wet plains and wet polygon complexes) delineated across the study area on Bilot Island. The map was produced in QGIS 3.28 using WorldView-3 satellite imagery from July 2, 2020, and July 9, 2021 (synthetic 15 cm super-resolution), and referenced to EPSG: WGS 84/UTM zone 17 N at a 1:32,000 scale. Contour lines, rivers, lakes, and the study area boundary are displayed for context.

Statistical analyses

We tested our hypotheses using a Generalized Additive Mixed Model (GAMM), which is well-suited for modeling nonlinear relationships between predictors and the daily travel rate of arctic foxes. In our model, the variables Sex, Reproductive status, and Lemming abundance were treated as factors, while the continuous variable Goose nest abundance was scaled. We modeled Day of Year and Wetland usage as smooth terms to capture potential nonlinear relationships with the daily travel rate. We included Fox ID and Year as random intercepts to account for repeated measures from the same foxes and potential variability across years. We used the mgcv package in R version 4.3.3 (Wood, 2017) to fit a generalized additive model (GAMM). The dependent variable was the distance traveled (distance), leading to the following command in R:

```
model <- gam(distance ~ sex * reproductive_status + scale(goose_nest_abundance) *  
lemming_abundance + s(scale(proportion_of_time_wetland), bs = "cr") + s(day_of_year, bs  
= "tp") + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re"), data = FoxData, method = "REML")
```

Appendix 1 provides details regarding the selection of smoothing parameters, assessment of model fit, and diagnostics. We checked for violations of model assumptions and ensured that the model adequately captured the data structure. In reporting our findings, we adopted the "language of evidence" approach (Muff et al. 2022), focusing on effect sizes, confidence intervals, and the strength of evidence rather than relying solely on p-values for binary significance testing. This approach provides a more nuanced interpretation of the results, emphasizing the ecological relevance of the predictors.

1.6 RESULTS

We collected a total of 1518 valid daily travel rates from 41 arctic foxes (23 males and 18 females) considered in our model, resulting in 50 fox-years of data. The annual and sex distributions of tracked foxes were reasonably well balanced: 8 individuals in 2018 (4 males, 4 females), 15 in 2019 (8 males, 7 females), 16 in 2022 (9 males, 7 females), and 11 in 2023 (6 males, 5 females). We also obtained a rather robust dataset regarding the distribution of reproductive individuals, although it is less balanced (2018: 5 reproductive and 3 non-reproductive individuals, 2019: 12 reproductive and 3 non-reproductive, 2022: 0 reproductive and 16 non-reproductive, 2023: 3 reproductive and 8 non-reproductive). Daily travel rates were calculated using an average of 338 ± 17 successful GPS fixes per fox per day, providing high-resolution movement data for our analyses.

To investigate how sex, reproductive status, and lemming density jointly affect distance moved, we fitted a suite of candidate generalized additive models, including individual ID and year as random effects. We applied model selection based on AIC, discarding non-significant triple interactions and highly collinear predictors (e.g., `area_95`) to retain simpler yet biologically relevant variables like `nest_count` (see Appendix 1, **Table S1**). The marginal R^2 of 0.41 indicates that the fixed effects explain 41% of the variation in distance traveled, whereas the conditional R^2 of 0.57 suggests that the random effects capture a relatively large portion of the inter-individual (**Figure S1** in Appendix) and inter-annual variation. **Table 1** presents summary data for all quantitative parameters retained in our final model.

Table 1. Global (\pm SD) and annual (\pm SD) means for daily distance traveled (km/day), home range size (km²), the number of available goose nests per home range, and wetland use (% time) for arctic foxes on Bylot Island (2018–2023). Minimum and maximum observed values are also provided.

Parameters	Global mean	Minimum	Maximum	Mean 2018	Mean 2019	Mean 2022	Mean 2023
Daily distance (km/day)	38 \pm 11	0	74	46.2 \pm 10.6	36.0 \pm 12.3	37.1 \pm 7.3	34.9 \pm 12.6
Home range size (km²)	14.5 \pm 11.2	2.4	67.5	11.2 \pm 2.3	10.90 \pm 5	10.7 \pm 7.7	31.7 \pm 13.6
Number of available nests per home range	2815 \pm 2589	0	13715	3359 \pm 423	4707 \pm 2064	651 \pm 495	4141 \pm 3733
Wetland use (% time)	17.1 \pm 14.7	0	87.1	17.4 \pm 12.8	18.7 \pm 14.1	19.5 \pm 15.8	9.1 \pm 11.5

Reproductive status influences daily travel rate.

The model intercept is estimated at 18.41 km per day (**Table 2**), which represents the baseline daily travel rate for a reference arctic fox (female, non-reproducing, at average goose nest abundance, high lemming abundance, and average levels of other covariates). There is very strong evidence for this effect (**Table 2**), indicating that the baseline distance is robust and provides a reliable estimate throughout the study period.

Table 2. Parametric coefficients from the final generalized additive mixed model (GAMM) predicting arctic fox daily travel rate (N = 1518 daily travel rates from 41 GPS-collared individuals). The table provides the effect estimates, standard errors (SE), t-values, and p-values for each predictor, with significance levels indicated by asterisks (*p < 0.05, ***p < 0.001).

Parameters	Estimate	Standard error	t-value	p-value	
Intercept	18.414	3.236	5.691	1.52e-08	***
Sex (<i>male</i>)	2.981	2.422	1.231	0.2185	
Reproduction	8.714	1.920	4.540	6.10e-06	***
Nest count estimated by home range	6.394	1.226	5.216	2.09e-07	***
Low lemming abundance	16.150	2.924	5.523	3.95e-08	***
Male * reproduction	4.328	2.135	2.027	0.0429	*
Lemming density (<i>low</i>) * nest count estimated by home range	-5.590	1.326	-4.216	2.64e-05	***

There is no evidence of an effect of sex on the daily distance (**Table 2, Figure 3**), thus contradicting **P1a**. In contrast, and in good support to **P1b**, there is strong evidence that reproduction (e.g., provisioning for cubs) had a substantial positive effect on movement, with reproductive females traveling on average 8.71 km more per day than non-reproductive ones (**Table 2, Figure 3**). There is also weak evidence (**Table 2**) that the impact of reproduction may differ by sex, since reproductive males traveled an additional 4.33 km/day beyond the sum of the individual effects of sex and reproduction (**Table 2**).

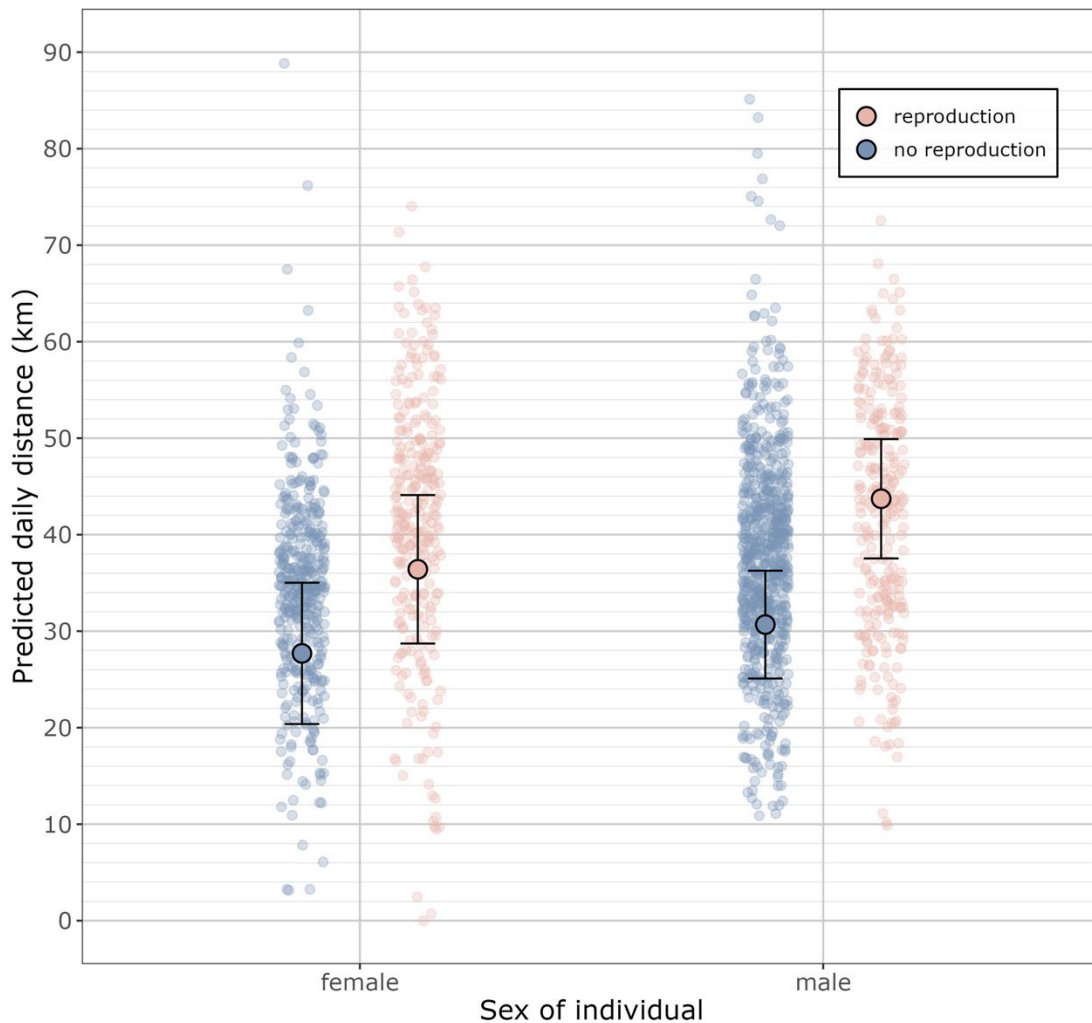


Figure 3: Predicted daily travel distance (km) illustrating the interaction between sex (male vs. female) and reproductive status (non-reproductive in blue, reproductive in red) for arctic foxes monitored with GPS collars from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates from 41 individuals).

Daily travel rate declines with food abundance

Snow goose nest abundance alone was strongly associated with an increase in daily travel rate, with an estimated rise of 6.39 km for each unit increase in the scaled goose nest count (**Table 2**). This suggests that where or when goose eggs were plentiful, foxes traveled more, strongly contradicting **P2a**. However, in good accordance with **P2b**, lemming scarcity

did lead to increased movement (**Figure 4**), as indicated by an estimated increase of 16.15 km in daily travel rate when lemming density was low (compared to high). Note that the interaction term modifies the effect of goose nest count when lemming density is low (**Table 2**). Indeed, when lemming density was low (flatter slope on **Figure 4**), the positive effect of goose nest abundance was greatly reduced compared to when lemming density was high (steeper slope on **Figure 4**).

The analysis of daily distance with days of the year shows strong evidence of a non-linear effect on daily travel rate, with complex variations in fox movement patterns throughout the summer (**Table 3, Figure 5**). Predicted daily travel rate increases during goose egg incubation, peaking around 25-30 km per day just before egg hatching. This is followed by a gradual decline in daily travel rate after egg hatching, with a slight increase towards the end of the summer that we will not be interpreted due to small sample size (**Figure 5**).

Landscape attributes affect the daily travel rate

There is strong evidence that wetland use had a non-linear positive effect on daily travel rate, since the smooth term for this variable shows a significant relationship (**Table 3**). Whereas this result supports **P3a**, the non-linear nature of the relationship shows that the effect varies at different levels of wetland use. Specifically, the predicted daily travel rate rises sharply from approximately 22 to 28 km/day as wetland use increases from 0% to 10% of daily time spent in wetlands, then leveling off as daily time spent in wetlands continues to increase (**Figure 6**). The amount of daily time spent in wetlands by foxes thus mostly influenced their daily travel rate at low levels of wetland use.

Table 3. Approximate significance of smooth terms and random effects in the final generalized additive mixed model (GAMM) predicting the daily travel rate of 41 GPS-collared arctic foxes (N = 1518 daily travel rates). The table shows the estimated degrees of freedom (edf), reference degrees of freedom (ref.df), F-values, and p-values for each term, with significance levels indicated by asterisks (***) ($p < 0.001$).

Smooth terms	Spline type	edf	ref.df	F-value	p-value
Daily proportion of time passed in wetland	<i>cubic spline</i>	5.446	6.302	5.57	7.78e-06 ***
Day of year	<i>thin plate spline</i>	5.115	6.223	11.67	< 2e-16 ***
ID	<i>random effect</i>	37.702	41.000	27.95	< 2e-16 ***
Year	<i>random effect</i>	1.054	2.000	125.49	0.11

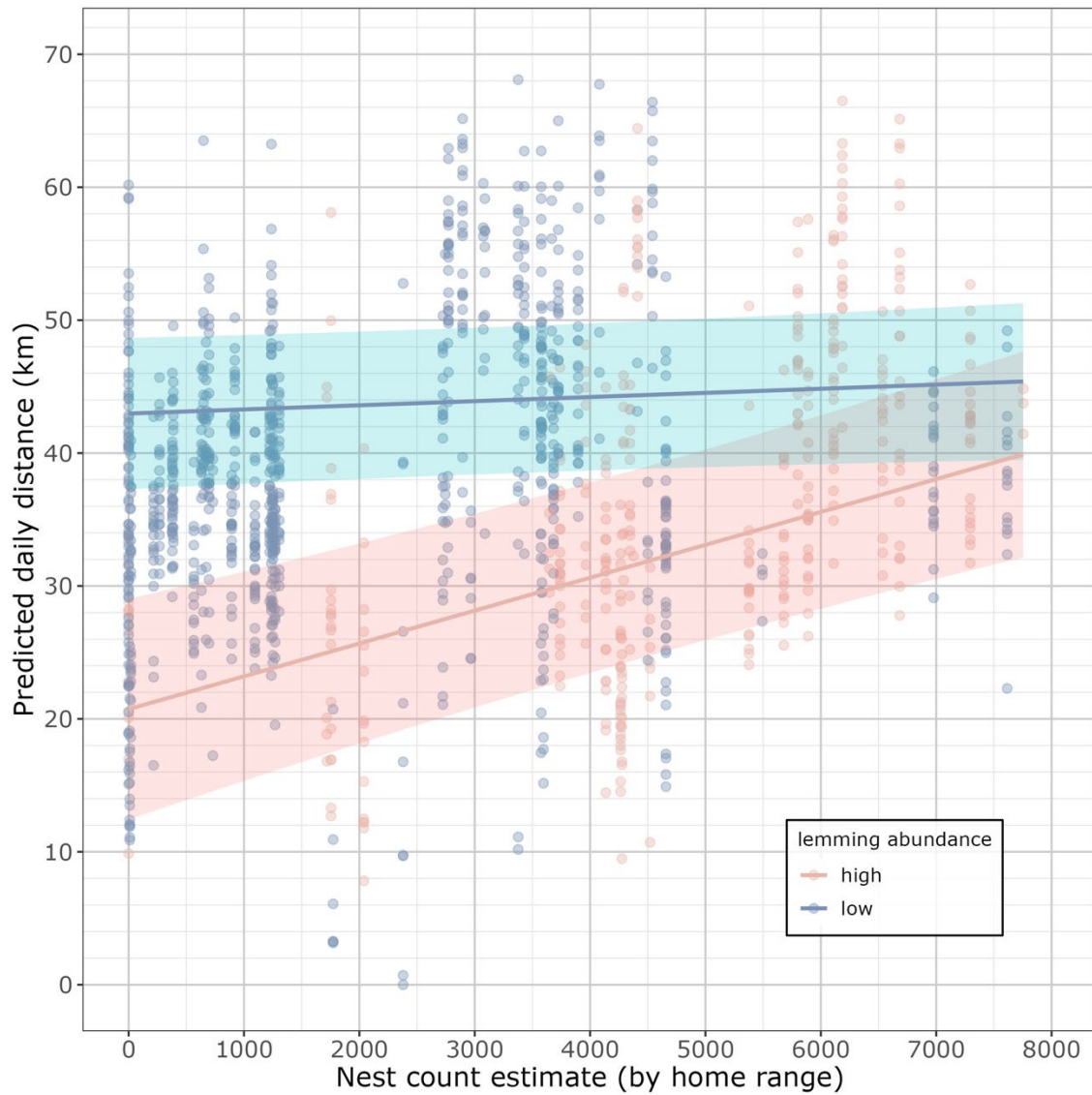


Figure 4: Predicted daily travel distance (km) illustrating the interaction between lemming density (high vs. low) and the estimated snow goose nest count in the home range of 41 GPS-collared arctic foxes tracked from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). The points in the background represent the observed (raw) daily distances plotted against goose nest abundance, while the colored lines and their 95% confidence intervals correspond to the two categories of lemming density.

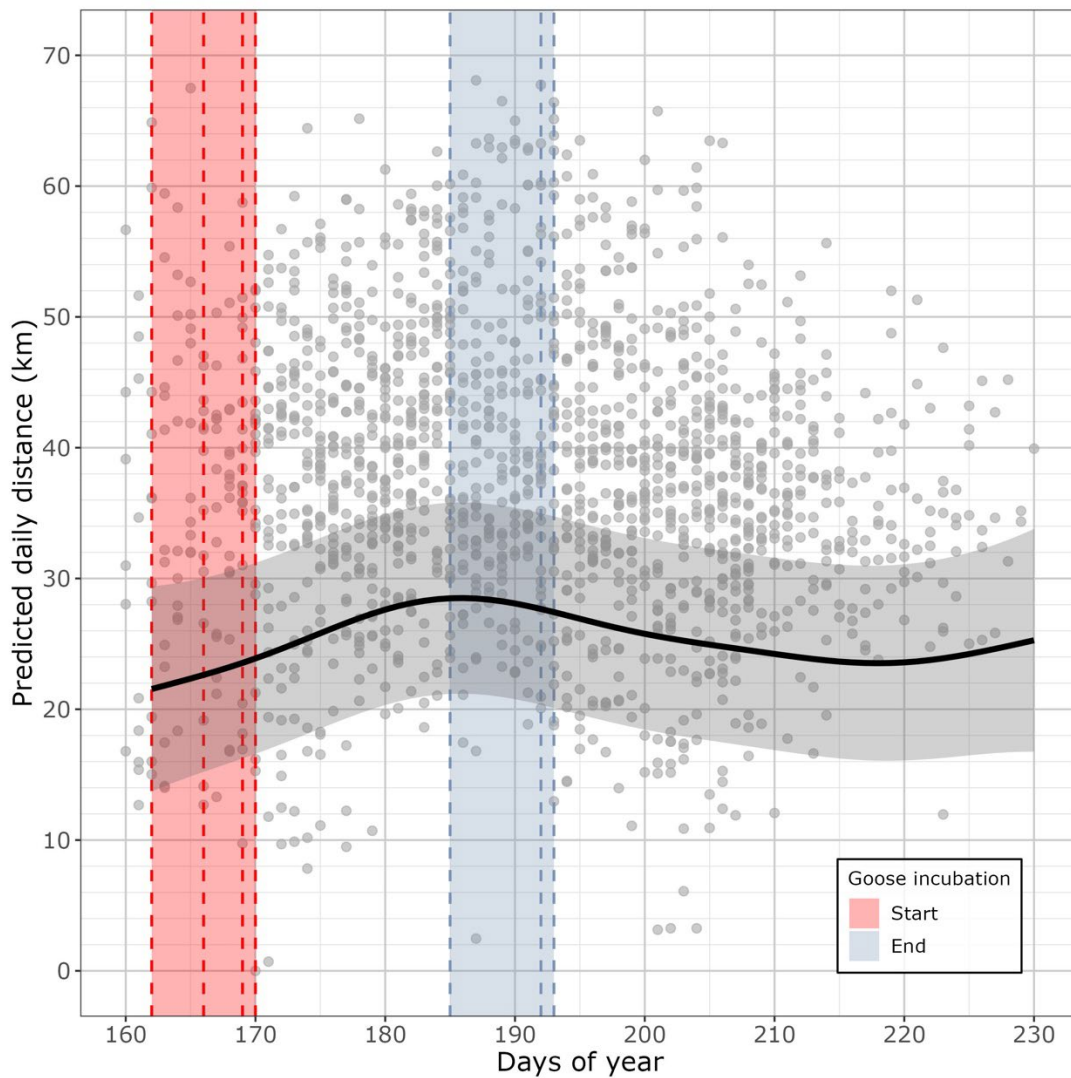


Figure 5. Predicted daily travel distance (km) as a function of the day of the year, showing the model's spline (black) and its 95% confidence interval (grey) for 41 GPS-collared arctic foxes studied from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). Grey points in the background represent the raw daily distances. The vertical lines mark the start (red) and end (blue) of the incubation periods of the greater snow geese across the four study years (two years had an identical end date). Red and blue boxes illustrate the approximate range of incubation dates from 2018 to 2023.

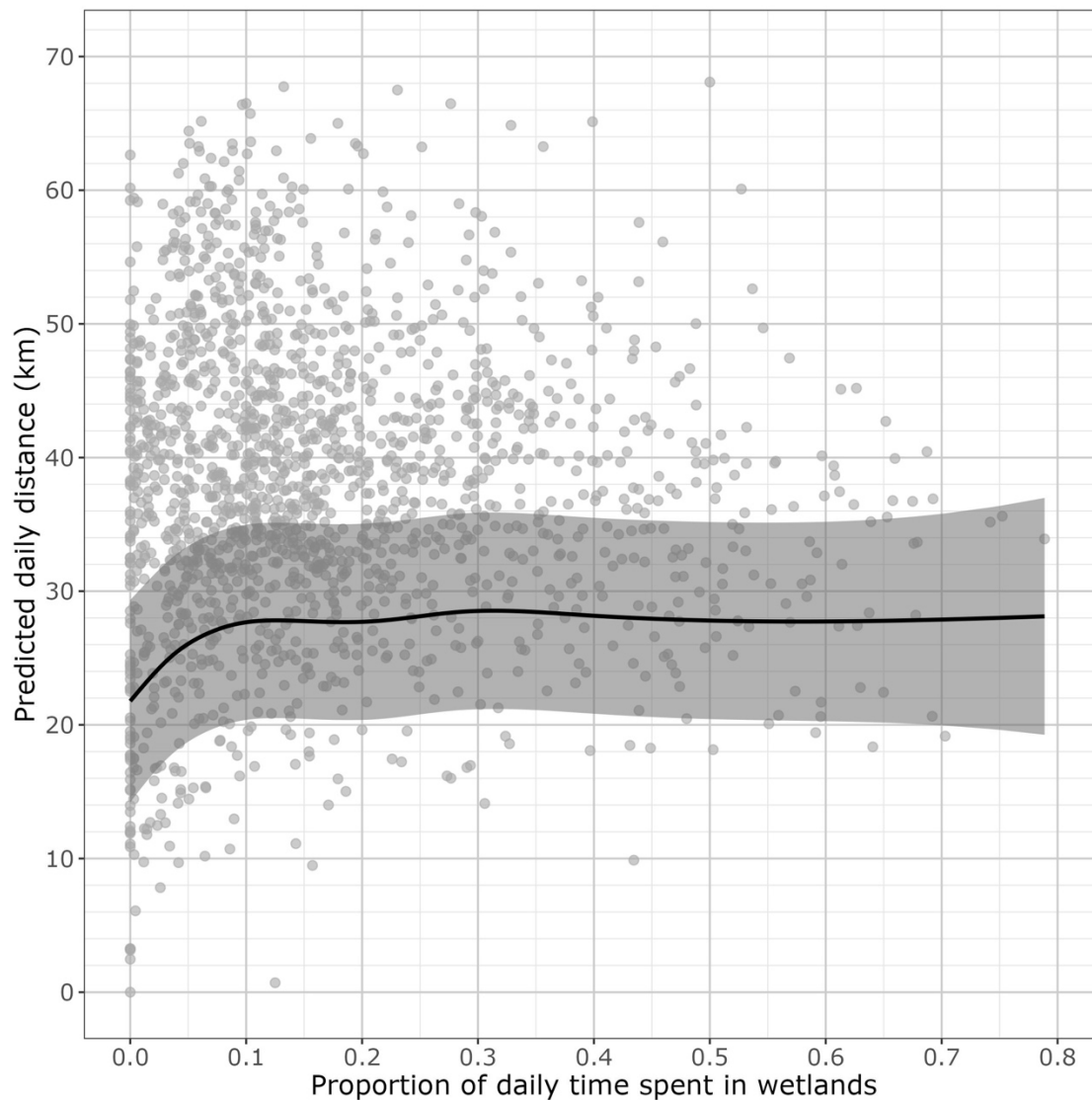


Figure 6. Predicted daily travel distance (km) as a function of the proportion of daily time spent in wetlands, showing the model's spline (black) and its 95% confidence interval (grey) for 41 GPS-collared arctic foxes studied from 2018 to 2023 (N = 1518 daily travel rates). The background points represent the observed daily distances in relation to wetland use.

Individual differences matter when explaining daily travel rate

In good agreement with our expectations, random effects associated with fox ID demonstrate substantial inter-individual variability in daily travel rate (**Table 3**). However, the random effect of the year did not show significant variation in daily travel rate (**Table 3**),

suggesting that annual differences in daily travel rates were minimal or adequately captured by other variables in the model.

1.7 DISCUSSION

In line with the conceptual model proposed by Nathan et al. (2008), our results show that daily travel rate in a population of cursorial predators is influenced by both internal factors (e.g., reproductive status) and external factors (e.g., food abundance, landscape structure). While some findings aligned with theoretical predictions and prior knowledge of our study system, others underscore the inherent complexity of deciphering movement ecology in the wild, despite the availability of high-throughput data collection methods. In the following, we discuss our findings in the context of both the specific characteristics of our study system and the broader significance of daily travel rate in predator-prey dynamics, where variations in daily travel distance influence encounter rates between predator and prey and, consequently, important ecological processes such as population regulation and community structure.

Effects of sex and reproductive status

Sex alone did not predict daily distance traveled by Arctic foxes on Bylot Island, thereby contradicting **P1a**. Although this finding is consistent with the species' limited sexual dimorphism, it was still unexpected given the distinct reproductive constraints faced by males and females. One potential explanation involves the phenology of the study system. While females must remain close to the den in May–June during early cub rearing (when juveniles require frequent nursing), our data primarily cover June–July. By mid-summer, cubs become more independent, better able to thermoregulate, and benefit from food provisioning by both parents, which likely minimizes sex-specific differences in travel rates during this period.

Among the intrinsic factors we examined, reproductive status emerged as the strongest predictor of daily distance traveled, with reproductive individuals traveling more than non-reproductive ones, thereby confirming **P1b**. This finding aligns with studies of other cursorial predators, where offspring care imposes greater energetic demands and increases foraging effort (Mech et al., 1998; Shuert et al., 2020). We suggest that in arctic foxes, these heightened demands likely drive individuals to cover greater distances each day to meet the nutritional needs of rapidly growing juveniles.

Surprisingly, a similar study of arctic foxes in Greenland (Bonfond et al., 2025) reported that breeding foxes traveled shorter distances than non-breeding individuals, although the effect size was small. Bonfond et al. (2025) proposed that, until mid-July, caring for cubs requires both parents to guard, socialize, feed them, and maintain the den, thereby reducing the distance traveled. It remains unclear why our results diverge from theirs, but neither study accounted for reproductive phenology and litter size, factors that may explain the discrepancy. This contrast highlights the complexity of explaining even a fundamental movement parameter, such as daily travel rate, in a highly mobile species that exhibits substantial variability in its behavior.

Given that it influences daily travel distance, the reproductive status of foxes may have important implications at the community level. Indeed, in our tundra system, predation risk to nesting birds is closely linked to the distance traveled by foxes (Beardsell et al., 2021), whereas the predator activity landscape predicts nesting bird distribution (Clermont et al., 2021). Consequently, whether foxes reproduce in a given territory may directly affect nesting success in some bird species and determine their local exclusion (Beardsell et al., 2023), ultimately shaping community structure.

Food abundance

Resource abundance clearly influenced daily distance traveled by arctic foxes, in line with **H2**. Specifically, as predicted by **P2b**, foxes increased their daily travel rate when

lemming abundance was low. Given the Optimal Foraging Theory (MacArthur & Pianka, 1966), which states that animals should balance the energetic costs of searching and traveling against the expected energy gains from prey, one could expect that when lemmings were scarce, covering greater distances each day led to enough extra food to offset the greater costs of movement. While studies specifically examining daily travel distances in terrestrial cursorial predators remain limited, Theuerkauf et al. (2003) also reported that wolves increase their daily travel distances in response to low ungulate densities.

It is important to note that our dataset includes only one year of high lemming abundance (2019). Additional sampling efforts, including at least one more year with high lemming abundance, would strengthen our results, especially our estimate of effect sizes.

In contrast with the above, having more snow goose nests available in the home range was associated with increased daily travel distances in Arctic foxes during the incubation period. This pattern challenges our prediction **P2a**. On Bylot Island, goose eggs are a pulsed resource (Samelius and Alisauskas, 2006) that is highly aggregated and available only for ca. 3 weeks (Lamarre et al., 2017).

Interestingly, the daily travel rate peaked just before hatching in early July, and then gradually declined. This pattern closely mirrors the hump-shaped distribution of daily distance traveled—also peaking in early July—reported in Greenland by Bonnefond et al. (2025). As incubation progresses, predators have fewer available eggs due to shared predation, both by avian competitors and conspecifics. This depletion, we propose, eventually compels foxes to travel greater distance over time to capture remaining eggs. This dynamic plays a central role in scatter hoarding behavior (Careau et al., 2008), where foxes cache eggs at several sites within their home range to deposit energy stores in the long term (Samelius & Alisauskas, 2000; Careau et al., 2008). Foxes can accumulate 900–1500 eggs per season, with 80–97% of this eaten later (Samelius & Alisauskas, 2000; Careau et al., 2007, 2008). Due to the need to transport eggs to dispersed cache sites, this can lead to further distances traveled.

Wetland use

Foxes that spend only a small portion of their time in wetlands tend to travel shorter distances each day, thus supporting **P3a**. However, even minimal wetland use can prompt a significant increase in daily travel distance—an effect that quickly levels off at around 10% time spent in wetlands. Although this relationship is statistically significant, the effect size (and thus biological relevance) appears modest. Furthermore, our data are heavily skewed toward low wetland use, with only 262 of 1,518 observations (17%) exceeding 30% wetland use and just 62 (4%) above 50%, suggesting that the apparent plateau in higher wetland usage should be interpreted with caution.

Lecomte et al. (2008) demonstrated that arctic foxes traveled more slowly and had lower predation success in wetlands compared to mesic tundra, spending 3.5 times longer moving between successive attacks and achieving half the success rate. Although their focus was on predation efficiency, these findings remain relevant for interpreting our results, as they hint that the locomotor constraints of wetlands might underlie the increased travel rate observed in our study. Nonetheless, further work is needed to clarify the mechanisms behind wetland-induced movement costs and to fully interpret the role of wetlands in shaping fox movement metrics.

Our study may not have accounted for all environmental and biological factors affecting fox movements in wetlands, such as changes in wetland accessibility, vegetation density, slope and more (Johnson et al., 2002; Smith et al., 2015). The spatial resolution of our GPS tracking data may not capture fine-scale movements within wetlands, which are heterogeneous environments with microhabitats affecting movement costs and foraging efficiency (Thompson & Fedak, 2001).

To demystify the impact of habitat — specifically wetlands — on Arctic fox movements, future research should address these limitations. Integrating high-resolution habitat data with GPS tracking (30 seconds for example, Poulin et al., 2021) could provide

insights into how specific wetland features influence movement patterns. Measuring the energetic costs of moving through wetlands using bioenergetic modeling or tracking devices equipped with accelerometers could clarify the relationship between wetland use, energy expenditure, and movement decisions (Wilson et al., 2006).

Inter-individual variability in daily travel rate

Daily travel rate differed substantially among individual arctic foxes, implying that unmeasured internal or external factors may shape their movement patterns. In our study population, Clermont et al. (2023) showed that individual identity influences boldness, assessed by a fox's locomotor behavior upon release, while Lai et al. (2017) found that older foxes tend to be more nomadic. These findings suggest that personality and age could help explain movement metrics such as daily travel rate, highlighting promising directions for future research. In addition, territory topography (e.g., elevation, slope, ruggedness) can shape terrestrial mammal mobility (Valderrama-Zafra et al., 2024), and our study area exhibits notable variation in these features. It is therefore plausible that part of the observed inter-individual variability in daily travel rate reflects differences in terrain. This offers yet another line of inquiry to explore the drivers of arctic fox movement in particular and cursorial predators more broadly.

By demonstrating how various internal and external factors collectively shape daily travel rates, our study highlights the need to integrate individual-level traits with environmental conditions in movement ecology. Though still constrained by data availability, this approach fosters a deeper understanding of how intrinsic and extrinsic drivers interact to influence animal movement, and provides a valuable framework for examining similar patterns in other highly mobile species.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank A. Grenier-Potvin, R. Gravel, G. Roy, M. Beaudoin and M. Archambault for field work, and the community of Mittimatalik for support. We thank ChatGPT-4o for its assistance during language improvement of the manuscript. Funding was received from (alphabetical order) Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs Program, Fonds de Recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge Canada), Parks Canada Agency and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada).

1.9 APPENDIX 1

Selection of smoothing parameters for variables with nonlinear relationships

To determine the optimal smoothing parameters in our GAMM, we compared different spline basis functions for the smooth terms. Specifically, we evaluated thin plate regression splines, cubic regression splines, and cubic regression splines with shrinkage for the two nonlinear parameters, the proportion of time in wetlands and days of year. We fitted multiple models using the `gam` function from the `mgcv` package in R (Wood, 2017), systematically altering the spline basis functions for the smooth terms to explore all possible combinations. This approach enabled us to systematically compare and distinguish between different model outcomes. We then evaluated these models using Akaike's Information Criterion (AIC) to identify the one that best balanced fit and complexity. The model employing cubic regression splines for the proportion of time spend in wetlands daily and thin plate regression splines for days of year yielded the lowest AIC value (AIC = 10395.72), indicating the best fit among the candidates. To ensure the robustness of the selected smoothing parameters, we conducted diagnostic checks using the `gam.check` function. The results showed that the effective degrees of freedom (edf) were well below the maximum basis dimensions (k'), and the k -index values were close to 1 with high p-values (e.g., k -index = 1.02, p-value = 0.72 for proportion of time spend in wetlands daily). These diagnostics suggest that the default basis dimensions were sufficient and that there was no indication of overfitting or the need to increase k . Based on the AIC comparisons and diagnostic evaluations, we finalized the model using cubic regression splines for the proportion of time spent in wetlands daily and thin plate regression splines for days of year. This combination provided the best model fit and met all diagnostic criteria.

Model assumptions

We first performed a correlation and multicollinearity analysis to validate the selection of explanatory variables in the model. Pearson correlations between home range size and proportion of time spent in wetland daily (-0.254) as well as between home range size and goose nest abundance estimated by home range (0.055) indicated weak to moderate relationships. Spearman correlations confirmed these results, with slightly stronger values (-0.312 and 0.122), suggesting no significant non-linear relationships. Thus, the VIF test showed that all variables had values below 1.4, indicating no concerning multicollinearity. These results confirmed that each variable could be included in the model without risk of redundancy or excessive dependence, ensuring the robustness of the estimates.

After fitting the final GAMM, we performed diagnostic checks to assess whether the model assumptions were satisfied. To do so, we used the `simulateResiduals` function from the DHARMA package (Hartig, 2020) to simulate residuals and perform diagnostic tests. Diagnostic tests confirmed that the model assumptions were satisfied. The residuals followed a normal distribution (KS test: $p = 0.217$) with no evidence of overdispersion (dispersion test: $p = 0.28$). Although the outlier test was significant ($p = 0.008$), the outliers did not exert undue influence on the model estimates. The residuals versus predicted values plot indicated homoscedasticity and independence.

Using the `gam.check` function from the `mgcv` package (Wood, 2017), we assessed the adequacy of the smoothing terms and overall model fit. The model achieved convergence after 10 iterations with stable parameter estimation. The effective degrees of freedom for each smooth term were well below the maximum basis dimension, and k-index values were close to 1 with high p-values (e.g., for proportion of time spent in wetlands daily, $\text{edf} = 5.45$, $k' = 9$, $k\text{-index} = 1.02$, $p = 0.73$), indicating that the default basis dimensions were adequate. The random effects for Fox ID and Year showed appropriate edf values, confirming correct specification.

The diagnostic tests confirmed that the model satisfied all key assumptions, including normality of residuals, homoscedasticity, independence, and appropriate smoothing parameters. Although significant outliers were detected, their impact was minimal and did not necessitate adjustments to the model. We therefore concluded that the model was appropriately specified and that the results could be interpreted with confidence.

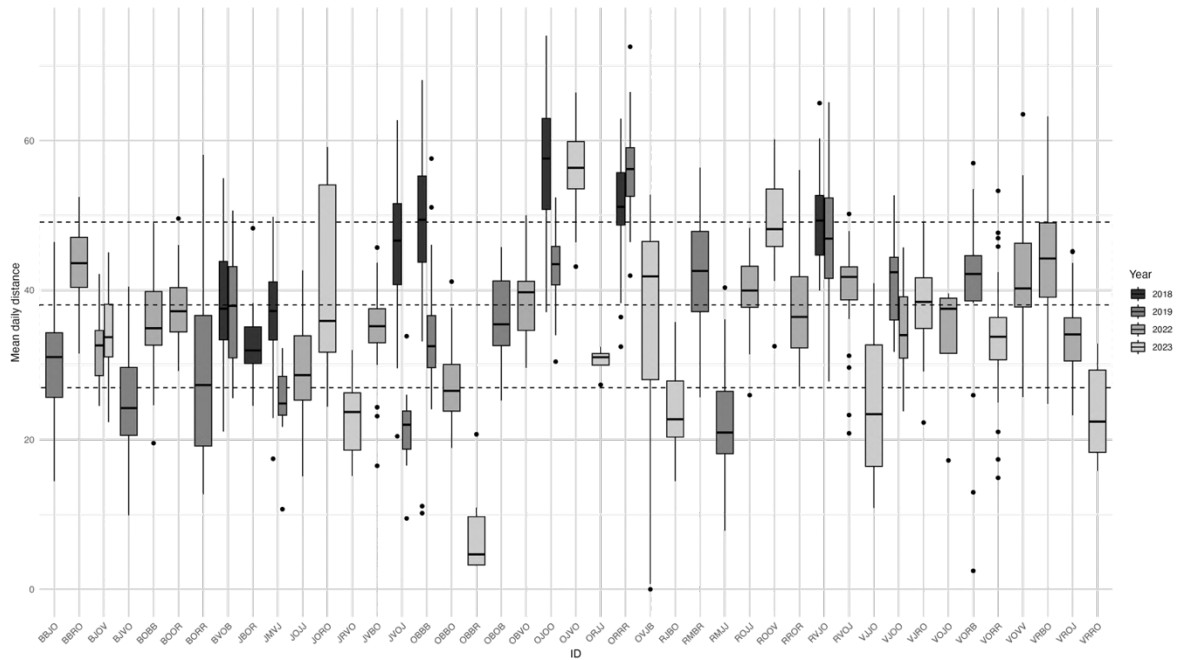


Figure S1. Inter-individual variability in mean daily distances traveled by individual Arctic foxes tracked from 2018 to 2023. Each year is represented by a different shade of gray (darker in 2018 to lighter in 2023). The global mean is represented by a dashed line, while its standard error is indicated by two thin dashed lines.

Table S1. Overview of candidate generalized additive models for Arctic fox daily travel distance between 2018 and 2023, incorporating sex, reproductive status, lemming density, and key habitat variables. The table shows the number of parameters (K), AIC, Δ AIC, log-likelihood, and Akaike weights for each model.

Model Covariables	K	AIC	Δ AIC	logLike	wAIC
distance ~ sex * reprod_status + scale(nest_count) * lemming_density + s(scale(prop_time_in_wetland), bs = "cr") + s(julian_day, bs = "tp") + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	59.5	10216.72	0.00	-5048.87	≈ 1.00
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + scale(prop_time_in_wetland) + s(julian_day, bs = "tp") + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	54.5	10405.87	189.15	-5148.41	8.4 ⁻⁴²
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(prop_time_in_wetland) + s(julian_day, bs = "tp") + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	53.6	11362.32	1145.6	-5627.51	~ 0.0
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + s(scale(prop_time_in_wetland), bs = "tp") + s(julian_day, bs = "tp") + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	58.9	10318.78	102.06	-5100.45	7.1 ⁻²³
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + scale(prop_time_in_wetland) + s(julian_day, bs = "tp", by = sex) + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	58.0	10272.03	55.31	-5077.99	1.0 ⁻¹²
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + scale(prop_time_in_wetland) + s(julian_day, bs = "tp", by = reprod_status) + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	58.6	10314.20	97.48	-5098.49	7.7 ⁻²²
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + scale(prop_time_in_wetland) + s(julian_day, bs = "tp", by = reprod_status) + s(julian_day, bs = "tp", by = sex) + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	61.6	10256.08	39.36	-5066.46	2.8 ⁻⁰⁹
distance ~ sex * reprod_status * lemming_density + scale(nest_count) * lemming_density + s(scale(prop_time_in_wetland), bs = "tp") + s(julian_day, bs = "tp", by = reprod_status) + s(julian_day, bs = "tp", by = sex) + scale(area_95) + s(ID, bs = "re") + s(year, bs = "re")	68.8	10249.12	32.4	-5055.72	9.1 ⁻⁰⁸

CONCLUSION GÉNÉRALE

La prise en compte simultanée de l'état interne, de la capacité de mouvement, de la capacité de navigation et des contraintes environnementales est essentielle pour comprendre le comportement locomoteur des animaux (Nathan et al., 2008). Dans un contexte nordique où la saison estivale reste brève et les ressources alimentaires sont fluctuantes, il s'avère crucial de comprendre comment est façonnée la mobilité journalière des prédateurs, puisque celle-ci impacte leur acquisition de nourriture et donc la dynamique trophique des écosystèmes arctiques.

Dans cette optique, notre étude a été menée à l'Île Bylot, au Nunavut, afin de déterminer l'influence simultanée de facteurs intrinsèques (état reproducteur, sexe) et extrinsèques (abondance et distribution des ressources, structure du paysage) sur les taux de déplacement quotidien d'un prédateur hautement actif, le renard arctique. De 2018 à 2023, des renards ont été équipés de colliers GPS et leurs déplacements ont été suivis entre les mois de mai et août.

Les résultats présentés soutiennent que l'état reproducteur influence la mobilité journalière du renard arctique. Les individus considérés reproducteurs parcourent de plus longues distances journalières que les non-reproducteurs, possiblement pour subvenir aux besoins énergétiques des adultes et surtout pour soutenir la croissance et la protection des renardeaux. Par ailleurs, la distance parcourue diffère entre mâles et femelles seulement en contexte de reproduction, suggérant une possible forme de compensation paternelle (c.-à.-d. une forme d'ajustement comportemental par lequel le mâle augmente son effort de recherche alimentaire lorsque la femelle réduit ses déplacements pour s'occuper des jeunes), comme le laissent également entrevoir certaines études sur ces canidés (Giroux et al., 2012; Clermont et al., 2023).

L'abondance des ressources apparaît comme un second facteur déterminant la mobilité du renard arctique. Nos résultats indiquent que ce prédateur actif accroît ses distances parcourues dans les années où les lemmings, ses proies principales, sont rares. Les ressources « pulsées », comme les œufs de la Grande oie des neiges disponibles durant la courte période d'incubation au printemps, suscitent toutefois un comportement plus complexe puisqu'une hausse de la disponibilité d'œufs

d'oies mène plutôt à un accroissement de la distance parcourue. Ce phénomène, précédemment souligné par Beardsell et al. (2022) dans le même système d'étude, met en évidence la nécessité de considérer le caractère éphémère d'une ressource localement abondante, puisqu'elle est soumise à une compétition élevée entre prédateurs.

Enfin, l'analyse de la structure du paysage tend à montrer que la présence de milieux humides augmente la distance parcourue par les renards, possiblement en raison de détours nécessaires pour contourner les endroits où l'eau est plus profonde (Lecomte et al., 2008; Clermont et al., 2021). Néanmoins, les individus habitués à ces milieux pourraient optimiser leurs trajectoires au fil du temps, potentiellement grâce à leur capacité de navigation et à leur mémoire spatiale (voir également Tarroux et al., 2012). Nous manquons cependant d'informations pour bien évaluer la validité de cette interprétation.

Malgré les avancées que les résultats de cette étude apportent, plusieurs limites doivent être mentionnées. D'abord, une seule année de forte abondance de lemmings a été documentée (2019), restreignant la portée de nos inférences. De plus, l'aire d'étude, bien que vaste, ne couvre pas toute l'hétérogénéité des habitats de l'île Bylot, limitant en partie la valeur générale de nos conclusions. Ensuite, l'absence de données détaillées sur certains traits individuels (comme l'âge et la personnalité) et la compétition intraspécifique réduit la précision de nos analyses comportementales.

Sur le plan statistique, la taille d'échantillon, bien qu'imposante pour une étude de mammifères prédateurs sauvages, limite parfois la robustesse des résultats, en particulier pour les comparaisons de sous-groupes. De plus, l'usage de modèles GAMM (generalized additive mixed models) et de fonctions de lissage par splines suppose des choix de modélisation pouvant influencer la sensibilité aux valeurs extrêmes ou aux relations non linéaires. Enfin, en absence de mesures bioénergétiques (par accélérométrie ou suivi du métabolisme), il n'est pas possible d'estimer les coûts énergétiques des déplacements, ce qui aurait grandement bénéficié à l'interprétation des résultats.

Malgré ces limites, ce projet brosse un tableau intégré des facteurs (intrinsèques et extrinsèques) qui modulent la dynamique de déplacement du renard arctique, grâce à un suivi GPS haute résolution et à une conceptualisation centrale à l'écologie du mouvement (Nathan et al., 2008). Les variabilités inter-individuelle et interannuelle incorporées en utilisant des variables aléatoires suggèrent l'existence de stratégies propres à chaque renard et soulignent la diversité des contextes écologiques,

rappelant l'importance d'élargir nos réflexions sur des paramètres environnementaux et propres au individus pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux métriques de mouvements.

Enfin, l'étude décrite dans ce mémoire contribue à la compréhension des déplacements d'un prédateur arctique dans un environnement aux ressources ponctuelles et parfois imprévisibles, fournissant des données utiles pour la conservation, surtout dans un Arctique en mutation. De plus, dans la majorité des cas, les connaissances acquises ici peuvent être transposées à d'autres contextes écologiques, puisqu'il est essentiel de disposer d'informations précises sur la mobilité des prédateurs (et donc sur la pression de prédation) pour bien comprendre la dynamique d'un écosystème. Au plan fondamental, l'intégration de variables supplémentaires (comme les coûts énergétiques du mouvement, les traits individuels ou encore la variabilité météorologique) apporterait un regard encore plus fin sur la plasticité comportementale de cette espèce, reconnue pour son rôle clé dans la dynamique trophique régionale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., & Tannerfeldt, M. (2004).** Arctic foxes. In *The biology and conservation of canids* (pp. 163–172). OUP, Oxford.
- Balme, G., Hunter, L., & Slotow, R. (2007).** Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance. *Animal Behaviour*, 74(3), 589–598.
- Barlow, A. (2009).** The Sundarbans tiger: *adaptation, population status, and conflict management*. (Doctoral dissertation, University of Minnesota).
- Bartsch, A., Gude, M., & Thiel, C. (2008).** Recent changes in arctic wetland extent detected by remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 112(11), 4196–4207.
- Beardsell, A., D. Gravel, D. Berteaux, G. Gauthier, J. Clermont, V. Careau, N. Lecomte, C.-C. Juhasz, P. Royer-Boutin, and J. Bêty. (2021).** Derivation of predator functional responses using a mechanistic approach in a natural system. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:630944.
- Beardsell, A., Gravel, D., Clermont, J., Berteaux, D., Gauthier, G., & Bêty, J. (2022).** A Mechanistic Model of Functional Response Provides New Insights into Indirect Interactions among Arctic Tundra Prey. *Ecology*, 103(8), e3734.
- Beardsell, A., D. Berteaux, F. Dulude-De-Broin, G. Gauthier, J. Clermont, D. Gravel, and J. Bêty. (2023).** Predator-mediated interactions through changes in predator home range size can lead to local prey exclusion. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*.
- Ben-David, M., Titus, K., & Beier, L. R. (2004).** Consumption of salmon by Alaskan brown bears: a trade-off between nutritional requirements and the risk of infanticide? *Oecologia*, 138(3), 465–474.
- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., Ehrich, D., Eide, N., Erlandsson, R., Flagstad, Ø., Fuglei, E., Gilg, O., Goltsman, M., Henttonen, H., Ims, R., Killengreen, S., Kondratyev, A., Kruchenkova, E., Kruckenberg, H., & White, P. (2017).** Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: Benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research*, 36(1), 2.
- Bêty, J., Gauthier, G., Korpimäki, E., & Giroux, J. F. (2002).** Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, 71(1), 88–98.
- Bilodeau, F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2013).** The effect of snow cover on lemming population cycles in the Canadian High Arctic. *Oecologia*, 172(4), 1007–1016.
- Bonnefond L., Pinaud D., Bollache L., Schmidt NM., Lang J., Hansen LH., Sittler B., Moreau J., Gilg O. (2025).** Intra-seasonal variations in the spatial behaviour of an Arctic predator. *Mov Ecol.* Mar 4;13(1):13.

- Brown, J. S., Laundré, J. W., & Gurung, M. (1999).** The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 385–399.
- Buderman, F. E., Hooten, M. B., Alldredge, M. W., Hanks, E. M., & Ivan, J. S. (2018).** Time-varying predatory behavior is primary predictor of fine-scale movement of wildland-urban cougars. *Movement Ecology*, 6, 1–16.
- Callaghan, T. V., Björn, L. O., Chernov, Y., Chapin, T., Christensen, T. R., Huntley, B., ... & Shaver, G. (2004).** Responses to projected changes in climate and UV-B at the species level. *Ambio*, 33(7), 418–435.
- Cameron, C., Berteaux, D., & Dufresne, F. (2011).** Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the Arctic fox. *Behavioral Ecology*, 22(6), 1364–1373.
- Careau, V., Giroux, J.-F., & Berteaux, D. (2007).** Cache and carry: hoarding behavior of Arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 87–96.
- Careau, V., Giroux, J.-F., & Berteaux, D. (2008).** Surviving on cached foods—the energetics of egg-caching by arctic foxes. *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1217–1223.
- Casazza, M. L., Lorenz, A. A., Overton, C. T., Matchett, E. L., Mott, A., Mackell, D., & McDuie, F. (2023).** AIMS for wildlife: Developing an automated interactive monitoring system to integrate real-time movement and environmental data for true adaptive management. *Journal of Environmental Management*, 345, 118636.
- Certain, G. (2007).** Distribution, abondance et stratégie de recherche alimentaire chez les prédateurs supérieurs du Golfe de Gascogne: une étude spatialisée (Doctoral dissertation, Université de La Rochelle).
- Charnov, E. L. (1976).** Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129–136.
- Chelini, M. C., DeLong, J. P., & Hebets, E. A. (2019).** Ecophysiological determinants of sexual size dimorphism: integrating growth trajectories, environmental conditions, and metabolic rates. *Oecologia*, 191(1), 61–71.
- Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S. et al. (2020).** Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia* 193, 557–569
- Clermont, J., Grenier-Potvin, A., Duchesne, É., Couchoux, C., Dulude-de Broin, F., Beardsell, A., Bêty, J., & Berteaux, D. (2021).** The predator activity landscape predicts the anti-predator behavior and distribution of prey in a tundra community. *Ecosphere*, 12(12), e03858.
- Clermont, J., Woodward-Gagné, S., & Berteaux, D. (2021).** Digging into the behaviour of an active hunting predator: arctic fox prey caching events revealed by accelerometry. *Movement Ecology*, 9, 58.

Clutton-Brock, T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.

Courtois, R., Ouellet, J.-P., Gingras, A., Dussault, C., & Banville, D. (2008). Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(10), 2837–2849.

D., Doherty, T. S., Fist, C. N., & Driscoll, D. A. (2019). Animal movement varies with resource availability, landscape configuration and body size: a conceptual model and empirical example. *Landscape Ecology*, 34, 603–614.

Daniel, J. D., Natusch., Jessica, A., Lyons., Richard, Shine. (2017). Safety first: terrestrial predators drive selection of highly specific nesting sites in colonial-breeding birds. *Journal of Avian Biology*.

Duchesne, E., Lamarre, J.-F., Gauthier, G., Berteaux, D., Gravel, D., & Bêty, J. (2021). Variable strength of predator-mediated effects on species occurrence in an arctic terrestrial vertebrate community. *Ecography*, 44, 1–13.

Duclos, I., Lévesque, E., & Gratton, D. (2006). Vegetation mapping of Bylot Island and Sirmilik National Park: final report (p. 101). Iqaluit: Parks Canada.

Durant, S. M. (2000). Living with the enemy: avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behavioral Ecology*, 11(6), 624–632.

Elbroch, L. M., Lendrum, P. E., Newby, J., Quigley, H., & Craighead, D. (2013). Revisit rates and related movements of a dominant male cougar. *Southeastern Naturalist*, 12(4), 597–608.

English, H. M., Börger, L., Kane, A., & Ciuti, S. (2024). Advances in biologging can identify nuanced energetic costs and gains in predators. *Movement Ecology*, 12.

Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1412–1422.

Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2016). Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology*, 97, 3231–3241.

Fagan, W. F., Lewis, M. A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., ... & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, 16(10), 1316–1329.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.

Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1–23.

- Finnegan, S. P., Pagano, A. M., Svoboda, N. J., et al. (2023).** Energy landscapes of Kodiak brown bears: a comparison of accelerometer and global positioning system-derived estimates. *Animal Biotelemetry*, 11, 7.
- Ford, A. T., Goheen, J. R., Otieno, T. O., Bidner, L., Isbell, L. A., Palmer, T. M., Ward, D., Woodroffe, R., & Pringle, R. M. (2014).** Large carnivores make savanna tree communities less thorny. *Science*, 346, 346–349.
- Fuglei, E., & Tarroux, A. (2019).** Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female’s long run across sea ice. *Polar Research*, 38, 3512.
- Garrott, R. A., Eberhardt, L. E., & Hanson, W. C. (1984).** Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 62, 1636–1640.
- Gauthier, G., Rochefort, L., & Reed, A. (1996).** The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, 23, 253–259.
- Gauthier, G., Bêty, J., Giroux, J.-F., & Rochefort, L. (2004).** Trophic interactions in a High Arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 119–129.
- Gauthier, G., Bêty, J., Cadieux, M.-C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevalier, C., Lai, S., Tarroux, A., & 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: Biological Sciences*, 368, 1–12.
- Giroux, M. A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G., & Bêty, J. (2012).** Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 533–542.
- Gonzalez, M. C., Hidalgo, C. A., & Barabasi, A. L. (2008).** Understanding individual human mobility patterns. *Nature*, 453(7196), 779–782.
- Goltsman, M., Kruchenkova, E. P., Sergeev, S., Volodin, I., & Macdonald, D. W. (2005).** ‘Island syndrome’ in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island. *Journal of Zoology*, 267(4), 405–418.
- Green, A. W., Hall, R. J., & DePerno, C. S. (2015).** Linking movement behavior to resource selection in farmland coyotes. *Journal of Mammalogy*, 96(2), 300–307.
- Grenier-Potvin, A., Clermont, J., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2021).** Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: addressing intraspecific interactions, behavioural state and time. *Movement Ecology*, 9, 12.
- Gruyer, N., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008).** Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86(8), 910–917.

- Gunner, R., Wilson, R. P., Holton, M. D., et al. (2022).** Decision rules for determining terrestrial movement and the consequences for filtering high-resolution global positioning system tracks: a case study using the African lion (*Panthera leo*). *Journal of the Royal Society Interface*, *19*(186).
- Hairston, N. G., Smith, F. E., & Slobodkin, L. B. (1960).** Community structure, population control and competition. *American Naturalist*, *94*, 421–425.
- Hägerstrand, T. (1969).** On the definition of migration. *Finnish Yearbook of Population Research*, *63–72*.
- Hartig, F. (2020).** *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package version 0.3.3.0.
- Hayward, M. W., Hayward, G. J., Druce, D. J., & Kerley, G. I. (2009).** Do fences constrain predator movements on an evolutionary scale? Home range, food intake and movement patterns of large predators reintroduced to Addo Elephant National Park, South Africa. *Biodiversity and Conservation*, *18*, 887–904.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. H., & McDonald, T. L. (2005).** Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos*, *111*(1), 101–111.
- Holt, R. D. (2008).** Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology*, *89*(3), 671–681.
- Hopcraft, J. G. C., Sinclair, A. R. E., & Packer, C. (2005).** Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, *74*, 559–566.
- Humphries, N., Queiroz, N., Dyer, J., et al. (2010).** Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature*, *465*, 1066–1069.
- James, A. R. C., & Stuart-Smith, A. K. (2000).** Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *The Journal of Wildlife Management*, *64*(1), 154–159.
- Jiang, L., & Morin, P. J. (2005).** Predator Diet Breadth Influences the Relative Importance of Bottom-Up and Top-Down Control of Prey Biomass and Diversity. *The American Naturalist*, *165*(3), 350–363.
- Johansson, Ö., Koehler, G. M., Rauset, G. R., Samelius, G., Andrén, H., Mishra, C., Lhagvasuren, P., McCarthy, T. M., & Low, M. (2018).** Sex-specific seasonal variation in puma and snow leopard home range utilization. *Ecosphere*, *9*(8).
- Kamler, J. F., Ballard, W. B., Gilliland, R. L., & Mote, K. (2004).** Coyote (*Canis latrans*) movements relative to cattle depredation in southern Texas. *Southeastern Naturalist*, *3*(4), 571–582.
- Key, C., & Ross, C. (1999).** Sex differences in energy expenditure in non-human primates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, *266*(1437), 2479–2485.

- Koga, T., & Hayashi, K. (1992).** Territorial behavior of both sexes in the water strider *Metrocoris histrio* (Hemiptera: Gerridae) during the mating season. *Journal of Insect Behavior*.
- Kristin, L., Laidre, Erik, W., Born, Eliezer, G., Øystein, W., Rune, D., Harry, L., & Stern, H. (2013).** Females roam while males patrol: divergence in breeding season movements of pack-ice polar bears (*Ursus maritimus*). *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*.
- Lai, S., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017).** Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, 126(7), 937–947.
- Laundré, J. W., Hernández, L., & Ripple, W. J. (2010).** The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecology Journal*, 3, 1–7.
- Léandri-Breton, D. J., Tarroux, A., Elliott, K. H., & Legagneux, P. (2021).** Long-term tracking of an Arctic-breeding seabird indicates high fidelity to pelagic wintering areas. *Marine Ecology Progress Series*, 676, 205–218.
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., & Giroux, J. F. (2008).** Predator behavior and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 439–447.
- Lewis, J. S., & Rachlow, J. L. (2011).** Activity patterns of black bears in relation to sex, season, and daily movement rates. *Western North American Naturalist*, 71(3), 388–395.
- Liljedahl, A. K., Hinzman, L. D., Busey, R. C., Yoshikawa, K., & Petrone, K. C. (2007).** Physical short-term changes in reemergent Arctic streams near Barrow. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(4), 550–564.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990).** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640.
- Logan, K. A., & Sweanor, L. L. (2001).** *Desert Puma: Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivore*. Island Press.
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966).** On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- Macdonald, D. W. (1979).** Some observations and field experiments on the urine marking behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes* L. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51(1), 1–22.
- Macdonald, D. W. (1983).** The ecology of carnivore social behavior. *Nature*, 301(5899), 379–384.
- Macdonald, D. W., & Sillero-Zubiri, C. (Eds.). (2004).** *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group.

- Macdonald, D. W., Campbell, L. A. D., Kamler, J. F., Marino, J., Werhahn, G., & Sillero-Zubiri, C. (2019).** Monogamy: Cause, consequence, or corollary of success in wild canids? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 341.
- Mainguy, J., Gauthier, G., Giroux, J. F., & Duclos, I. (2006).** Habitat use and behaviour of greater snow geese during movements from nesting to brood-rearing areas. *Canadian Journal of Zoology*, 84(8), 1096–1103.
- McLoughlin, P. D., & Ferguson, S. H. (2000).** A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience*, 7(2), 123–130.
- McNitt, D. C., Alonso, R. S., Cherry, M. J., Fies, M. L., & Kelly, M. J. (2020).** Sex-specific effects of reproductive season on bobcat space use, movement, and resource selection in the Appalachian Mountains of Virginia. *PLOS ONE*, 15(8), e0225355.
- Mech, L. D. (2000).** Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs. *Canadian Field-Naturalist*, 114, 259–263.
- Mech, L. D., & Boitani, L. (Eds.). (2003).** *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Mech, L. D., Adams, L. G., Meier, T. J., Burch, J. W., & Dale, B. W. (1998).** *The Wolves of Denali*. University of Minnesota Press.
- Mitchell, M. S., & Powell, R. A. (2004).** A Mechanistic Home Range Model for Optimal Use of Spatially Distributed Resources. *Ecological Modelling*, 177, 209–232.
- Mitchell, W. A. (2009).** Multi-behavioral strategies in a predator-prey game: an evolutionary algorithm analysis. *Oikos*, 118, 1073–1083.
- Moisan, L., Gravel, D., Gauthier, G., Legagneux, P. and Bêty, J. (2025).** Arctic Migrations Shape Global Meta-Communities: Contrasting Insights From Species Occurrence, Abundance and Biomass. *Global Ecol Biogeogr*, 34: e70074.
- Mueller, T. (2008).** *Animal distributions and movement behaviors in relation to resource dynamics*. (Doctoral dissertation, University of Maryland, College Park).
- Nathan, R. (2008).** An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19050–19051.
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse. (2008).** A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19052–19059.

- Nazarova, G. G., & Evsikov, V. I. (2008).** Effect of mother's physical condition during pregnancy and lactation on postnatal growth and reproductive success of offspring in water vole *Arvicola terrestris*. *Russian Journal of Developmental Biology*, *39*(2), 100–107.
- Neuhaus, P., & Ruckstuhl, K. E. (2002).** Foraging behaviour in Alpine ibex (*Capra ibex*): consequences of reproductive status, body size, age and sex. *Ethology Ecology & Evolution*, *14*(4), 373–381.
- Newsome, T. M., Dellinger, J. A., Pavey, C. R., Ripple, W. J., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Dickman, C. R. (2015).** Resource subsidies and predators. *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 1–11.
- Nicholson, W. S., Hill, E. P., & Briggs, D. (1985).** Denning, pup-rearing, and dispersal in the gray fox in east-central Alabama. *Journal of Wildlife Management*, *49*, 33–37.
- Noonan, M. J., Martinez-Garcia, R., Fleming, C. H., Garcia De Figueiredo, B., Ali, A. H., Attias, N., ... Calabrese, J. M. (2023).** The search behavior of terrestrial mammals. *bioRxiv*.
- Norén, K., Hersteinsson, P., Samelius, G., Eide, N. E., Fuglei, E., Elmhagen, B., ... & Angerbjörn, A. (2012).** From monogamy to complexity: social organization of arctic foxes (*Vulpes lagopus*) in contrasting ecosystems. *Canadian Journal of Zoology*, *90*(9), 1102–1116.
- O'Brien, W. J., Browman, H. I., & Evans, B. I. (1990).** Search strategies of foraging animals. *American Scientist*, *78*, 152–160.
- Oksanen, L., & Oksanen, T. (2000).** The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*, *155*, 703–723.
- Pengbo, X., Tian, Z., Ralf, M., & Weihua, D. (2020).** Lévy walk dynamics in an external harmonic potential. *Physical Review E*, *101*(6), 062127.
- Piontelli, A., Ceriani, F., Fabietti, I., Fogliani, R., Restelli, E., & Kustermann, A. (2015).** Localized or Isolated Movements (pp. 25–32). *Springer*, Milano.
- Poessel, S. A., & Gese, E. M. (2013).** Den attendance patterns in swift foxes during pup rearing: varying degrees of parental investment within the breeding pair. *Journal of Ethology*, *31*(2), 193–201.
- Poulin, M. P., Clermont, J., & Berteaux, D. (2021).** Extensive daily movement rates measured in territorial arctic foxes. *Ecology and Evolution*, *11*(6), 2503–2514.
- Poussart, C., Laroche, J., & Gauthier, G. (2000).** The thermal regime of eggs during laying and incubation in greater snow geese. *Condor*, *102*(2), 292–300.

Prudic, K. L. (2009). Predation on animals. In *eLS*. John Wiley & Sons, Ltd.**QGIS Development Team. (2024).** QGIS Geographic Information System (Version 3.28). Open Source Geospatial Foundation Project.

Ritchie, E. G., Elmhagen, B., Glen, A. S., Letnic, M., Ludwig, G., & McDonald, R. A. (2012). Ecosystem restoration with teeth: what role for predators? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(5), 265–271.

Samelius, G., & Alisauskas, R. T. (2000). Foraging Patterns of Arctic Foxes at a Large Arctic Goose Colony. *Arctic*, 53(3), 279–288.

Samelius, G., & Alisauskas, R. T. (2006). Hoarding of pulsed resources: temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience*, 15(2), 163–169.

Schaller, G. B. (2009). *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations*. University of Chicago Press.

Schick, R. S., Loarie, S. R., Colchero, F., et al. (2008). Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology Letters*, 11(12), 1338–1350.

Schmitz, O. J., Hawlena, D., & Trussell, G. C. (2010). Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters*, 13(10), 1199–1209.

Schmitz, O. J. (2008). Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, 319, 952–954.

Shi, Y.-X. (2023). Environmental Factors, Biomass, and Function of Wetlands. *Highlights in Science, Engineering and Technology*, 33, 35–41.

Shuert, C. R., Halsey, L. G., Pomeroy, P., & Twiss, S. D. (2020). Energetic limits: Defining the bounds and trade-offs of successful energy management in a capital breeder. *Journal of Animal Ecology*, 89(11), 2461–2472.

Singh, N. J., & Ericsson, G. (2014). Changing motivations during migration: linking movement speed to reproductive status in a migratory large mammal. *Biology Letters*, 10, 20140379.

Sims, D. W., Southall, E. J., Humphries, N. E., et al. (2008). Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature*, 451, 1098–1102.

Smith, J. A., Donadio, E., Pauli, J. N., Sheriff, M. J., & Middleton, A. D. (2019). Integrating temporal refugia into landscapes of fear: prey exploit predator downtimes to forage in risky places. *Oecologia*.

Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 18(1), 1–35.

- Somjee, U., Shankar, A., & Falk, J. J. (2022).** Can Sex-Specific Metabolic Rates Provide Insight Into Patterns of Metabolic Scaling? *Integrative and Comparative Biology*, 62(5), 1460–1470.
- Souto, A., Bezerra, B. M., Schiel, N., & Huber, L. (2007).** Saltatory Search in Free-Living *Callithrix jacchus*: Environmental and Age Influences. *International Journal of Primatology*, 28(4), 881–893.
- Tarroux, A., Berteaux, D., & Bêty, J. (2012).** Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology*, 35(6), 1021–1027.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993).** Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571–573.
- Teitelbaum, C. S., Fagan, W. F., Fleming, C. H., Dressler, G., Calabrese, J. M., Leimgruber, P., & Mueller, T. (2015).** How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, 18(6), 545–552.
- Tessier, E. (2019).** Stratégies de recherche alimentaire et distribution des proies : le cas des oiseaux plongeurs à respiration aérienne en milieu océanique. (Doctoral dissertation, Université de La Rochelle).
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., & Gula, R. (2003).** Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *The Journal of Wildlife Management*, 67(4), 706–716.
- Tøien, Ø., Blake, J., Edgar, D. M., Grahn, D. A., Heller, H. C., & Barnes, B. M. (2011).** Hibernation in black bears: independence of metabolic suppression from body temperature. *Science*, 331(6019), 906–909.
- Valderrama-Zafra, J. M., M. A. Rubio-Paramio, D. F. Garcia-Molina, J. M. Mercado-Colmenero, A. Oya, R. Carrasco, and C. Azorit. (2024).** Impact of topographic factors on animal field pathings: Analysis and prediction of deer movement patterns. *Ecological Informatics* 80:102487.
- Viswanathan, G. M., Buldyrev, S. V., Havlin, S., et al. (1999).** Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401, 911–914.
- Wilson, A. M., Hubel, T. Y., Wilshin, S. D., Lowe, J. C., Lorenc, M., Dewhirst, O. P., ... McNutt, J. W. (2013).** Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs. *Nature*, 498, 185–189.
- Wilson, R. P., Griffiths, I. W., Legg, P. A., et al. (2006).** Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: The case of the cormorant. *Marine Ecology Progress Series*, 328, 205–213.
- Wood, S. N. (2017).** *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Chapman & Hall/CRC.

Xu, P., Zhou, T., Metzler, R., & Deng, W. (2020). Lévy walk dynamics in an external harmonic potential. *Physical Review E*, *101*(6), 062127.

Yang, L. H., Bastow, J. L., Spence, K. O., & Wright, A. N. (2008). What can we learn from resource pulses? *Ecology*, *89*(3), 621–634.

Zickgraf, C., Ali, S. H., Clifford, M. J., Djalante, R., Kniveton, D., Brown, O., & Ayeb-Karlsson, S. (2022). Natural resources, human mobility and sustainability: a review and research gap analysis. *Sustainability Science*, *17*(3), 1077–1089.

