

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**La dynamique socio-spatiale hivernale chez les couples de
renard arctique (*Vulpes Lagopus*) dans le haut-arctique
canadien**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© MARIE-JEANNE RIOUX

Mars 2014

Composition du jury :

Martin-Hugues St-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Joël Bêty, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Nina E. Eide, examinateur externe, Norwegian Institute for Nature Research

Dépôt initial le 14 mars 2014

Dépôt final le [date mois année]

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord remercier mon directeur Dominique Berteaux pour m'avoir guidé tout au long de cette belle aventure. Merci pour ton calme, ta simplicité et pour m'avoir ramené à l'essentiel lorsque plusieurs idées se bousculaient dans ma tête. Merci à mon codirecteur Joël Bêty pour tes nombreux conseils, tes idées et ton humour. Merci à vous deux pour m'avoir permis de découvrir cet endroit merveilleux qu'est le grand Nord canadien. Merci à Sandra pour ton aide précieuse et tes nombreux conseils tout au long de ce projet. Merci pour ton enthousiasme et ton dynamisme contagieux. Merci à Nicolas et à Sylvain pour m'avoir guidée et aidé à travers ce labyrinthe qu'est R. Merci à Alain Caron pour son aide avec les analyses statistiques et spatiales. Merci à toutes les équipes renards de Bylot qui ont contribué à accumuler ces données essentielles à mon projet de recherches. Un merci tout spécial à Clément, Nicolas Trudel et Nicolas Bradette pour ce bel été de terrain 2012. Ce fut un été inoubliable. Un énorme merci à Sylvain, Marylène et Camille qui avez rendu mes journées tellement agréables et divertissantes. Merci à Sylvain et Maxime pour toutes ces belles années universitaires remplies d'humour et de... générruk ! Merci à Marie-Christine et Marie-Pier pour vos mille et une relectures, votre gentillesse et votre bonne humeur. Merci à mes parents de m'avoir soutenue et encouragée tout au long de ce grand projet. Un immense merci à Jimmy pour ton soutien, ta patience et ton aide. Merci à ma sœur Ève pour ton aide constante. Merci de me faire rire avec toutes tes gaffes et merci pour toutes ces belles journées et soirées qui m'ont permise de décrocher. Finalement, merci à toute l'équipe des laboratoires de Dominique et Joël.

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien des organismes suivant: Programme FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques (EnviroNord), Chaire de

recherche du Canada en biodiversité nordique, Centre d'étude nordique (CEN), Groupe de recherche sur les environnements nordiques BORÉAS, Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG), Programme de formation scientifique dans le Nord (PFSN) du Ministère des Affaires indiennes et du Nord, Organisation des chasseurs et des trappeurs de Mittimatalik, Réseau de centres d'excellence du Canada ArcticNet, Agence Parcs Canada, Programme du plateau continental polaire (PPCP), Fondation Kenneth M Molson, Université du Québec à Rimouski. Merci à tous!

RÉSUMÉ

L'étude de la structure sociale animale en dehors de la saison de reproduction est importante, puisque chez beaucoup d'espèces, cette saison est bien plus longue que la saison de reproduction. La plupart des espèces monogames sont territoriales et plusieurs maintiennent ce territoire à l'année. Cette fidélité offre de nombreux bénéfices tels que la connaissance des aires d'alimentation, de la tanière et des occasions de reproduction. Le renard arctique (*Vulpes Lagopus*) est une espèce socialement monogame qui semble rester avec le même partenaire toute sa vie. Cependant, le degré de proximité spatiale entre les partenaires d'un même couple pendant cette période est inconnue. Nous avons choisi cette espèce comme modèle pour étudier la dynamique socio-spatiale des couples en hiver. Les objectifs étaient de : 1) déterminer le degré de fidélité des couples à leur domaine vital estival en hiver, 2) déterminer le degré de simultanéité des excursions hors du domaine vital entre les partenaires d'un même couple et 3) déterminer le degré de proximité spatiale des partenaires d'un même couple lorsque les excursions sont simultanées. Au cours des étés 2007 à 2011, 98 renards arctiques adultes ont été capturés, marqués et équipés d'émetteurs satellites Argos, ce qui a permis le suivi de leurs déplacements annuels. Parmi ces individus, les mouvements de 21 couples ont été étudiés et analysés. Cette étude a permis de démontrer que les couples de renards arctiques sont largement fidèles au même domaine vital toute l'année et que le degré de fidélité est fortement corrélé entre les partenaires d'un même couple. Les résultats montrent cependant que les partenaires d'un même couple font des excursions hors de leur domaine vital, et qu'ils sont rarement à l'extérieur de leur domaine vital au même moment. Lorsque c'est le cas, ils se déplacent solitairement plutôt qu'en couple. Nous discutons également des coûts et des bénéfices potentiels de la dynamique socio-spatiale hivernale de cette espèce monogame vivant dans un environnement très peu productif.

Mots clés : Renard arctique, *Vulpes lagopus*, Couples, Excursions, Domaine vital, Fidélité, Simultanéité, Proximité spatiale, Suivi satellitaire

ABSTRACT

Investigating the social structure during the non-breeding season is important, because in many monogamous species the non-breeding season is far longer than the breeding one. Site fidelity is a common feature in monogamous mammals. This fidelity offers benefits such as knowledge of foraging areas, dens and breeding opportunities. The arctic fox is a socially monogamous species. It has been reported to mate for life, although their degree of social proximity during the non-breeding season is unknown. We have used this species as model to study the socio-spatial winter dynamics of pairs. The objectives were to: 1) determine the degree of fidelity of arctic fox pair-mates to their summer home range during winter, 2) determine the degree of simultaneity of extraterritorial movements between pair-mates, and 3) determine the spatial proximity between mates when extraterritorial movements are simultaneous. To meet those objectives, 21 arctic fox pairs from Bylot Island (Nunavut, Canada) were tracked between 2007 and 2011, using Argos satellite collars. Results show that arctic foxes from Bylot Island are faithful to their summer home ranges during winter and that the degree of fidelity is highly correlated between pair-mates. Extraterritorial movements are short with a low simultaneity between pair-mates. Pair-mates usually move alone during simultaneous extraterritorial movements. We also discuss the potential costs and benefits of the socio-spatial winter dynamics of pairs in this monogamous species living in a low-productivity environment.

Keywords : Arctic fox, *Vulpes lagopus*, Pairs, Extraterritorial movements, Home range, Fidelity, Simultaneity, Spatial proximity, Satellite tracking

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES FIGURES	xv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 La dynamique socio-spatiale hivernale chez les couples de renards arctiques (<i>Vulpes Lagopus</i>) dans le haut-arctique canadien	11
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	11
1.2 SOCIO-SPATIAL WINTER DYNAMICS IN ARCTIC FOX (<i>VULPES LAGOPUS</i>) PAIRS IN THE CANADIAN HIGH-ARCTIC.....	13
CHAPITRE 2 CONCLUSION	38
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	41

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Tiré de Angerbjörn <i>et al.</i> (2004): Répartition circumpolaire du renard arctique.....	5
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La dynamique spatiale et la dynamique sociale des groupes d'individus sont fortement liées. En effet, les comportements sociaux et les interactions entre les individus influencent grandement la façon dont ils se déplacent et se distribuent dans l'espace (White et Garrott 1990; Lewis et Murray 1993; Kernohan *et al.* 2001; Frommolt *et al.* 2003). L'analyse de la dynamique socio-spatiale d'une population n'est cependant pas toujours facile puisqu'il faut suivre plusieurs individus à la fois tout en ayant des informations sur les relations sociales qu'ils entretiennent entre eux. Nous résumerons d'abord quelques éléments clefs de la dynamique spatiale des animaux, puis nous nous concentrerons sur la structure sociale des canidés, avant de présenter le modèle d'étude (le renard arctique) qui nous a permis de tester des hypothèses originales et novatrices au sujet de la structure socio-spatiale hivernale de cette espèce.

Domaines vitaux et territoires

Les notions de domaines vitaux et de territoires, fort importantes en écologie spatiale et en écologie comportementale, sont souvent confondues. Le domaine vital est défini comme « l'étendue d'une surface ayant une probabilité définie d'occurrence d'un animal sur une période de temps donnée » (Kernohan *et al.* 2001). Un territoire est plutôt défini comme « un espace fixe duquel un individu, ou un groupe d'individus mutuellement tolérants excluent des compétiteurs pour une ou des ressources spécifiques » (Maher et Lott 1995). Cependant, la distinction biologique entre ces deux termes est parfois assez floue, et ils peuvent se superposer complètement (Tarroux 2011).

Structure sociale chez les canidés

Plusieurs pressions de sélection ont contribué à l'évolution de groupes sociaux variés chez les canidés. Les coûts et les bénéfices reliés à la vie de groupe varient entre les espèces et entre les individus d'une même espèce en fonction des circonstances écologiques (Macdonald 1983). Deux pressions de sélection ont été avancées pour expliquer la vie de groupe : le besoin d'assistance lors de la chasse, plus particulièrement la chasse de grosses proies, et le besoin de se défendre contre d'autres prédateurs (Ewer 1973; Gittleman 1989; Creel et Creel 1995; Baker *et al.* 1998). Chez certaines espèces, on a observé une vie de groupe, mais une chasse solitaire (Macdonald 1983). Ce phénomène peut également s'expliquer par d'autres bénéfices que ceux cités ci-dessus. Il peut y avoir une coopération dans les soins aux jeunes et les membres du groupe ont l'opportunité d'apprendre des autres (Macdonald 1983). La formation de ces groupes chez les carnivores est également basée sur les ressources critiques, notamment les ressources alimentaires, tel qu'expliqué par l'hypothèse de dispersion des ressources (Macdonald 1983) ou l'hypothèse de renouvellement des proies (Waser 1981). D'après ces hypothèses, chez les animaux territoriaux, des groupes peuvent se former lorsque les ressources du milieu sont suffisantes pour permettre la présence d'individus supplémentaires sur un domaine vital déjà occupé par un couple reproducteur (Waser 1981; Macdonald 1983; Eide *et al.* 2004). Ainsi, ces groupes sociaux peuvent apparaître bien qu'il n'y ait pas forcément d'interactions sociales, de coopération ou d'autres avantages liés à la vie de groupe. Selon Macdonald (1983), les membres d'un groupe spatial peuvent être définis comme « des individus dont les domaines vitaux se chevauchent plus souvent que prévu par le hasard ». Chez la plupart des canidés, les groupes sont majoritairement composés d'individus apparentés (Macdonald 1983).

On observe chez les canidés la présence d'adultes non-reproducteurs (assistants) dans un groupe social, qui contribuent parfois à la survie des jeunes du couple dominant à qui ils sont ou ne sont pas apparentés (Rood 1978; Macdonald 1979; Moehlman 1979). Il existe deux types de comportements d'aide. L'aide à la tanière consiste à nourrir les jeunes de la femelle alpha (la seule à se reproduire), à les garder et à jouer avec eux (Kullberg et

Angerbjörn 1992) alors que le système d'élevage en communauté consiste à élever les descendants de plusieurs adultes reproducteurs en communauté. Tant que les individus sont apparentés, ce type de comportement peut-être expliqué par la sélection de parentèle (Kullberg et Angerbjörn 1992). Les assistants sont habituellement des descendants ou sœurs de la femelle reproductrice (Kullberg et Angerbjörn 1992).

Les canidés sont considérés comme étant socialement monogames et vivant dans des groupes composés d'un couple dominant et d'un ou plusieurs subordonnés apparentés et qui ne se reproduisent pas (Kleiman 1977; Baker *et al.* 2004). La monogamie est observée lorsqu'un mâle et une femelle forment un lien qui peut durer une partie ou toute la saison de reproduction, se prolonger sur plusieurs saisons de reproduction et parfois même durer toute une vie (Danchin *et al.* 2005). On distingue maintenant deux types de monogamie, soit la monogamie sociale et la monogamie génétique. La monogamie sociale n'implique pas nécessairement une fidélité sexuelle, alors que c'est le cas pour la monogamie génétique (Danchin *et al.* 2005). La monogamie sociale implique un grand chevauchement des domaines vitaux du couple (Geffen et Macdonald 1992), la présence de mécanismes assurant la paternité (tels que la monopolisation de la femelle) et des mécanismes postcopulatoires empêchant la femelle d'être fécondée une seconde fois (Asa et Valdespino 1998; Baker *et al.* 2004). La monogamie sociale offre plusieurs bénéfices lors de la saison de reproduction, tels que la coopération dans les soins parentaux (Pauw 2000; Baker *et al.* 2004) et dans la défense du territoire (Dobson *et al.* 2010). La coopération dans la défense du territoire est également avantageuse lors de la saison de non-reproduction, ce qui contribue au maintien du partenaire à l'année. Non seulement la monogamie est avantageuse en saison de reproduction et de non-reproduction, mais de nombreux bénéfices sont obtenus lors de la saison de reproduction de l'année suivante. En maintenant le même partenaire, les individus évitent la recherche annuelle de partenaire qui peut augmenter les risques de prédation et de compétition, les coûts énergétiques reliés aux déplacements ainsi que les risques d'incompatibilité du partenaire (Kleiman 1977; Ralls *et al.* 2007). Ainsi, étudier la structure sociale pendant la saison de non-reproduction est important, car chez

plusieurs espèces monogames, cette saison est beaucoup plus longue que la saison de reproduction.

La simultanéité des activités des partenaires d'un même couple ainsi que leur proximité spatiale sont deux variables clefs utilisées pour décrire la monogamie sociale, et elles impliquent chacune des coûts et des bénéfices (Kleiman 1977). La simultanéité dépend largement de la force du lien entre les partenaires et de la nécessité de coordonner les activités telles que la chasse, la reproduction, le repos et la défense du territoire (Kleiman 1981; Kitchen *et al.* 2005; Bandeira de Melo *et al.* 2007). L'évitement des prédateurs et les soins parentaux sont des facteurs qui favorisent la proximité des partenaires (Kleiman 1977, 1981; Kitchen *et al.* 2005; Pusey 2005), alors que la chasse de petites proies favorise leur séparation (Parker et Ruttan 1988; White *et al.* 2000; Kitchen *et al.* 2005).

La plupart des espèces monogames sont territoriales (Kleiman 1981) et plusieurs maintiennent ce territoire à l'année (Mech et Boitani 2010; Kitchen *et al.* 2005; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Ralls *et al.* 2007; Hennessy *et al.* 2012). Cette fidélité spatiale implique une utilisation répétitive ou continue d'un site (Kitchen *et al.* 2000). L'utilisation continue d'un site offre de nombreux bénéfices tels que la connaissance des aires d'alimentation, de la tanière et des occasions de reproduction (Kitchen *et al.* 2000). Cette fidélité au site permet aussi d'éviter des coûts reliés à l'acquisition d'un nouveau territoire (coûts de familiarité, d'établissement et de locomotion) (Switzer 1993).

Maintenir le territoire et le lien avec le partenaire toute l'année est un comportement observé chez plusieurs canidés tels que le renard nain (*Vulpes macrotis*, Ralls *et al.* 2007), le renard véloce (*Vulpes velox*, Kitchen *et al.* 2005)), le loup à crinière (*Chrysocyon brachyurus*, Bandeira de Melo *et al.* 2007), le coyote (*Canis latrans*, Hennessy *et al.* 2012) ou le loup gris (*Canis lupus*, Mech et Boitani 2010).

Écologie du renard arctique

Le renard arctique (*Vulpes lagopus*) est le plus petit canidé homéotherme restant actif durant l'hiver arctique (Audet *et al.* 2002). Il vit en moyenne de 3 à 4 ans, mais peut parfois atteindre 10 ans (Audet *et al.* 2002). Il est majoritairement nocturne, mais il peut faire varier ses heures d'activité en fonction de celles de ses proies (Anthony 1997). Il a une répartition circumpolaire qui inclut les zones de toundra de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord, la toundra alpine de la Fennoscandinavie, les îles de Svalbard, l'Islande et plusieurs autres petites îles de l'Arctique, de l'Atlantique Nord, du Pacifique Nord ainsi que de la mer de Béring (Prestrud 1991; Angerbjörn *et al.* 2004) (Figure 1).

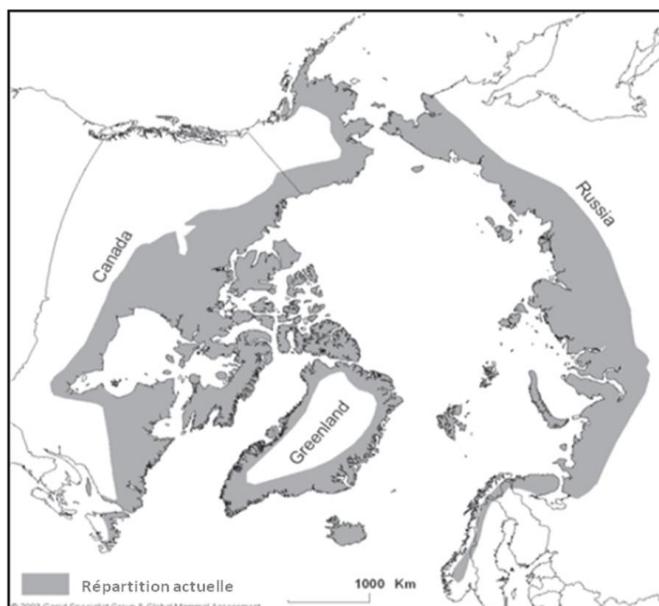


Figure 1: Tiré de Angerbjörn *et al.* (2004): Répartition circumpolaire du renard arctique.

Structure socio-spatiale

Le renard arctique est territorial et socialement monogame et les partenaires semblent rester ensemble toute leur vie (Norén *et al.* 2011). La territorialité est plus prononcée lors de la saison de reproduction (avril à septembre), mais les adultes reproducteurs semblent rester sur leur territoire, même dans les années de faible abondance de nourriture où ils ne se reproduisent pas (Strand *et al.* 2000). La taille des domaines vitaux varie en fonction de la répartition géographique des renards arctiques. En été, la taille est en moyenne de 21 km² en Alaska (Eberhardt *et al.* 1982) et de 4 à 10 km² dans la zone côtière du delta du Yukon-Kuskokwin en Alaska occidentale (Anthony 1997). Dans la toundra alpine de la Norvège, la taille des domaines vitaux varie entre 6 et 60 km² (Landa *et al.* 1998), entre 40 et 55 km² à Svalbard (Prestrud 1992), entre 10 et 14 km² à l'ouest du Groenland (Birks et Penford 1990) et entre 9 et 19 km² en zone littorale de l'Islande (Hersteinsson et Macdonald 1982). La taille des domaines vitaux varie également en fonction des saisons (Eberhardt *et al.* 1982; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998) ainsi qu'en fonction de l'abondance et de la disponibilité de la nourriture. Ils sont plus petits dans les zones où la nourriture est plus abondante et plus stable dans le temps (Ims et Fuglei 2005).

Les domaines vitaux d'individus qui ne sont pas en couples présentent généralement un faible degré de chevauchement alors que le contraire est observé pour les individus en couple (Eberhardt *et al.* 1982; Prestrud 1992). Afin de défendre leur territoire et de communiquer avec leur congénères, les renards utilisent des méthodes directes (chasse de l'intrus) et indirectes (abolement et urine) (Bekoff et Diamond 1976; Eberhardt *et al.* 1982; Bekoff et Wells 1986; Gese et Ruff 1997; Frommolt *et al.* 2003). Quelques auteurs stipulent que les partenaires interagissent peu durant la période de reproduction (Garrot *et al.* 1984; Audet *et al.* 2002). Au cours de cette période, le lien qui unit le couple semble faiblir graduellement et se brise lorsque les jeunes quittent la tanière natale (Fay et Follman 1982). Le comportement social des renards arctiques durant la saison de non-reproduction (octobre à mars) est très peu documenté. Durant cette période, les renards semblent très mobiles et généralement solitaires (Audet *et al.* 2002).

Les renards arctiques sont monocœstrus et leur œstrus dure entre 3 et 5 jours. L'accouplement survient en mars et avril et la période de gestation est d'environ 52 jours (Audet *et al.* 2002). Les jeunes naissent vers la fin du printemps (mai-juin) et quittent la tanière vers la fin de l'été (août-septembre) (Audet *et al.* 2002). Les familles se composent majoritairement du mâle, de la femelle et de leur progéniture. Quelques individus supplémentaires, souvent des jeunes non-reproducteurs de la portée de l'année précédente, peuvent parfois être observés (Strand *et al.* 2000; Angerbjörn *et al.* 2004). La taille de la portée varie selon la région et l'année et elle est fortement corrélée à la disponibilité de la nourriture (Angerbjörn *et al.* 1995). Dans les régions où le régime des renards est basé sur des populations cycliques de petits rongeurs, les portées sont de plus grande taille (2-18 jeunes, Angerbjörn *et al.* 1995; Tannerfeldt et Angerbjörn 1998) et sont produites seulement les années où les rongeurs sont abondants. Au contraire, lorsque les renards se nourrissent de ressources plus prévisibles comme les ressources marines ou les œufs et les oisons dans les colonies d'oiseaux marins, les renards se reproduisent chaque année, mais ont des portées plus petites (1-10 jeunes, rarement plus que 12; Tannerfeldt et Angerbjörn 1998). La population de renards arctiques de l'île Bylot est un cas intermédiaire. Leurs proies principales sont le lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus*) et le lemming brun (*Lemmus sibiricus*) (Bêty *et al.* 2002). Lorsque leur proie principale est très abondante, leur taille de portée est très élevée. Cependant, dans les périodes de faible abondance de lemmings, les renards de l'île Bylot peuvent se tourner vers la colonie d'oie des neiges où ils s'alimentent de leurs proies alternatives, les œufs et les oisons (Bêty *et al.* 2001). Le renard arctique est de très petite taille (3-5 kg) et il semble avoir moins d'assistants que prévu pour l'importante taille de portée qu'il peut avoir (Strand *et al.* 2000). Moehlman et Hofer (1997) ont suggéré l'hypothèse de la nourriture abondante pour expliquer ce phénomène. Cette hypothèse stipule que lors des périodes d'abondance de lemmings, les renards peuvent réduire leur temps de recherche de nourriture et maintenir un investissement élevé pour prendre soins de leurs petits avec un coût moindre (Moehlman et Hofer 1997).

Mouvements saisonniers

Les renards arctiques sont plus mobiles que les autres canidés à cause des fluctuations des ressources caractéristiques des écosystèmes arctiques peu productifs (Frafjord et Prestrud 1992; Fuglei *et al.* 2003). Les mouvements hivernaux sont très peu documentés. Malgré les mouvements saisonniers observés et rapportés dans la littérature, certains auteurs stipulent qu'en hiver, la plupart des renards arctiques semblent rester près de leur aire d'été (Prestrud 1992; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998). Ils effectuent tout de même des excursions de courte durée hors de leur domaine vital à la recherche de ressources rares, de partenaires ou de meilleures conditions de vie (Lidicker et Stenseth 1992; Soulsbury *et al.* 2011). D'autres auteurs expliquent que dans les zones côtières, comme l'île Bylot, les renards arctiques se reproduisent dans la toundra et qu'en hiver, ils effectuent des mouvements de grande envergure (Chesemore 1968a; Wrigley et Hatch 1976; Tarroux *et al.* 2010). Ils vont sur la banquise, dans la forêt boréale, dans la toundra ou le long des côtes (Wrigley et Hatch 1976).

L'importance de la banquise pour le renard arctique

En hiver, la banquise permet aux renards arctiques d'avoir accès aux ressources marines. Ils peuvent alors se nourrir de restes de phoques annelés (*Phoca hispida*) laissés par les ours polaires (*Ursus maritimus*), de carcasses de mammifères ou d'oiseaux marins gelés ou échoués sur la rive et ils peuvent capturer les jeunes phoques annelés dans leur tanière (Chesemore 1968b; Smith 1976; Pamperin *et al.* 2008). Ils peuvent également se nourrir d'invertébrés, plus particulièrement des amphipodes qui se trouvent à l'interface glace-eau (Pamperin *et al.* 2008). Afin d'estimer l'apport de protéines des ressources marines et terrestres en fonction de la saison, Roth (2002) a effectué une analyse des signatures isotopiques du carbone dans les poils d'hiver et d'été des renards arctiques du Cap Churchill au Manitoba. Cette étude a montré que le régime alimentaire des renards arctiques était plus basé sur les ressources marines en hiver qu'en été, puisqu'à cette période, la banquise permet l'accès aux carcasses de mammifères et d'oiseaux marins, aux amphipodes et aux jeunes phoques. De plus, durant les périodes de faible abondance de

lemmings, les ressources alimentaires marines fournissent plus de la moitié de l'apport de protéines des renards. Cela suggère que la banquise joue un rôle majeur dans le maintien des populations de renards arctiques durant les mois d'hiver dans les zones côtières lorsque les ressources terrestres sont rares (Roth 2002).

En plus d'offrir des ressources alimentaires additionnelles pendant les périodes de faible abondance de nourriture, la banquise permet d'augmenter la diversité génétique des populations (Geffen *et al.* 2007). La perte de la banquise pourrait ainsi affecter les mouvements de dispersion et de migration, amener une perte de diversité génétique et augmenter les taux d'accouplements consanguins (Geffen *et al.* 2007).

L'île Bylot est entourée par la banquise environ 8 mois par année. La banquise est accessible aux renards arctiques du mois de novembre jusqu'à la mi-juillet. Elle connecte l'île Bylot à plusieurs îles de l'archipel arctique canadien, dont l'île Baffin, les îles Devon et l'île Ellesmere. Des mouvements hivernaux de grande ampleur sur la banquise ont été observés (Tarroux *et al.* 2010). De plus, des experts de la communauté inuit de Pond Inlet ont observé des renards arctiques se nourrissant de carcasses de mammifères marins laissés par les ours polaires (Gagnon et Berteaux 2009).

Cacher sa nourriture

Les renards arctiques cachent fréquemment leurs proies lorsque la nourriture est abondante, plus particulièrement des œufs d'oie des neiges (Samelius et Alisauskas 2000; Careau *et al.* 2007; Samelius *et al.* 2007). Ainsi, durant l'hiver, les renards peuvent se nourrir de leurs réserves dissimulées au cours de l'été si leur proie principale, le lemming, est rare (Prestrud 1991; Samelius *et al.* 2007).

Problématique et objectifs

Le renard arctique est un prédateur clé de l'écosystème arctique : il est abondant et il est opportuniste puisqu'il consomme presque toutes les catégories de proies qui se trouvent

dans la toundra (Elmhagen *et al.* 2000). En tant que prédateur clé du niveau trophique supérieur, des changements dans son comportement et son abondance peuvent avoir des conséquences directes et indirectes sur les niveaux trophiques inférieurs (effet descendant) (Post *et al.* 1999; Béty *et al.* 2002; Gauthier *et al.* 2004). Cette étude concerne la population de renards arctiques de l'île Bylot (73°N, 80°O, Parc national du Canada de Sirmilik, Nunavut) suivie intensivement depuis 2003. La monogamie sociale des renards arctiques a été décrite grâce à l'observation des couples durant la période d'élevage des jeunes, de mai à août (Cameron *et al.* 2011). Cependant, on ne sait rien sur la dynamique socio-spatiale des couples de renard arctique en hiver, et encore assez peu sur leur utilisation de l'habitat, ce qui limite considérablement notre compréhension de l'utilisation de la banquise par l'espèce. Étudier les mouvements hivernaux des couples de renards arctique est d'autant plus intéressant que les interactions sociales entre les individus peuvent avoir un effet sur leurs déplacements (White et Garrott 1990; Kernohan *et al.* 2001). Cette étude est la première à observer la dynamique socio-spatiale des couples de renards arctiques en dehors de la période d'élevage des jeunes. Notre objectif général est de décrire et comprendre la dynamique socio-spatiale hivernale des couples de renards arctiques.

Les objectifs spécifiques sont de :

- a) Déterminer le degré de fidélité des couples, en hiver, à leur domaine vital estival.
- b) Déterminer le degré de simultanéité des excursions hors du domaine vital entre les partenaires d'un même couple.
- c) Lorsque les excursions sont simultanées, déterminer le degré de proximité spatiale des partenaires d'un même couple.

Pour ce faire, 98 renards arctiques adultes ont été capturés et équipés d'émetteurs satellites Argos au cours des étés 2007 à 2011, afin de suivre leurs déplacements annuels. Parmi ces individus, les mouvements de 42 renards formant 21 couples ont été étudiés.

CHAPITRE 1

LA DYNAMIQUE SOCIO-SPATIALE HIVERNALE CHEZ LES COUPLES DE RENARDS ARCTIQUES (*VULPES LAGOPUS*) DANS LE HAUT-ARCTIQUE CANADIEN

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

L'étude de la structure sociale animale en dehors de la saison de reproduction est importante, puisque chez beaucoup d'espèces, cette saison est bien plus longue que la saison de reproduction. La plupart des espèces monogames sont territoriales et plusieurs maintiennent ce territoire à l'année. Cette fidélité offre de nombreux bénéfices tels que la connaissance des aires d'alimentation, de la tanière et des occasions de reproduction. Cette étude porte sur la dynamique socio-spatiale des couples de renard arctique en hiver. Le renard arctique est un excellent indicateur de la santé des écosystèmes arctiques et étudier sa dynamique sociale et spatiale est essentiel. C'est une espèce territoriale et socialement monogame qui semble rester avec le même partenaire toute sa vie. Cependant, le degré de proximité spatiale entre les partenaires d'un même couple pendant cette période est inconnue. Nous avons choisi cette espèce comme modèle pour étudier la dynamique socio-spatiale des couples en hiver. Les objectifs étaient de : 1) déterminer le degré de fidélité des couples à leur domaine vital estival en hiver, 2) déterminer le degré de simultanéité des excursions hors du domaine vital entre les partenaires d'un même couple et 3) déterminer le degré de proximité spatiale des partenaires d'un même couple lorsque les excursions sont simultanées. Au cours des étés 2007 à 2011, nous avons capturés, marqués et équipés d'émetteurs satellites Argos 42 renards arctique adultes formant 21 couples, ce qui nous a permis de suivre leurs déplacements annuels. Les données récoltées ont permis de déterminer le degré de fidélité des couples à leur domaine vital estival en hiver, le degré de simultanéité des excursions hors du domaine vital entre les partenaires d'un même couple ainsi que le degré de proximité spatiale des partenaires d'un même couple lorsque

les excursions sont simultanées. Nos résultats ont démontré que les couples de renards arctiques sont largement fidèles au même domaine vital toute l'année et que le degré de fidélité est fortement corrélé entre les partenaires d'un même couple. Nos résultats montrent cependant que les partenaires d'un même couple font des excursions hors de leur domaine vital et qu'ils sont rarement à l'extérieur de leur domaine vital au même moment. Lorsque c'est le cas, ils se déplacent solitairement plutôt qu'en couple.

Mots-clés : Renard arctique, *Vulpes lagopus*, Couples, Excursions, Domaine vital, Fidélité, Simultanéité, Proximité spatiale, Suivi satellite

Cet article, intitulé «*Socio-spatial winter dynamics in arctic fox (*Vulpes lagopus*) pairs in the Canadian High-Arctic*», est destiné à être soumis pour publication en 2014 à la revue *Behavioral Ecology*. Les coauteurs (Dominique Berteaux, Joël Béty, Sandra Lai et Nicolas Casajus) ont contribué à l'élaboration de l'étude et à la révision du manuscrit.

1.2 SOCIO-SPATIAL WINTER DYNAMICS IN ARCTIC FOX (*VULPES LAGOPUS*) PAIRS IN THE CANADIAN HIGH-ARCTIC

Marie-Jeanne Rioux, Joël Béty, Sandra Lai, Nicolas Casajus and Dominique Berteaux*

Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

* **Corresponding author.** Chaire de recherche du Canada en biodiversité nordique et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada. Phone: 418-723-1986 # 1910; Email: dominique_berteaux@uqar.ca

Abstract

Investigating the social structure during the non-breeding season is important, because in many monogamous species this season is far longer than the breeding one. This study focused on the spatial winter dynamics of arctic fox, a key terrestrial predator in the arctic tundra. The arctic fox is a territorial and a socially monogamous species. It has been reported to mate for life, although their degree of social proximity during the non-breeding season is unknown. We have used this species as model to study the socio-spatial winter dynamics of pairs. The objectives were to: 1) determine the degree of fidelity of arctic fox pair-mates to their summer home range during winter, 2) determine the degree of simultaneity of extraterritorial movements between pair-mates, and 3) determine the spatial proximity between mates when extraterritorial movements are simultaneous. To meet those objectives, 21 arctic fox pairs from Bylot Island (Nunavut, Canada) were tracked between 2007 and 2011, using Argos satellite collars. Our results showed that arctic foxes were faithful to their summer home ranges during winter and that the degree of fidelity was highly correlated between pair-mates. Extraterritorial movements were short in duration with a relatively low simultaneity between most pair-mates. Pair-mates did not travel together during simultaneous extraterritorial movements. Overall, our results show that most pair-mates stay close within their home ranges even during winter and forage independently on the sea ice during the rare and generally non-synchronized extraterritorial movements.

Keywords : Arctic fox, *Vulpes lagopus*, Pairs, Extraterritorial movements, Home range, Fidelity, Simultaneity, Spatial proximity, Satellite tracking

1. Introduction

Many canids are socially monogamous, with groups typically including a dominant mated pair and one or more related but reproductively suppressed subordinates (Kleiman, 1977; Asa and Valdespino, 1998; Baker *et al.*, 2004). This social system implies long-lasting pair-bonds that persist across multiple breeding seasons, extensive overlap between home ranges of the pair-mates and cooperation in the care of the young (Geffen and Macdonald, 1992; Pauw, 2000). Social monogamy may optimize individual fitness by enhancing survival and reproductive success (Ralls *et al.*, 2007). It is however still unclear why pair-mates in some species associate closely year-round, whereas in others, they only meet once a year for breeding (Kappeler, 2013). A long-lasting pair-bond may have some fitness benefits during the non-breeding season. Those benefits can be related to the importance for individuals of maintaining their well-known territory once acquired (Ralls *et al.*, 2007) or to the cooperative territory defense (Dobson *et al.*, 2010). Higher benefits may also be obtained the next breeding season by remaining with a successful and compatible mate. Annually searching for a new mate can increase predation risk and energy cost while travelling through unfamiliar territory, and also increases the risk of mate incompatibility (Kleiman, 1977; Ralls *et al.*, 2007). Thus, investigating the social structure during the non-breeding season is important, because in many monogamous species the non-breeding season is far longer than the breeding one.

Simultaneity of activities between pair-mates and spatial proximity of pair-mates are two key variables used to describe social monogamy and infer its costs and benefits (Kleiman, 1977). Simultaneity depends largely on the strength of the pair-bond and the need to coordinate activities such as feeding, breeding, resting, and territory defense (Kleiman, 1981; Kitchen *et al.*, 2005; Bandeira de Melo *et al.*, 2007). Predator avoidance and parental care promote proximity between pair-mates (Kleiman, 1977, 1981; Pusey, 2005) whereas foraging for small prey promotes separation (Parker and Ruttan, 1988; White *et al.*, 2000; Kitchen *et al.*, 2005). Territoriality is a common feature in monogamous mammals (Kleiman, 1981). Spatial fidelity incurs repetitive or continuous use of previously

occupied space (Kitchen *et al.*, 2000). Continued use of a site by an individual is positively related to the cost of changing territory, to the previous reproductive success, and to the probability of mortality in this habitat (Switzer, 1993). Range fidelity offers benefits such as knowledge of foraging areas, dens and breeding opportunities (Kitchen *et al.*, 2000). Spatially faithful individuals can make short-term excursions outside of their home range (extraterritorial movements) to search for mates, scarce resources or better living conditions (Lidicker and Stenseth, 1992; Soulsbury *et al.*, 2011). Those movements are different from dispersal movements, which are one-way movements of individuals away from their home range (Lidicker and Stenseth, 1992).

Year-round partnership and year-round territoriality are observed in many canids such as the kit fox (*Vulpes macrotis*, Ralls *et al.*, 2007), the swift fox (*Vulpes velox*, Kitchen *et al.*, 2005)), the manned wolf (*Chrysocyon brachyurus*, Bandeira de Melo *et al.*, 2007), the coyote (*Canis latrans*, Hennessy *et al.*, 2012) or the gray wolf (*Canis lupus*, Mech and Boitani, 2010). We used the arctic fox (*Vulpes lagopus*) to study spatial fidelity of pair-mates and simultaneity of activities between pair-mates during the non-breeding season, because individuals of this species seem to be more solitary and mobile (Audet *et al.*, 2002) than other canids. Arctic foxes form socially monogamous pairs (Norén *et al.*, 2011) and have been reported to mate for life (Audet *et al.*, 2002). Pairs display a strong territorial behavior, especially during the denning season (April to August), when the pair-mates share an overlapping home range (Eberhardt *et al.*, 1982; Prestrud, 1992). However, even during this period, pair-mates rarely interact (Garrot *et al.*, 1984). The pair-bond is reported to gradually weaken over the course of the summer and to break when the young leave the natal den (Fay and Follman, 1982). Winter movements of arctic foxes are poorly documented. Some studies found that arctic foxes tend to remain close to their denning site during winter (Anthony, 1997; Landa *et al.*, 1998), whereas others found that they show extensive seasonal movements (Chesemore, 1968a; Wrigley and Hatch, 1976). During this period, terrestrial resources are scarcer (Gauthier *et al.*, 2011). When sea ice is available, it offers additional food resources to arctic fox (Smith, 1976; Pamperin *et al.*, 2008). Roth (2002) showed that marine food sources became more important during terrestrial food

shortage, accounting for nearly half of the winter protein intake. The tension between two conflicting forces (in one hand, maintaining the pair-bond and the territory outside of the breeding season, in the other hand, having to search for food resources outside of the home range), may be shaping the degree of spatial proximity of pairs during winter.

During the summers 2007 to 2011, we fitted 98 adult arctic foxes with satellite collars in the Canadian High-Arctic to monitor their year-round movements and we analyzed the movements of 42 adults forming 21 pairs. This allowed us to analyze the degree of fidelity of pair-mates to their summer home range during winter and the similarity of this fidelity between pair-mates. Considering that marine resources are important during winter and that arctic fox are highly mobile, we expected arctic fox pairs to be less faithful than other canids to their summer home range. Satellite collars also allowed us to assess the degree of simultaneity of extraterritorial movements between pair-mates and the spatial proximity between pair-mates when they are simultaneously outside of their home range. Due to the benefits incurred by home range fidelity and territory defense, we expected a low simultaneity of extraterritorial movements in arctic fox pair-mates. We also expected extraterritorial movements of the pair-mates to be mostly solitary, because arctic foxes are known to be solitary foragers.

2. Methods

2.1. Study area

We worked in a 600 km² study area located in the southern plain of Bylot Island (73°N, 80°O) which is part of Sirmilik National Park of Canada (Nunavut). The arctic fox is the main terrestrial predator of the island. The red fox (*Vulpes vulpes*), a potential predator and a competitor for arctic fox (Tannerfeldt *et al.*, 2002; Pamperin *et al.*, 2006), is only present in low numbers in the region (Gagnon and Berteaux, 2009; Gauthier *et al.*, 2013). Two species of lemmings are present: the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*) and the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). Populations of brown lemmings show typical fluctuations of large amplitude with a periodicity of 3–4 years, whereas

populations of collared lemmings show low-amplitude cycles (Gruyer *et al.*, 2008, 2010). The southern plain of the island is the most important breeding site for the greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*) in the Canadian High Arctic (Béty, 2001). Sea ice on the south coast of Bylot forms in late October and breaks up in late July (Canadian Ice Service, 2013). Inuit traditional knowledge suggests that arctic foxes forage on the sea ice and hunt seal pups in their birth lairs (Gagnon and Berteaux, 2009).

2.2. Capture-Mark-Recapture and satellite radio tracking

The Bylot Island arctic fox population is monitored opportunistically since 1993 and systematically since 2003. Every summer, all known dens (ca. 100) are visited to assess presence of young and adults. We captured adults using padded foot traps (model Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd, USA). When needed, we anesthetized animals using a combination of Medetomidine (0.05 ml/kg) and Ketamine (0.03 ml/kg). Atipemazole (0.05 ml/kg) was used as an antidote to the anesthetic before releasing individuals at their capture site. We marked individuals using a unique combination of colored and numbered ear tags. Since 2007, we fit individuals with collars bearing Argos Platform Transmitter Terminals (PTT) (Model Kiwisat 202, Sirtrack Ltd, Hawkes Bay, New Zealand). Collars weighed 2.6-3.5% of body mass and we used three different PTT settings (Table 1). The repetition rate was 60 seconds for all PTTs and data were recovered through the Argos System. In this study we used data from May 2007 to April 2011.

We selected a total of 42 arctic foxes forming 21 pairs for the analysis. Mated pairs were confirmed by direct visual field observations or through pictures taken at the dens (Silent Image and RapidFire Professional, Reconyx, Holmen, Wisconsin, USA) and were monitored for at least 2 months during winter (see monitoring length in Appendix A). In this study, we defined the winter season as the period between sea ice formation (25 October) and end of the mating period (30 April), whereas the summer season starts with the beginning of pup rearing (1 May) and ends with juvenile dispersal (1 October) (Audet *et al.*, 2002).

2.3. Data processing

In order to have a suitable level of precision for the analyses, we only kept positions with a location class (LC) 3, 2 and 1, corresponding respectively to positioning errors of <250 m, 250 m to 500 m, and 500 m to 1,500 m (CLS, 2011). We removed all positions with a LC 0, A, B, and Z, corresponding to large ($>1,500$ m) or unquantifiable positioning errors (CLS, 2011). Using projected coordinates, we filtered Argos data through R3.0.1 (R Core Team, 2013) recursive routines in order to exclude locations resulting in unrealistic speed and distance values (>7 km.h $^{-1}$ cruising speed, with possible 12-min acceleration bouts of 10 km.h $^{-1}$).

2.4. Estimation of home range fidelity

A preliminary analysis based on an Utilization Distribution Overlap Index (Fieberg and Kochanny, 2005) showed that the summer home range of males and females overlapped by $82\% \pm 13\%$ (mean \pm SD), therefore we combined male and female localizations in order to obtain the pair's summer home range. We estimated home-range size using the fixed kernel method with a 90% isopleth (Seaman and Powell, 1996; Borger *et al.*, 2006). We selected the 90% isopleth to represent the full range of the pairs while excluding exploratory movements (Borger *et al.*, 2006; Getz *et al.*, 2007). Using the 12 pairs with the higher number of locations during the summer period ($n > 77$ locations per individual), we plotted the summer home range size of the pairs with respect to the number of locations. Locations were randomly added in increment of 5 until all locations of a pair were assessed and the process was repeated 99 times for each pair. Kernel estimates reached an asymptote at 44 ± 10 locations on average (Harris *et al.*, 1990). All pairs used in this study have a number of locations higher than 44 ± 10 except, for one pair which has 48 locations.

When calculating fixed kernels, we chose the smoothing parameter by first allowing R 3.0.1 to allocate specific smoothing parameters to each pair based on the ad hoc method. We then ran a second analysis where we manually calculated a global smoothing factor as

the median smoothing parameter (0.656) from the first analysis (Dahl and Willebrand, 2005). We used the ad hoc method because Bylot Island arctic foxes are central place foragers in summer and show unimodal utilization distribution (Bowman, 1985; Worton, 1989; Hemson *et al.*, 2005). To decrease data temporal autocorrelation, we kept one location every day or every second day, depending on the transmission rate.

We created a Fidelity Index (FI) as a measure of the fidelity of each pair-mate to the pair's summer home range:

$$\text{Fidelity Index} = \frac{\text{Total number of locations inside of the summer home range during winter}}{\text{Total number of locations during winter}} \times 100$$

A FI value of 100 characterizes an individual who remains in its summer home range during the winter period, whereas a FI value of 0 indicates that the individual never uses its summer home range during winter. We calculated FI for each pair-mate.

2.5. Analysis of extraterritorial movements

The boundary of summer home ranges was used as a threshold limit outside which foxes were considered to do extraterritorial movements. We defined an extraterritorial outing (EO) as a day with at least one location ≥ 2 km of the limit of the summer home range. This distance is the same as the one used to define extraterritorial movements in swift foxes, *Vulpes velox* (Nicholson *et al.*, 2007) and also take positioning errors into account.

When both pair-mates were outside of their home range during a given collar transmission period, we considered them to perform a simultaneous EO. Accordingly, we created a Simultaneity Index (SI) to test whether pair-mates performed EO simultaneously:

$$\text{Simultaneity Index} = \frac{\text{Simultaneous extraterritorial outings}}{\text{Number of days with extraterritorial outings for the female only} + \text{Number of days with extraterritorial outings for the male only}} \times 100$$

A SI value of 100 indicates that pair-mates always did simultaneous extraterritorial outings, whereas a FI value of 0 indicates that we never detected pair-mates leaving the territory at the same time. For this analysis, monitoring length was always the same for the two members of a given pair, but some pairs were monitored for a longer period of time than others. We did not analyze data from adult dispersers as we considered dispersal of a pair-mate to break the pair bond. In this case, we only analyzed locations obtained before dispersal. We excluded from analyses one pair tracked in 2008 because the collars of the pair-mates were not transmitting the same day so we could not determine simultaneous EO.

2.6. Analysis of spatial proximity

When we observed simultaneous EO and both pair-mates were located within an hour, we measured spatial proximity between pair-mates by calculating the Euclidian distance between pair-mates locations. We compared these distances to those measured between pair-mates when they were inside their home range. Sample sizes were higher for distances calculated inside the home range than for those calculated during simultaneous EO, therefore we carried a sampling without replacement 10,000 times, in order to have equal sample sizes.

2.7. Statistical analyses

Because transmission rates varied across PTTs, with some pair-mates sampled daily and others sampled every second day (Table 1), we checked whether SI or FI was affected by sampling effort. Using data subsampling and paired t-tests, we found that retaining only locations obtained every second day for the pairs that had been located daily did not significantly affect FI ($t = -0.019$, $p = 0.99$, $df = 41$) nor SI ($t = 2.07$, $p = 0.07$, $df = 19$), although the mean difference between SI obtained with the original data set and SI obtained

with the sub-sampled data set was high ($4.63 \pm 6.64\%$). This may be related to the fact that sub-sampled data contained less extraterritorial movements. The results section thus reports values obtained from the original data sets, whether pairs were sampled daily or not.

To test whether males and females have a similar FI, we normalized our data using the *arcsine squareroot* transformation and used a Pearson's product-moment correlation. To assess whether SI were different than expected by chance, we performed a randomization procedure. For each pair, we first calculated SI, then locations were mixed for each pair-mate and a new SI was determined from this random rearrangement of locations. This procedure was repeated 999 times for each pair. If the observed SI was significantly different from the mean SI obtained by randomization ($p\text{-value} < 0.05$), the observed SI was considered to be significantly different from the one expected by chance.

We conducted a Student t-test to determine if there was a significant difference between distances between pair-mates located inside versus outside of the home range. We performed the Student t-test 10,000 times for each pair. If 95% of the observed t-values were higher than or equal to the critical t-value, we considered that the mean distance inside the home range was significantly different from the mean distance during simultaneous EO.

We performed all statistical analyses in R 3.0.1(R Core Team, 2013).

3. Results

We obtained 6128 locations (after filtering) for the 42 tracked individuals, with a mean of 4.7 ± 2.5 locations per day per individual. During the 2007-2011 study period, 9 PTTs stopped transmitting before April 30th and 4 females and 3 males (from 5 pairs) dispersed during winter (Appendix A).

3.1. Estimation of home range fidelity

The mean FI of individuals was $74 \pm 25\%$ (range: 19% to 100%), indicating that during winter, foxes spent a large proportion of their time in their summer home range. Within a given pair, FI of the male and female were highly correlated ($r = 0.73$, $p < 0.001$, $df=19$). Only five out of 21 pairs had a $FI \leq 60\%$ for at least one of the pair-mates. In 4 of them, one or both pair-mates dispersed during winter (Figure 1). In 6 pairs, monitoring length was not equal between pair-mates, but the monitoring length had no effect on FI (Wilcoxon signed rank test, $V = 252$, $p = 0.31$).

3.2. Analysis of extraterritorial movements

The mean SI for all pairs was $15.5 \pm 14.8\%$ (range: 0% - 59.0%), indicating that pair-mates performed rather few simultaneous EOs. In general, extraterritorial movements were of short duration (Median duration = 1 day, Mean duration: 2.00 ± 4.84 days, $n = 652$). Six out of 20 pairs showed no simultaneous EOs at all. Eight out of 14 pairs with simultaneous EOs showed a significant difference between the observed mean SI and the mean SI obtained by randomization (Table 2). Overall, those results indicate that 40% of the 20 pairs were more often simultaneous than expected by chance when performing EOs.

3.3. Analysis of spatial proximity

Pair-mates were further apart during simultaneous EOs (18.9 ± 21.4 km) than when they were inside their home range (2.5 ± 0.8 km). As shown in Figure 2, the difference was significant in 12 of the 14 pairs showing EOs. In the two remaining pairs, the absence of significant difference indicated that spatial proximity did not differ according to whether pair-mates were within or outside the home range (Figure 2).

4. Discussion

Many canids show year-round territoriality and remain with their pair-mate during the non-breeding season (Ralls *et al.*, 2007; Mech and Boitani, 2010). Previous observations on the arctic fox's spatial and social winter behavior suggested the opposite, as they are highly mobile and solitary animals (Fay and Follman, 1982; Garrot *et al.*, 1984). Then, we expected arctic fox pair-mates to be less faithful to their summer home range than other canids. However, our results showed that arctic fox pair-mates tracked all year long are highly faithful to their summer home range even during the non-breeding period on Bylot Island. The level of home range fidelity was generally high for both pair-mates, suggesting interactions between them (Hennessy *et al.*, 2012) and maintenance of the pair-bond year-round. These findings are consistent with other studies on canid species (Ralls *et al.*, 2007; Mech and Boitani, 2010; Hennessy *et al.*, 2012). We also expected a low simultaneity of extraterritorial movements in arctic fox pair-mates and solitary movements when pair-mates are simultaneously outside of their home range. Our results showed that pair-mates moved solitarily when they were simultaneously outside of their home range and that simultaneity of those movements was generally low, which is consistent with our predictions.

4.1. Home range fidelity

Maintaining the pair-bond during the non-breeding season may have potential benefits. Those benefits are probably related to the importance for individuals of maintaining their well-known territory once acquired (Ralls *et al.*, 2007) and to the cooperative territory defense (Dobson *et al.*, 2010). Arctic foxes are monoestrous and their oestrus lasts from 3 to 5 days (Audet *et al.*, 2002). Because of this short fertility period, searching for a compatible and successful mate is a risky strategy for males (Reichard, 2003). By keeping their partner year-round, males may have a higher probability of successfully reproducing during the breeding season (Taber and Macdonald, 1992).

The high range fidelity observed in arctic foxes could be linked to the fact that they live in a very constraining environment (Fuglei *et al.*, 2004), where they store food in summer and fall and retrieve it when prey are less abundant (Prestrud, 1991; Careau *et al.*, 2007; Careau *et al.*, 2008).

Levels of fidelity to home range was highly correlated between pair-mates and the dispersal of one pair-mate, male or female, did not necessarily lead to the dispersal of the other one. Then, during winter, the home range does not seem to be maintained by one sex more than the other, but at least by one pair-mate.

4.2. Simultaneity of extraterritorial movements and spatial proximity

Even if arctic fox pairs remained highly faithful to their summer home range during winter, they often made short-term extraterritorial movements on sea ice, and sometimes inland, likely to search for additional resources.

Overall, simultaneity of extraterritorial movements was low. This low simultaneity could be linked to the benefit of home range fidelity. Keeping the home range during the non-breeding season is highly beneficial for both pair-mates so that at least one pair-mate should always be inside of it to maintain it. When extraterritorial movements are simultaneous and long, the chance of losing the home range is higher, because territorial defense is released. However, extraterritorial movements of arctic fox pairs are of short duration. During this short time lapse, the territory is not defended, but likely not for long enough to be lost by the owners (Tsukada, 1997). In more than half of the pairs, even if a low simultaneity was observed, extraterritorial movements were more simultaneous than expected by chance. This could be linked to two conflicting forces: maintaining the pair-bond and the territory all year round while having to search for food resources outside of the home range in winter. The scarcer the resources are inside of the home range, the more the pair-mates may have to leave their home range to search for food and the more likely pair-mates could be found outside of the home range at the same time. However, because of the low and unequal sample sizes between years, we were unable to test this hypothesis.

On average, the distance between pair-mates outside of the home range was always higher than the one inside of it. However, for 2 pairs, the distance outside of the home range was not significantly higher than the one inside of it. The distance between both pair-mates may depend on the main stimuli leading to extraterritorial movements. Stimuli can essentially come from inside of their home range or from outside of it. When resources are scarce inside of the home range, pair-mates may have to leave it to search for additional resources elsewhere (Lidicker and Stenseth, 1992; Soulsbury *et al.*, 2011). Because arctic foxes are solitary hunters (Angerbjörn *et al.*, 2004), the distance between pair-mates outside of the home range can be high during such foraging trips triggered by lack of resources in the home range. However, if the stimuli come from outside of their home range, the distance between pair-mates would likely be shorter. Major food resources, such as large mammal carcasses, can be available outside of the home range and can attract several foxes to the same area (Chesemore, 1968b). Both pair-mates could detect these resource pulses and leave their home range to take advantage of them, and hence forage close to each other during an extraterritorial outing.

A larger sample size and data on winter food availability at the home range scale would be needed to analyze the effect of the abundance of resources on the movements of arctic fox pairs. Also, an indication of the abundance of seals in this area would be needed for a better understanding of those movements, because sea ice is an essential foraging habitat for arctic foxes during food shortage. The arctic fox is a key predator of the Arctic. Changes in its behavior and abundance can have direct and indirect consequences on the lower trophic levels (Post *et al.*, 1999; Béty *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2004). Studying movements of an arctic key predator in a context of global change is essential, especially if they use an endangered habitat such as sea ice. Studying movement of arctic fox pairs is even more interesting because social interactions between individuals may be influential in determining individual spatial dynamic (White and Garrott, 1990; Kernohan *et al.*, 2001).

Acknowledgments

Our study was funded by (alphabetical order): Canada Research Chairs Program, Fonds de la recherche du Québec (Nature et Technologies), International Polar Year program of Indian and Northern Affairs Canada, Kenneth M Molson Foundation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Scientific Training Program of Indian and Northern Affairs Canada, Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada), and Université du Québec à Rimouski.

We are grateful to C. Chevalier, N. Trudel, N. Bradette, S. Christin, C. Morin, C. Cameron, E. Tremblay, A. Tarroux and to all field assistants for their help in the field. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee and field research was approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada.

References

- Angerbjörn A, Hersteinsson P, and Tannerfeld M. 2004. Arctic fox (*Alopex lagopus*). In: DW MacDonald and C Sillero-Zubiri, editors. Canids : foxes, wolves, jackals and dogs - 2004 status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland., p.Pages 117-123
- Anthony RM. 1997. Home Ranges and Movements of Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic* **50**:147-157.
- Asa CS and Valdespino C. 1998. Canid Reproductive Biology: An Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Causes. *American Zoologist* **38**:251-259.
- Audet AM, Robbins CB, and Larivière S. 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian Species* **713**:1-10.
- Baker JP, Funk SM, Bruford MW, and Harris S. 2004. Polygyny in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology* **15**:766-778.
- Bandeira de Melo LF, Lima Sábatto MA, Vaz Magni EM, Young RJ, and Coelho CM. 2007. Secret lives of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus* Illiger 1815): as revealed by GPS tracking collars. *Journal of Zoology* **271**:27-36.
- Béty J. 2001. Interactions trophiques indirectes, préation et stratégies de reproduction chez l'oie des neiges nichant dans le haut-arctique. Université Laval, Québec.
- Béty J, Gauthier G, Korpimaki E, and Giroux J-F. 2002. Shared Predators and Indirect Trophic Interactions: Lemming Cycles and Arctic-Nesting Geese. *Journal of Animal Ecology* **71**:88-98.
- Borger L, Franconi N, De Michele G, Gantz A, Meschi F, Manica A, Lovari S, and Coulson T. 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* **75**:1393-1405.
- Bowman AW. 1985. A comparative study of some kernel-based nonparametric density estimators. *Journal of statistical computation and simulation* **21**:313-327.
- Canadian Ice Service, 2013. Latest Ice Conditions. June 6th, 2014. URL: <http://www.ec.gc.ca/glaces-ice/Default.asp?lang=En>
- Careau V, Giroux J-F, and Berteaux D. 2007. Cache and Carry: Hoarding Behavior of Arctic Fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**:87-96.
- Careau V, Lecomte N, Béty J, Giroux J-F, Gauthier G, and Berteaux D. 2008. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience* **15**:268-276.
- Chesemore DL. 1968a. Distribution and movements of white foxes in northern and western Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **46**:849-854.
- Chesemore DL. 1968b. Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **46**:1127-1130.
- CLS, 2011. Manuel utilisateur Argos. 63 p.

- Dahl F and Willebrand T. 2005. Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares *Lepus timidus* in the boreal forest of Sweden. *Wildlife Biology* **11**:309-317.
- Dobson FS, Way BM, and Baudoin C. 2010. Spatial dynamics and the evolution of social monogamy in mammals. *Behavioral Ecology* **21**:747-752.
- Eberhardt LE, Hanson WC, Bengtson JL, Garrot RA, and Hanson EE. 1982. Arctic Fox Home Range Characteristics in an Oil-Development Area. *Journal of Wildlife Management* **46**:183-190.
- Fay FH and Follman EH. 1982. The Arctic Fox (*Alopex lagopus*). Species Account:1-27.
- Fieberg J and Kochanny CO. 2005. Quantifying Home-Range Overlap: The Importance of the Utilization Distribution. *Journal of Wildlife Management* **69**:1346-1359.
- Fuglei E, Mustonen AM, and Nieminen P. 2004. Effects of season, food deprivation and re-feeding on leptin, ghrelin and growth hormone in arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Svalbard, Norway. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **174**:157-162.
- Gagnon CA and Berteaux D. 2009. Integrating Traditional Ecological Knowledge and Ecological Science: a Question of Scale. *Ecology and Society* **14**:19-58.
- Garrot RA, Eberhardt LE, and Hanson WC. 1984. Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **62**:1636-1640.
- Gauthier G, Berteaux D, Béty J, Tarroux A, Therrien J-F, Mckinnon L, Legagneux P, and Cadieux M-C. 2011. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience* **18**:223-235.
- Gauthier G, Bety J, Cadieux MC, Legagneux P, Doiron M, Chevallier C, Lai S, Tarroux A, and 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**.
- Gauthier G, Béty J, Giroux J-F, and Rochefort L. 2004. Trophic Interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**:119-129.
- Geffen E and Macdonald DW. 1992. Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour* **44**:1123-1130.
- Getz WM, Fortmann-Roe S, Cross PC, Lyons AJ, Ryan SJ, and Wilmers CC. 2007. LoCoH: Nonparametric Kernel Methods for Constructing Home Ranges and Utilization Distributions. *PLoS ONE* **2**.
- Gruyer N, Gauthier G, and Berteaux D. 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **86**:910-917.
- Gruyer N, Gauthier G, and Berteaux D. 2010. Demography of two lemming species on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Polar Biology* **33**:725-736.
- Harris S, Cresswell WJ, Forde PG, Trewella WJ, Woodlard T, and Wray S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data-a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal review* **20**:97-123.

- Hemson G, Johnson P, South A, Kenward R, Ripley R, and Macdonald D. 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* **74**:455-463.
- Hennessy CA, Dubach J, and Gehrt SD. 2012. Long-term pair bonding and genetic evidence for monogamy among urban coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* **93**:732-742.
- Kappeler PM. 2013. Why Male Mammals Are Monogamous. *Science* **341**:469-470.
- Kernohan BJ, Gitzen RA, and Millspaugh JJ. 2001. Analysis of animal space use and movements. In: JJ Millspaugh and JM Marzluff, editors. *Radio tracking and animal population*. San Diego Academic Press, p.p.126-166
- Kitchen AM, Gese EM, Karki SN, and Schauster ER. 2005. Spatial ecology of swift fox social groups: From group formation to mate loss. *Journal of Mammalogy* **86**:547-554.
- Kitchen AM, Gese EM, and Schauster ER. 2000. Long-term spatial stability of coyote (*Canis latrans*) home ranges in southeastern Colorado. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **78**:458-464.
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology* **52**:39-69.
- Kleiman DG. 1981. Correlations Among Life History Characteristics of Mammalian Species Exhibiting Two Extreme Forms of Monogamy. In: ARDaT D.W., editors. *Natural selection and social behavior*. New-York Chiron Press, p.332-344
- Landa A, Strand O, Linnell JDC, and Skogland T. 1998. Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. *Canadian Journal of Zoology* **76**:448-457.
- Lidicker WZ and Stenseth NC. 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? In: NC Stenseth and WZ Lidicker, editors. *Animal dispersal: Small mammals as a model*. London Chapman & Hall, p.28-36
- Mech LD and Boitani L. 2010. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. Chicago. University of Chicago Press. 472 p.
- Nicholson KL, Ballard WB, McGee BK, and Whitlaw HA. 2007. Dispersal and extraterritorial movements of swift foxes (*Vulpes velox*) in northwestern Texas. *Western North American Naturalist* **67**:102-108.
- Norén K, Carmichael L, Fuglei E, Eide NE, Hersteinsson P, and Angerbjörn A. 2011. Pulses of movement across the sea ice: population connectivity and temporal genetic structure in the arctic fox. *Oecologia* **166**:973-984.
- Pamperin NJ, Follmann EH, and Person BT. 2008. Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*:1-6.
- Pamperin NJ, Follmann EH, and Petersen B. 2006. Interspecific killing of an arctic fox by a red fox at Prudhoe Bay, Alaska. *Arctic* **59**:361-364.
- Parker C and Ruttan L. 1988. The evolution of cooperative hunting. *The American Naturalist* **132**:159-198.
- Pauw A. 2000. Parental care in a polygynous group of bat-eared foxes, *Otocyon megalotis* (Carnivora: Canidae). *African Zoology* **35**:139-145.

- Post E, Peterson RO, Stenseth NC, and McLaren BE. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* **401**:905-907.
- Prestrud P. 1991. Adaptations by the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) to the Polar Winter. *Arctic* **44**:132-138.
- Prestrud P. 1992. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology* **70**:1276-1283.
- Pusey AE. 2005. Social Systems. In: JJ Bolhuis and L-A Giraldeau, editors. *The Behavior of animals: Mechanisms, function and evolution*. Oxford Blackwell Publishing, p.313-341
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Ralls K, Cypher B, and Spiegel LK. 2007. Social monogamy in kit foxes: formation, association, duration, and dissolution of mated pairs. *Journal of Mammalogy* **88**:1439-1446.
- Reichard UH. 2003. Monogamy: past and present. In: UH Reichard and C Boesh, editors. *Monogamy: Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge, United Kingdom Cambridge University Press, p.3-25
- Roth JD. 2002. Temporal Variability in Arctic Fox Diet as Reflected in Stable-Carbon Isotopes; TheImportance of Sea Ice. *Oecologia* **133**:70-77.
- Seaman DE and Powell RA. 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* **77**:2075-2085.
- Smith TG. 1976. Predation of ringed seal pups (*Phoca hispida*) by the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology* **54**:1610-1616.
- Soulsbury CD, Iossa G, Baker PJ, White PCL, and Harris S. 2011. Behavioral and spatial analysis of extraterritorial movements in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Journal of Mammalogy* **92**:190-199.
- Switzer PV. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**:533-555.
- Taber AB and Macdonald DW. 1992. Spatial-organization and monogamy in the mara *Dolichotis-Patagonum*. *Journal of Zoology* **227**:417-438.
- Tannerfeldt M, Elmhagen B, and Angerbjorn A. 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes. *Oecologia* **132**:213-220.
- Tsukada H. 1997. A division between foraging range and territory related to food distribution in the red fox. *Journal of Ethology* **15**:27-37.
- White GC and Garrott RA, 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. San Diego383 p.
- White PJ, Ralls K, and Siniff DB. 2000. Nocturnal encounters between kit foxes. *Journal of Mammalogy* **81**:456-461.
- Worton BJ. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecological Society of America* **70**:164-168.
- Wrigley RE and Hatch DRM. 1976. Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic* **29**:147-158.

Table, figure and appendix legends

Table 1: Description of the Platform Terminal Transmitter (PTT) settings for 40 collars fitted on 40 adult arctic foxes tracked in the High Canadian Arctic from 2007-2011 (In 2 individuals, the same PTTs transmitted in both 2007 and 2008).

Table 2: Simultaneity index (SI) for all arctic fox pairs compared to the mean SI obtained by a randomization procedure. Data are from 20 pairs tracked for up to three years. Means \pm SD are presented.

Figure 1: Relationship between the Fidelity Index of the male and the female of arctic fox pairs. Symbols for pair-mates having identical Fidelity Index value should lie on the diagonal. Data are from 21 pairs, including one which was tracked for 3 years and 3 tracked for 2 years.

Figure 2: Comparison of the mean Euclidian distance between pair-mates when they were inside versus outside of the pair home range. The number of locations used for calculations are shown above bars (upper number: location inside of the home range; lower number: outside of the home range). Data are from 20 pairs, including one which was tracked for 3 years and 3 which were tracked for 2 years. * Randomization t-test indicating significant difference.

Appendix A: Identity and monitoring length of pair-mates, as well as date of dispersal when a pair-mate dispersed, for 21 pairs of arctic foxes tracked in the High Canadian Arctic in 2007-2011.

Table 1

PTT Setting	Transmission period	Transmission rate	Number of PTT/Year				
			2007	2008	2009	2010	2011
Setting I	June 1 st to August 15 th	13:00-17:00 UTC	Every day	6	4		
	August 16 th to May 31 th	13:00-17:00 UTC	Every second day				
Setting II	October 15 th to May 15 th	14:00-17:00 UTC	Every day	2	5	5	
	May 16 th to October 14 th	14:00-17:00 UTC	Every second day				
Setting III	Year-round	14:00-17:00 UTC	Every day	2	7	9	

Table 2

Year	Pair's identity	Monitoring length (days)	Number of days with extraterritorial outing (EO) by male only	Number of days with EO by female only	Total number of days with EO	Total number of days with simultaneous EO	SI (%)	Mean SI (%) obtained by randomization	p value
2007	1	95	32	21	42	11	26.2	15.5 ± 4.8	0.04*
2007	2	64	20	17	32	5	15.6	17.3 ± 6.0	0.70
2007	3	95	33	27	46	14	30.4	18.6 ± 5.0	0.03*
2008	3	37	29	25	34	20	58.8	19.2 ± 6.6	0.24
2008	5	20	14	4	14	4	28.6	57.3 ± 5.6	0.53
2009	6	188	29	10	36	3	8.3	NA	NA
2009	8	174	4	3	7	0	0	4.1 ± 3.2	0.18
2010	3	46	4	13	17	0	0	NA	NA
2010	6	143	32	14	39	7	18.0	NA	NA
2010	10	187	24	4	28	0	0	2.9 ± 3.7	0.11
2010	11	188	19	3	22	0	0	NA	NA
2010	12	133	13	13	22	4	18.2	7.4 ± 3.7	0.01*
2010	13	188	11	10	19	2	10.5	5.5 ± 4.5	0.03*
2011	8	186	31	27	48	10	20.8	5.9 ± 3.8	0.01*
2011	11	120	12	6	18	0	0	4.0 ± 3.7	0.09
2011	13	63	5	0	5	0	0	8.4 ± 3.7	0.01*
2011	14	186	24	16	34	6	17.7	NA	NA
2011	15	186	11	19	27	3	11.1	11.9 ± 2.3	0.03*
2011	16	112	14	75	76	13	17.1	18.4 ± 4.2	0.02*
2011	17	113	40	31	55	16	29.1	NA	NA

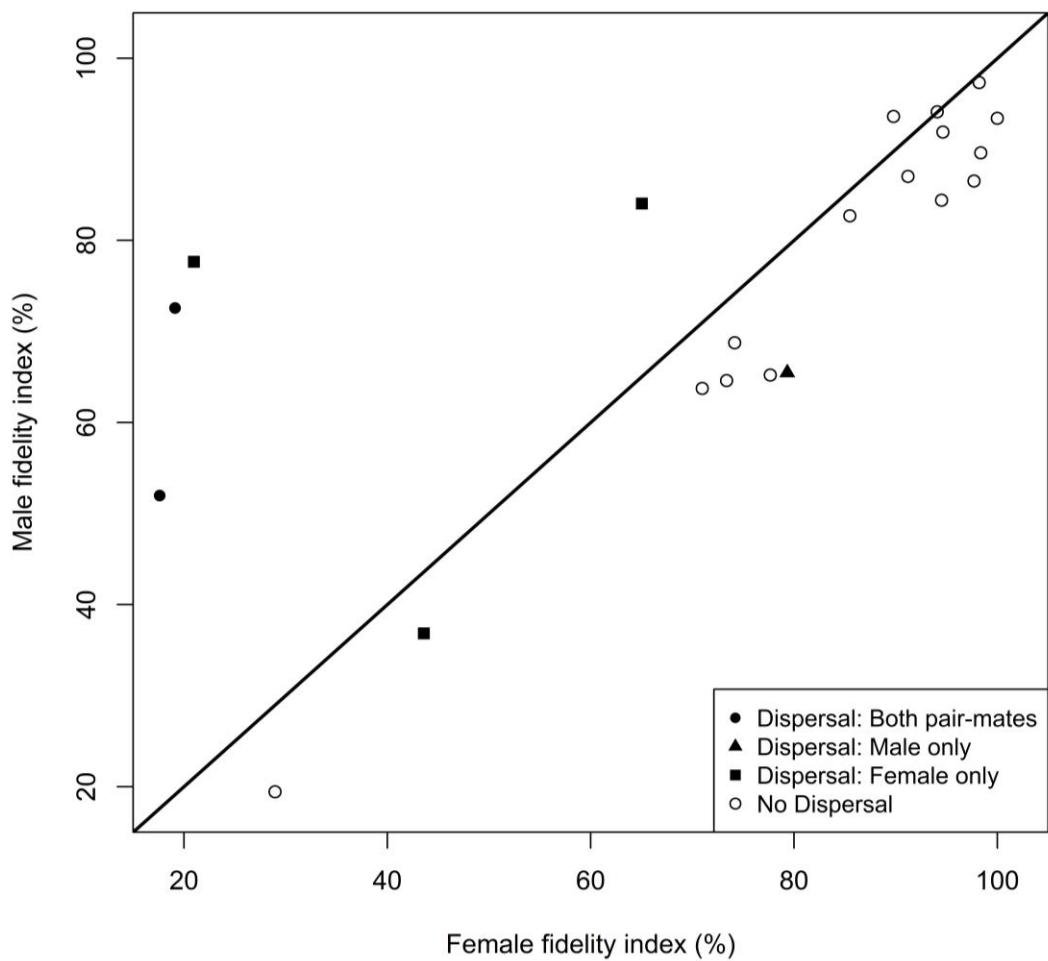
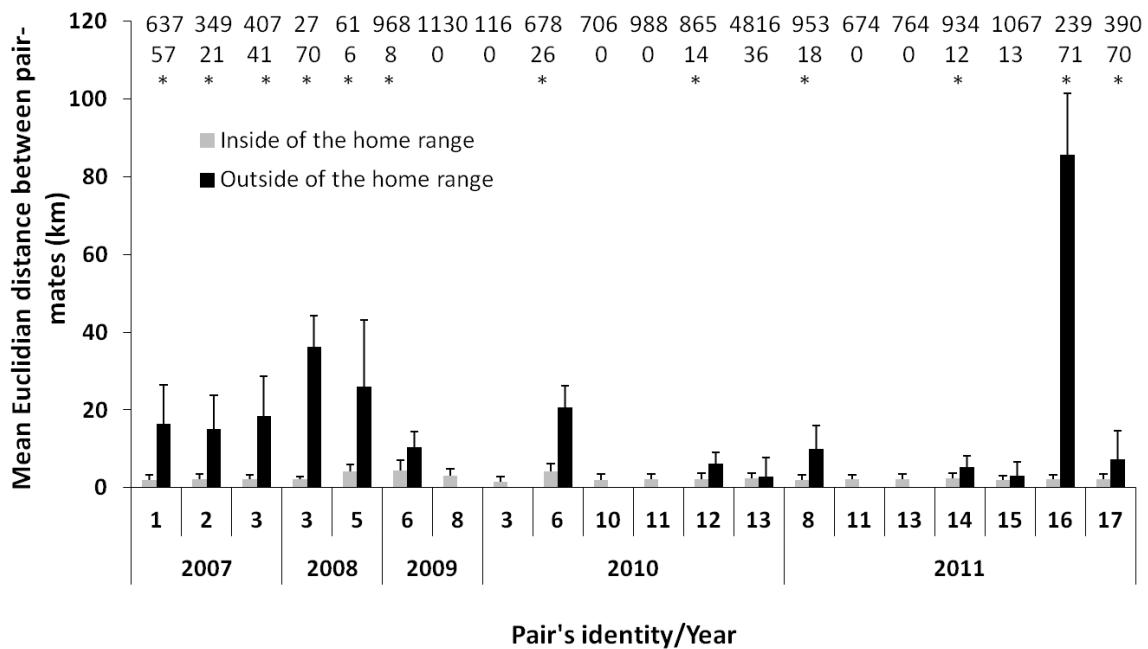
Figure 1

Figure 2

Appendix A

Year	Pair ID	Male ID	Female ID	Monitoring length		Dispersal date	
				Male	Female	Male	Female
2007	1	161	131	25-10-2007 to 30-04-2008	25-10-2007 to 30-04-2009		
2007	2	122	125	25-10-2007 to 28-02-2008	25-10-2007 to 30-04-2009		
2007	3	166	168	25-10-2007 to 30-04-2008	25-10-2007 to 30-04-2009		
2008	5	215	217	25-10-2008 to 30-04-2009	25-10-2008 to 12-01-2009	02-12-2008	
2008	3	166	168	25-10-2008 to 03-01-2009	25-10-2008 to 07-01-2009		
2008	4	144	3	25-10-2008 to 30-04-2009	25-10-2008 to 25-02-2009		
2009	8	183	252	25-10-2009 to 30-04-2010	25-10-2009 to 16-04-2010		
2009	6	250	253	25-10-2009 to 30-04-2010	25-10-2009 to 30-04-2010		
2010	10	263	273	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011		
2010	11	278	277	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011		
2010	13	247	318	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011		
2010	3	166	168	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011	20-03-2011	11-12-2010
2010	6	250	253	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011	17-03-2011	
2010	12	283	255	25-10-2010 to 30-04-2011	25-10-2010 to 30-04-2011	06-03-2011	
2011	14	184	367	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 30-04-2012		
2011	15	327	347	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 30-04-2012		
2011	8	183	252	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 30-04-2012		
2011	11	278	277	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 21-02-2012		
2011	16	351	348	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 30-04-2012	12-03-2012	13-02-2012
2011	17	344	352	25-10-2011 to 14-02-2012	25-10-2011 to 30-04-2012		
2011	13	247	318	25-10-2011 to 30-04-2012	25-10-2011 to 29-12-2011		

CHAPITRE 2

CONCLUSION

Capturer des animaux sauvages dans l'arctique canadien est une tâche relativement ardue, mais capturer des couples d'individus l'est encore plus. Des efforts importants ont donc été déployés sur le terrain pour capturer et marquer des individus en couple. De plus, des observations sur le terrain et des photos prises aux tanières ont dû être utilisées afin de s'assurer que les individus capturés étaient réellement en couple. Une fois les couples marqués et équipés d'un émetteur satellite Argos, nous avons suivi les déplacements de 21 d'entre eux durant l'hiver, ce qui n'avait jamais été fait auparavant.

Cette étude propose de nouvelles méthodes originales permettant de déterminer le degré de fidélité d'un animal à son domaine vital estival ainsi que le degré de simultanéité des sorties entre les deux partenaires d'un même couple. Ces méthodes ont permis de répondre à de nombreuses questions concernant la fidélité au domaine vital, mais également la fidélité au partenaire en hiver, chez une espèce socialement monogame vivant dans un environnement présentant de fortes contraintes d'approvisionnement pour un prédateur.

Cette étude a permis de démontrer que les couples de renards arctiques sont fidèles au même domaine vital toute l'année. Ce degré de fidélité est fortement corrélé entre les partenaires d'un même couple, mais la dispersion d'un des deux partenaires n'entraîne pas nécessairement celle de l'autre. Nos résultats montrent également que les partenaires d'un même couple font des excursions hors de leur domaine vital et qu'ils sont rarement à l'extérieur de leur domaine vital au même moment. Lorsque c'est le cas, ils se déplacent solitairement, ce qui est en accord avec le fait qu'ils sont des chasseurs solitaires.

Une taille d'échantillon plus importante et égale entre les années serait nécessaire pour déterminer si l'abondance des ressources (lemmings, oies, phoques) a un effet sur les déplacements des couples de renards arctiques. Un indice de l'abondance des phoques serait également nécessaire pour mieux comprendre les déplacements des couples, puisque la banquise est un habitat important pour le renard arctique lorsque les ressources terrestres sont plus rares.

Cette étude amène de nouvelles questions concernant les interactions sociales entre les partenaires chez le renard arctique. Bien que les partenaires restent dans le même domaine vital à l'année, les interactions (urine, aboiement, rencontres physiques) entre les membres d'un couple n'ont jamais été étudiées en hiver. L'œstrus des renards arctiques est très court (3-5 jours) et il serait intéressant de connaître le processus qui permet aux partenaires de se retrouver au bon moment pour la reproduction. Cette étude amène également de nouvelles questions concernant les domaines vitaux hivernaux. Notre étude portait sur la fidélité au domaine vital estival. Cependant, déterminer les domaines vitaux hivernaux serait intéressant pour pouvoir calculer le taux de chevauchement des domaines vitaux hivernaux et estivaux. Ces données permettraient de savoir s'il y a une expansion du domaine vital estival en hiver ou bien s'il y a un décalage entre celui d'été et celui d'hiver. Cependant, déterminer les domaines vitaux hivernaux est délicat, puisque les renards font beaucoup d'excursions sur la banquise.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angerbjörn A, Hersteinsson P et Tannerfeldt M. 2004. Europe and North and Central Asia (Palearctic).
- Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Bjärvall A, Ericson M, From J et Norén E. 1995. Dynamics of arctic fox population in Sweden. Ann. Zool. Fennici **32**:55-68.
- Anthony RM. 1997. Home Ranges and Movements of Arctic Fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. Arctic **50**:147-157.
- Asa CS et Valdespino C. 1998. Canid Reproductive Biology: An Integration of Proximate Mechanisms and Ultimate Causes. American Zoologist **38**:251-259.
- Audet AM, Robbins CB et Larivière S. 2002. *Alopex lagopus*. Mammalian Species **713**:1-10.
- Baker JP, Funk SM, Bruford MW et Harris S. 2004. Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? Behavioral Ecology **15**:766-778.
- Baker PJ, Robertson CPJ, Funk SM et Harris S. 1998. Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. Animal Behaviour **56**:1411-1424.
- Bandeira de Melo LF, Lima Sábatto MA, Vaz Magni EM, Young RJ et Coelho CM. 2007. Secret lives of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus* Illiger 1815): as revealed by GPS tracking collars. Journal of Zoology **271**:27-36.
- Bekoff M et Diamond J. 1976. Precopulatory and Copulatory Behavior in Coyotes. Journal of Mammalogy **57**:372-375.
- Bekoff M et Wells MC. 1986. Social ecology and behavior of coyotes. Advances in the study of behavior **16**:251-338.
- Bêty J, Gauthier G, Giroux J-F et Korpimaki E. 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators Oikos **93**:388-400.
- Bêty J, Gauthier G, Korpimaki E et Giroux J-F. 2002. Shared Predators and Indirect Trophic Interactions: Lemming Cycles and Arctic-Nesting Geese. Journal of Animal Ecology **71**:88-98.
- Birks JDS et Penford N. 1990. Observations on the ecology of arctic foxes *Alopex lagopus* in Eqalummiut Nunaat, West Greenland. Meddelelser om Grønland, Bioscience **32**:3-29.
- Cameron C, Berteaux D et Dufresne F. 2011. Spatial variation in food availability predicts extrapair paternity in the arctic fox. Behavioral Ecology Advance Access:1-10.
- Careau V, Giroux J-F et Berteaux D. 2007. Cache and Carry: Hoarding Behavior of Arctic Fox. Behavioral Ecology and Sociobiology **62**:87-96.
- Chesemore DL. 1968a. Distribution and movements of white foxes in northern and western Alaska. Canadian Journal of Zoology **46**:849-854.
- Chesemore DL. 1968b. Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. Canadian Journal of Zoology **46**:1127-1130.
- Creel S et Creel NM. 1995. Communal hunting and pack size in african wild dogs, *Lycaon-Pictus*. Animal Behaviour **50**:1325-1339.

- Danchin E, Giraldeau L-A et Cézilly F. 2005. Écologie comportementale: cours et questions de réflexion. Dunod, Paris.
- Dobson FS, Way BM et Baudoin C. 2010. Spatial dynamics and the evolution of social monogamy in mammals. *Behavioral Ecology* **21**:747-752.
- Eberhardt LE, Hanson WC, Bengtson JL, Garrot RA et Hanson EE. 1982. Arctic Fox Home Range Characteristics in an Oil-Development Area *Journal of Wildlife Management* **46**:183-190.
- Eide NE, Jepsen JU et Prestrud P. 2004. Spatial organization of reproductive Arctic foxes *Alopex lagopus* : responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology* **73**:1056-1068.
- Elmhagen B, Tannerfeldt M, Verucci P et Angerbjorn A. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology* **251**:139-149.
- Ewer RF. 1973. The carnivores. Cornell University Press, New-York.
- Fay FH et Follman EH. 1982. The Arctic Fox (*Alopex lagopus*). Species Account:1-27.
- Frafjord K et Prestrud P. 1992. Home range and movements of Arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Polar Biology* **12**:519-526.
- Frommolt KH, Goltsman ME et MacDonald DW. 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour* **65**:509-518.
- Fuglei E, Oritsland NA et Prestrud P. 2003. Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. *Polar Biology* **26**:93-98.
- Gagnon CA et Berteaux D. 2009. Integrating Traditional Ecological Knowledge and Ecological Science: a Question of Scale. *Ecology and Society* **14**:19-58.
- Garrot RA, Eberhardt LE et Hanson WC. 1984. Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology* **62**:1636-1640.
- Gauthier G, Béty J, Giroux J-F et Rochefort L. 2004. Trophic Interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**:119-129.
- Geffen E et Macdonald DW. 1992. Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour* **44**:1123-1130.
- Geffen E, Waidyaratne S, Dalén L, Angerbjörn A, Vila C, Hersteinsson P, Fuglei E, White PA, Goltsman M, Kapel CMO et Wayne RK. 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology* **16**:4241-4255.
- Gese EM et Ruff RL. 1997. Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Animal Behaviour* **54**:1155-1166.
- Gittleman JL. 1989. Carnivore group living: comparative trends. Pages 183-207 in J. L. Gittleman, editor. *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, London.
- Hennessy CA, Dubach J et Gehrt SD. 2012. Long-term pair bonding and genetic evidence for monogamy among urban coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* **93**:732-742.
- Hersteinsson P et Macdonald D. 1982. Some Comparisons Between Red and Arctic Foxes, *Vulpæ vulæs* and *Alopex lagopus*, as Revealed by Radio Tracking. *Symposia for the zoological society of london* **49**:259-289.
- Ims RA et Fuglei E. 2005. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. *BioScience* **55**:311-322.
- Kernohan BJ, Gitzen RA et Millspaugh JJ. 2001. Analysis of animal space use and movements. Pages p.126-166 in J. J. Millspaugh and J. M. Marzluff, editors. *Radio tracking and animal population*. Academic Press, San Diego.
- Kitchen AM, Gese EM, Karki SN et Schauster ER. 2005. Spatial ecology of swift fox social groups: From group formation to mate loss. *Journal of Mammalogy* **86**:547-554.

- Kitchen AM, Gese EM et Schuster ER. 2000. Long-term spatial stability of coyote (*Canis latrans*) home ranges in southeastern Colorado. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie **78**:458-464.
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. The Quarterly Review of Biology **52**:39-69.
- Kleiman DG. 1981. Correlations Among Life History Characteristics of Mammalian Species Exhibiting Two Extreme Forms of Monogamy. Pages 332-344 in A. R. D. a. T. D.W., editor. Natural selection and social behavior. Chiron Press, New-York.
- Kullberg C et Angerbjörn A. 1992. Social Behaviour and Cooperative Breeding in Arctic Foxes, *Alopex lagopus* (L.), in a Semi-natural Environment. Ethology **90**:321-335.
- Landa A, Strand O, Linnell JDC et Skogland T. 1998. Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. Canadian Journal of Zoology **76**:448-457.
- Lewis MA et Murray JD. 1993. Modeling territoriality and wolf deer interactions. Nature **366**:738-740.
- Lidicker WZ et Stenseth NC. 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? Pages 28-36 in N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker, editors. Animal dispersal: Small mammals as a model. Chapman & Hall, London.
- Macdonald DW. 1979. 'Helpers' i fox society. Nature **282**:69-71.
- Macdonald DW. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. Nature **301**:379-384.
- Maher CR et Lott DF. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. Animal Behaviour **49**:1581-1597.
- Mech LD et Boitani L. 2010. Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation. University of Chicago Press, Chicago, 472 p.
- Moehlman PD. 1979. Jackal helpers and pup survival. Nature **277**:382-383.
- Moehlman PD et Hofer H. 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. Pages 76-128 in N. G. Solomon and J. A. French, editors. Cooperative breeding in mammals. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Norén K, Carmichael L, Fuglei E, Eide NE, Hersteinsson P et Angerbjörn A. 2011. Pulses of movement across the sea ice: population connectivity and temporal genetic structure in the arctic fox. Oecologia **166**:973-984.
- Pamperin NJ, Follmann EH et Person BT. 2008. Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. Polar Biology:1-6.
- Parker C et Ruttan L. 1988. The evolution of cooperative hunting. The American Naturalist **132**:159-198.
- Pauw A. 2000. Parental care in a polygynous group of bat-eared foxes, *Otocyon megalotis* (Carnivora: Canidae). African Zoology **35**:139-145.
- Post E, Peterson RO, Stenseth NC et McLaren BE. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. Nature **401**:905-907.
- Prestrud P. 1991. Adaptations by the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) to the Polar Winter. Arctic **44**:132-138.
- Prestrud P. 1992. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. Canadian Journal of Zoology **70**:1276-1283.
- Pusey AE. 2005. Social Systems. Pages 313-341 in J. J. Bolhuis and L.-A. Giraldeau, editors. The Behavior of animals: Mechanisms, function and evolution. Blackwell Publishing, Oxford.
- Ralls K, Cypher B et Spiegel LK. 2007. Social monogamy in kit foxes: formation, association, duration, and dissolution of mated pairs. Journal of Mammalogy **88**:1439-1446.
- Rood JP. 1978. Dwaft mongoose helpers at the den. Z. Tierpsychol. **48**:277-287.

- Roth JD. 2002. Temporal Variability in Arctic Fox Diet as Reflected in Stable-Carbon Isotopes; The Importance of Sea Ice. *Oecologia* **133**:70-77.
- Samelius G et Alisauskas RT. 2000. Foraging Patterns of Arctic Foxes at a Large Arctic Goose Colony. *Arctic* **53**:279-288.
- Samelius G, Alisauskas RT, Hobson KA et Larivière S. 2007. Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology* **76**:873-880.
- Smith TG. 1976. Predation of ringed seal pups (*Phoca hispida*) by the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology* **54**:1610-1616.
- Soulsbury CD, Iossa G, Baker PJ, White PCL et Harris S. 2011. Behavioral and spatial analysis of extraterritorial movements in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Journal of Mammalogy* **92**:190-199.
- Strand O, Landa A, Linnell JDC, Zimmermann B et Skoglund T. 2000. Social Organization and Parental Behavior in the Arctic Fox. *Journal of Mammalogy* **81**:223-233.
- Switzer PV. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology* **7**:533-555.
- Tannerfeldt M et Angerbjörn A. 1998. Fluctuating Resources and the Evolution of Litter Size in the Arctic Fox. *Oikos* **83**:545-559.
- Tarroux A. 2011. Utilisation de l'espace et des ressources chez un carnivore terrestre de l'arctique : le renard polaire. Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Tarroux A, Berteaux D et Béty J. 2010. Northern nomads: Ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology* **33**:1021-1026.
- Waser PM. 1981. Sociality of territorial defense? The influence of resource renewal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**:231-237.
- White GC et Garrott RA. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data, San Diego.
- White PJ, Ralls K et Siniff DB. 2000. Nocturnal encounters between kit foxes. *Journal of Mammalogy* **81**:456-461.
- Wrigley RE et Hatch DRM. 1976. Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic* **29**:147-158.