







Université du Québec  
à Rimouski

## SÉLECTION FINE DE L'HABITAT CHEZ LE RENARD ARCTIQUE À L'ILE BYLOT

Mémoire présenté

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

PAR

© **ALEXIS GRENIER-POTVIN**

Mai 2021



**Composition du jury :**

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

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

**Gilles Gauthier, codirecteur de recherche, Université Laval**

**Christian Dussault, membre externe, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs**

Dépôt initial le 28 octobre 2020

Dépôt final le 1 mai 2021



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.





« Dans le doute, tu fonces » -  
Steeve Saucisse



## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Dominique Berteaux. Merci pour le soutien moral, scientifique et académique tout au long de ma maîtrise. Merci aussi de m'avoir laissé une grande liberté et une sincère confiance dans la mise en place et l'exécution de ma maîtrise, expérience chère à ma formation d'écologiste. Cette marque de confiance et ton appui constant m'ont guidé dans le développement d'un esprit analytique et scientifique créatif. Ton bagage humain et académique m'a parfaitement accompagné dans ma formation. Merci.

Je tiens à remercier mon codirecteur, Gilles Gauthier, pour le soutien scientifique à mon projet de maîtrise. Ta rigueur et ta minutie furent pour moi un modèle scientifique de première importance. Tu m'as aussi permis de voir une autre facette de l'Arctique. Merci.

Je me dois de souligner la contribution de ma famille, plus spécifiquement mes parents, pour avoir prôné la patience, la curiosité, la persévérance et la nécessité de bien faire les choses. Votre appui et votre reconnaissance furent pour moi une source de réussite et une valorisation constante du choix de faire de ma passion pour la nature une carrière. Merci.

Je remercie les nombreux organismes subventionnaires ayant contribué à ce projet de recherche. Ce projet a été financé entre autres par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et par le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT).

Un merci à tous les amis et collègues du laboratoire et de terrain. Le travail quotidien sur un projet fortement ancré uniquement entre mes deux oreilles pouvait devenir parfois chargé. Par chance, un grand nombre d'oreilles attentives étaient présentes pour partager doutes, blagues et tous autres états d'âme permettant de continuer d'avancer jour après jour.

Merci Clément, Marie-Pier, Éliane, Andréanne, Aurélie, Jacob, Richard, Émilie, Louis, Madeleine-Zoé...la crème de champignons de la science!

Je voudrais spécialement remercier ma collègue Jeanne Clermont. Après moult discussions, données, captures, graphiques et foies déshydratés, nous avons su collaborer admirablement pour avancer ensemble dans une direction commune. Merci pour ces nombreux échanges et critiques qui ont su aiguïser mon esprit critique.

Merci finalement à ma petite famille, Marie-Cristine, Léon, Clément ! Merci de m'avoir laissé partir quelques mois visiter des contrées nordiques. Merci de me laisser vivre mes passions les plus folles. Merci de croire en moi. Merci d'être *toujours* là pour moi. Merci par-dessus tout pour les simples joies quotidiennes qui me rendent constamment fier de moi et de vous.





## RÉSUMÉ

Les impacts des prédateurs dans les écosystèmes sont fortement déterminés par leur distribution spatiotemporelle fine. L'étude de la sélection d'habitat permet de mieux comprendre les facteurs déterminant cette distribution. Toutefois, bien que l'influence des proies et des habitats aient été grandement étudiée, d'autres facteurs restent moins approfondis, comme l'influence de la territorialité et de l'utilisation d'une tanière de reproduction. De plus, la sélection d'habitat est un processus dynamique à diverses échelles temporelles, mais cet aspect n'est pas toujours considéré. Nous avons examiné l'effet de plusieurs variables environnementales et de variables liées aux interactions intraspécifiques sur la sélection d'habitat du renard arctique (*Vulpes lagopus*). Nous avons aussi évalué comment les renards modulent leur sélection d'habitat selon leur état comportemental et selon des variations de disponibilité des proies et de soins parentaux. Les facteurs considérés jouaient simultanément des rôles centraux pour la sélection d'habitat du renard arctique, et leur importance relative variait selon l'état comportemental et selon la progression de l'été. Les renards évitaient toujours la bordure de leur territoire. Les individus reproducteurs sélectionnaient la proximité à la tanière seulement durant la première période d'étude, qui correspond au moment où les soins parentaux sont les plus fréquents. Les zones de forte densité de nids d'oies étaient sélectionnées quand les renards étaient actifs mais étaient évitées au repos. Ces zones étaient moins sélectionnées après l'éclosion des œufs d'oies. Les réponses aux habitats de la toundra variaient au cours de l'été, mais les relations étaient plus difficiles à interpréter. Nos résultats suggèrent qu'en plus des proies et des habitats, les contraintes associées aux interactions intraspécifiques peuvent être d'importants prédicteurs de la sélection d'habitat des prédateurs. De plus, notre approche intégrant les états comportementaux et les variations temporelles de disponibilité des proies et de soins parentaux a permis d'approfondir les mécanismes associés à la sélection d'habitat. Nos résultats ouvrent de nouvelles avenues dans l'exploration des impacts spatiotemporels des prédateurs sur les proies dans la toundra, et ce, à une échelle fine rarement étudiée à ce jour.

Mots clés : ancre spatiale, état comportemental, interactions prédateur-proie, mouvement, risque de prédation, sélection des ressources, territorialité, toundra arctique, *Vulpes lagopus*





## ABSTRACT

The impacts of predators in their ecosystems are largely related to their fine-scale spatiotemporal distribution, and studying the habitat selection of predators allows to understand key drivers of their distribution. However, even if some drivers have been much studied, like prey distribution and habitat, other drivers like territoriality and the use of a breeding den have received far less attention. Moreover, habitat selection is a dynamic process at various temporal scales, and this aspect still needs to receive attention. We examined how several environmental variables and several variables associated to intraspecific interactions affected arctic fox (*Vulpes lagopus*) habitat selection. We also evaluated how fox modulate habitat selection according to their behavioural state and to temporal variations in prey availability and parental care investment. All considered predictors played central roles in fox habitat selection, and their relative importance varied depending on the behavioural state and temporal variations. Foxes always avoided territory edges. Reproductive individuals selected den proximity only during the first study period which corresponded to a high level of parental care. Higher goose nest density was selected when foxes were active but avoided when resting, and were less selected after egg hatching. Selection for tundra habitats also varied through the summer, but effects were harder to interpret. Our results suggest that intraspecific interaction constraints can be key spatial predictors of predator habitat selection simultaneously with prey distribution and habitat. Furthermore, our approach integrating behavioural states and temporal variations helps a mechanistic understanding of habitat selection. Our results open new avenues for exploring the spatiotemporal impacts of predators on tundra prey at fine spatial scales rarely examined.

Keywords: arctic tundra, behavioural state, spatial anchor, movement, predation risk, resource selection, predator-prey interactions, territoriality, *Vulpes lagopus*



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES.....	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
LA DISTRIBUTION DES PROIES ET DES HABITATS NE SONT PAS SUFFISANTES POUR EXPLIQUER LA SÉLECTION D’HABITAT DES PRÉDATEURS : INCLUSION DES INTÉRACTIONS INTRASPÉCIFIQUES, DES ÉTATS COMPORTENTAUX ET DU TEMPS.....	17
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	17
1.2 PREY AND HABITAT DISTRIBUTION ARE NOT ENOUGH TO EXPLAIN PREDATOR HABITAT SELECTION: ADDRESSING INTRASPECIFIC INTERACTIONS, BEHAVIOURAL STATE AND TIME.....	19
1.3 SUPPLEMENTARY INFORMATION.....	47
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	69
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	75



## LISTE DES TABLEAUX

**Table 1.** Comparison between preferred models ( $\Delta AICc < 4$ ) and simpler models including only habitats and goose nest density, for arctic fox resource selection functions (RSF). Models are presented for two fox behavioural states and two study periods. Note that no prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2). Habitat selection predictors are as follows: distance to territory edges (Edge), distance to the main den (Den), goose nest density (Geese), tundra habitats (Habitat), and reproductive status (Repro).  $k$  = number of parameters,  $-LL$  = negative log-likelihood,  $\Delta AICc$  = difference in AICc compared to the most parsimonious model,  $w_i$  = AICc weight of evidence,  $rs$  = mean k-fold cross validation correlation coefficient  $\pm$  SD.....42

**Table S1.1.** Detailed hypotheses and predictions for each habitat selection predictor used in the resource selection function analysis for arctic fox during **goose incubation** at the territory scale. The probability of selecting a location is modeled from the following spatial attributes: distance from territory edges (Edge), distance from the spatial anchor (Den), goose nest density (Geese) and physical habitat (Habitat). For the hypotheses involving Den, we always included an interaction with the reproductive status (Repro). For the hypotheses involving Prey, we tested the effect of two additive terms (Geese and Habitat) and the effect of an interaction with the complex wetland tundra habitat (Complex wetland). Pos = positive beta coefficient expected; Neg = negative beta coefficient expected; Neutral = beta coefficient expected to be close to zero; None = exploratory analysis without any *a priori* prediction; (+) or (-) = value of the beta coefficient expected to be higher (+) or smaller (-) for the resting state than for the active state; Ref = reference category for the Habitat variable; - = not applicable .....48

**Table S1.2.** Detailed hypotheses and predictions for each habitat selection predictor used in the resource selection function analysis for arctic fox during **goose brooding** at the territory scale. The probability of selecting a location is modeled from the following spatial attributes: distance from territory edges (Edge), distance from the spatial anchor (Den), goose nest density (Geese) and physical habitat (Habitat). For the hypotheses involving Den, we always included an interaction with the reproductive status (Repro). For the hypothesis involving Prey, we tested the effect of two additive

terms (Geese and Habitat). Bold characters indicate when we expected a change in the strength of the coefficient value from the goose incubation to the goose brooding period. Pos = positive beta coefficient expected; Neg = negative beta coefficient expected; Neutral = beta coefficient expected to be close to zero; None = exploratory analysis without any a priori prediction; (+) or (-) = value of the beta coefficient expected to be higher (+) or smaller (-) for the resting state than for the active state; Ref = reference category for the Habitat variable; - = not applicable..... 49

**Table S3.1.** Step length and angle distribution parameters of the top two-state hidden Markov model for arctic fox during the goose incubation and the goose brooding periods. The step lengths are modeled with a Weibull distribution, and the turning angles with a wrapped Cauchy distribution based on a 4-minute interval GPS location dataset. As angles are circular quantities, circular mean is necessary to express a measure of central tendency. A circular mean approaching 0 indicates low turning angles (animals are generally moving forward), while a circular mean approaching 3.14 indicates high turning angles (animals are generally turning backward). Angle concentration is a measure of dispersion, where 0 means uniform distribution and 1 means complete concentration in one direction. .... 54

**Table S3.2.** Proportion of arctic fox locations by behavioural state, based on 4-minute interval GPS location data during the goose incubation and the goose brooding periods (mean  $\pm$  SD). The active behavioural state is characterized by low to high displacement and high directionality. The resting behavioural state is characterized by no or low displacement and low directionality. “Transition” represents locations for which the previous and next behavioural states differ. “Timeout” identifies instances when the GPS tried to calculate a geographic location but no satellites were available to do so. In the relatively flat tundra, these instances mostly reflect times when foxes were inside their den, as preliminary analysis showed that most previous and next locations of a subset of “timeout” locations were in the close vicinity of a den. .... 55

**Table S4.1.** Physical habitat classes used to study arctic fox habitat selection. The study area was classified based on vegetation composition, soil moisture, and density of water channels. We used previous work from Bylot Island [1-3] to set *a priori* classes biologically relevant for arctic foxes, and give in the right column the corresponding vegetation compositions and morphometric descriptions used by this previous research. .... 56

**Table S5.1.** Starting and ending dates for the goose incubation and brooding periods. End of incubation corresponds to the estimated median goose hatching date (n =

number of nests) obtained from the annual Bylot Island goose monitoring (G. Gauthier, unpublished data) and incubation start is 23 days (= incubation length) earlier. The brooding period starts the day after the end of the incubation period and lasts for 23 days according to our study design (brooding duration is actually longer, but fox habitat selection was only studied during the first 23 days to obtain a temporally balanced design). Field surveys for mapping nesting goose density were done from June 30 to July 4 in 2018, and from July 1-6 in 2019. Note that fox cubs require high parental investment during goose incubation, but much lower parental investment during goose brooding when they gradually become thermally independent and learn to forage by themselves.....59

**Table S7.1.** List of candidate arctic fox RSF models assessing log-transformation of the variables Distance from territory edges (Edge) and Distance from the spatial anchor (Den). The effect of the log-transformation is shown for Edge and Den through the negative maximum log-likelihood (-LL), the difference in Akaike information criterion corrected for small sample sizes with the most parsimonious model ( $\Delta AIC_c$ ) and the  $AIC_c$  weight of evidence ( $w_i$ ). All models had k=11 parameters and included Edge (raw or log-transformed), Goose nest density (not shown), Physical habitat (not shown), and Den (raw or log-transformed) with its interaction with reproductive status of individuals. Covariates are further defined in the main text (section 2.5 *Georeferenced predictors (step 4)*). Model selection was done within each goose breeding period (incubation and brooding) and behavioural state (active and resting). The lines in bold under “Transformations” identify top-ranked models and these transformations (or lack of) were applied in the state- and period-specific resource selection analyses described in section 2.6 *Behaviour- and period-specific habitat selection (step 5)*. .....63

**Table S8.1.** Parameter estimates of mixed-effect best (top-ranked or averaged) models of resource selection function (RSF) for arctic foxes in their active and resting behavioural states during the goose incubation (n=21 fox-summers) and brooding (n=20 fox-summers) periods (see Table 1). Only the terms included in the best model appear in the corresponding analysis table. Covariates are defined in the main text (section 2.5 *Georeferenced predictors (step 4)*). Standardized selection coefficients ( $\beta$ ) and their 95% confidence intervals (95% CI) are shown. “Mesic habitat” and “Reproductive” are the reference categories for Physical habitat and Reproductive (Rep.) status, respectively. Coefficients in bold indicate where 95% confidence intervals exclude zero. ....64

**Table S8.2.** Mean values with 95% CI of **distance to the edge** (meters) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period and behavioural state.

Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF..... 65

**Table S8.3.** Mean values with 95% CI of **distance to the den** (meters) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period, behavioural state and reproductive status. Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF. For reproductive status, R and NR indicate reproductive and non-reproductive. .... 65

**Table S8.4.** Mean values with 95% CI of goose nest density (geese/ha) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period and behavioural state. Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF. Note that no prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2)..... 66



## LISTE DES FIGURES

**Figure 0.** La colonie de Grande oie des neiges de l'île Bylot présente une distribution hétérogène des couples nicheurs (a) où les interactions entre renards arctiques et oies nicheuses défendant leur nid sont fréquentes (b). Crédit photo Dominique Berteaux. .... 12

**Figure 1.** Study design used to assess arctic fox habitat selection drivers within the goose colony of Bylot Island. We used goose egg hatching and gradual emancipation of fox cubs as a phenological transition to assess temporal variations in fox habitat selection (a). We collected movement data during two periods from territorial foxes by tracking them with GPS collars. Territory edges were mapped by calculating a kernel utilization density for each individual while reproductive status and location of dens were assessed in the field (b; five individual territories shown during goose incubation in 2019). We classified individual location data into active and resting behavioural states using hidden Markov models (c and d). Five habitat categories were identified in the study area from a satellite image (e) while goose nest density was mapped from field surveys (f)..... 43

**Figure 2.** Maps showing the relative probability of selection based on third-order resource selection function (RSF), for one reproductive male arctic fox during its active state in 2019, in the snow goose colony of Bylot Island. Relative probabilities of selection are estimated with the preferred model (left column), which always includes distance to territory edges and distance to the main den, and with the model including only goose and habitat variables (right column). Territory edges of two neighbouring males are shown. The top row shows predicted relative probabilities for the goose incubation period, while the bottom row concerns the goose brooding period. Maps generated for the same fox during their resting behavioural state are presented in Supporting Information S8, Figure S8.1. Relative probabilities of selection from low to high are specific to each map, so colours should not be compared among maps. Black triangles represent main den locations..... 44

**Figure 3.** Predicted relative probability of selection ( $\pm 95\%$  CI) of arctic foxes as a function of nesting goose density (a proxy of nest density, a and b), distance to territory edges (c and d), and distance to the main den (e to h), for two periods and two behavioural states identified by animal silhouettes. Predictions are derived from the

parameter estimates of the preferred models in Table 1. The  $y$  and  $x$  axes differ between plots. No prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2)..... 45

**Figure 4.** Standardized parameter estimates of tundra habitats ( $\beta \pm 95\%$  CI) from resource selection function analyses conducted on arctic foxes. Parameter estimates from the preferred models in Table 1 are presented for two periods identified by symbol shapes and two behavioural states identified by symbol colors (see animal silhouettes). Selection and avoidance are represented by positive and negative values along the  $x$ -axis, respectively. For clarity, parameter estimates and CI are shown on the logit scale (as estimated by logistic regression) ..... 46

**Figure S2.1.** Location of the study area on Bylot Island in the Canadian High Arctic and contour of the snow goose colony in 2018 and 2019. The study area overlaps the Greater snow goose colony. Panel a) enlargement of Bylot Island; panels b) and c) enlargement of the study area showing the contours of the snow goose colony in 2018 and 2019 ..... 51

**Figure S5.1.** Relative proportion of the study area covered by each goose density class for the 6,438 ha area surveyed in 2018 to generate the goose density map. Note that the [0-2] class includes areas surveyed in the study area but located outside the goose colony. Also note that in 2018 the median patch area [interquartile range] was 11.0 ha [7.2; 17.0])..... 60

**Figure S5.2.** Relative proportion of the study area covered by each goose density class for the 5,692 ha area surveyed in 2019 to generate the goose density map. Note that the [0-2] class includes areas surveyed in the study area but located outside the goose colony. Also note that in 2019 the median patch area [interquartile range] was 7.6 ha [5.0; 11.8])..... 61

**Figure S8.1.** Maps showing the relative probability of selection based on third-order resource selection function (RSF), for one reproductive male arctic fox during its resting state in 2019, in the snow goose colony of Bylot Island. Relative probabilities of selection are estimated with the preferred model (left column), which always includes distance to territory edges and distance to the main den, and with the model including only goose and habitat variables (right column). Territory edges of two other males are presented. The top row shows predicted relative probabilities for the goose incubation period, while the bottom row concerns the goose brooding period. Relative

probabilities of selection from low to high are specific to each map, so colours should not be compared among maps. Black triangles represent main den locations. ....67



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'étude des prédateurs et de leur comportement est d'une grande importance pour la compréhension du fonctionnement des communautés animales. Par leur position de consommateurs secondaires ou tertiaires dans les réseaux trophiques, ils remplissent diverses fonctions biologiques essentielles (Estes *et al.*, 2011). Plus spécifiquement, la compréhension de leur distribution spatiale et temporelle est primordiale pour mieux comprendre leurs impacts écologiques. Par exemple, les prédateurs limitent ou régulent spatialement et temporellement l'abondance des proies (Fauteux, Gauthier & Berteaux, 2016). La consommation des prédateurs peut ainsi générer des extinctions locales à fine échelle spatiale, par épuisement des proies dans une parcelle (Morris, 2004; Abrams, 2007). Outre ces impacts directs associés à la consommation, les prédateurs ont aussi des impacts indirects significatifs sur les proies (Werner & Peacor, 2003; Preisser, Bolnick & Benard, 2005), le mécanisme sous-jacent étant que la présence d'un prédateur peut être perçue par ses proies potentielles comme un risque de prédation (Gaynor *et al.*, 2019). Cette perception peut générer des comportements anti-prédateurs, comme une augmentation de la vigilance (Armitage, 2004), ou même un évitement complet des habitats fortement utilisés par le prédateur (Lima & Dill, 1990; Creel *et al.*, 2005). Ces comportements anti-prédateurs peuvent à leur tour occasionner une série d'impacts au niveau individuel. Par exemple, une proie passant plus de temps en vigilance peut passer moins de temps à se nourrir ce qui peut affecter négativement son succès reproducteur (Werner & Peacor, 2003; Creel & Christianson, 2008).

La distribution spatiale et temporelle du risque de prédation perçu a mené au concept de « paysage de la peur » (Laundre, Hernandez & Altendorf, 2001; Laundre, Hernandez & Ripple, 2010). Ce paysage est fortement influencé par la distribution du risque de prédation, qui elle, est modulée par la distribution spatiale et temporelle des prédateurs (Valeix *et al.*,

2009; Gaynor *et al.*, 2019). La distribution des prédateurs est largement modulée par des facteurs individuels et environnementaux pouvant influencer leur utilisation de l'espace et plus spécifiquement leur sélection d'habitat (Mayor, Schneider, Schaefer & Mahoney, 2009; Martin *et al.*, 2013). Ainsi, une meilleure compréhension de l'influence qu'exercent les facteurs individuels et les composantes physiques et biologiques de l'environnement sur l'utilisation de l'espace et la sélection d'habitat des prédateurs permettrait d'améliorer notre compréhension des impacts spatiaux et temporels de la prédation à l'échelle d'une communauté.

Il incombe ici de bien distinguer l'utilisation de l'espace et la sélection d'habitat. L'utilisation de l'espace est définie comme la manière par laquelle un organisme utilise son environnement physique et biologique, par exemple, la taille de son domaine vital ou sa vitesse de déplacement dans un certain couvert végétal (Hall, Krausman & Morrison, 1997). La sélection d'habitat est plutôt un processus impliquant des choix parmi les composantes de l'habitat disponibles (Johnson, 1980). En ce sens, l'habitat est défini comme l'ensemble des composantes biotiques et abiotiques nécessaires à un organisme (Hall, Krausman & Morrison, 1997), correspondant ainsi par définition à une niche multidimensionnelle. Les choix d'habitat sont hiérarchisés selon plusieurs échelles spatio-temporelles, classées en quatre ordres de sélection par Johnson (1980). Un organisme répondrait prioritairement aux facteurs limitant la valeur sélective des individus à grande échelle spatio-temporelle, comme celle de l'aire de répartition (1<sup>er</sup> ordre de Johnson; échelle continentale et multiannuelle) où celle du positionnement du domaine vital (2<sup>e</sup> ordre de Johnson; échelle régionale et annuelle ou saisonnière) (Rettie & Messier, 2000). À plus fine échelle, comme celle de la parcelle d'habitat (3<sup>e</sup> ordre de Johnson; échelle locale et journalière ou horaire), ou celle de la localisation d'une ressource dans une parcelle (4<sup>e</sup> ordre de Johnson; échelle du micro-habitat et horaire ou infrahoraire), ces choix seraient finement modulés par une pléiade de facteurs limitants de seconde priorité, mais tout de même importants (Rettie & Messier, 2000). Ainsi, il est impératif de garder en tête cette hiérarchie pour identifier les composantes de l'habitat les plus susceptibles d'influencer la distribution des prédateurs à une échelle donnée.

Dans la littérature écologique, la distribution spatiale des impacts d'un prédateur est souvent considérée comme temporellement statique. Toutefois, cette distribution spatiale peut varier à plusieurs échelles temporelles, selon des changements dans la sélection d'habitat des prédateurs. Par exemple, le rythme journalier d'activité d'un prédateur peut engendrer des variations des impacts du prédateur sur ses proies selon l'heure de la journée (Kohl *et al.*, 2018). À une échelle temporelle plus grossière (p. ex., saison), la distribution des prédateurs varie selon des changements environnementaux, et aussi selon des changements individuels (p. ex., évènement d'histoire de vie). Toute vision fixe des impacts spatiaux d'un prédateur est attribuable au manque de connaissance sur l'ajustement temporel du comportement de sélection d'habitat des prédateurs. Plus particulièrement, la sélection d'habitat propre à un état comportemental (qui peut changer à une fine échelle temporelle) et l'ajustement face à des changements phénologiques saisonniers (échelle temporelle intermédiaire) demeurent relativement peu intégrés dans l'étude des effets de la distribution des prédateurs sur leurs proies.

Nous abordons maintenant le sujet de la causalité de la sélection d'habitat des prédateurs, avant de nous concentrer sur deux éléments importants pour bien comprendre la sélection d'habitat, à savoir les variations comportementales et temporelles qui peuvent l'affecter. Nous présentons ensuite le système d'étude utilisé dans ce projet de maîtrise, puis définissons les principaux objectifs, hypothèses et prédictions qui ont structuré notre recherche.

### **Expliquer la sélection d'habitat d'un prédateur**

La sélection d'habitat peut être vue comme une hiérarchie de décisions qui obéissent à des règles et aident un organisme à utiliser son environnement de façon optimale parmi un éventail de choix disponibles (Stephens, 2008). Un prédateur fait face à une grande diversité de facteurs externes (comme la distribution des proies), mais aussi internes (comme son statut reproducteur) qui peuvent affecter simultanément ses mouvements et sa sélection d'habitat

(Martin *et al.*, 2013). Considérant la nature multifactorielle de la sélection d'habitat, un organisme doit constamment faire de nombreux compromis pour ultimement choisir un habitat au temps  $t$ . Ce choix d'habitat serait donc hiérarchisé selon l'importance des facteurs en cause (Stephens & Krebs, 1986). Considérer simultanément plusieurs facteurs peut permettre de quantifier leur importance relative dans la sélection d'habitat d'un prédateur.

La distribution des prédateurs serait principalement influencée par des processus ascendants (en anglais, « bottom-up »), liés à la distribution des proies (Mitchell & Hebblewhite, 2012) ou, plus indirectement, à la distribution des ressources des proies (Sih, 1998). Les prédateurs devant régulièrement acquérir des proies pour assurer leur métabolisme, leur sélection d'habitat devrait être fortement influencée par la disponibilité en proies, et ce, à plusieurs échelles spatio-temporelles (Pinaud & Weimerskirch, 2005). Toutefois, considérant que la disponibilité en proies s'avère un facteur limitant principal des prédateurs (White, 2008), assurer une disponibilité suffisante en proies pourrait être satisfait à de larges échelles spatio-temporelles, et ainsi, la sélection d'habitat à de plus fines échelles pourrait être davantage influencée par les facteurs limitants de seconde priorité (Rettie & Messier, 2000). De ce fait, il est primordial d'élargir notre vision des facteurs influençant la distribution des prédateurs à fine échelle spatio-temporelle puisqu'une vision axée uniquement sur les proies peut omettre d'autres facteurs cruciaux, notamment des facteurs associés aux relations intraspécifiques. Cette considération est d'autant plus importante quand on s'intéresse aux interactions entre prédateurs et proies, considérant que les interactions directes surviennent principalement à de fines échelles spatio-temporelles (Basille *et al.*, 2015; Chacin & Stallings, 2016).

L'efficacité des déplacements et le succès de la chasse sont également d'importants facteurs guidant la sélection d'habitat des prédateurs. Les caractéristiques physiques de l'habitat physique et le couvert végétal peuvent diminuer la mobilité d'un prédateur et réduire ses préférences pour certaines composantes du paysage (Squires *et al.*, 2013; Recio, Seddon & Moore, 2015). Dans certains cas, ces composantes affectent le taux de récolte de proies du prédateur, ce qui peut aussi influencer ses préférences (Hebblewhite, Merrill & McDonald,



2005; Lecomte, Careau, Gauthier & Giroux, 2008). À titre d'exemple, Hopcraft, Sinclair & Packer (2005) ont démontré que le lion (*Panthera leo*) sélectionne les habitats dont les couverts végétaux rendent les proies plus vulnérables, et ce, même si ces habitats ne sont pas ceux ayant les plus fortes densités de proies.

Outre les facteurs environnementaux, certaines particularités comportementales propres à la biologie d'une espèce peuvent fortement influencer la distribution des individus dans l'espace et dans le temps. Par exemple, de nombreux prédateurs sont territoriaux et défendent donc une aire exclusive d'utilisation contre l'intrusion de conspécifiques (Brown & Orians, 1970). Cette compétition pour l'espace associée à la territorialité structure la distribution des individus à l'échelle du paysage (Borger, Dalziel & Fryxell, 2008). Cette structure (incluant notamment la distribution des territoires, leur taille et leur degré de superposition) serait influencée principalement par la disponibilité, l'abondance et la prévisibilité des ressources (Maher & Lott, 2000; McLoughlin, Ferguson & Messier, 2000). Toutefois, à plus fine échelle spatiale comme à l'intérieur du territoire, des interactions intraspécifiques directes et indirectes influenceraient la distribution des individus (Mech, 1977; Moorcroft, Lewis & Crabtree, 1999). La territorialité nécessite une combinaison de défenses territoriales directes (patrouille et agression) et indirectes (marquage par urine et fèces, signaux sonores) fortement interreliées (Brown & Orians, 1970). La présence de l'un ou l'autre de ces mécanismes de défense par un conspécifique voisin serait suffisante pour induire des comportements d'évitement (Lewis & Murray, 1993; Mech, 1994), occasionnant des patrons de distribution à fine échelle (Schlägel, Merrill & Lewis, 2017). Par exemple, Mech & Harper (2002) ont démontré que le loup gris (*Canis lupus*) utilise de façon disproportionnée le centre de son territoire par rapport à la bordure pour diminuer ses probabilités de rencontrer un individu d'une meute voisine. Malgré l'influence de la territorialité sur la distribution fine des prédateurs, ce facteur est rarement considéré dans les études multifactorielles de sélection d'habitat à fine échelle (mais voir Schlägel, Merrill & Lewis (2017)).

Certains prédateurs retournent régulièrement à des points fixes de leur territoire pour répondre à divers besoins, comme par exemple des aires de repos (Haase *et al.*, 2020), des points d'eau (Rozen-Rechels *et al.*, 2015), des lieux d'élevage de jeunes (Tannerfeldt, Moehrenschrager & Angerbjorn, 2003), ou des points d'observation particulièrement efficaces. Ces points spatiaux peuvent alors constituer alors des ancrages spatiaux biaisant l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat. Dans certains cas extrêmes, ces ancrages spatiaux sont centrales au territoire et utilisées avec une très grande fréquence, si bien que les individus utilisent une stratégie de quête alimentaire depuis un point central (en anglais, « central-place foraging ») (Orians & Pearson, 1979). La présence d'ancrages spatiaux induit des va-et-vient réguliers, ce qui amène une contrainte dans l'utilisation de l'espace par les individus, où la probabilité d'utiliser une parcelle diminuerait en fonction de la distance à ces points (Schoener, 1979). Chez les mammifères de l'ordre des carnivores, une source d'ancrage spatial commune est l'utilisation d'une tanière de reproduction. Cependant, les contraintes associées à l'utilisation d'une tanière peuvent moduler la distribution des prédateurs de façon variable selon le stade de reproduction et selon le statut reproducteur. Considérant l'utilisation de tanières chez plusieurs prédateurs communs (loup gris, renard roux (*Vulpes vulpes*)), intégrer ce facteur dans une approche multifactorielle de sélection d'habitat à fine échelle s'avère essentiel pour ultimement mieux comprendre l'impact de la présence d'ancrages spatiaux chez des prédateurs sur la distribution des proies (Shultz & Noë, 2002; Thomson, Forsman, Sardà-Palomera & Mönkkönen, 2006).

Plusieurs études sur les prédateurs ont cherché à mieux comprendre l'importance des variables environnementales (distribution des proies, couvert végétal, caractéristiques physiques des habitats) et des contraintes associées aux interactions intraspécifiques (comme la territorialité ou à la présence d'ancrages spatiaux liés aux soins parentaux). Toutefois, dans la plupart des cas, ces variables étaient considérées individuellement ou en sous-groupes, ce qui ne permettait pas de considérer l'importance de ces facteurs les uns par rapport aux autres. Une approche considérant ces facteurs simultanément permettrait clairement d'approfondir la compréhension des compromis de sélection d'habitat réalisés par les prédateurs.

## Variations comportementales de sélection d'habitat chez les prédateurs

L'état comportemental est un concept qui peut prendre place dans un large gradient de complexité du comportement animal. L'état comportemental fera ici référence à une catégorisation de différents comportements complexes (quête alimentaire, capture d'une proie, etc.) en classes plus larges comme l'activité et le repos. La réponse spatio-temporelle des prédateurs aux facteurs environnementaux et individuels est aussi déterminée par des contraintes physiologiques nécessitant des changements d'état comportemental (Nathan *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2013). Par exemple, un individu peut ajuster sa sélection d'habitat afin de satisfaire des motivations spécifiques à un état comportemental, comme se nourrir en phase active ou satisfaire les besoins de sommeil ou limiter les pertes d'énergie en phase de repos. La flexibilité associée à ces ajustements temporels fins permet à un individu de minimiser les coûts associés à l'utilisation de son environnement tout en maximisant les bénéfices qu'il peut tirer de celle-ci. Par exemple, le lycaon (*Lycaon pictus*) et le lion évitent systématiquement les sites les plus risqués (présence humaine) lorsqu'ils sont au repos, mais sélectionnent lorsqu'ils sont actifs des sites leur permettant de maximiser leur gain énergétique tout en tolérant un certain niveau de risque (Abrahms *et al.*, 2016; Suraci *et al.*, 2019).

Moduler la sélection d'habitat selon l'état comportemental permet aussi de minimiser les coûts des interactions intraspécifiques. Par exemple, un prédateur qui doit prendre certains risques afin de défendre un territoire pourrait le faire uniquement en phase active, par exemple en patrouillant régulièrement la bordure de son territoire (Lehmann, Funston, Owen & Slotow, 2008). Ainsi, il pourrait minimiser les coûts associés aux interactions négatives intraspécifiques en phase de repos. Des comportements associés à la reproduction, comme les soins parentaux, peuvent aussi influencer le choix d'habitat selon l'état comportemental. Ainsi, pour les espèces dont les jeunes demeurent pendant des semaines dans une tanière ou un nid, les soins parentaux nécessitent des visites régulières à un site donné. Par exemple, chez plusieurs mammifères, les adultes doivent allaiter les jeunes en plus d'assurer leur protection contre des prédateurs ou des compétiteurs (Malcolm, 1985). Ainsi, un adulte

devant se reposer pourrait sélectionner des sites situés près des jeunes, ce faisant, il pourrait assurer des soins parentaux (comme la surveillance) tout en répondant simultanément à son besoin de réduire au maximum ses dépenses d'énergie. À titre d'exemple, Meia & Weber (1993) ont montré que les femelles de renards roux utilisaient des sites de repos près de leur tanière seulement quand elles avaient des renardeaux.

Omettre d'intégrer l'état comportemental à la sélection d'habitat peut mener à des inférences erronées quant aux facteurs déterminant la distribution fine des prédateurs, et ainsi, voiler l'importance écologique associée à certaines variables (Roever, Beyer, Chase & Aarde, 2014; Abrahms *et al.*, 2016). De plus, plusieurs études de sélection d'habitat des prédateurs intègrent l'état comportemental seulement indirectement. L'exemple classique est de quantifier dans un premier temps le taux d'activité journalier des individus et dans un deuxième temps de considérer une réponse spécifique à l'heure de la journée (voir par exemple Forester, Im & Rathouz (2009); Kohl *et al.* (2018); Courbin *et al.* (2019)). Cette approche est imparfaite, car même si la distribution des états comportementaux au sein d'une journée peut présenter des patrons temporels, le choix d'un état comportemental par un individu reste une décision ponctuelle. Cette approche est cependant répandue, car dans plusieurs systèmes, les variations de luminosité associées au cycle jour-nuit sont importantes pour les interactions entre un prédateur et ses proies. Toutefois, ce n'est pas toujours le cas, comme en Arctique durant l'été où une lumière forte est toujours présente.

### **Variations temporelles de la sélection d'habitat chez les prédateurs**

À l'échelle intra-annuelle, un prédateur peut faire face à des changements environnementaux importants auxquels il doit ajuster ses comportements. Les individus doivent notamment répondre spatialement aux fluctuations temporelles de la disponibilité et de la distribution des ressources associées à des changements phénologiques saisonniers (Stickney, 1991; Squires, Decesare, Kolbe & Ruggiero, 2010). Par exemple, Squires, Decesare, Kolbe & Ruggiero (2010) ont montré que le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) comprimait son aire d'utilisation l'hiver pour sélectionner les habitats où sa proie principale

(le lièvre d'Amérique; *Lepus americanus*) se concentre, alors qu'à l'été, son aire d'utilisation était davantage étendue, possiblement en réponse aux changements de distribution des proies alternatives.

À une échelle temporelle plus fine que les saisons, des événements écologiques épisodiques et prédictibles nécessitent aussi l'évolution d'une stratégie flexible de sélection d'habitat (Rayl *et al.*, 2018; Hefty & Stewart, 2019). Les disponibilités massives mais intermittentes d'une ressource (en anglais « pulsed resources ») sont des événements peu communs mais de première importance dans plusieurs systèmes écologiques (Yang, Bastow, Spence & Wright, 2008). Un organisme peut sélectionner durant ce type d'évènement les habitats où la ressource pulsée se concentre (Hefty & Stewart, 2019). Ce biais spatial vers la ressource pulsée peut induire une diminution d'utilisation, voire un évitement de sites sélectionnés avant ou après l'évènement (Stickney, 1991; Crook *et al.*, 2019). Pour un prédateur, la présence passagère d'une proie principale peut être considérée comme une ressource pulsée, et induire pour les autres proies un relâchement temporaire du risque de prédation là où la ressource pulsée est absente ou peu concentrée (McKinnon, Berteaux, Gauthier & Bêty, 2013; Szymkowiak & Kuczynski, 2015).

Des changements temporels peuvent aussi survenir au niveau individuel, ce qui affecte les décisions de sélection d'habitat. Le cycle de reproduction d'un individu peut par exemple significativement affecter sa sélection d'habitat (Yeldell *et al.*, 2017). Ainsi, assurer la survie des jeunes peut être la motivation principale déterminant les mouvements durant la reproduction, alors que trouver de la nourriture peut être la motivation principale à d'autres moments de l'année. De ce fait, la vulnérabilité des jeunes et leurs besoins énergétiques affectent les habitats sélectionnés ou évités par un parent (Viejou *et al.*, 2018). Temporellement, une augmentation de l'autonomie des jeunes (et une diminution concomitante des soins parentaux) diminuerait cette réponse spatiale liée aux jeunes et aux structures leur étant associées, comme la tanière ou le nid (Eriksen *et al.*, 2011; Poessel & Gese, 2013). Ce relâchement pourrait permettre aux adultes d'espèces prédatrices d'exploiter

des sites plus distants de la tanière, affectant ainsi la distribution temporelle du risque de prédation (Eriksen *et al.*, 2009).

### **Systeme d'étude**

Le renard arctique est un prédateur au rôle fonctionnel important dans les écosystèmes qu'il occupe. Il possède une vaste répartition circumpolaire (Berteaux *et al.*, 2017). Dans la grande majorité de son aire de répartition, le renard arctique est un prédateur spécialiste qui a une préférence marquée pour certaines proies, mais qui exploite tout de même de manière opportuniste de nombreuses proies. Dans plusieurs systèmes où il est étudié, les petits rongeurs, comme les lemmings, et les œufs d'oiseaux migrateurs grégaires comme les oies et les eiders, sont ses proies principales alors que les œufs d'oiseaux moins grégaires (limicole, passereaux, etc.) constituent des proies alternatives qui sont consommées quand elles sont découvertes mais qui ne sont pas recherchées activement (Gauthier *et al.*, 2011; Legagneux *et al.*, 2012). La distribution des proies principales est un déterminant important de sa sélection d'habitat à fine échelle spatiale (Jepsen, Eide, Prestrud & Jacobsen, 2002). Les impacts du renard arctique sur ses proies sont spécifiques à certains habitats de la toundra, suggérant donc que l'espèce n'a pas une sélection d'habitat neutre (Smith, Gilchrist & Smith, 2007; Léandri-Breton & Bêty, 2020).

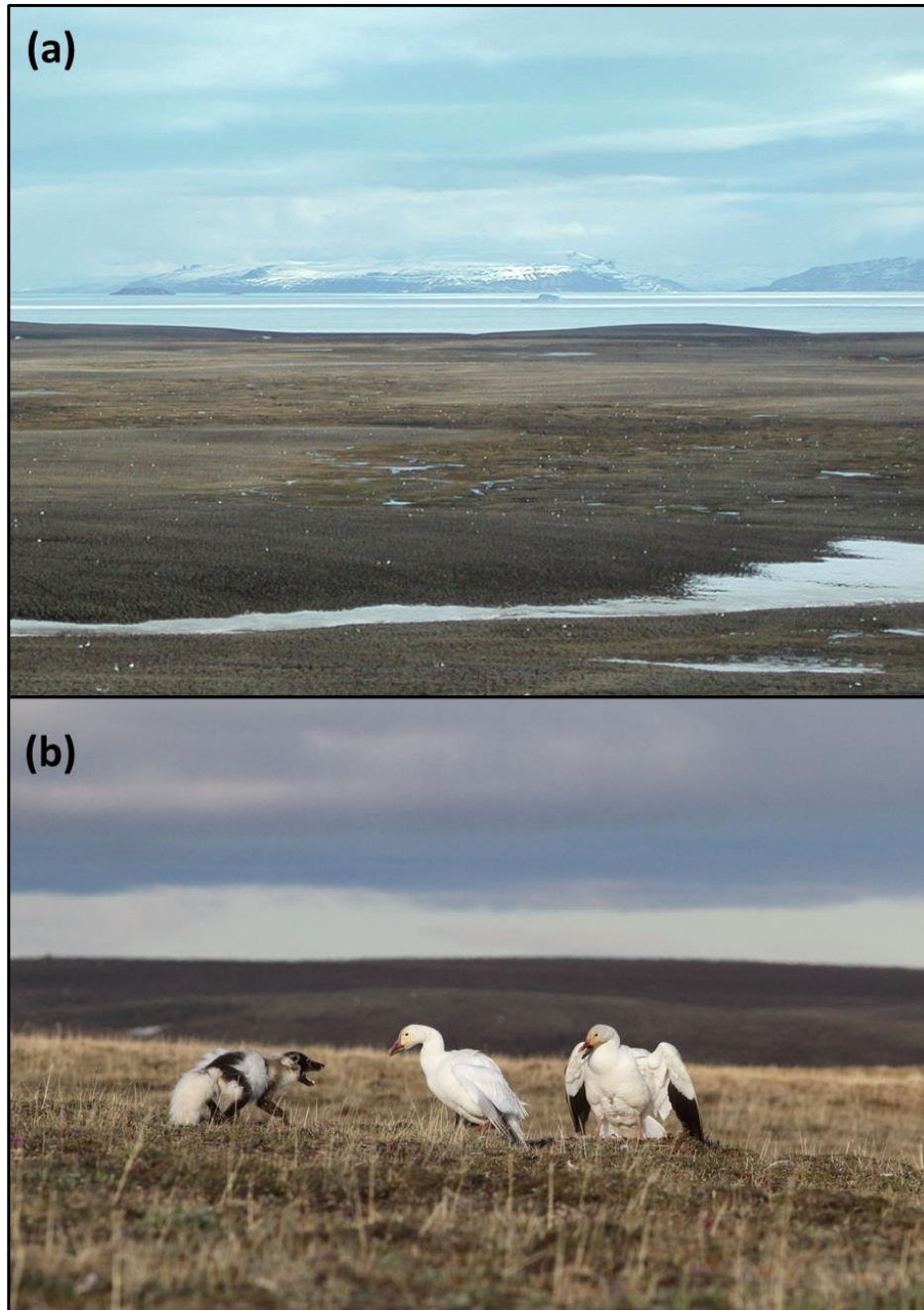
Le renard arctique est une espèce territoriale. Quand la distribution des proies est relativement concentrée et qu'elle est prévisible dans l'espace et dans le temps, un couple reproducteur tolère peu les chevauchements de territoire avec les conspécifiques (Eide, Jepsen & Prestrud, 2004). Cette espèce est relativement fidèle à son territoire à l'intérieur d'une année et d'une année à l'autre, une grande fidélité pouvant être expliquée par son comportement de mise en réserve de nourriture (Rioux *et al.*, 2017). La mise en réserve consiste à stocker et dissimuler des ressources pour une utilisation différée (Vander Wall, 1990). Un renard arctique pourrait mettre en réserve jusqu'à 90% des ressources récoltées durant l'été (Careau *et al.*, 2008), soit dans certains systèmes plus de 1000 œufs (Samelius &

Alisauskas, 2000). Ce comportement augmenterait la valeur d'un territoire pour le renard arctique en assurant une disponibilité annuelle des ressources, notamment pour initier la prochaine reproduction au moment (fin de l'hiver) où les proies sont encore peu accessibles car elles hivernent sous la neige ou dans des régions éloignées.

Le renard arctique élève ses jeunes à la fin du printemps et en été, durant le pic annuel de température et de disponibilité alimentaire. Comme de nombreux canidés et mustélidés, cette espèce utilise une tanière de reproduction pour la mise-bas et l'élevage des jeunes (Audet, Robbins & Larivière, 2002). La femelle et, dans une moindre mesure, le mâle, reviennent régulièrement à la tanière pour nourrir et prodiguer les soins parentaux (Strand *et al.*, 2000). La mise-bas a lieu entre la mi-avril et la mi-mai (Audet, Robbins & Larivière, 2002). Les jeunes gagnent rapidement en masse et en autonomie pour émerger de la tanière durant le mois de juin (Morin, 2015). Ils commencent à explorer les alentours de la tanière à l'âge d'environ huit semaines, puis réduisent progressivement son utilisation avant de la quitter vers 12 semaines, aux alentours de la fin juillet (Garrott, Eberhardt & Hanson, 1984; Frafjord, 1992). Le nombre de visites des adultes à la tanière diminue graduellement après l'émergence (Garrott, Eberhardt & Hanson, 1984).

La population étudiée est celle de l'île Bylot dans le Parc National Sirmilik au Nunavut. Plus spécifiquement, les individus à l'étude se retrouvent tous dans une colonie de Grande oie des neiges (*Anser caerulescens atlantica*) couvrant 70 km<sup>2</sup> et comptant plus de 20 000 couples nicheurs (Figure 0a). La superficie de la colonie, son emplacement et le nombre de couples nicheurs sont relativement stables d'une année à l'autre (Hughes, Reed & Gauthier, 1994). Le succès reproducteur de la population de renard arctique étudiée dépend fortement des pics de densité de lemmings (Chevallier, Gauthier, Lai & Berteaux, 2020). Toutefois, les individus dont le territoire se trouve dans la colonie d'oies peuvent parfois se reproduire durant les années de creux d'abondance de lemmings (Giroux *et al.*, 2012), démontrant ainsi l'importance des œufs d'oies pour ces individus. Les œufs d'oies sont très abondants durant la saison de nidification, qui dure 23 jours (Poussart, Larochelle & Gauthier, 2000). Après l'éclosion des œufs, cette ressource est réduite considérablement,

même si les renards peuvent continuer d'utiliser les œufs préalablement cachés (Careau *et al.*, 2008).



**Figure 0.** La colonie de Grande oie des neiges de l'île Bylot présente une distribution hétérogène des couples nicheurs (a) où les interactions entre renards arctiques et oies nicheuses défendant leur nid sont fréquentes (b). Crédit photo Dominique Berteaux.



## Objectifs, hypothèses et prédictions

Ce projet de recherche vise à mieux comprendre le comportement de sélection d'habitat des prédateurs en évaluant l'importance de contraintes associées aux interactions intraspécifiques, comme la territorialité et l'utilisation d'une tanière de reproduction, relativement à des facteurs environnementaux associés à la distribution des proies et des habitats. Plus spécifiquement, le **premier objectif** du chapitre 1 est de quantifier la sélection d'habitat du renard arctique à l'intérieur de son territoire (3<sup>e</sup> ordre de sélection de Johnson (1980)) durant l'été arctique dans une colonie de Grande oie des neiges. Nous avons accordé une attention particulière aux effets des bordures de territoire, de l'emplacement de la tanière, de la densité de proies principales (œufs d'oies) et des habitats. L'hypothèse sous-jacente à cet objectif est que les facteurs environnementaux et les contraintes associées aux interactions intraspécifiques influencent la sélection d'habitat du renard arctique. Les prédictions principales de cette hypothèse sont les suivantes :

- 1) Les renards évitent les bordures de territoire (justification : les risques d'interactions négatives avec un renard voisin sont plus grands en bordure qu'au centre du territoire).
- 2) Les renards reproducteurs sélectionnent les abords de leur tanière (justification : les dépenses d'énergie dues au temps de transit entre la tanière et les sites d'alimentation sont plus faibles en chassant aux alentours de la tanière que plus loin, et les soins aux jeunes demandent une présence dans les environs de la tanière).
- 3) Les renards sélectionnent les sites où la disponibilité en œufs d'oies est élevée (justification : les gains d'énergie associés à la recherche alimentaire sont supérieurs en exploitant les sites à forte disponibilité en proies).
- 4) Les renards évitent les habitats peu propices aux lemmings, tels les milieux xériques, les milieux graveleux et les prairies humides (justification : comme la prédiction 3).

Le **deuxième objectif** est de déterminer comment les renards ajustent leur comportement de sélection d'habitat selon leur état comportemental. L'hypothèse sous-

jacente à cet objectif est que les renards modulent leur sélection d'habitat selon leur état comportemental. Les prédictions pour cette hypothèse sont les suivantes :

1) Les renards évitent les bordures de territoire davantage lorsqu'ils sont au repos que lorsqu'ils sont actifs (justification : l'état comportemental actif inclut vraisemblablement les comportements associés à la défense du territoire comme le marquage olfactif, les aboiements, et les patrouilles de territoire, alors qu'en état de repos, le risque d'interactions négatives avec un renard voisin devrait probablement être gardé au minimum).

2) Les renards reproducteurs sélectionnent davantage des sites aux abords de leur tanière de reproduction lorsqu'ils sont au repos que lorsqu'ils sont actifs (justification : l'état comportemental repos inclut vraisemblablement les comportements associés aux soins parentaux comme la vigilance et la lactation sur la tanière, alors que l'état actif est davantage associé à la quête alimentaire et aux comportements de défense territoriale).

3) Durant la période d'incubation des oies (mais pas après l'éclosion), les renards sélectionnent les sites où la disponibilité en œufs d'oies est élevée, mais seulement quand ils sont actifs (justification : les oies adultes défendent activement leur nid contre les prédateurs, en attaquant ceux-ci quand ils sont aux alentours du nid, ce qui constitue un risque potentiel de blessure pour un renard (Figure 0b). En état actif, les renards doivent affronter ce risque pour prélever des œufs, mais ils peuvent éviter le risque en état de repos en se tenant loin des nids. De plus, les choix associés à l'état de repos devraient être indépendants de la disponibilité en proie puisque la motivation principale de cet état est de limiter les dépenses d'énergie).

4) Les renards évitent les habitats peu propices aux lemmings, mais davantage quand ils sont actifs que quand ils sont au repos (justification : les choix d'un prédateur en état actif devraient être positivement influencés par la disponibilité en proie pour assurer une quête alimentaire optimale, alors que les choix associés à l'état de repos devraient être indépendants de la disponibilité en proie puisque la motivation principale de cet état est de limiter les dépenses d'énergie).

Le **troisième objectif** est d'étudier l'ajustement temporel de la sélection d'habitat des renards arctiques durant l'été arctique, de part et d'autre d'une transition phénologique importante dans notre système d'étude. Cette transition est due à l'éclosion des œufs d'oies qui provoque une diminution abrupte de la disponibilité d'une ressource alimentaire principale. De plus, cette transition correspond aussi au gain rapide d'autonomie des jeunes. Dans un but de simplification, nous ferons référence à la période avant la transition phénologique comme la période d'incubation des oies et de soins parentaux intensifs des renards, et la période après comme la période d'élevage des oisons et de soins parentaux limités des renards. L'hypothèse sous-jacente à cet objectif est que les changements temporels de disponibilité des proies et de soins parentaux influencent la sélection d'habitat des renards. Les prédictions pour cette hypothèse sont les suivantes :

- 1) Les renards évitent les bordures de territoire de manière constante au fil du temps (justification : les territoires des renards arctiques étant maintenus annuellement, les comportements associés à la territorialité devraient être maintenus durant les périodes à l'étude).
- 2) Les renards reproducteurs sélectionnent davantage les sites à proximité de la tanière quand les jeunes sont fortement dépendants, c.-à-d. durant la période d'incubation des oies par rapport à la période d'élevage des oisons (justification : les jeunes n'ont pas encore acquis une autonomie énergétique durant cette première période nécessitant ainsi davantage de soins parentaux, et donc, les adultes reproducteurs devraient minimiser leurs dépenses d'énergie dues à la recherche alimentaire en restant à proximité du point central principalement durant cette première période).
- 3) Les renards sélectionnent davantage les sites où la disponibilité en œufs d'oies est élevée durant la période d'incubation des oies par rapport à la période d'élevage des oisons (justification : les prédateurs concentrent leur quête alimentaire là où la ressource pulsée se concentre, mais modifient spatialement leur stratégie de quête alimentaire vers un mode généraliste quand cette ressource diminue en abondance), mais les sites où la disponibilité en œufs d'oies était élevée durant l'incubation restent sélectionnés durant la période d'élevage

des oisons, quoique dans une moindre mesure (justification : les renards font la mise en réserve d'une grande quantité d'œufs d'oies durant l'incubation des oies, ces œufs sont mis en réserve à proximité des nids où ils ont été récoltés, ces œufs sont en partie récupérés et recachés après le départ des familles d'oies (Careau, Giroux & Berteaux, 2007), et les prédateurs peuvent récupérer les œufs qui n'ont pas éclos après le départ des familles d'oiseaux nichant en colonie (Flint, Sedinger & Pollock, 1995)).

4) Les renards évitent les habitats peu propices aux lemmings de manière constante durant l'été arctique (justification : les densités de lemmings ne sont pas influencées par la transition phénologique considérée ainsi le degré d'évitement des habitats peu propices aux lemmings ne devrait donc pas varier).

**LA DISTRIBUTION DES PROIES ET DES HABITATS NE SONT PAS  
SUFFISANTES POUR EXPLIQUER LA SÉLECTION D’HABITAT DES  
PRÉDATEURS : INCLUSION DES INTÉRACTIONS INTRASPÉCIFIQUES,  
DES ÉTATS COMPORTENTAUX ET DU TEMPS**

**1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE**

Les mouvements et la sélection d’habitat des prédateurs sont des processus clés déterminant en partie la distribution du risque de prédation. Bien qu’il soit connu que la compétition intraspécifique et l’utilisation d’une structure spatialement fixe pour l’élevage des jeunes affectent ce processus, peu d’études ont considéré leurs effets simultanément avec des facteurs environnementaux, ce qui limite notre compréhension de l’importance relative de tous ces effets. De plus, il est souvent assumé que les facteurs étudiés ont des effets indépendants des états comportementaux et du temps, du moins à fine échelle temporelle. Nous avons cherché à comprendre l’importance relative d’un ensemble de prédicteurs spatiaux, temporels et comportementaux sur la sélection d’habitat du renard arctique (*Vulpes lagopus*). Plus spécifiquement, nous avons estimé comment les renards arctiques modulent leur sélection d’habitat spécifique à différents états comportementaux en fonction de leur distance à la bordure du territoire et de leur tanière, ainsi qu’en fonction de la distribution des proies et des habitats. De plus, nous avons évalué les variations temporelles de sélection d’habitat en réponse à une importante transition phénologique de l’écosystème, marquée par une diminution de la disponibilité en proies (éclosion des œufs d’oies) et une diminution de la dépendance à la tanière (émancipation des renardeaux). L’ensemble des facteurs considérés jouaient simultanément des rôles centraux pour la sélection d’habitat du renard arctique, et leurs importances relatives variaient selon l’état comportemental des individus et la période d’étude. Les renards évitaient toujours la bordure de leur territoire, et les individus

reproducteurs sélectionnaient la proximité à la tanière avant la transition phénologique. Les zones de forte densité de nids d'oies étaient sélectionnées quand les renards étaient actifs mais étaient évitées quand ils étaient au repos. Ces zones étaient moins sélectionnées après l'éclosion des œufs. Les réponses aux habitats physiques variaient aussi au cours de l'été, mais les relations étaient davantage difficiles à interpréter. Nos résultats démontrent que les contraintes associées aux interactions intraspécifiques sont importantes pour comprendre la sélection d'habitat des prédateurs, et ce, relativement à la distribution de leurs proies et des habitats. De plus, ils soulignent l'utilité d'étudier l'effet des états comportementaux et de la phénologie de l'écosystème au sein de la saison pour bien évaluer la flexibilité des stratégies de sélection d'habitat chez les prédateurs.

Cet article a été rédigé en collaboration avec mon directeur Dominique Berteaux, professeur à l'Université du Québec à Rimouski, mon codirecteur Gilles Gauthier, professeur à l'Université Laval, et ma collègue Jeanne Clermont, étudiante au doctorat à l'Université du Québec à Rimouski. Il a été publié le 21 mars 2021 dans *Movement Ecology*, une revue révisée par les pairs. En tant que première auteur, j'ai réalisé le traitement et la collecte des données, les analyses et la rédaction de l'article. Avec l'aide de Dominique Berteaux, nous avons développé l'idée originale et nous avons élaboré les objectifs du projet. Gilles Gauthier a contribué à titre d'expert des proies et des habitats. Jeanne Clermont a contribué significativement à l'élaboration des idées et à l'élaboration du design méthodologique. Tous les auteurs ont révisé la version finale de l'article.

## 1.2 PREY AND HABITAT DISTRIBUTION ARE NOT ENOUGH TO EXPLAIN PREDATOR HABITAT SELECTION: ADDRESSING INTRASPECIFIC INTERACTIONS, BEHAVIOURAL STATE AND TIME

### Abstract

#### *Background*

Movements and habitat selection of predators shape ecological communities by determining the spatiotemporal distribution of predation risk. Although intraspecific interactions associated to territoriality and parental care are involved in predator habitat selection, few studies have addressed their effects simultaneously with those of prey and habitat distribution. Moreover, individuals require behavioural and temporal flexibility in their movement decisions to meet various motivations in a heterogeneous environment. To untangle the relative importance of ecological determinants of predator fine-scale habitat selection, we studied simultaneously several spatial, temporal, and behavioural predictors of habitat selection in territorial arctic foxes (*Vulpes lagopus*) living within a Greater snow goose (*Anser caerulescens atlantica*) colony during the reproductive season.

#### *Methods*

Using GPS locations collected at 4-min intervals and behavioural state classification (active and resting), we quantified how foxes modulate state-specific habitat selection in response to territory edges, den proximity, prey distribution, and habitats. We also assessed whether foxes varied their habitat selection in response to an important phenological transition marked by decreasing prey availability (goose egg hatching) and decreasing den dependency (emancipation of cubs).

#### *Results*

Multiple factors simultaneously played a key role in driving habitat selection, and their relative strength differed with respect to the behavioural state and study period. Foxes avoided territory edges, and reproductive individuals selected den proximity before the

phenological transition. Higher goose nest density was selected when foxes were active but avoided when resting, and was less selected after egg hatching. Selection for tundra habitats also varied through the summer, but effects were not consistent.

### *Conclusions*

We conclude that constraints imposed by intraspecific interactions can play, relative to prey distribution and habitat characteristics, an important role in the habitat selection of a keystone predator. Our results highlight the benefits of considering behavioural state and seasonal phenology when assessing the flexibility of predator habitat selection. Our findings indicate that considering intraspecific interactions is essential to understand predator space use, and suggest that using predator habitat selection to advance community ecology requires an explicit assessment of the social context in which movements occur.

*Keywords:* arctic tundra, behavioural state, movement, predation risk, resource selection, predator-prey interactions, spatial anchor, territoriality, *Vulpes lagopus*



## 1. Background

Habitat selection by predators is a key process shaping ecological communities through predator-prey interactions. How predators use space generates predation risk landscapes which impose costs to prey [1, 2]. At the individual scale, movements are driven by the interactions between intrinsic requirements and landscape heterogeneity, which both fluctuate at various time scales [3]. Individuals may adjust their behavioural decisions (e.g., foraging vs. other activities) to satisfy immediate needs, while they can modulate space use to adjust to environmental [4] and internal constraints [5]. Consequently, multiple spatial and temporal factors are involved in the decisions made by predators to select habitat, and thus also in the impacts of predators on prey.

The distribution of resources, land cover types, and landscape features have traditionally been used to predict predator habitat selection and to assess predation risk [6, 7]. This body of work is deeply nested in the optimal foraging [8] and ideal-free distribution theories [9], where a predator should maximize energy intake by foraging where resources are most abundant, while minimizing foraging costs. However, constraints associated to predator biology may violate a main assumption of those theories, stating that all habitat patches are equally available. For example, many predators defend a territory from conspecific intrusion, which can shape their habitat use by causing differential use of territory edges and centre [10]. Many predators are also bound to a fixed location, such as a den or nest, associated to reproduction or shelter [11]. Such spatial anchors generate space-use patterns where a declining probability of using areas farther from the focal point is expected [12]. The constraints imposed by intraspecific interactions such as territoriality and parental care likely generate conflicts with the need to maximize resource acquisition [13, 14]. Yet, surprisingly few predator habitat selection studies, at least in territorial mammals, have considered territorial competition and parental care (hereafter grouped under “intraspecific interaction constraints”) simultaneously with prey and habitat distribution.

At a fine temporal scale, habitat selection varies with behavioural motivation [15]. For example, Suraci, Frank [16] showed that lions (*Panthera leo*) avoided risky habitats when

resting, but selected them when feeding. Since the behavioural state of the predator has a tremendous impact on the outcome of a predator-prey interaction [17], state-specific habitat selection is required to generate relevant predation risk landscapes. For example, the distributions of predators when they are active and resting likely contribute differently to the distributions of consumptive and non-consumptive interactions. At coarser temporal scales, temporal variation in extrinsic (e.g., resource availability) and intrinsic (e.g., life history stage) drivers can also modify space use. For example, the constraints generated by a spatial anchor associated to reproduction can be relaxed as young gain autonomy and the presence of parents at the den or nest becomes less critical [18]. Considering how habitat selection shifts across time scales is an important dimension of habitat selection research [19].

The arctic fox (*Vulpes lagopus*) is the main terrestrial predator in the arctic tundra. It feeds on many prey species, with strong top-down effect in ecosystems [20]. Habitat use of foxes is driven by factors such as prey distribution (e.g., lemmings, goose eggs; [20, 21]), foraging efficiency [22], quality of denning habitats [23, 24], and territory location [25]. Habitat use and foraging strategies also vary seasonally according to fluctuating resources and cub growth [21, 26]. Fox pairs attend a den and maintain a territory throughout the year, even when reproduction fails [27]. While the biological importance of the den and territory to arctic fox is widely recognized, the influence of den and territory boundary locations on habitat selection and the associated predation risk landscape is poorly understood.

This study has two main objectives. First, we assessed the relative importance of territoriality and presence of a spatial anchor in one hand, and prey and habitat distribution in the other hand, to explain arctic fox habitat selection. Specifically, we investigated selection within summer territories in response to conspecific territory proximity, den location, goose nest density, and tundra habitats. Second, we assessed the effects of behavioural state and temporal changes in prey availability and parental investment on habitat selection. Specifically, we examined whether arctic fox habitat selection depends on whether they are active or resting, and the degree to which habitat selection varies across two

phenological periods contrasted by prey availability (before and after hatching of goose eggs) and dependence on a spatial anchor (start versus end of parental care period at den).

We generated multiple predictions, as detailed in Supporting Information S1, Tables S1.1 and S1.2. In summary, for our first objective, we predicted that distance to territory edges (edges avoided by all foxes; P1a) and distance to the den (den proximity selected by reproductive foxes; P1b) explained arctic fox habitat selection, for both behavioural states and study periods. Given that active foxes likely maximize prey intake, we further predicted that prey distribution and tundra habitats also explained fox habitat selection (specifically, active foxes should select high goose nest density (P2a), avoid low quality lemming habitats (P2b), and avoid complex habitats crisscrossed by water channels impeding hunting (P2c)). For our second objective, given that the resting state is associated to energy saving or parental care, we predicted that avoidance of territory edges (all foxes) as well as selection for den proximity (reproductive foxes) would be stronger in resting than active foxes (P3a), and that high goose nest density would be avoided by resting foxes to decrease harassment (P3b). We also predicted that territory edges should remain avoided through time (P4a) but selection of den proximity should be relaxed in reproductive foxes as the summer unfolds (P4b). Finally, we predicted that selection for high goose nest density would decrease after the phenological transition (P5a), while avoidance of low-quality lemming habitats and complex habitats would remain unchanged (P5b).

## **2. Materials and methods**

### Study design

We followed five steps to investigate fox habitat selection (Fig. 1). First, we took advantage of natural temporal variations to identify an important phenological transition (Fig. 1a). Specifically, we contrasted the goose incubation period when goose eggs are highly accessible to foxes, and when cubs mainly restrict their activity to the immediate den area where they are milked, to the goose brooding period when goslings disperse and are less

accessible, and when cubs are gradually weaned and explore areas away from the den (Fig. 1a). The time period in which goose egg density decreases thus aligns approximately with the time period in which parental care to fox cubs strongly decreases. Second, we used solar-powered GPS collars to track foxes living in adjacent territories (Figs 1b and 1c). Third, we identified with hidden Markov models the behavioural state (i.e., active or resting) associated with each GPS location (Fig. 1d). Fourth, we used high-resolution satellite data, detailed field surveys and fox GPS tracking to create a 0.5-meter resolution geospatial platform which mapped tundra habitat categories (Fig. 1e), goose nest density (Fig. 1f), territory edges and main den locations. Fifth, we quantified with a resource selection function (RSF) framework [28] the relative importance of predictors of fox habitat selection for each behavioural state and period.

#### Study area and ecosystem (step 1)

We worked on the southwest plain of Bylot Island ( $72^{\circ} 53' \text{ N}$ ,  $79^{\circ} 54' \text{ W}$ ), Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. Vegetation is characterized primarily by mesic tundra and high-center polygonal wetlands and secondarily by xeric tundra, wet meadows, gravel beds, lakes and rivers [29]. Our 52 km<sup>2</sup> study area overlaps a large Greater snow goose colony and all fox locations were within 2 km of the colony boundaries (Supporting Information S2, Fig. S2.1). The colony aggregates >20,000 goose nesting pairs [30] but goose nest density is heterogeneous due to the patchy distributions of preferred wetland habitats and snow-free patches when geese establish nesting sites in June [22]. After hatching, goose families spatially disperse up to 30 km from the colony so that goose density declines drastically in the study area [31].

Goose eggs and goslings represent a major food source for arctic foxes [23], which can consume them immediately or cache them in large quantities for later use [26]. Geese incubate for 23 days [32] and 95% of nests hatch within  $\pm 5$  days of the mean hatching date [33]. Goslings are an easy prey for foxes but their vulnerability decreases as they grow up. Collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and especially brown lemmings (*Lemmus sibiricus*) are major prey of arctic foxes [34]. Collared lemmings occur mostly in mesic and

xeric tundra and their density is relatively stable at low levels across years, whereas brown lemmings occur mostly in heterogeneous wetlands and mesic tundra and their population density peaks every 3-4 years [35]. In our study area, density of both species is low in wet meadows and gravel beds [24]. Many species of waterfowl, shorebirds, and passerines nest at low density in the study area, where they constitute incidental prey for foxes.

### Arctic fox movements (step 2)

We captured adult foxes in May-July of 2018 and 2019, following Tarroux, Berteaux [36], and equipped them with solar-powered GPS collars (RadioTag-14, Milsar, Poland). The 24-hour daylight of the summer Arctic allowed us to acquire high frequency (4-min intervals) location data from May to late August.

To identify the home range of each fox during both the goose incubation and the goose brooding periods (23-day period after hatching), we assessed the 95% utilization distribution with a kernel density estimator using a subsample of 1-h interval data to minimize autocorrelation [37]. Each fox home range was bordered by the home range of at least one tracked neighbour, which allowed us to verify that individuals were territorial (e.g., Fig. 1b). All fox territories overlapped the goose colony.

### Arctic fox behavioural classification (step 3)

We used hidden Markov models (HMM) to classify fox movements in two broad behavioural states [38] (Supporting Information S3). We expected movement patterns to include an active state (long step lengths and directed travel) and a resting state (short step lengths and lots of turning), and set the model accordingly. The variable “time of the day” was included as a covariate. Separate models were built for goose incubation and goose brooding periods. The HMMs confirmed our two hypothetical behavioural states, namely active and resting, as detailed in Appendix S3, Table S3.1, Table S3.2. Although most resting steps likely represented resting behaviours, they also probably included instances where foxes were stationary but not resting.

#### Georeferenced predictors (step 4)

##### *Territory edges*

We used the Euclidian distance to the closest territory edges (determined in step 2) as a proxy of conspecific territory proximity. Territory edges formed by the sea coast were excluded when extracting the closest territory edges since they did not relate to intraspecific competition.

##### *Den locations*

Fox dens were monitored yearly with camera traps, allowing identification of reproductive and non-reproductive individuals. For reproductive foxes, we considered the natal den to be the main den. For non-reproductive foxes, we used monitoring data from 2003-2019 to identify which den was historically most occupied by a reproductive pair, and identified this den as the main territory den. The variable “den” was measured as the Euclidian distance to the main den.

##### *Habitat categories*

We used a 0.5-m resolution WorldView-2 satellite image dated July 2, 2018, to generate a habitat map of the study area following the hybrid object-based approach of Chen, Pasher [39]. This supervised approach was adequate given landscape heterogeneity at different spatial scales. Following validation and ground-truthing, we obtained an overall accuracy of 98.6% for classifying water/ice/snow from land ( $n_{training} = 769$ ;  $n_{validation} = 369$ ), 89.4% for classifying land cover classes ( $n_{training} = 313$ ;  $n_{validation} = 134$ ), and 93.3% for classifying polygonal wetlands from other landscape features ( $n_{training} = 569$ ;  $n_{validation} = 256$ ). We merged these three classifications and used five habitat categories relevant to arctic foxes and their prey, namely mesic, wet meadows, complex wetlands, xeric, and gravel beds (Supporting Information S4, Table 4.1).

##### *Goose survey*

As a proxy of goose nest density, we mapped nesting goose density in each fox territory through field surveys conducted on foot during the goose incubation period (Supporting

Information S5, Table S5.1). The field survey involved walking the study area with the printed satellite colour image and mapping the contours of relatively homogeneous nesting goose patches, as assessed by direct goose counts. Most geese that did not nest or failed gathered in dense groups that were not counted. Field mapping was facilitated by the abundance of landmarks (e.g., water bodies and rocks). The nesting goose count map was georeferenced in ArcGIS version 10.7 [40] to estimate patch area and to calculate nesting goose density (geese/ha). To assess the accuracy of our map, we validated it with a field survey of random plots where goose nests were systematically counted. We obtained a good correlation between nesting goose density and nest density, and thus further refer to goose nest density (Supporting Information S5). Proportions of the study area covered by goose density classes appear in Supporting Information S5, Figures S5.1 (2018) and S5.2 (2019).

#### *Lemming distribution*

Surveying lemmings to map their distribution across our study area was not logistically possible. Our predictions related to lemmings therefore refer to the distribution of their preferred habitats (lemming habitat preferences are summarized in step 1) rather than to their density.

#### Behaviour- and period-specific habitat selection (step 5)

We quantified arctic fox habitat selection for each behavioural state (active and resting) and study period (goose incubation and brooding) using four RSF based on a use-available design at the scale of territories (third-order selection *sensu* Johnson [41]). We evaluated the response to distance to territory edges (meters), distance to the main den (meters), goose nest density during incubation (geese/ha), and tundra habitats (4-level categorical variable; mesic was the reference category), with individual as random factor (random intercept; Gillies, Hebblewhite [42]). GPS locations were considered as used locations (coded as 1) and five random locations were generated in the same territory for each used location to characterize availability for each individual-year [43]. RSFs were estimated from mixed logistic regression using an exponential link:

$$\omega_{(x)} = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_z x_z)$$

where  $x$  is a vector of  $z$  covariate values, and  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_z$  are the associated regression coefficients. To satisfy the RSF assumption that the whole territory was available at every time interval [44], we retained only one GPS location every 20 minutes, as justified in Supporting Information S6. An interaction term between distance to the main den and reproductive status was always included as we expected the latter variable to affect den use. For all distance covariates, we considered a possible dampening effect by testing the fit of log-transformed distance relative to the fit of raw distance values, and we retained the appropriate transformation for other analyses (Supporting Information S7, Table S7.1). For each behavioural state and study period, we built a list of candidate models from the above predictors, ranging from the simplest models including only one predictor to complex models including all predictors (10, 8, 8 and 6 models were tested respectively for the fox active state during goose incubation, the resting state during incubation, the active state during brooding, and the resting state during brooding). For the active state during goose incubation, we further assessed for an interaction between the complex wetlands habitat and goose nest density, because Lecomte, Careau [22] showed that the structural complexity of wetlands decreases predation risk from foxes. We used AICc to select the most parsimonious model [45] and results from models with  $\Delta\text{AICc} < 4$  were averaged. Continuous variables were centred and standardized (mean = 0, SD = 1) to allow direct comparison among parameter estimates [46]. We tested for multicollinearity among covariates but retained all variables as  $r$  was always  $< 0.65$  and the variance inflation factor  $< 10$  [47]. We evaluated the fit of the most parsimonious models using a k-fold cross-validation with 75% of locations used as the training set and 25% as the testing set ( $n$  fold = 10) [48]. We report the averaged Spearman rank correlation ( $\bar{r}_s$ ) resulting from 10 iterations. We conducted all analyses in program R version 3.6.0 [49], using lme4 to fit GLMMs [50].



### 3. Results

Habitat selection was estimated for 8 arctic foxes (4 males, 4 females) in 2018 and 13 arctic foxes (7 males, 6 females) in 2019, which represented 14 different individuals. There were three non-reproductive foxes in both 2018 and 2019, while five foxes reproduced in 2018 and 10 in 2019. Mean ( $\pm$  SD) territory size was 911 ( $\pm$  167) ha and 1030 ( $\pm$  272) ha for the goose incubation and brooding periods, respectively. More locations were classified as active than resting during both the goose incubation ( $49.1 \pm 9.7\%$  vs.  $40.9 \pm 9.1\%$ ) and brooding ( $51.8 \pm 9.5\%$  vs.  $40.2 \pm 9.8\%$ ) periods. Only a minority of locations could not be assigned a behavioural state (Supporting Information S3, Table S3.2). After subsampling one location every 20 minutes, 21,619 and 15,619 classified GPS locations were available for the RSF analyses for the goose incubation and brooding periods, respectively.

#### Relative importance of habitat selection predictors

We averaged two competitive models for the RSF of active foxes during goose incubation, whereas in all other analyses a single model was preferred (Table 1). Overall, all preferred models had robust predictive power according to the k-fold cross validation (see  $\bar{r}_S^2$  values in Table 1). Models including variables reflecting intraspecific interaction constraints (i.e., distance to territory edges and distance to the main den) always outperformed simpler models (Table 1). Still, models including only goose nest density and habitat yielded moderate to good predictive power (Table 1). Contrasting visually spatial predictions from the preferred model with those from the model including only prey and habitat revealed that omitting intraspecific interaction constraints had strong impacts on predicted predator distribution (Figs 2 and S8.1). Among all predictors considered, territory edges had the strongest and most constant (i.e., parameter estimates similar across behavioural states and study periods) effect on habitat selection of arctic foxes (Supporting Information S8, Table S8.1). Tables S8.2, S8.3 and S8.4 show mean values of used and available locations for distance to edge, distance to den and goose nest density.

### Habitat selection across behavioural states and summer phenology

Habitat selection of arctic foxes clearly shifted among behavioural states and study periods (Supporting Information S8, Table S8.1). Territory edges (avoided by all foxes; P1a supported) and den proximity (selected by reproductive foxes; P1b supported) affected habitat selection of both active and resting foxes, but were less influential when foxes were active (P3a supported) (Figs 2, 3, and S8.1). Territory edges were similarly avoided across study periods (P4a supported; Figs 3c and 3d). In reproductive foxes, selection for den proximity generally decreased as cubs gained in autonomy (i.e., during the goose brooding period), and even became negative when foxes were resting (P4b supported; Figs 3e-3h).

During the goose incubation period, foxes selected high goose nest density when active (P2a supported), but avoided it when resting (P3b supported; Figs 3a and 3b). When active, the strength of selection for high goose nest density decreased from the incubation to the brooding period (P5a supported; Figs 3a and 3b). Selection of various tundra habitats by foxes was more complex than predicted (Fig. 4). When active during the incubation period, foxes avoided gravel beds and wet meadows (both low-quality lemming habitats), showed no response to xeric habitats (another low-quality lemming habitat; P2b partially supported) and avoided complex wetlands (P2c supported). Across study periods, active foxes maintained a constant relation with xeric habitats (neutral selection) and gravel beds (avoidance), but shifted from avoidance to neutral selection regarding wet meadows and complex wetlands (P5b partially supported) (Fig. 4).

## **4. Discussion**

Unfolding fine-scale habitat selection is critical to reveal the complexity of predator behaviours, and ultimately how they impact their prey. Habitat selection requires individuals to make numerous decisions to cope effectively with a wide variety of internal and external factors, often involving trade-offs between individual needs and environmental heterogeneity. Our results emphasize the importance of explicitly considering intraspecific

interactions, behavioural state and temporal variation in environmental features encountered by a predator. More importantly, we show that omitting constraints imposed by intraspecific interactions yields notably different and potentially misleading predator distribution compared with models that incorporate them, as illustrated by a close examination of the left and right panels in Fig. 2 and Fig. S8.1, and as supported in Table 1 by the always higher  $\bar{r}_s$  values of models including intraspecific interactions. Specifically, distance to territory edges, reflecting territorial interactions with competitors, and distance to the den, reflecting a spatial anchor caused by parental care, were key factors influencing fox habitat selection. However, prey and habitat distribution also partly explained the fine-scale distribution of arctic foxes. In addition, habitat selection differed according to whether foxes were active or resting, likely reflecting tactics to maximize energy intake or minimize energy expenditures. We also found that decreasing goose egg availability and cub dependence resulted in temporal shifts in habitat selection.

#### The hierarchy of predator habitat selection within the territory

Since animals should prioritise decisions affecting fitness [51], untangling the various predictors of habitat selection should inform about their hierarchy within habitat selection decision rules, and thus ultimately about the factors most important to individual fitness [8]. For instance, during the goose incubation period, avoidance of territory edges had the strongest effect on habitat selection in active reproductive foxes, while proximity to den and prey availability played similar, secondary roles. This leads to the hypothesis that negative conspecific encounters could more strongly impact survival or reproductive success than suboptimal choice of prey patches or suboptimal parental care. Interestingly, this also highlights the similar importance of parental care and prey availability, potentially because ensuring pup survival is critical for a relatively short lived species not reproducing every year. However, because the most limiting factors should affect habitat selection at large spatiotemporal scales rather than at fine scales [19], care is needed when inferring the potential fitness consequences of predictors of habitat selection from a hierarchy determined at a single spatiotemporal scale.

### The role of intraspecific interactions

It may seem counterintuitive that a territorial animal would avoid its territory borders, since the territory must be defended against conspecific intrusion. After considering potential confounding effects of prey distribution, den proximity, and territory edge proximity, we showed that avoidance of territory borders was a major determinant of habitat selection. To explain that some territorial primates avoid home range periphery, Wrangham, Crofoot [52] proposed the “Risk hypothesis” where the higher perceived risk of lethal encounters with neighbouring groups at edges should alone generate spatial avoidance. Such risk of physical aggression during a neighbour encounter also applies to canids [53, 54]. For example, Schlägel, Merrill [13] reported an avoidance of territory edges in the gray wolf (*Canis lupus*) and suggested this behaviour was associated with the increasing intraspecific mortality associated to proximity of neighbouring pack territories [53].

In arctic foxes, defending one’s territory while minimizing the costs of conspecific interactions at edges may be done in two ways, one involving olfaction and the other audition. First, scent marking at territory edges provides neighbours with long-lasting cues of territory ownership, without requiring frequent visits to edges. Second, arctic foxes of both sexes frequently bark and this can be heard over large distances, providing long-distance cues of territory ownership [55]. Also, resting foxes avoided territory edges more than did active foxes, suggesting that resting foxes minimized the potential costs of surprise encounters with neighbours. The avoidance of territory edges by a territorial predator could also be related to its foraging strategy. Indeed, arctic foxes cache large quantities of goose eggs [26], and acquiring and storing them far from territory edges could decrease pilfering by neighbours [56]. This mechanism might reinforce edges avoidance by active foxes.

The selection of den proximity by reproductive foxes confirms that parental care generates a spatial anchor during the cub raising season, when young depend on their parents for food and thermal protection. This is also supported by the fact that non-reproductive foxes respond neutrally to den location. When cubs gained energetic independence, reproductive

foxes stopped selecting den proximity when active and even avoided it when resting, indicating a gradual fading of the spatial anchor at that time.

### The role of prey and habitat

The selection by active foxes of high goose nest density, and the avoidance of most low-quality lemming habitats fit the optimal foraging theory since such habitat selection likely increased prey encounters, and thus energy gained per unit of effort. Interestingly, selection of high goose nest density decreased but was still maintained after goose egg hatching. This could be explained by a habitat selection delay associated to hoarding behaviour and the recovery of unhatched eggs [21], and highlights a spatial ghost effect of the pulsed resource [57]. Given that the distribution of active goose nests affects the distribution of predation risk on other prey species [20], this ghost effect might include biased predation risk well after the goose nesting period. Such indirect and delayed community interactions between prey sharing a common predator warrant further investigations.

While the overall response to tundra habitats of active foxes likely reflected their need to collect food efficiently, temporal variations in habitat selection suggest complex relationships between predator movements and habitats. Although some poor lemming habitats (gravel beds) were always strongly avoided, other poor lemming habitats (wet meadows) or habitats where movements are difficult (complex wetlands; Lecomte, Careau [22]) were only avoided before goose egg hatching. These temporal switches suggest that decisions regarding tundra habitats were mediated by goose egg availability and (or) den dependency, although mechanisms at play are unclear. One hypothesis is that broadening their selection of habitats allowed foxes to increase the probability of encountering prey once the pulse of goose eggs had vanished and the dependence to a central place was relaxed. Theory predicts that generalist predators should use flexible strategies when facing decreasing availability of the most profitable prey [58]. This could be done by using less profitable prey [59] or by switching from a maximization of success rate tactic to a maximization of encounter rate tactic [60]. Stickney [56] demonstrated the foraging benefits

of habitat selection switching when arctic foxes in Alaska faced a changing availability of prey.

#### The role of behavioural state and time

The switch from avoidance of high goose nest density when resting (likely to minimize harassment risk from a large prey) to positive selection when active (likely to maximize prey intake) supports the idea that animals require different habitats in response to varying needs and motivations [44]. As reported for other predators [15, 61], considering behavioural state thus greatly helped to understand behavioural mechanisms generating fox habitat selection, and in turn also helped to gain insight on “why” animals use particular habitats [62]

Partitioning habitat selection among time periods revealed the temporal flexibility in space use and foraging strategies by an active hunting predator, likely a result of the quickly changing benefits and costs of selecting particular habitat features. Our study highlights that using temporal environmental variations (sudden changes in prey availability) or temporal within-individual variations (change in parental investment) to explain space use helps progressing towards a mechanistic understanding of predator habitat selection. Technological progress now allows intensification of tracking schedules, opening the door to increasing consideration of the many phenological transitions characterizing habitats, resources, and individual states [63].

#### From habitat selection to community ecology

The existence of predator-mediated interactions between main and incidental prey is a central hypothesis explaining community structure in the arctic tundra [34]. This hypothesis involves both apparent competition, whereby one prey negatively impacts another prey through its influence on a shared predator [64], and apparent mutualism, whereby a focal prey reduces predation rate on an alternative prey because of predator saturation or selectivity [65]. Arctic foxes are often hypothesized to be the shared enemy linking the demography and spatial distribution of small tundra vertebrates [66], but mechanisms at play remain obscure or untested. Here we resolve some of these missing mechanisms.

Our demonstration that active arctic foxes select high goose nest density can explain the observations of McKinnon, Berteaux [20], who showed that predation rate of artificial bird nests increased with goose density. Avoidance of gravel beds and wet meadows by arctic foxes shows that these low-quality lemming habitats may provide refuges against fox predation for other species, which can explain why Léandri-Breton and Bêty [67] and Smith, Gilchrist [68] found that survival probability of shorebird nests was higher in those habitats. Similarly, the avoidance of complex wetlands by arctic foxes supports the suggestion of Lecomte, Careau [22] that presence of numerous water channels in this habitat hampers fox movement and accounts for the higher survival of goose nests in complex wetlands than in mesic habitats.

Constraints imposed by intraspecific interactions can also generate spatial variation in predation risk. For example, central-place foraging in African crowned eagle (*Stephanoaetus coronatus*; Shultz and Noë [69]) and territoriality in grey wolf (Lewis and Murray [70]) affected the distribution of predation risk. Therefore, we expect the social system of arctic foxes to also generate spatial biases in predation risk in the tundra. This hypothesis could be tested experimentally in our study system by monitoring the fate of baits distributed in various parts of fox territories. As predator biology interacts with the landscape to generate patterns of predation risk [71], our understanding of top-down trophic interactions will greatly benefit from increased knowledge of the interactions between territoriality, spatial anchors, habitat and prey distribution, and behavioural state in generating spatial patterns of predation risk.

## **5. Conclusions**

This study contributes to better understanding the ecological determinants of fine-scale habitat selection and its spatial and temporal dynamics. Our results suggest that only an integrative assessment of both intraspecific interactions and prey-related predictors allows to understand why territorial predators select or avoid particular locations. We therefore

recommend that further studies on habitat selection of predators, particularly those with elaborate social relations, should consider explicitly intraspecific interactions.

Our results further suggest that fox motivations regarding habitat selection strongly depend on both behavioural state and important temporal changes occurring in the ecosystem. Even though the dynamic nature of habitat selection is well recognized, it is still too rarely integrated in movement ecology studies, leading to potential noise, or even bias, when predicting animal distribution. Robust predictions of predator distribution are important when evaluating predation risk distribution or managing predators.

An integrative approach and a dynamic assessment of predator habitat selection are critical to advance our comprehension of predator-mediated processes shaping the structure and functioning of communities. For example, our results provide new insights into habitat selection by arctic foxes, a key tundra predator all over its circumpolar distribution. They provide a strong foundation to assess the effects of fox habitat selection on nesting bird distribution. More generally, our approach should provide new insights into how predator movement ecology drives spatiotemporal patterns in prey distribution.

## **Acknowledgements**

Thanks to Canada Foundation for Innovation, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Northern Scientific Training Program (Polar Knowledge Canada), Parks Canada Agency, and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada). We thank M.-P. Poulin, R. Gravel, C. Chevallier, and G. Roy for their field work and Parks Canada and the community of Mittimatalik for their support. We thank N. Courbin and two anonymous reviewers for valuable comments on earlier versions of this manuscript.



## Reference

1. Fortin D, Beyer HL, Boyce MS, Smith DW, Duchesne T, Mao JS. Wolves influence elk movements : Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*. 2005;86(5):1320-30.
2. Rizzari JR, Frisch AJ, Hoey AS, McCormick MI. Not worth the risk: Apex predators suppress herbivory on coral reefs. *Oikos*. 2014;123(7):829-36.
3. Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, et al. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008;105(49):19052-9.
4. Squires JR, Decesare NJ, Kolbe JA, Ruggiero LF. Seasonal resource selection of Canada lynx in managed forests of the Northern Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management*. 2010;74(8):1648-60.
5. Martin J, van Moorter B, Revilla E, Blanchard P, Dray S, Quenette PY, et al. Reciprocal modulation of internal and external factors determines individual movements. *Journal of Animal Ecology*. 2013;82(2):290-300.
6. Hebblewhite M, Merrill EH, McDonald TL. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos*. 2005;111(1):101-11.
7. Courbin N, Fortin D, Dussault C, Fargeot V, Courtois R. Multi-trophic resource selection function enlightens the behavioural game between wolves and their prey. *Journal of Animal Ecology*. 2013;82(5):1062-71.
8. Stephens DW, Krebs JR. *Foraging theory*. Princeton, N.J. USA: Princeton University Press; 1986. 247 p.
9. Fretwell S, Lucas H. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*. 1969;19(1):16-36.
10. Brown JL, Orians GH. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1970;1:239-62.
11. Orians GH, Pearson NE. On the theory of central place foraging. In: D.J. H, R.D. M, G.R. S, editors. *Analysis of ecological systems*. Columbus, Ohio: Ohio State University Press; 1979. p. 155–77.
12. Schoener TW. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *The American Naturalist*. 1979;114(6):902-14.
13. Schlägel UE, Merrill EH, Lewis MA. Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time. *Ecology and Evolution*. 2017;7(20):8388-405.
14. Bakker ES, Reiffers RC, Olf H, Gleichman JM. Experimental manipulation of predation risk and food quality: Effect on grazing behaviour in a central-place foraging herbivore. *Oecologia*. 2005;146(1):157-67.
15. Abrahms B, Jordan NR, Golabek KA, McNutt JW, Wilson AM, Brashares JS. Lessons from integrating behaviour and resource selection: Activity-specific responses of African wild dogs to roads. *Animal Conservation*. 2016;19(3):247-55.

16. Suraci JP, Frank LG, Oriol-Cotterill A, Ekwanga S, Williams TM, Wilmers CC. Behavior-specific habitat selection by African lions may promote their persistence in a human-dominated landscape. *Ecology*. 2019;100(4):11.
17. Courbin N, Loveridge AJ, Fritz H, Macdonald DW, Patin R, Valeix M, et al. Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *Journal of Animal Ecology*. 2019;88(1):92-101.
18. Studd EK, Boutin S, McAdam AG, Humphries MM. Nest attendance of lactating red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): Influences of biological and environmental correlates. *Journal of Mammalogy*. 2016;97(3):806-14.
19. Rettie WJ, Messier F. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*. 2000;23(4):466-78.
20. McKinnon L, Berteaux D, Gauthier G, Bêty J. Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*. 2013;122(7):1042-8.
21. Jepsen JU, Eide NE, Prestrud P, Jacobsen LB. The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*. 2002;80(3):418-29.
22. Lecomte N, Careau V, Gauthier G, Giroux J-F. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*. 2008;77(3):439-47.
23. Giroux M-A, Berteaux D, Lecomte N, Gauthier G, Szor G, Bêty J. Benefiting from a migratory prey: Spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*. 2012;81(3):533-42.
24. Szor G, Berteaux D, Gauthier G. Finding the right home: Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*. 2007;31(3):351-62.
25. Angerbjörn A, Hersteinsson P, Tannerfeldt M. Consequences of resource predictability in the arctic fox: Two life history strategies. In: Sillero-Zubiri DW, MacC, editor. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press; 2004. p. 163–72.
26. Careau V, Lecomte N, Bêty J, Giroux J-F, Gauthier G, Berteaux D. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience*. 2008;15(2):268-76.
27. Prestrud P. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*. 1992;70(7):1276-83.
28. Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP. *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*. 2nd ed. ed. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers; 2002. 221 p.
29. Duclos I, Lévesque E, Gratton D, Bordelau PA. *Vegetation mapping of Bylot island and Sirmilik National Park: Final report*. Parks Canada, Iqaluit, Nunavut. Unpublished report. 2006:101pp.
30. Reed A, Hughes RJ, Boyd H. Patterns of distribution and abundance of greater snow geese on Bylot island, Nunavut, Canada 1983-1998. *2002;53:53-65*.

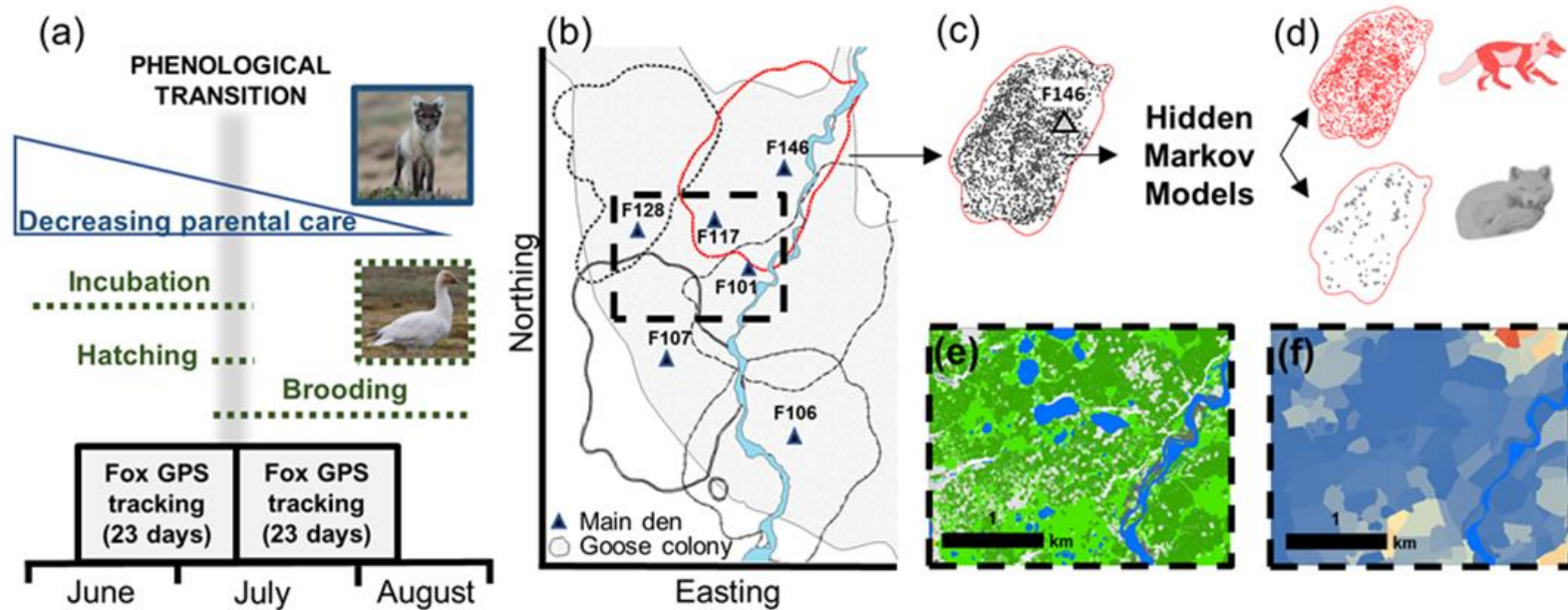
31. Mainguy J, Gauthier G, Giroux JF, Duclos I. Habitat use and behaviour of greater snow geese during movements from nesting to brood-rearing areas. *Canadian Journal of Zoology*. 2006;84(8):1096-103.
32. Poussart C, Larochelle J, Gauthier G. The thermal regime of eggs during laying and incubation in greater snow geese. *The Condor*. 2000;102(2):292-300.
33. Lepage D, Gauthier G, Menu S. Reproductive consequences of egg-laying decisions in snow geese. *Journal of Animal Ecology*. 2000;69(3):414-27.
34. Bety J, Gauthier G, Giroux J-F, Korpimäki E. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*. 2001;93(3):388-400.
35. Fauteux D, Gauthier G, Berteaux D. Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*. 2015;84(5):1412-22.
36. Tarrow A, Berteaux D, Bêty J. Northern nomads: Ability for extensive movements in adult Arctic foxes. *Polar Biology*. 2010;33(8):1021-6.
37. Fieberg J. Kernel density estimators of home range: Smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology*. 2007;88(4):1059-66.
38. Michelot T, Langrock R, Patterson TA. Movehmm: An R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*. 2016;7(11):1308-15.
39. Chen Z, Pasher J, Duffe J, Behnamian A. Mapping Arctic coastal ecosystems with high resolution optical satellite imagery using a hybrid classification approach. *Canadian Journal of Remote Sensing*. 2017;43(6):513-27.
40. ESRI. ArcGIS desktop 10.7. Version 10.7 ed. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute; 2019.
41. Johnson DH. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 1980;61(1):65-71.
42. Gillies CS, Hebblewhite M, Nielsen SE, Krawchuk MA, Aldridge CL, Frair JL, et al. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*. 2006;75(4):887-98.
43. Northrup JM, Hooten MB, Anderson CR, Wittemyer G. Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use-availability design. *Ecology*. 2013;94(7):1456-63.
44. Beyer HL, Haydon DT, Morales JM, Frair JL, Hebblewhite M, Mitchell M, et al. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 2010;365(1550):2245-54.
45. Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multi-model inference : A practical information-theoretic approach. 2nd ed. ed. New York: Springer; 2002. xxvi, 488 p. p.
46. Schielzeth H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*. 2010;1(2):103-13.
47. Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 2013;36(1):27-46.

48. Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*. 2002;157(2-3):281-300.
49. R Development Core Team. R, a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical; 2019.
50. Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixed-effects models using "lme4". *Journal of Statistical Software*. 2015;67(1).
51. Southwood TRE. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*. 1977;46(2):337-65.
52. Wrangham R, Crofoot M, Lundy R, Gilby I. Use of overlap zones among group-living primates: A test of the risk hypothesis. *Behaviour*. 2007;144:1599-619.
53. Mech LD. Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife. *Journal of Mammalogy*. 1994;75(1):199-202.
54. White PCL, Harris S. Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): Implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. *Journal of Animal Ecology*. 1994;63(2):315-27.
55. Frommolt K-H, Goltsman ME, Macdonald DW. Barking foxes, *Alopex lagopus*: Field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour*. 2003;65(3):509-18.
56. Stickney A. Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Canadian Journal of Zoology*. 1991;69(11):2853-9.
57. Yang LH, Bastow JL, Spence KO, Wright AN. What can we learn from resource pulses? *Ecology*. 2008;89(3):621-34.
58. Charnov EL. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*. 1976;9(2):129-36.
59. MacArthur RH, Pianka ER. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*. 1966;100(916):603-9.
60. Rayl ND, Bastille-Rousseau G, Organ JF, Mumma MA, Mahoney SP, Soulliere CE, et al. Spatiotemporal heterogeneity in prey abundance and vulnerability shapes the foraging tactics of an omnivore. *Journal of Animal Ecology*. 2018;87(3):874-87.
61. Wilson RR, Gilbert-Norton L, Gese EM. Beyond use versus availability: Behaviour-explicit resource selection. *Wildlife Biology*. 2012;18(4):424-30.
62. Gavin TA. Why ask "why": The importance of evolutionary biology in wildlife science. *The Journal of Wildlife Management*. 1991;55(4):760.
63. Hefty KL, Stewart KM. Flexible resource use strategies of a central-place forager experiencing dynamic risk and opportunity. *Movement Ecology*. 2019;7(1):1-10.
64. Holt RD. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*. 1977;12(2):197-229.
65. Abrams P, Matsuda H. Effects of adaptive predatory and anti-predator behaviour in a two-prey one-predator system. *Evolutionary Ecology*. 2005;7:312-26.
66. Lamarre JF, Legagneux P, Gauthier G, Reed ET, Bety J. Predator-mediated negative effects of overabundant snow geese on arctic-nesting shorebirds. *Ecosphere*. 2017;8(5):13.

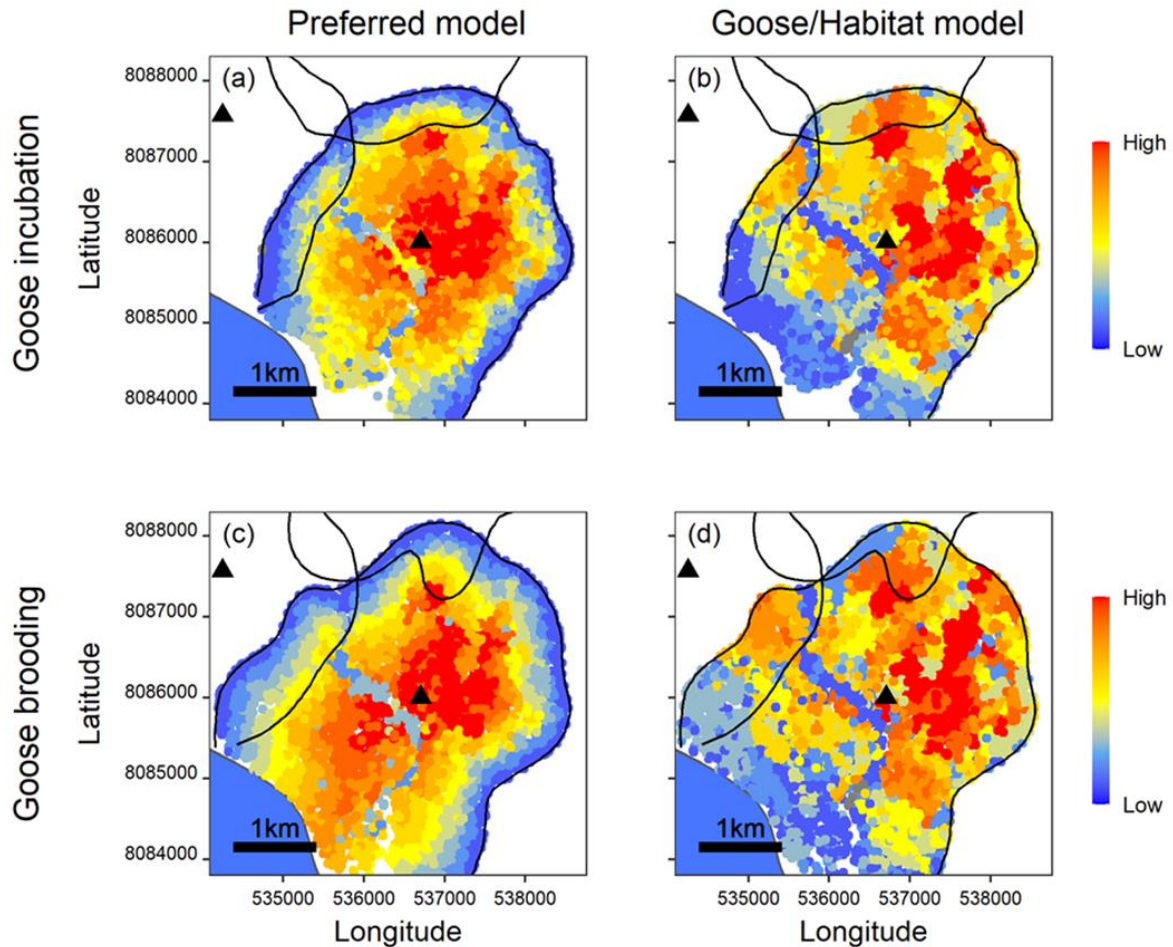
67. Léandri-Breton D-J, Bêty J. Vulnerability to predation may affect species distribution: Plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Scientific Reports*. 2020;10(1):1-8.
68. Smith PA, Gilchrist HG, Smith JNM. Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *Condor*. 2007;109(1):15-31.
69. Shultz S, Noë R. The consequences of crowned eagle central-place foraging on predation risk in monkeys. *Proceedings: Biological Sciences*. 2002;269(1502):1797-802.
70. Lewis MA, Murray JD. Modelling territoriality and wolf-deer interactions. *Nature*. 1993;366(6457):738-40.
71. Gaynor KM, Brown JS, Middleton AD, Power ME, Brashares JS. Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology and Evolution*. 2019;34(4):355-68.

**Table 1.** Comparison between preferred models ( $\Delta\text{AICc} < 4$ ) and simpler models including only habitats and goose nest density, for arctic fox resource selection functions (RSF). Models are presented for two fox behavioural states and two study periods. Note that no prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2). Habitat selection predictors are as follows: distance to territory edges (Edge), distance to the main den (Den), goose nest density (Geese), tundra habitats (Habitat), and reproductive status (Repro).  $k$  = number of parameters,  $-\text{LL}$  = negative log-likelihood,  $\Delta\text{AICc}$  = difference in AICc compared to the most parsimonious model,  $w_i$  = AICc weight of evidence,  $\bar{r}_s$  = mean k-fold cross validation correlation coefficient  $\pm$  SD

Model	$k$	$-\text{LL}$	$\Delta\text{AICc}$	$w_i$	$\bar{r}_s$
<b>(a) Fox active / Goose incubation</b>					
Edge + Den X Repro + Habitat + Geese X Habitat (Complex wetlands)	12	28529.79	0.00	0.54	$0.93 \pm 0.02$
Edge + Den X Repro + Habitat + Geese	11	28530.95	0.32	0.46	$0.93 \pm 0.03$
Habitat + Geese	7	29131.90	1194.22	<0.001	$0.73 \pm 0.08$
<b>(b) Fox resting / Goose incubation</b>					
Edge + Den X Repro + Habitat + Geese	11	22638.61	0.00	>0.99	$0.86 \pm 0.04$
Habitat + Geese	7	25248.15	5211.07	<0.001	$0.76 \pm 0.07$
<b>(c) Fox active / Goose brooding</b>					
Edge + Den X Repro + Habitat + Geese	11	22476.11	0.00	>0.99	$0.80 \pm 0.07$
Habitat + Geese	7	22986.99	1013.75	<0.001	$0.57 \pm 0.18$
<b>(d) Fox resting / Goose brooding</b>					
Edge + Den X Repro + Habitat	10	16630.88	0.00	>0.99	$0.97 \pm 0.02$
Habitat	6	18139.79	3009.82	<0.001	$0.76 \pm 0.08$

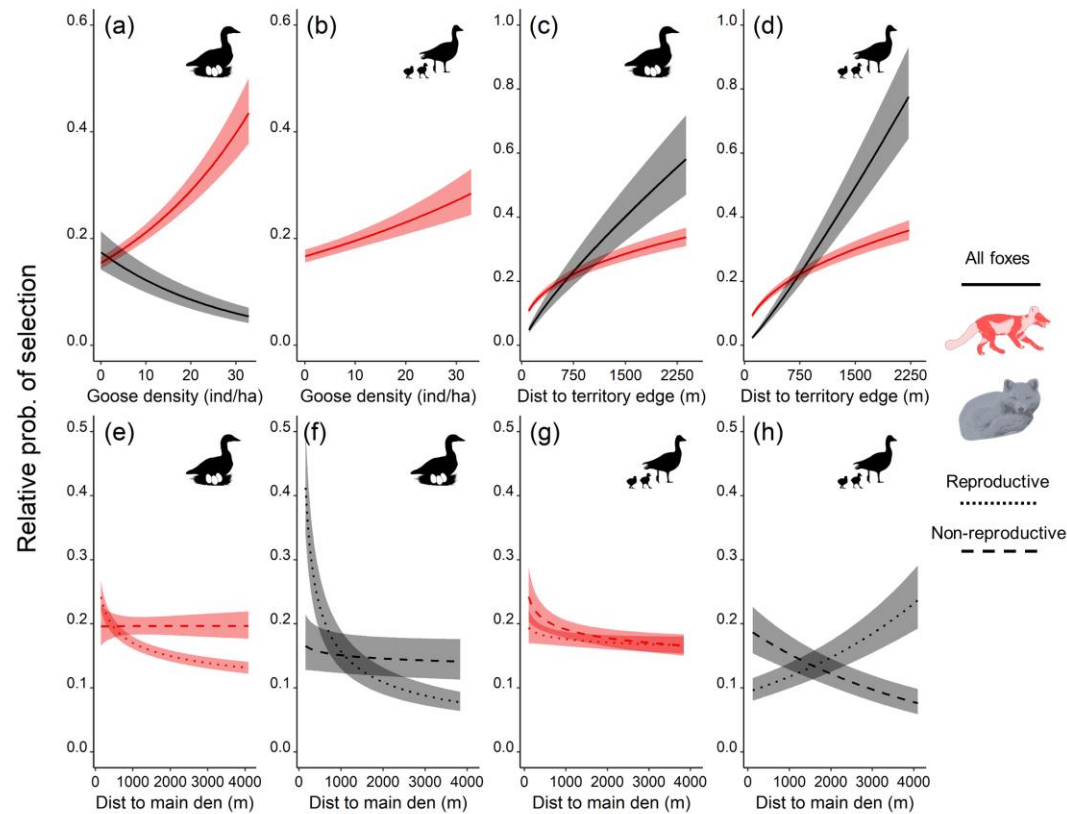


**Figure 1.** Study design used to assess arctic fox habitat selection drivers within the goose colony of Bylot Island. We used goose egg hatching and gradual emancipation of fox cubs as a phenological transition to assess temporal variations in fox habitat selection (a). We collected movement data during two periods from territorial foxes by tracking them with GPS collars. Territory edges were mapped by calculating a kernel utilization density for each individual while reproductive status and location of dens were assessed in the field (b; five individual territories shown during goose incubation in 2019). We classified individual location data into active and resting behavioural states using hidden Markov models (c and d). Five habitat categories were identified in the study area from a satellite image (e) while goose nest density was mapped from field surveys (f)

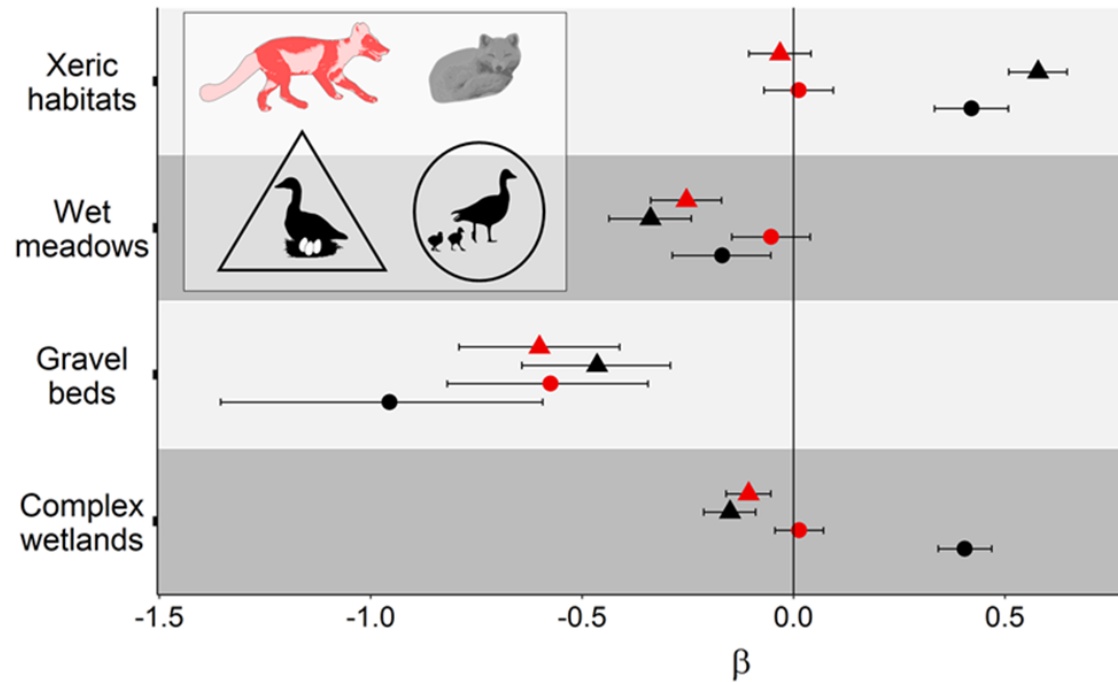


**Figure 2.** Maps showing the relative probability of selection based on third-order resource selection function (RSF), for one reproductive male arctic fox during its active state in 2019, in the snow goose colony of Bylot Island. Relative probabilities of selection are estimated with the preferred model (left column), which always includes distance to territory edges and distance to the main den, and with the model including only goose and habitat variables (right column). Territory edges of two neighbouring males are shown. The top row shows predicted relative probabilities for the goose incubation period, while the bottom row concerns the goose brooding period. Maps generated for the same fox during their resting behavioural state are presented in Supporting Information S8, Figure S8.1. Relative probabilities of selection from low to high are specific to each map, so colours should not be compared among maps. Black triangles represent main den locations





**Figure 3.** Predicted relative probability of selection ( $\pm 95\%$  CI) of arctic foxes as a function of nesting goose density (a proxy of nest density, a and b), distance to territory edges (c and d), and distance to the main den (e to h), for two periods and two behavioural states identified by animal silhouettes. Predictions are derived from the parameter estimates of the preferred models in Table 1. The y and x axes differ between plots. No prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2)



**Figure 4.** Standardized parameter estimates of tundra habitats ( $\beta \pm 95\%$  CI) from resource selection function analyses conducted on arctic foxes. Parameter estimates from the preferred models in Table 1 are presented for two periods identified by symbol shapes and two behavioural states identified by symbol colors (see animal silhouettes). Selection and avoidance are represented by positive and negative values along the  $x$ -axis, respectively. For clarity, parameter estimates and CI are shown on the logit scale (as estimated by logistic regression)

### 1.3 SUPPLEMENTARY INFORMATION

## Appendix S1. Detailed predictions regarding the habitat selection of arctic foxes in the Bylot Island goose colony

**Table S1.1.** Detailed hypotheses and predictions for each habitat selection predictor used in the resource selection function analysis for arctic fox during **goose incubation** at the territory scale. The probability of selecting a location is modeled from the following spatial attributes: distance from territory edges (Edge), distance from the spatial anchor (Den), goose nest density (Geese) and physical habitat (Habitat). For the hypotheses involving Den, we always included an interaction with the reproductive status (Repro). For the hypotheses involving Prey, we tested the effect of two additive terms (Geese and Habitat) and the effect of an interaction with the complex wetland tundra habitat (Complex wetland). Pos = positive beta coefficient expected; Neg = negative beta coefficient expected; Neutral = beta coefficient expected to be close to zero; None = exploratory analysis without any *a priori* prediction; (+) or (-) = value of the beta coefficient expected to be higher (+) or smaller (-) for the resting state than for the active state; Ref = reference category for the Habitat variable; - = not applicable

Hypotheses	Predictions	Habitat selection predictors	Prediction for selection coefficient										Reference
			Distance from edge <sup>a</sup>	Distance from den <sup>b</sup>	Mesic	Gravel	Complex wetland	Wet meadows	Xeric	Geese	Interaction		
<b>(a) Fox active</b>													
Conspecific risk avoidance	Avoidance of territory edges	Edge	Pos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[1, 2]
Den selection	Selection for main den proximity	Den*Repro	-	Neg	-	-	-	-	-	-	-	Pos	[3, 4]
Prey selection	Avoidance for low quality lemming habitats and selection for areas of high goose nest density	Habitat + Geese	-	-	Ref	Neg	Neutral	Neg	Neg	Neg	Pos	-	[5-7]
Prey selection + Wetland interaction	Avoidance for low quality lemming habitats and selection for areas of high goose nest density except in complex wetland	Habitat + Geese*Complex wetland	-	-	Ref	Neg	Neutral	Neg	Neg	Neg	Pos	Neg	[8]
<b>(b) Fox resting</b>													
Conspecific risk avoidance	Avoidance of territory edges	Edge	Pos (+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[1, 2]
Den selection	Selection for main den proximity	Den*Repro	-	Neg (-)	-	-	-	-	-	-	-	Pos	[3, 4]
Harassment risk avoidance	Avoidance of areas of high goose nest density	Geese	-	-	-	-	-	-	-	-	Neg	-	[9, 10]
Physical habitat	Selection based on physical proprieties of habitats	Habitat	-	-	Ref	None	None	None	None	None	-	-	[11]

<sup>a</sup> A positive coefficient means the probability of selecting a location increases with distance from territory edges.

<sup>b</sup> A negative coefficient means the probability of selecting a location decreases with distance from the den.

**Table S1.2.** Detailed hypotheses and predictions for each habitat selection predictor used in the resource selection function analysis for arctic fox during **goose brooding** at the territory scale. The probability of selecting a location is modeled from the following spatial attributes: distance from territory edges (Edge), distance for the spatial anchor (Den), goose nest density (Geese) and physical habitat (Habitat). For the hypotheses involving Den, we always included an interaction with the reproductive status (Repro). For the hypothesis involving Prey, we tested the effect of two additive terms (Geese and Habitat). Bold characters indicate when we expected a change in the strength of the coefficient value from the goose incubation to the goose brooding period. Pos = positive beta coefficient expected; Neg = negative beta coefficient expected; Neutral = beta coefficient expected to be close to zero; None = exploratory analysis without any a priori prediction; (+) or (-) = value of the beta coefficient expected to be higher (+) or smaller (-) for the resting state than for the active state; Ref = reference category for the Habitat variable; - = not applicable

Hypotheses	Predictions	Habitat selection predictors	Prediction for selection coefficient									Reference
			Distance from edge <sup>a</sup>	Distance from den <sup>b</sup>	Habitat					Geese	Interaction	
					Mesic	Gravel	Complex wetland	Wet meadows	Xeric			
<b>(a) Fox active</b>												
Conspecific risk avoidance	Avoidance of territory edges	Edge	Pos	-	-	-	-	-	-	-	-	[1, 2]
Den selection	Selection for main den proximity	Den*Repro	-	<b>Neg</b>	-	-	-	-	-	-	Pos	[3, 4]
Prey selection	Avoidance for low quality lemming habitats and selection of high goose nest density.	Habitat + Geese	-	-	Ref	Neg	Neutral	Neg	Neg	<b>Pos</b>	-	[5-7, 12]
<b>(b) Fox resting</b>												
Conspecific risk avoidance	Avoidance of territory edges	Edge	Pos (+)	-	-	-	-	-	-	-	-	[1, 2]
Den selection	Selection for main den proximity	Den*Repro	-	<b>Neg (-)</b>	-	-	-	-	-	-	Pos	[3, 4]
Physical habitat	Selection based on physical proprieties of habitats	Habitat	-	-	Ref	None	None	None	None	None	-	[11]

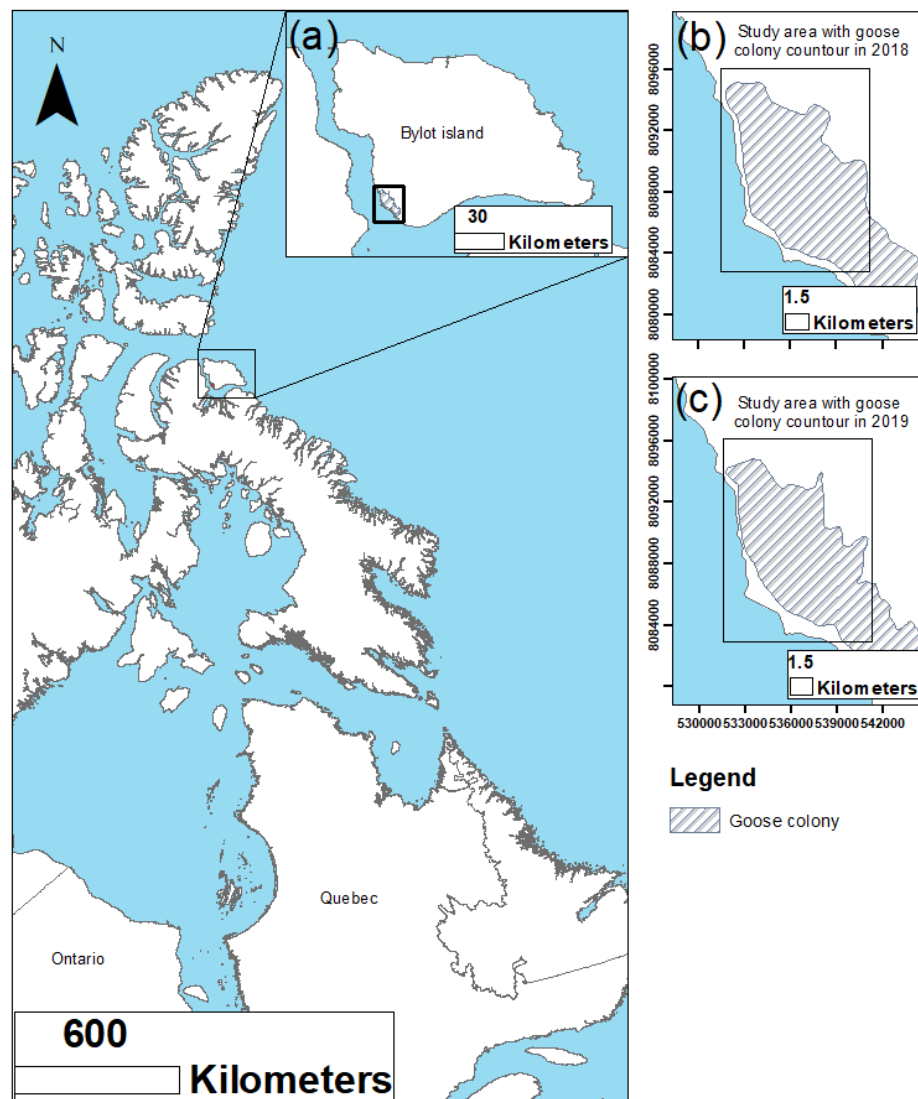
<sup>a</sup> A positive coefficient means the probability of selecting a location increases with distance from territory edges.

<sup>b</sup> A negative coefficient means the probability of selecting a location decrease with distance from the den.

## Reference

1. Schlägel UE, Merrill EH, Lewis MA. Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time. *Ecology and Evolution*. 2017;7(20):8388-405.
2. Moorcroft PR, Lewis MA, Crabtree RL. Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology*. 1999;80(5):1656-65.
3. Rosenberg DK, McKelvey KS. Estimation of habitat selection for central-place foraging animals. *Journal of Wildlife Management*. 1999;63(3):1028-38.
4. Hefty KL, Stewart KM. Flexible resource use strategies of a central-place forager experiencing dynamic risk and opportunity. *Movement Ecology*. 2019;7(1):1-10.
5. Jepsen JU, Eide NE, Prestrud P, Jacobsen LB. The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*. 2002;80(3):418-29.
6. Szor G, Berteaux D, Gauthier G. Finding the right home: Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*. 2007;31(3):351-62.
7. McKinnon L, Berteaux D, Gauthier G, Bêty J. Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*. 2013;122(7):1042-8.
8. Lecomte N, Careau V, Gauthier G, Giroux J-F. Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*. 2008;77(3):439-47.
9. Samelius G, Alisauskas RT. Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *Arctic*. 2000;53(3):279-88.
10. Gilchrist HG, Gaston AJ, Smith JNM. Wind and prey nest sites as foraging constraints on an avian predator, the glaucous gull. *Ecology*. 1998;79(7):2403-14.
11. Karelus DL, McCown JW, Scheick BK, Van De Kerk M, Bolker BM, Oli MK. Incorporating movement patterns to discern habitat selection: Black bears as a case study. *Wildlife Research*. 2019;46(1):76-88.
12. Careau V, Lecomte N, Bêty J, Giroux J-F, Gauthier G, Berteaux D. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience*. 2008;15(2):268-76.

**Appendix S2. Study area and contour of the snow goose colony on Bylot Island**



**Figure S2.1.** Location of the study area on Bylot Island in the Canadian High Arctic and contour of the snow goose colony in 2018 and 2019. The study area overlaps the Greater snow goose colony. Panel a) enlargement of Bylot Island; panels b) and c) enlargement of the study area showing the contours of the snow goose colony in 2018 and 2019

### **Appendix S3. Hidden Markov models and results**

We used hidden Markov models (HMM) with movement metrics and a time covariate, to classify fox steps in two broad behavioural states [1]. We used the step lengths (the Euclidian distance between successive locations determined 4 minutes apart) and turning angles (change in direction from the previous step) as bivariate data in HMMs. We set *a priori* parameters in the Bayesian model for two hypothetical states, namely the resting steps (no or low displacement and low directionality) and the active steps (low or high displacement and high directionality). The variable “Time of the day” was included as a covariate in the HMM because preliminary analysis of daily movement rate indicated that arctic foxes exhibited a circadian rhythm. We tested two candidate distributions for step length (gamma and Weibull) and two candidate distributions for turning angle (von Mises and wrapped Cauchy) which, added to the covariate “Time of the day”, yielded 8 candidate models. To ensure numerical stability, we ran for each model 25 iterations choosing initial priors randomly within a plausible range according to the behavioural state [2]. We used the Akaike’s Information Criterion (AIC) to select the most parsimonious model [3], which was then used with the Viterbi algorithm to classify the most likely state to each step [4]. The behavioural classification was done independently for the goose incubation and brooding periods. As we used GPS locations rather than steps to assess arctic fox habitat selection (see 2.6 *Behaviour- and period-specific habitat selection (step 5)*), we only retained for RSFs those locations for which the previous and next steps were assigned the same state. We used the moveHMM package to prepare the data, to fit the HMMs, and to classify GPS locations [1].

### **Reference**

1. Michelot T, Langrock R, Patterson TA. Movehmm: An R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*. 2016;7(11):1308-15.
2. Karelus DL, McCown JW, Scheick BK, Van De Kerk M, Bolker BM, Oli MK. Incorporating movement patterns to discern habitat selection: Black bears as a case study. *Wildlife Research*. 2019;46(1):76-88.



3. Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multi-model inference : A practical information-theoretic approach. 2nd ed. ed. New York: Springer; 2002 2002. xxvi, 488 p. p.
4. Langrock R, King R, Matthiopoulos J, Thomas L, Fortin D, Morales JM. Flexible and practical modeling of animal telemetry data: hidden Markov models and extensions. *Ecology*. 2012;93(11):2336-42.

**Table S3.1.** Step length and angle distribution parameters of the top two-state hidden Markov model for arctic fox during the goose incubation and the goose brooding periods. The step lengths are modeled with a Weibull distribution, and the turning angles with a wrapped Cauchy distribution based on a 4-minute interval GPS location dataset. As angles are circular quantities, circular mean is necessary to express a measure of central tendency. A circular mean approaching 0 indicates low turning angles (animals are generally moving forward), while a circular mean approaching 3.14 indicates high turning angles (animals are generally turning backward). Angle concentration is a measure of dispersion, where 0 means uniform distribution and 1 means complete concentration in one direction.

Behavioural state	Goose incubation period		Goose brooding period	
	Resting	Active	Resting	Active
	<i>n</i> = 50,747	<i>n</i> = 63,794	<i>n</i> = 38,536	<i>n</i> = 53,666
Step mean (meters)	9.9	230.0	9.6	225.9
Step SD (meters)	10.7	132.8	10.5	132.8
Angle circular mean (radians)	3.14	0.03	3.13	0.02
Angle concentration	0.36	0.43	0.35	0.46

**Table S3.2.** Proportion of arctic fox locations by behavioural state, based on 4-minute interval GPS location data during the goose incubation and the goose brooding periods (mean  $\pm$  SD). The active behavioural state is characterized by low to high displacement and high directionality. The resting behavioural state is characterized by no or low displacement and low directionality. “Transition” represents locations for which the previous and next behavioural states differ. “Timeout” identifies instances when the GPS tried to calculate a geographic location but no satellites were available to do so. In the relatively flat tundra, these instances mostly reflect times when foxes were inside their den, as preliminary analysis showed that most previous and next locations of a subset of “timeout” locations were in the close vicinity of a den.

Behavioural state	Goose incubation period				Goose brooding period			
	<i>n</i> = 21 fox-summers				<i>n</i> = 20 fox-summers			
	Active	Resting	Transition	Timeout	Active	Resting	Transition	Timeout
Proportion of locations	49.1%	40.9%	4.6%	5.4%	51.8%	40.2%	4.6%	3.4%
	( $\pm$ 9.7)	( $\pm$ 9.1)	( $\pm$ 0.8)	( $\pm$ 7.7)	( $\pm$ 9.5)	( $\pm$ 9.8)	( $\pm$ 0.8)	( $\pm$ 5.5)

#### **Appendix S4. Habitat classification**

**Table S4.1.** Physical habitat classes used to study arctic fox habitat selection. The study area was classified based on vegetation composition, soil moisture, and density of water channels. We used previous work from Bylot Island [1-3] to set *a priori* classes biologically relevant for arctic foxes, and give in the right column the corresponding vegetation compositions and morphometric descriptions used by this previous research.

<b>Class</b>	<b>Definition</b>	<b>Correspondence with previous work</b>
Mesic	Typically <50% barren ground. Moist soil with a diverse vegetation composition (moss, herbaceous, <i>Salix</i> sp., <i>Cassiope tetragona</i> , lichens, etc). Complex microtopography characterized by presence of hummocks and mudboils. Hummocks are concave and mostly vegetated structures 15-50 cm wide and 10-30 cm high. Mudboils are 30-50 cm wide cryoactive round surfaces of bare ground. Dry to muddy soil.	Correspondence with vegetation composition of Duclos [2] and Duclos, Lévesque [3]: Graminoid moist meadow, Moist meadow, Moist shrub tundra, Grass mesic meadow, Shrub heath tundra ( <i>Dryas integrifolia</i> ), Shrub heath tundra ( <i>Cassiope tetragona</i> ).
Wet meadows	<10% barren ground. Vegetation dominated by mosses and, to a lesser extent, herbaceous plants. Highly productive. Microtopography is flat. Soil is waterlogged and vegetation commonly flooded when raining. Not characterized by water channels. Include low-center polygon with collapsed or degraded rims.	Correspondence with vegetation composition of Duclos [2] and Duclos, Lévesque [3]: Graminoid wet meadows.  Correspondence with morphometric description of Massé, Rochefort [1]: Wet polygon (low complexity), Lake polygon (low complexity).

Xeric	Typically >75% barren ground. Dry ground covered mainly by small rocks (granulometry 1-5 cm) and secondarily by mud or exposed soil. Sparse vegetation dominated by <i>Dryas</i> sp., <i>Salix</i> sp., lichens and <i>Cassiope tetragona</i> .	Correspondence with vegetation composition of Duclos [2] and Duclos, Lévesque [3]: Shrub heath tundra ( <i>Dryas integrifolia</i> ), Shrub forb tundra, Forb-Salix barrens.
Gravel beds	Mostly riverbanks. Characterized by almost 100% barren ground with rock of variable sizes (granulometry 1-15 cm) in a matrix of fine sediment. Little or no vegetation.	
Complex wetlands	Mostly high-center polygons. May include low-center polygons when rims are large and clearly defined. Complex mosaic of water bodies, mesic habitats, and moss carpet.	Correspondence with morphometric description of Massé, Rochefort [1]: Polygon channels, Wet polygon (high complexity), Lake polygon (high complexity).

## Reference

1. Massé H, Rochefort L, Gauthier G. Carrying capacity of wetland habitats used by breeding greater snow geese. *The Journal of Wildlife Management*. 2001;65(2):271-81.
2. Duclos I. Milieux mésiques et secs de l'île Bylot, Nunavut (Canada) : Caractérisation et utilisation par la grande oie des neiges [Thesis]: Université du Québec à Trois-Rivières; 2002.
3. Duclos I, Lévesque E, Gratton D, Bordelau PA. Vegetation mapping of Bylot island and Sirmilik National Park: Final report. Parks Canada, Iqaluit, Nunavut. Unpublished report. 2006:101pp.

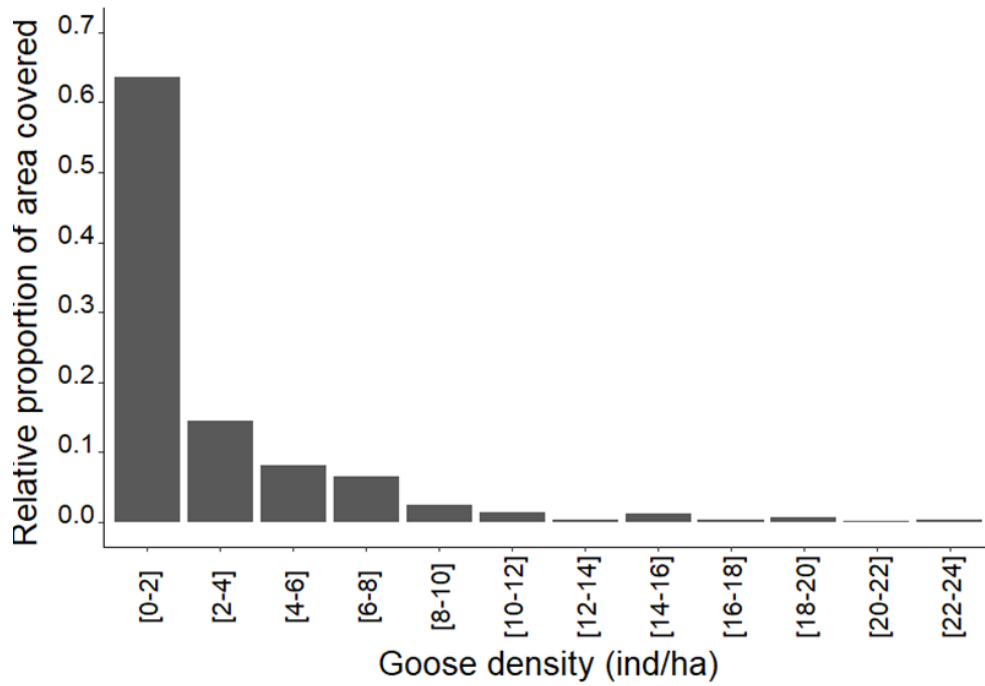
## **Appendix S5. Goose survey and validation**

### **Goose density validation**

Apart from lemmings, the main food resource for foxes during the goose incubation period is goose eggs, as foxes very rarely prey on adult geese. We validated our goose density map using systematic nest counts performed during the annual monitoring of the Bylot Island goose colony. Goose nests are searched and counted in a variable number of random plots located in mesic and wetland habitats. Plots are larger in mesic (4-ha, 200m x 200m) than in wetland habitat (1-ha, 100m x 100m) because of the lower density of goose nests in the former. Specifically, we walked along several parallel transects across the plots to find the nests. Goose nests are easy to find on the tundra (even when females are off the nest) due to their large size and the presence of down at the nest. We validated our goose density map using 13 plots each year (2018:  $n_{\text{mesic}} = 6$ ,  $n_{\text{wetland}} = 7$ ; 2019:  $n_{\text{mesic}} = 5$  and  $n_{\text{wetland}} = 8$ ). We extracted within each monitored plot the mean density values generated from our map to assess the correspondence with the systematic plot counts. We found a good correlation between the two ( $r_{\text{Spearman}} = 0.62$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 26$ ), thus confirming that our nesting goose density map represented well the availability of goose nests for foxes.

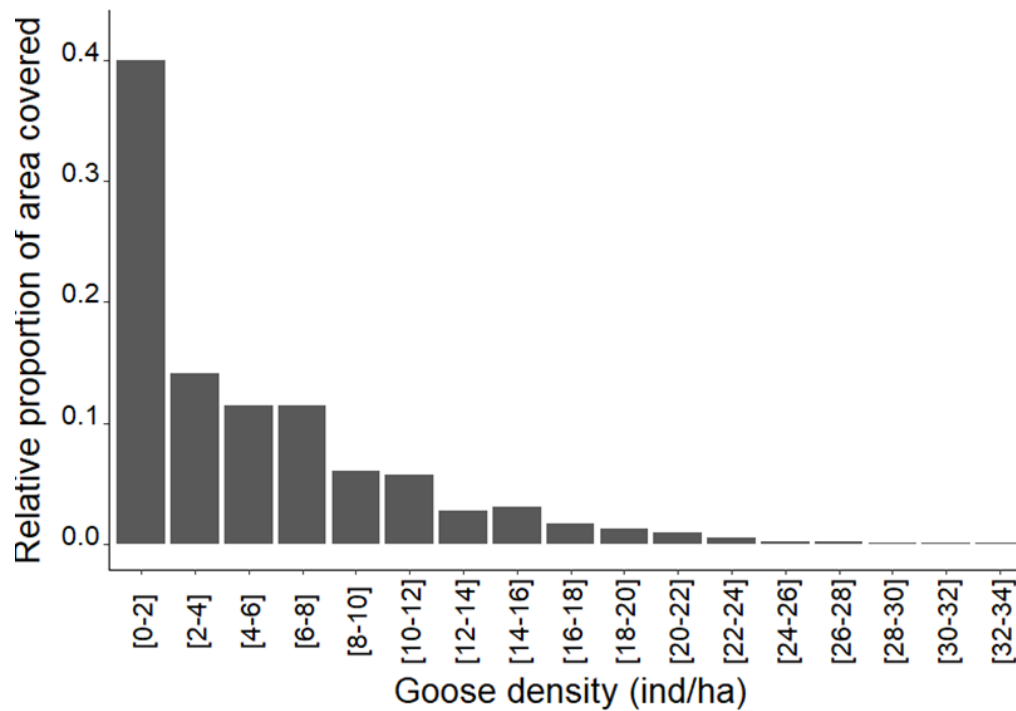
**Table S5.1.** Starting and ending dates for the goose incubation and brooding periods. End of incubation corresponds to the estimated median goose hatching date ( $n$  = number of nests) obtained from the annual Bylot Island goose monitoring (G. Gauthier, unpublished data) and incubation start is 23 days (= incubation length) earlier. The brooding period starts the day after the end of the incubation period and lasts for 23 days according to our study design (brooding duration is actually longer, but fox habitat selection was only studied during the first 23 days to obtain a temporally balanced design). Field surveys for mapping nesting goose density were done from June 30 to July 4 in 2018, and from July 1-6 in 2019. Note that fox cubs require high parental investment during goose incubation, but much lower parental investment during goose brooding when they gradually become thermally independent and learn to forage by themselves.

Year	Start of goose incubation period	End of goose incubation period	Start of goose brooding period	End of goose brooding period
2018	June 19	July 11( $n = 106$ )	July 12	August 3
2019	June 12	July 4 ( $n = 180$ )	July 5	July 27



**Figure S5.1.** Relative proportion of the study area covered by each goose density class for the 6,438 ha area surveyed in 2018 to generate the goose density map. Note that the [0-2] class includes areas surveyed in the study area but located outside the goose colony. Also note that in 2018 the median patch area [interquartile range] was 11.0 ha [7.2; 17.0]).





**Figure S5.2.** Relative proportion of the study area covered by each goose density class for the 5,692 ha area surveyed in 2019 to generate the goose density map. Note that the [0-2] class includes areas surveyed in the study area but located outside the goose colony. Also note that in 2019 the median patch area [interquartile range] was 7.6 ha [5.0; 11.8]).

**Appendix S6. Justification of 20-minute subsampling**

An important assumption of RSFs is that most locations in the territory are available at each step. To meet this assumption, we subsampled our 4-minute interval dataset to allow individuals to travel the equivalent of an average territory radius between locations. A mean arctic fox territory radius was 1500 m ( $n = 21$  fox-summer). After dividing this distance by the third quartile value (306 m) of 4-min step lengths calculated from locations of active foxes, we found that a fox can cover a territory radius in  $4.90 \times 4$  min, which we rounded to 20 min. We used the third quartile value rather than the mean, median or highest step length in order to reflect the traveling capacity of foxes while avoiding the assumption that foxes can regularly move as fast as suggested by the highest measured speed values. Note that even if step lengths are considerably shorter in resting than in active foxes, we assumed that a resting individual also had the possibility to cover a territory radius within 20 min, if deciding to do so.

**Appendix S7. Model selection evaluating the effect of log-transforming distance variables**

**Table S7.1.** List of candidate arctic fox RSF models assessing log-transformation of the variables Distance from territory edges (Edge) and Distance from the spatial anchor (Den). The effect of the log-transformation is shown for Edge and Den through the negative maximum log-likelihood (-LL), the difference in Akaike information criterion corrected for small sample sizes with the most parsimonious model ( $\Delta AIC_c$ ) and the  $AIC_c$  weight of evidence ( $w_i$ ). All models had  $k=11$  parameters and included Edge (raw or log-transformed), Goose nest density (not shown), Physical habitat (not shown), and Den (raw or log-transformed) with its interaction with reproductive status of individuals. Covariates are further defined in the main text (section 2.5 *Georeferenced predictors (step 4)*). Model selection was done within each goose breeding period (incubation and brooding) and behavioural state (active and resting). The lines in bold under “Transformations” identify top-ranked models and these transformations (or lack of) were applied in the state- and period-specific resource selection analyses described in section 2.6 *Behaviour- and period-specific habitat selection (step 5)*.

Period	Behavioural state	Distance variable	Transformation	-LL	$\Delta AIC_c$	$w_i$
Goose incubation	Active	Edge	none [raw values]	28862.17	565.43	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	28579.46	0.00	>0.999
Goose incubation	Active	Den	none [raw values]	28862.17	138.76	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	28792.79	0.00	>0.999
Goose incubation	Resting	Edge	none [raw values]	24124.15	1575.39	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	23336.45	0.00	>0.999
Goose incubation	Resting	Den	none [raw values]	24124.15	1590.01	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	23329.14	0.00	>0.999
Goose brooding	Active	Edge	none [raw values]	22740.31	529.54	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	22475.54	0.00	>0.999
Goose brooding	Active	Den	none [raw values]	22740.31	1.90	0.28
			<b>log [1+ raw values]</b>	22739.36	0.00	0.72
Goose brooding	Resting	Edge	none [raw values]	17229.90	1201.32	<0.001
			<b>log [1+ raw values]</b>	16629.24	0.00	>0.999
Goose brooding	Resting	Den	<b>none [raw values]</b>	17229.90	0.00	>0.999
			log [1+ raw values]	17279.65	99.51	<0.001

## **Appendix S8. Resource selection function analysis results**

**Table S8.1.** Parameter estimates of mixed-effect best (top-ranked or averaged) models of resource selection function (RSF) for arctic foxes in their active and resting behavioural states during the goose incubation (n=21 fox-summers) and brooding (n=20 fox-summers) periods (see Table 1). Only the terms included in the best model appear in the corresponding analysis table. Covariates are defined in the main text (section 2.5 *Georeferenced predictors (step 4)*). Standardized selection coefficients ( $\beta$ ) and their 95% confidence intervals (95% CI) are shown. “Mesic habitat” and “Reproductive” are the reference categories for Physical habitat and Reproductive (Rep.) status, respectively. Coefficients in bold indicate where 95% confidence intervals exclude zero.

Behavioural state Variable	Goose incubation period				Goose brooding period			
	Active		Resting		Active		Resting	
	$\beta$	95% CI	$\beta$	95% CI	$\beta$	95% CI	$\beta$	95% CI
(Intercept)	<b>-1.43</b>	[-1.36;-1.50]	<b>-1.83</b>	[-1.62;-2.05]	<b>-1.56</b>	[-1.49;-1.64]	<b>-1.97</b>	[-1.79;-2.15]
Wet meadows	<b>-0.25</b>	[-0.17;-0.34]	<b>-0.34</b>	[-0.24;-0.44]	-0.05	[ 0.04;-0.15]	<b>-0.17</b>	[-0.05;-0.29]
Complex wetlands	<b>-0.11</b>	[-0.05;-0.16]	<b>-0.15</b>	[-0.09;-0.21]	0.01	[ 0.07;-0.04]	<b>0.41</b>	[0.47;0.34]
Xeric habitats	-0.03	[ 0.04;-0.11]	<b>0.58</b>	[0.65;0.51]	0.01	[ 0.09;-0.07]	<b>0.42</b>	[0.51;0.33]
Gravel beds	<b>-0.60</b>	[-0.41;-0.79]	<b>-0.47</b>	[-0.29;-0.64]	<b>-0.58</b>	[-0.34;-0.82]	<b>-0.96</b>	[-0.59;-1.36]
Goose density x Complex wetlands	0.03	[ 0.07;-0.01]	-	-	-	-	-	-
Goose density	<b>0.17</b>	[ 0.19; 0.14]	<b>-0.19</b>	[-0.16;-0.22]	<b>0.09</b>	[ 0.11; 0.06]	-	-
Log [Edge]	<b>0.38</b>	[ 0.41; 0.35]	<b>0.85</b>	[ 0.89; 0.81]	<b>0.46</b>	[ 0.49; 0.42]	<b>1.18</b>	[ 1.23; 1.13]
Log [Den]	0.00	[ 0.06;-0.05]	-0.04	[ 0.02;-0.10]	<b>-0.07</b>	[-0.03;-0.11]	-	-
Log [Den] X Rep. status	<b>-0.14</b>	[-0.08;-0.20]	<b>-0.36</b>	[-0.30;-0.43]	0.04	[ 0.09;-0.01]	-	-
Den	-	-	-	-	-	-	<b>-0.18</b>	[-0.12;-0.24]
Den X Rep. status	-	-	-	-	-	-	<b>0.36</b>	[ 0.43; 0.29]
Rep. status	<b>-0.17</b>	[-0.10;-0.25]	-0.04	[0.1;-0.17]	-0.06	[ 0.01;-0.13]	-0.01	[0.11;-0.12]

**Table S8.2.** Mean values with 95% CI of **distance to the edge** (meters) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period and behavioural state. Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF.

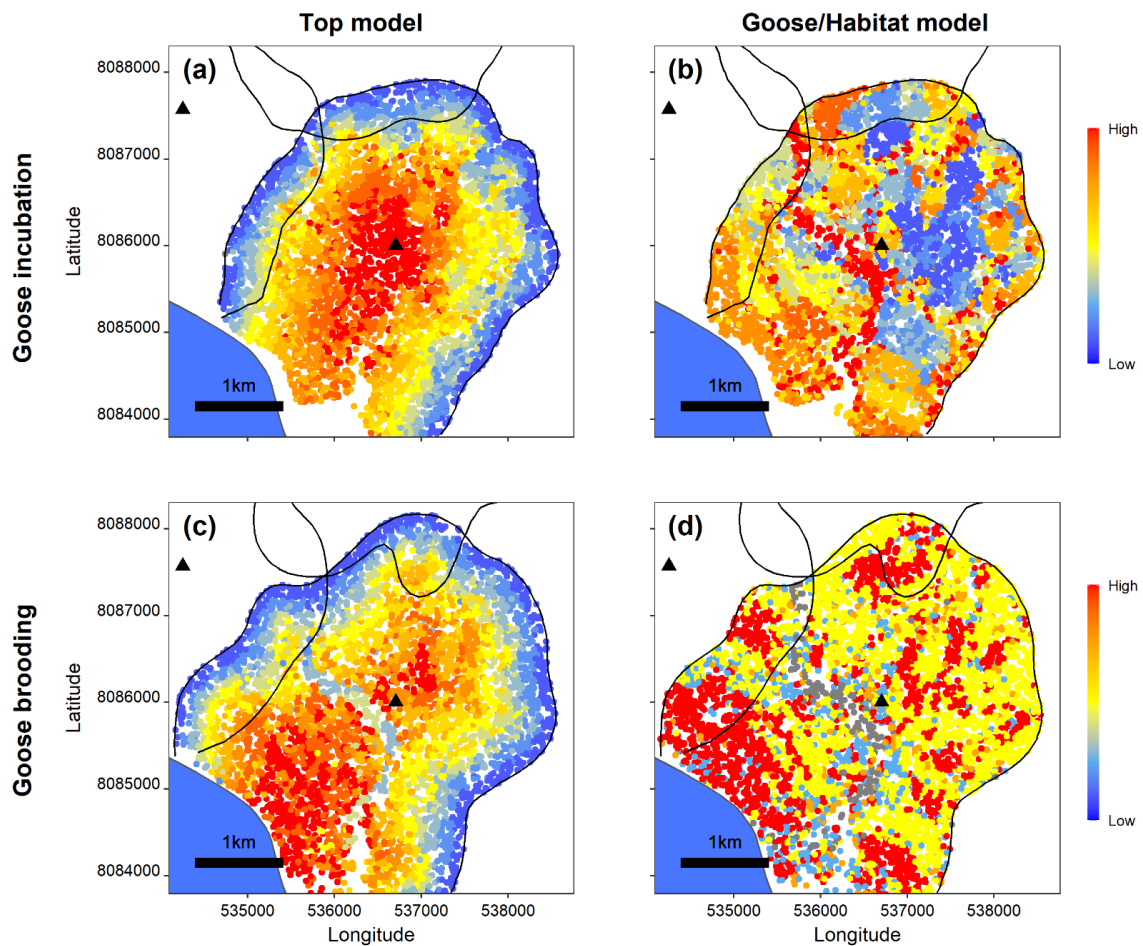
Period	Behavioural state	Used/available	Mean	95% CI
Goose incubation	Active	Used	683.3	[674.6; 692.0]
		Available	592.4	[588.0; 596.8]
Goose incubation	Resting	Used	800.5	[791.3; 809.7]
		Available	582.7	[578.0; 587.7]
Goose brooding	Active	Used	743.6	[733.8; 753.4]
		Available	636.8	[631.7; 642.0]
Goose brooding	Resting	Used	872.7	[862.3; 883.1]
		Available	635.7	[629.9; 641.5]

**Table S8.3.** Mean values with 95% CI of **distance to the den** (meters) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period, behavioural state and reproductive status. Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF. For reproductive status, R and NR indicate reproductive and non-reproductive.

Period	Behavioural state	Reproductive status	Used/available	Mean	95% CI
Goose incubation	Active	R	Used	1339.8	[1321.9; 1357.7]
			Available	1453.9	[1445.9; 1461.9]
Goose incubation	Resting	R	Used	1215.6	[1191.0; 1240.2]
			Available	1451.6	[1442.9; 1460.2]
Goose incubation	Active	NR	Used	1465.7	[1436.5; 1495.0]
			Available	1498.2	[1484.3; 1512.1]
Goose incubation	Resting	NR	Used	1269.1	[1245.3; 1292.9]
			Available	1441.4	[1428.0; 1454.8]
Goose brooding	Active	R	Used	1465.4	[1443.6; 1487.2]
			Available	1582.6	[1571.8; 1593.3]
Goose brooding	Resting	R	Used	1470.5	[1446.1; 1494.8]
			Available	1578.4	[1566.0; 1590.7]
Goose brooding	Active	NR	Used	1508.5	[1479.9; 1537.2]
			Available	1629.0	[1614.7; 1643.3]
Goose brooding	Resting	NR	Used	1386.0	[1361.1; 1411.0]
			Available	1614.5	[1599.7; 1629.3]

**Table S8.4.** Mean values with 95% CI of goose nest density (geese/ha) for locations used by and available to arctic foxes. Data are split by period and behavioural state. Values for used locations were calculated from all fox locations used in the RSF, and values for available locations were calculated from all random locations used in the RSF. Note that no prediction was made regarding goose nest density for foxes resting during goose brooding (Table S1.2).

Period	Behavioural state	Used/available	Mean	95% CI
Goose incubation	Active	Used	5.69	[5.56; 5.82]
		Available	4.70	[4.65; 4.76]
Goose incubation	Resting	Used	3.72	[3.59; 3.84]
		Available	4.87	[4.82; 4.93]
Goose brooding	Active	Used	4.96	[4.82; 5.10]
		Available	4.46	[4.40; 4.52]



**Figure S8.1.** Maps showing the relative probability of selection based on third-order resource selection function (RSF), for one reproductive male arctic fox during its resting state in 2019, in the snow goose colony of Bylot Island. Relative probabilities of selection are estimated with the preferred model (left column), which always includes distance to territory edges and distance to the main den, and with the model including only goose and habitat variables (right column). Territory edges of two other males are presented. The top row shows predicted relative probabilities for the goose incubation period, while the bottom row concerns the goose brooding period. Relative probabilities of selection from low to high are specific to each map, so colours should not be compared among maps. Black triangles represent main den locations.





## CONCLUSION GÉNÉRALE

Les prédateurs terrestres jouent un rôle clé dans le réseau trophique de la toundra arctique. Dans plusieurs écosystèmes, les impacts des prédateurs sur les proies sont modulés en partie par leur distribution spatiale et temporelle (Gaynor *et al.*, 2019). Afin d'optimiser l'utilisation d'une aire donnée à un moment précis, les prédateurs surutilisent certains habitats par rapport à leur disponibilité, ce qui constitue la sélection d'habitat. Cette sélection d'habitat est influencée par divers facteurs environnementaux et par diverses contraintes associées aux interactions intraspécifiques. Les individus peuvent aussi montrer une flexibilité dans leur sélection d'habitat à plusieurs échelles temporelles, par exemple à l'intérieur d'une journée ou à l'intérieur d'une saison.

### Contributions originales de l'étude

À notre connaissance, notre étude est la première à intégrer simultanément comme variables explicatives de la sélection d'habitat d'un prédateur la distribution des proies, la distribution des habitats, les contraintes spatiales dues à la territorialité, et celles provoquées par la présence d'un ancrage spatial affectant les mouvements. Chez les prédateurs de l'ordre des carnivores, ces facteurs ont été étudiés individuellement ou en sous-groupes dans de nombreuses études (Jepsen, Eide, Prestrud & Jacobsen, 2002; Oakleaf *et al.*, 2006; May *et al.*, 2010; Recio, Seddon & Moore, 2015; Schlägel, Merrill & Lewis, 2017). Toutefois, pour hiérarchiser ces facteurs, il est essentiel de les considérer simultanément tout en s'assurant que les paramètres ont été standardisés pour permettre de comparer leur effet relatif. Du fait que la décision de sélectionner ou d'éviter un habitat résulte d'un processus associé à la valeur sélective des individus, cette hiérarchisation permet d'identifier les facteurs les plus limitants pour une espèce à une échelle donnée. Nos résultats suggèrent que les contraintes

associées aux interactions intraspécifiques influencent fortement la sélection d'habitat des renards à l'intérieur de leur territoire.

Évidemment, la distribution des proies et la distribution des habitats expliquent aussi en partie la distribution des renards, mais dans une moindre mesure par rapport aux contraintes territoriales et à celles associées à la tanière de reproduction. La distribution des ressources est bien souvent citée comme le facteur le plus important pour expliquer la distribution des prédateurs (Mitchell & Hebblewhite, 2012). Nos résultats suggèrent que les contraintes associées aux interactions intraspécifiques peuvent avoir un poids tout aussi important, voire supérieur, du moins dans la prise de décision à l'échelle du territoire. Par exemple, la réponse des renards à la bordure de leur territoire suggère que les interactions négatives entre conspécifiques voisins joueraient un rôle de premier ordre pour la survie des individus, et donc, le fait d'éviter la bordure augmenterait la valeur sélective des individus. Ce mémoire démontre qu'une attention particulière devrait être attribuée aux contraintes associées aux interactions intraspécifiques dans l'étude de la sélection d'habitat des prédateurs.

L'inclusion de l'état comportemental dans nos analyses a permis de raffiner grandement la compréhension de la sélection d'habitat d'un prédateur. L'intérêt d'inclure une réponse spécifique à un état comportemental réside principalement dans le potentiel d'isoler les mécanismes proximaux de la sélection d'habitat (Wilson, Gilbert-Norton & Gese, 2012; Roever, Beyer, Chase & Aarde, 2014). Par exemple, nous avons été en mesure de faire des prédictions distinctes selon l'état comportemental pour la réponse à la densité de nids d'oies considérant que la motivation des renards change selon qu'ils sont actifs ou au repos. Pendant leurs phases actives, les renards répondaient positivement aux fortes densités de nids d'oies, probablement pour maximiser leur taux de rencontre avec cette proie, alors qu'au repos, les fortes densités de nids d'oies étaient évitées, vraisemblablement pour réduire les risques de blessure associés aux comportements agressifs de défense du nid par les oies (Gilchrist, Gaston & Smith, 1998). Considérer une réponse spécifique à l'état comportemental est important pour étudier la sélection d'habitat et mieux comprendre les

mécanismes comportementaux générant le processus de sélection (Beyer *et al.*, 2010). Le fait de considérer une réponse spécifique à l'état comportemental augmente la portée d'une étude de sélection d'habitat, puisque l'intérêt de l'étude des relations entre les espèces et leur habitat est de répondre à la question « pourquoi » une espèce utilise une aire donnée plutôt que de simplement décrire « où » cette espèce se retrouve (Gavin, 1991).

La sélection d'habitat est un processus temporellement dynamique, ce qui permet aux animaux de s'ajuster aux changements environnementaux et individuels. De nombreuses études ont évalué les variations temporelles de la sélection d'habitat en considérant de larges fenêtres temporelles, comme les saisons (Rettie & Messier, 2000; Squires, Decesare, Kolbe & Ruggiero, 2010; Palumbo *et al.*, 2019). Une telle approche permet globalement d'évaluer la variation de la réponse spatiale d'une espèce à divers changements de l'écosystème, sans toutefois permettre d'identifier spécifiquement les facteurs engendrant ces variations. Afin de mieux comprendre les mécanismes proximaux associés à l'ajustement temporel de sélection d'habitat, il est impératif de réduire au maximum les sources de variation dans les analyses. Par exemple, identifier *a priori* une transition temporelle pour une seule variable, et contraster la sélection d'habitat de périodes de part et d'autre de cette transition permet d'évaluer adéquatement l'ajustement spécifique d'une espèce à une source de variation réduite. Cette démarche est appropriée pour les espèces évoluant dans des environnements très dynamiques (Crook *et al.*, 2019; Bastille-Rousseau *et al.*, 2020), mais aussi pour mieux comprendre l'influence d'évènements d'histoire de vie sur la sélection d'habitat (Eriksen *et al.*, 2009; Yeldell *et al.*, 2017). En ce sens, nous avons démontré que les renards modifient largement leur sélection d'habitat sur une courte période de 46 jours en réponse à des changements environnementaux très rapides (éclosion des œufs d'oies) et à une évolution temporelle des phases de la reproduction (gain d'autonomie des jeunes). De plus, ce résultat souligne clairement l'importance d'intégrer l'hétérogénéité temporelle dans les analyses de la sélection des ressources.

## **Limites du projet et perspectives**

En nous basant sur la littérature, nous avons considéré les principales variables impliquées dans la sélection d'habitat du renard arctique à l'échelle de son territoire. Cependant, nous devons souligner des incertitudes quant à certaines variables quantifiées indirectement. La première variable que nous n'avons pas pu mesurer directement est la distribution des lemmings. Considérant la difficulté logistique d'obtenir des densités de micromammifères sur de grandes superficies de façon spatialement explicite, nous avons distingué les habitats de bonne qualité pour les lemmings de ceux de moins bonne qualité en utilisant cinq classes validées sur le terrain par Szor, Berteaux & Gauthier (2007). Cette classification s'avère peut-être simpliste à très fine échelle spatiale. Par exemple, nos observations de terrain révèlent qu'une parcelle de milieu mésique peut être criblée de terriers et de fèces de lemming alors que la parcelle de milieu mésique voisine, apparemment semblable, ne présente aucun terrier et peu de fèces. Cette incertitude sur la distribution des lemmings a pu ajouter du bruit dans nos données et masquer des résultats importants. Ainsi, nos résultats pourraient sous-estimer l'influence de cette proie principale sur la distribution du renard arctique à l'intérieur de son territoire. Considérant que les variations multi-annuelles des densités de lemmings ont une grande influence sur la reproduction des renards de l'île Bylot (Chevallier, Gauthier, Lai & Berteaux, 2020), une attention particulière devrait être apportée aux interactions spatiales fines entre lemmings et renards.

Une deuxième mesure imparfaite est celle de la bordure du territoire. En fait, une limite territoriale est rarement une ligne claire, mais plutôt une zone diffuse de largeur variable et dynamique dans le temps (Potts, Harris & Giuggioli, 2013). Une méthode davantage précise pour délimiter une bordure de territoire serait d'identifier sur le terrain les sites où un individu dépose des marques olfactives. En revanche, autant imparfaite que soit notre délimitation, il nous semble réaliste que la probabilité qu'un individu rencontre un voisin ou une marque olfactive diminue au fur et à mesure qu'il s'éloigne de la limite territoriale identifiée par nos analyses. Ainsi, malgré leur réalité biologique incertaine, les limites territoriales estimées selon nos méthodes semblent adaptées pour quantifier la

proximité d'un individu à un territoire voisin. De plus, pour valider l'hypothèse que l'évitement de la bordure est associé à une perception négative d'une rencontre avec un conspécifique voisin, il serait nécessaire de mieux quantifier la nature et les conséquences d'interactions intraspécifiques du renard arctique.

Nous considérons notre étude comme un premier pas vers une meilleure compréhension des impacts spatiaux et temporels du renard arctique sur la communauté de proies lui étant associée. Un certain nombre de liens ont déjà été établis entre la sélection d'habitat de ce prédateur et ses impacts spatiaux sur la communauté de proies. Toutefois, ces liens ont été davantage documentés en considérant le rôle des habitats (Cunningham, Kesler & Lanctot, 2016; Léandri-Breton & Bêty, 2020) et de la distribution des proies (Bety, Gauthier, Giroux & Korpimaki, 2001; McKinnon, Berteaux, Gauthier & Bêty, 2013). Considérant l'importance de la territorialité et de la tanière sur la distribution des renards démontrée par notre étude, un manque subsiste quant à savoir si ces variables génèrent elles aussi des patrons spatiotemporels associés au risque de prédation. Ainsi, il serait intéressant de quantifier l'impact relatif des variables que nous avons étudiées sur les variations du risque de prédation dans le paysage. Cet ajout bonifierait les connaissances sur les interactions prédateur-proie en documentant le rôle des contraintes associées aux interactions intraspécifiques sur les impacts à fine échelle spatiale et temporelle des prédateurs sur leurs proies.

La transition d'un état comportemental à un autre était expliquée en partie par l'heure de la journée, suggérant un rythme d'activité circadien chez le renard arctique. Nous avons traité des ajustements de sélection d'habitat en fonction des états comportementaux, mais sans considérer explicitement l'implication de l'heure de la journée. Mieux comprendre les facteurs influençant le rythme circadien du renard arctique permettrait d'apporter une vision complémentaire au processus de sélection d'habitat spécifique à un état comportemental. Par exemple, il serait intéressant d'étudier si le pic d'activité des renards concorde avec un moment de la journée où les proies sont davantage vulnérables. Alternativement, ce pic d'activité pourrait refléter des facteurs abiotiques qui conditionnent l'horloge interne

d'activité du renard. De plus, considérant les impacts du renard arctique sur ses proies, renforcer la compréhension du lien entre sélection d'habitat, état comportemental et heure de la journée permettrait d'étudier les interactions prédateur-proie à une échelle spatiotemporelle plus fine que ce qui a été généralement considéré.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrahms, B., Jordan, N.R., Golabek, K.A., McNutt, J.W., Wilson, A.M., & Brashares, J.S. (2016). Lessons from integrating behaviour and resource selection: Activity-specific responses of African wild dogs to roads. *Animal Conservation*, 19(3), 247-255. doi: 10.1111/acv.12235
- Abrams, P. (2007). Habitat choice in predator-prey systems: Spatial instability due to interacting adaptive movements. *The American Naturalist*, 169(5), 581-594. doi: 10.1086/512688
- Armitage, K.B. (2004). Badger predation on yellow-bellied marmots. *American Midland Naturalist*, 151(2), 378-387. doi: 10.1674/0003-0031(2004)151[0378:Bpoym]2.0.Co;2
- Audet, A.M., Robbins, C.B., & Larivière, S. (2002). *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, 713(1), 1-10. doi: 10.1644/1545-1410(2002)713<0001:AL>2.0.CO2
- Basille, M., Fortin, D., Dussault, C., Bastille - Rousseau, G., Ouellet, J.P., & Courtois, R. (2015). Plastic response of fearful prey to the spatiotemporal dynamics of predator distribution. *Ecology*, 96(10), 2622-2631. doi: 10.1890/14-1706.1
- Bastille-Rousseau, G., Wall, J., Douglas-Hamilton, I., Lesowapir, B., Loloju, B., Mwangi, N., & Wittemyer, G. (2020). Landscape-scale habitat response of African elephants shows strong selection for foraging opportunities in a human dominated ecosystem. *Ecography*, 43(1), 149-160. doi: 10.1111/ecog.04240
- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., . . . Ims (2017). Harmonizing circumpolar monitoring of arctic fox: Benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research*, 36(sup1). doi: 10.1080/17518369.2017.1319602
- Bety, J., Gauthier, G., Giroux, J.-F., & Korpimäki, E. (2001). Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, 93(3), 388-400. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.930304.x
- Beyer, H.L., Haydon, D.T., Morales, J.M., Frair, J.L., Hebblewhite, M., Mitchell, M., & Matthiopoulos, J. (2010). The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 365(1550), 2245-2254. doi: 10.1098/rstb.2010.0083
- Borger, L., Dalziel, B.D., & Fryxell, J.M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11(6), 637-650. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x
- Brown, J.L., & Orians, G.H. (1970). Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(239-262).

- Careau, V., Giroux, J.-F.o., & Berteaux, D. (2007). Cache and carry: Hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(1), 87-96. doi: 10.1007/s00265-007-0441-z
- Careau, V., Lecomte, N., Bêty, J., Giroux, J.-F., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2008). Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Écoscience*, 15(2), 268-276. doi: 10.2980/15-2-3097
- Chacin, D.H., & Stallings, C.D. (2016). Disentangling fine- and broad- scale effects of habitat on predator–prey interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 483(10-19). doi: 10.1016/j.jembe.2016.05.008
- Chevallier, C., Gauthier, G., Lai, S., & Berteaux, D. (2020). Pulsed food resources affect reproduction but not adult apparent survival in arctic foxes. *Oecologia*, 193(3), 557-569. doi: 10.1007/s00442-020-04696-8
- Courbin, N., Loveridge, A.J., Fritz, H., Macdonald, D.W., Patin, R., Valeix, M., & Chamaillé-Jammes, S. (2019). Zebra diel migrations reduce encounter risk with lions at night. *Journal of Animal Ecology*, 88(1), 92-101. doi: 10.1111/1365-2656.12910
- Creel, S., & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4), 194-201. doi: 10.1016/j.tree.2007.12.004
- Creel, S., Winnie, J., Maxwell, B., Hamlin, K., & Creel, M. (2005). Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86(12), 3387-3397. doi: 10.1890/05-0032
- Crook, D.A., Buckle, D.J., Morrongiello, J.R., Allsop, Q.A., Baldwin, W., Saunders, T.M., & Douglas, M.M. (2019). Tracking the resource pulse: Movement responses of fish to dynamic floodplain habitat in a tropical river. *Journal of Animal Ecology*, n/a(n/a). doi: 10.1111/1365-2656.13146
- Cunningham, J.A., Kesler, D.C., & Lanctot, R.B. (2016). Habitat and social factors influence nest-site selection in arctic-breeding shorebirds. *Auk*, 133(3), 364-377. doi: 10.1642/auk-15-196.1
- Eide, N.E., Jepsen, J.U., & 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(6), 1056-1068. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00885.x
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H., Arnemo, J., Gundersen, H., . . . Storaas, T. (2009). Encounter frequencies between gps-collared wolves (*Canis lupus*) and moose (*Alces alces*) in a Scandinavian wolf territory. *Ecological Research*, 24(3), 547-557. doi: 10.1007/s11284-008-0525-x
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H.P., Arnemo, J.M., Gundersen, H., . . . Storaas, T. (2011). Activity patterns of predator and prey: A simultaneous study of gps-collared wolves and moose. *Animal Behaviour*, 81(2), 423-431. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.11.011
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., . . . Wardle, D.A. (2011). Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333(6040), 301-306. doi: 10.1126/science.1205106



- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2016). Top-down limitation of lemmings revealed by experimental reduction of predators. *Ecology*, 97(11), 3231-3241. doi: 10.1002/ecy.1570
- Flint, P.L., Sedinger, J.S., & Pollock, K.H. (1995). Survival of juvenile black brant during brood rearing. *The Journal of Wildlife Management*, 59(3), 455-463.
- Forester, J.D., Im, H.K., & Rathouz, P.J. (2009). Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: Sampling and data analysis. *Ecology*, 90(12), 3554-3565. doi: 10.1890/08-0874.1
- Frafjord, K. (1992). Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups: Implications of food availability. *Polar Biology*, 12(8), 707-712. doi: 10.1007/BF00238871
- Garrott, R.A., Eberhardt, L.E., & Hanson, W.C. (1984). Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, 62(8), 1636-1640. doi: 10.1139/z84-237
- Gauthier, G., Berteaux, D., Bety, J., Tarroux, A., Therrien, J.F., McKinnon, L., . . . Cadieux, M.C. (2011). The tundra food web of Bylot island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems. *Écoscience*, 18(3), 223-235. doi: 10.2980/18-3-3453
- Gavin, T.A. (1991). Why ask "why": The importance of evolutionary biology in wildlife science. *The Journal of Wildlife Management*, 55(4), 760. doi: 10.2307/3809529
- Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E., & Brashares, J.S. (2019). Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(4), 355-368. doi: 10.1016/j.tree.2019.01.004
- Gilchrist, H.G., Gaston, A.J., & Smith, J.N.M. (1998). Wind and prey nest sites as foraging constraints on an avian predator, the glaucous gull. *Ecology*, 79(7), 2403-2414. doi: 10.1890/0012-9658
- Giroux, M.-A., Berteaux, D., Lecomte, N., Gauthier, G., Szor, G., & Bêty, J. (2012). Benefiting from a migratory prey: Spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 533-542. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01944.x
- Haase, C.G., Fletcher, R.J., Slone, D.H., Reid, J.P., & Butler, S.M. (2020). Traveling to thermal refuges during stressful temperatures leads to foraging constraints in a central-place forager. *Journal of Mammalogy*, 101(1), 271-280. doi: 10.1093/jmammal/gyz197
- Hall, L.S., Krausman, P.R., & Morrison, M.L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 173-182.
- Hebblewhite, M., Merrill, E.H., & McDonald, T.L. (2005). Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos*, 111(1), 101-111. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13858.x
- Hefty, K.L., & Stewart, K.M. (2019). Flexible resource use strategies of a central-place forager experiencing dynamic risk and opportunity. *Movement Ecology*, 7(1), 1-10. doi: 10.1186/s40462-019-0168-2

- Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E., & Packer, C. (2005). Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, 74(3), 559-566.
- Hughes, R.J., Reed, A., & Gauthier, G. (1994). Space and habitat use by greater snow goose broods on Bylot island, northwest territories. *The Journal of Wildlife Management*, 58(3), 536-545. doi: 10.2307/3809326
- Jepsen, J.U., Eide, N.E., Prestrud, P., & Jacobsen, L.B. (2002). The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, 80(3), 418-429. doi: 10.1139/z02-023
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1), 65-71. doi: 10.2307/1937156
- Kohl, M.T., Stahler, D.R., Metz, M.C., Forester, J.D., Kauffman, M.J., Varley, N., . . . MacNulty, D.R. (2018). Diel predator activity drives a dynamic landscape of fear. *Ecological Monographs*, 88(4), 638-652. doi: 10.1002/ecm.1313
- Laundre, J.W., Hernandez, L., & Altendorf, K.B. (2001). Wolves, elk, and bison: Reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 79(8), 1401-1409. doi: 10.1139/cjz-79-8-1401
- Laundre, J.W., Hernandez, L., & Ripple, W.J. (2010). The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, 3(3), 1-7. doi: 10.2174/1874213001003030001
- Léandri-Breton, D.-J., & Bêty, J. (2020). Vulnerability to predation may affect species distribution: Plovers with broader arctic breeding range nest in safer habitat. *Scientific Reports*, 10(1), 1-8. doi: 10.1038/s41598-020-61956-6
- Lecomte, N., Careau, V., Gauthier, G., & Giroux, J.-F. (2008). Predator behaviour and predation risk in the heterogeneous Arctic environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(3), 439-447. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01354.x
- Legagneux, P., Gauthier, G., Berteaux, D., Bêty, J., Cadieux, M.C., Bilodeau, F., . . . Krebs, C.J. (2012). Disentangling trophic relationships in a high arctic tundra ecosystem through food web modeling. *Ecology*, 93(7), 1707-1716.
- Lehmann, M.B., Funston, P.J., Owen, C.R., & Slotow, R. (2008). Home range utilisation and territorial behaviour of lions (*Panthera leo*) on karongwe game reserve, south africa. *Plos One*, 3(12). doi: 10.1371/journal.pone.0003998
- Lewis, M.A., & Murray, J.D. (1993). Modelling territoriality and wolf-deer interactions. *Nature*, 366(6457), 738-740. doi: 10.1038/366738a0
- Lima, S.L., & Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. doi: 10.1139/z90-092
- Maher, C.R., & Lott, D.F. (2000). A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *The American Midland Naturalist*, 143(1), 1-29. doi: 10.1674/0003-0031(2000)143[0001:AROEDO]2.0.CO2
- Malcolm, J.R. (1985). Paternal care in canids. *American Zoologist*, 25(3), 853-856. doi: 10.1093/icb/25.3.853

- Martin, J., van Moorter, B., Revilla, E., Blanchard, P., Dray, S., Quenette, P.Y., . . . Swenson, J.E. (2013). Reciprocal modulation of internal and external factors determines individual movements. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 290-300. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.02038.x
- May, R., van Dijk, J., Landa, A., Andersen, R., & Andersen, R. (2010). Spatio-temporal ranging behaviour and its relevance to foraging strategies in wide-ranging wolverines. *Ecological Modelling*, 221(6), 936-943. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.12.024
- Mayor, S.J., Schneider, D.C., Schaefer, J.A., & Mahoney, S.P. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Écoscience*, 16(2), 238-247, 210.
- McKinnon, L., Berteaux, D., Gauthier, G., & Bêty, J. (2013). Predator-mediated interactions between preferred, alternative and incidental prey in the arctic tundra. *Oikos*, 122(7), 1042-1048. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20708.x
- McLoughlin, P., Ferguson, S., & Messier, F. (2000). Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: A comparison among brown bear populations. *Evolutionary Ecology*, 14(1), 39-60. doi: 10.1023/A:1011019031766
- Mech, L.D. (1977). Wolf-pack buffer zones as prey reservoirs. *Science*, 198(4314), 320-321. doi: 10.1126/science.198.4314.320
- Mech, L.D. (1994). Buffer zones of territories of gray wolves as regions of intraspecific strife. *Journal of Mammalogy*, 75(1), 199-202. doi: 10.2307/1382251
- Mech, L.D., & Harper, E.K. (2002). Differential use of a wolf, *Canis lupus*, pack territory edge and core. *Canadian Field-Naturalist*, 116(2), 315-316.
- Meia, J.S., & Weber, J.M. (1993). Choice of resting sites by female foxes *vulpes-vulpes* in a mountainous habitat. *Acta Theriologica*, 38(1), 81-91. doi: 10.4098/AT.arch.93-7
- Mitchell, M.S., & Hebblewhite, M. (2012). Carnivore habitat ecology: Integrating theory and application. In L. Boitani & R.A. Powell (Eds.), *Carnivore ecology and conservation: A handbook of techniques* (pp. 218-255). London, United Kingdom: Oxford University Press.
- Moorcroft, P.R., Lewis, M.A., & Crabtree, R.L. (1999). Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology*, 80(5), 1656-1665. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1656:HRAUAM]2.0.CO;2
- Morin, C. (2015). *Effets des ressources alimentaires sur la date d'émergence et la taille de portée du renard arctique à l'île Bylot, Nunavut Rimouski, Québec*: Université du Québec à Rimouski.
- Morris, D.W. (2004). Some crucial consequences of adaptive habitat selection by predators and prey: Apparent mutualisms, competitive ghosts, habitat abandonment, and spatial structure. *Israel Journal of Zoology*, 50(2-3), 207-232. doi: 10.1560/x4ah-6reb-ykey-e45q
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P.E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19052-19059. doi: 10.1073/pnas.0800375105
- Oakleaf, J.K., Murray, D.L., Oakleaf, J.R., Bangs, E.E., Mack, C.M., Smith, D.W., . . . Niemeyer, C.C. (2006). Habitat selection by recolonizing wolves in the northern

- rocky mountains of the united states. *Journal of Wildlife Management*, 70(2), 554-563. doi: 10.2193/0022-541X(2006)70[554:HSBRWI]2.0.CO;2
- Orians, G.H., & Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In H. D.J., M. R.D. & S. G.R. (Eds.), *Analysis of ecological systems* (pp. 155–177). Columbus, Ohio: Ohio State University Press.
- Palumbo, M.D., Petrie, S.A., Schummer, M., Rubin, B.D., & Bonner, S. (2019). Mallard resource selection trade-offs in a heterogeneous environment during autumn and winter. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1798-1808. doi: 10.1002/ece3.4864
- Pinaud, D., & Weimerskirch, H. (2005). Scale-dependent habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 852-863. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00984.x
- Poessel, S.A., & Gese, E.M. (2013). Den attendance patterns in swift foxes during pup rearing: Varying degrees of parental investment within the breeding pair. *Journal of Ethology*, 31(2), 193-201. doi: 10.1007/s10164-013-0368-y
- Potts, J.R., Harris, S., & Giuggioli, L. (2013). Quantifying behavioral changes in territorial animals caused by sudden population declines. *American Naturalist*, 182(3), E73-E82. doi: 10.1086/671260
- Poussart, C., Larochelle, J., & Gauthier, G. (2000). The thermal regime of eggs during laying and incubation in greater snow geese. *The Condor*, 102(2), 292-300. doi: 10.2307/1369640
- Preisser, E.L., Bolnick, D.I., & Benard, M.F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86(2), 501-509. doi: 10.1890/04-0719
- Rayl, N.D., Bastille-Rousseau, G., Organ, J.F., Mumma, M.A., Mahoney, S.P., Soulliere, C.E., . . . Fuller, T.K. (2018). Spatiotemporal heterogeneity in prey abundance and vulnerability shapes the foraging tactics of an omnivore. *Journal of Animal Ecology*, 87(3), 874-887. doi: 10.1111/1365-2656.12810
- Recio, M.R., Seddon, P.J., & Moore, A.B. (2015). Niche and movement models identify corridors of introduced feral cats infringing ecologically sensitive areas in new zealand. *Biological Conservation*, 192(48-56). doi: 10.1016/j.biocon.2015.09.004
- Rettie, W.J., & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466-478. doi: 10.1034/j.1600-0587.2000.230409.x
- Rioux, M.J., Lai, S., Casajus, N., Bety, J., & Berteaux, D. (2017). Winter home range fidelity and extraterritorial movements of arctic fox pairs in the Canadian High Arctic. *Polar Research*, 36(10). doi: 10.1080/17518369.2017.1316930
- Roeber, C.L., Beyer, H.L., Chase, M.J., & Aarde, R.J. (2014). The pitfalls of ignoring behaviour when quantifying habitat selection. *Diversity and Distributions*, 20(3), 322-333. doi: 10.1111/ddi.12164
- Rozen-Rechels, D., van Beest, F.M., Richard, E., Uzal, A., Medill, S.A., & McLoughlin, P.D. (2015). Density-dependent, central-place foraging in a grazing herbivore: Competition and tradeoffs in time allocation near water. *Oikos*, 124(9), 1142-1150. doi: 10.1111/oik.02207

- Samelius, G., & Alisauskas, R.T. (2000). Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *ARCTIC*, 53(3), 279-288.
- Schlägel, U.E., Merrill, E.H., & Lewis, M.A. (2017). Territory surveillance and prey management: Wolves keep track of space and time. *Ecology and Evolution*, 7(20), 8388-8405. doi: 10.1002/ece3.3176
- Schoener, T.W. (1979). Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *The American Naturalist*, 114(6), 902-914.
- Shultz, S., & Noë, R. (2002). The consequences of crowned eagle central-place foraging on predation risk in monkeys. *Proceedings: Biological Sciences*, 269(1502), 1797-1802. doi: 10.1098/rspb.2002.2098
- Sih, A. (1998). Game theory and predator-prey response races. In L.A. Dugatkin & H.K. Reeve (Eds.), *Game theory and animal behavior*. New York, USA. : Oxford University Press.
- Smith, P.A., Gilchrist, H.G., & Smith, J.N.M. (2007). Effects of nest habitat, food, and parental behavior on shorebird nest success. *Condor*, 109(1), 15-31.
- Squires, J.R., Decesare, N.J., Kolbe, J.A., & Ruggiero, L.F. (2010). Seasonal resource selection of Canada lynx in managed forests of the Northern Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1648-1660. doi: 10.2193/2009-184
- Squires, J.R., DeCesare, N.J., Olson, L.E., Kolbe, J.A., Hebblewhite, M., & Parks, S.A. (2013). Combining resource selection and movement behavior to predict corridors for Canada lynx at their southern range periphery. *Biological Conservation*, 157(187-195). doi: 10.1016/j.biocon.2012.07.018
- Stephens, D.W. (2008). Decision ecology: Foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 8(4), 475-484. doi: 10.3758/CABN.8.4.475
- Stephens, D.W., & Krebs, J.R. (1986). *Foraging theory* Princeton, N.J. USA: Princeton University Press.
- Stickney, A. (1991). Seasonal patterns of prey availability and the foraging behavior of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a waterfowl nesting area. *Canadian Journal of Zoology*, 69(11), 2853-2859. doi: 10.1139/z91-402
- Strand, O., Landa, A., Linnell, J.D.C., Zimmermann, B., & Skogland, T. (2000). Social organization and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, 81(1), 223-233. doi: 10.1644/1545-1542(2000)081<0223:Soapbi>2.0.Co;2
- Suraci, J.P., Frank, L.G., Oriol-Cotterill, A., Ekwanga, S., Williams, T.M., & Wilmers, C.C. (2019). Behavior-specific habitat selection by African lions may promote their persistence in a human-dominated landscape. *Ecology*, 100(4), 11. doi: 10.1002/ecy.2644
- Szor, G., Berteaux, D., & Gauthier, G. (2007). Finding the right home: Distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, 31(3), 351-362. doi: 10.1007/s00300-007-0364-1
- Szymkowiak, J., & Kuczynski, L. (2015). Avoiding predators in a fluctuating environment: Responses of the wood warbler to pulsed resources. *Behavioral Ecology*, 26(2), 601-608. doi: 10.1093/beheco/aru237

- Tannerfeldt, M., Moehrenschrager, A., & Angerbjorn, A. (2003). Den ecology of swift, kit and arctic foxes: A review. In Sovada MA & C. LN (Eds.), *The swift fox: Ecology and conservation in a changing world*. (pp. pp 167–181). Canadian plains research center, University of Regina, Saskatchewan:
- Thomson, R.L., Forsman, J.T., Sardà-Palomera, F., & Mönkkönen, M. (2006). Fear factor: Prey habitat selection and its consequences in a predation risk landscape. *Ecography*, 29(4), 507-514. doi: 10.1111/j.0906-7590.2006.04568.x
- Valeix, M., Loveridge, A.J., Chamaille-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., & Macdonald, D.W. (2009). Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90(1), 23-30. doi: 10.1890/08-0606.1
- Vander Wall, S.B. (1990). *Food hoarding in animals* Chicago, Ill.: University of Chicago Press.
- Viejou, R., Avgar, T., Brown, G.S., Patterson, B.R., Reid, D.E.B., Rodgers, A.R., . . . Fryxell, J.M. (2018). Woodland caribou habitat selection patterns in relation to predation risk and forage abundance depend on reproductive state. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5863-5872. doi: 10.1002/ece3.4124
- Werner, E.E., & Peacor, S.D. (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84(5), 1083-1100. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[1083:Arotii]2.0.Co;2
- White, T.C.R. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, 83(3), 227-248. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x
- Wilson, R.R., Gilbert-Norton, L., & Gese, E.M. (2012). Beyond use versus availability: Behaviour-explicit resource selection. *Wildlife Biology*, 18(4), 424-430. doi: 10.2981/12-044
- Yang, L.H., Bastow, J.L., Spence, K.O., & Wright, A.N. (2008). What can we learn from resource pulses? *Ecology*, 89(3), 621-634. doi: 10.1890/07-0175.1
- Yeldell, N.A., Cohen, B.S., Prebyl, T.J., Collier, B.A., & Chamberlain, M.J. (2017). Prescribed fire influences habitat selection of female eastern wild turkeys. *Journal of Wildlife Management*, 81(7), 1287-1297. doi: 10.1002/jwmg.21290